

Научная статья / Original article

УДК 597.552.511(282.257.41)

doi:10.15853/2072-8212.2023.69.70-84



ПИТАНИЕ МОЛОДИ ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ В НИЖНЕМ ТЕЧЕНИИ РЕКИ ПЫМТА В МАЕ–СЕНТЯБРЕ 2019–2020 ГГ.

Травина Татьяна Николаевна, Герлиц Александра Игоревна

Камчатский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (КамчатНИРО), Петропавловск-Камчатский, Россия, travina.t.n@kamniro.ru

Аннотация. Проведен сравнительный анализ питания разновозрастной молоди четырех видов тихоокеанских лососей с коротким и длительным пресноводным периодом жизни (кета *Oncorhynchus keta*, нерка *O. nerka*, кижуч *O. kisutch*, чавыча *O. tshawytscha*) в нижнем течении р. Пымта (Западная Камчатка) в летне-осенний период 2019–2020 гг. Представлены спектры питания, индексы наполнения желудков и степени пищевого сходства между молодью разных видов и возрастных классов. Для молоди всех видов характерна биотопическая обусловленность питания. В течение всего периода наблюдений у молоди тихоокеанских лососей в бассейне р. Пымта происходила частая смена состава потребляемого корма, а значения индексов наполнения желудков значительно варьировали. Полученные результаты указывают на пластичность трофических отношений молоди лососей в экосистеме р. Пымта.

Ключевые слова: тихоокеанские лососи, молодь, пресноводный период жизни, размерно-массовые характеристики, спектр питания, интенсивность питания, дрейф, бентос

Для цитирования: Травина Т.Н., Герлиц А.И. Питание молоди тихоокеанских лососей в нижнем течении реки Пымта в мае–сентябре 2019–2020 гг. // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2023. Вып. 69. С. 70–84.

JUVENILE FEEDING OF PACIFIC SALMON IN THE LOWER PART OF THE PYMTA RIVER IN MAY–SEPTEMBER, 2019–2020

Tatyana N. Travina, Alexandra I. Gerlits

Kamchatka Branch of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (KamchatNIRO), Petropavlovsk-Kamchatsky, Russia, travina.t.n@kamniro.ru

Abstract. Comparative analysis of feeding in the lower part of the Pymta River (West Kamchatka) is carried out for juvenile Pacific salmon individuals of different age representing four species with a short or long freshwater period of their life cycle (chum salmon *Oncorhynchus keta*, sockeye salmon *O. nerka*, coho salmon *O. kisutch* and Chinook salmon *O. tshawytscha*) for the period from May to September in 2019–2020. Spectra of food, stomach fullness indices and degree of food similarity between juveniles of different species and age classes are demonstrated. The feeding in all mentioned species was biotop-dependent. There were frequent changes in the composition of the forage consumed in the course of observations of Pacific salmon juveniles in the Pymta River basin, and the indices of stomach fullness varied extensively. The results of the analysis indicate extensive trophic adaptability in juvenile Pacific salmon in the ecosystem of the Pymta River.

Keywords: Pacific salmon, juveniles, freshwater period of life, body length and weight, food spectrum, feeding intensity, drift, benthos

For citation: Travina T.N., Gerlits A.I. Juvenile feeding of Pacific salmon in the lower part of the Pymta River in May–September, 2019–2020 // The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean. 2023. Vol. 69. P. 70–84. (In Russian)

Река Пымта — одна из наиболее продуктивных рек на юго-западном побережье Камчатки. Объемы вылова наиболее массового вида, горбуши, в 2015–2020 гг. составили около 14% от уловов Камчатско-Курильской подзоны (р. Пымта — 41,6 тыс. т, КК подзона — 304,9 тыс. т). Данные показатели позволяют использовать р. Пымта в качестве реперного водоема по изучению воспроизводства горбуши. В 2017 г. на этом водотоке были начаты мальково-учетные работы, а в 2018 г. — изучение динамики нерестового хода

тихоокеанских лососей. В связи с этим возникла необходимость анализа биологических показателей молоди и условий среды в нагульном водотоке в пресноводный период жизни. Данная работа посвящена оценке условий питания молоди лососей в период раннего нагула, которые являются определяющими для дальнейшего выживания и формирования численности поколений. Это справедливо как для видов с коротким (кета), так и длительным пресноводным периодом (нерка, чавыча, кижуч).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использованы материалы, собранные в нижнем течении р. Пымта в мае–сентябре 2019–2020 гг. из ловушечных проб при проведении мальково-учетных работ и неводных обловов молоди (рис. 1). Для отлова покатной молоди использовали стандартную конусную ловушку, для сбора репрезентативных выборок молоди, обитающей в реке — мальковый невод (длина верхней и нижней подборы — 7 м, высота стенки — 1 м).

В камеральных условиях молодь подвергалась полному биологическому анализу по общепринятым методикам (Правдин, 1966). После измерения длины и массы тела рыб извлекали желудки (15–20 экз. каждого вида) для исследования их содержимого (Методическое пособие., 1974; Руководство., 1986). Всего было обработано 1510 экз. молоди тихоокеанских лососей четырех видов (табл. 1).

Индексы наполнения, частоту встречаемости, количество и массу организмов в пище рассчитывали от общего числа рыб в пробе, с учетом пустых желудков. Пищевую активность оценивали по индексам наполнения. В качестве показателя пищевой конкуренции использовали индекс пищевого сходства Шорыгина (Шорыгин, 1952).

Для описания кормовой базы лососевых рыб р. Пымта в 2020 г. были собраны пробы бентоса и дрифта. Сбор осуществляли по общепринятым в гидробиологии методикам (Методические рекомендации., 2003). Отбор проб проводили в местах скопления молоди одновременно с неводными обловами. Для сбора бентофауны использовали ловушку Леванидова.

Для сбора проб дрифта использовали сачок (газ № 38): высота входной рамки — 0,1 м, ширина — 0,2 м, длина мешка — 1,5 м. Экспозиция сачка составляла 30–60 сек, ее длительность устанавливалась в зависимости от скорости течения и мутности воды. Содержимое дрифтерного сачка переносили в банку при помощи промывного сачка.

Пробы бентоса и дрифта фиксировали 10%-м формалином на месте сбора. За период исследований было собрано 11 проб бентоса и 15 проб дрифта.

Помимо биологических проб, ежедневно собирали данные, характеризующие гидрологические условия в р. Пымта. Измерения осуществляли с помощью станции “Horiba”. При проведении неводных обловов, сбора проб бентоса также проводилось измерение температуры, уровня воды и скорости течения. Данные атмосферного реанализа ERA5 (ECMWF Re-



Рис. 1. Карта-схема среднего и нижнего течения р. Пымта. Точкой обозначено место отбора проб
Fig. 1. The schematic map of the middle and lower parts of the Pymta River. The dot marks sampling site

Таблица 1. Количество собранного и обработанного материала по питанию молоди тихоокеанских лососей в р. Пымта в мае–сентябре 2019–2020 гг., экз. рыб
Table 1. The size of collected and examined sample for analysis of Pacific salmon juvenile feeding in the Pymta River in May–September, 2019–2020, number of fish

Вид Species	Год Year	Месяц / Month					Всего Total
		Май May	Июнь June	Июль July	Август August	Сентябрь September	
Кета Chum salmon	2019	50	105	32	25	–	212
	2020	42	100	6	9	–	157
Нерка Sockeye salmon	2019	–	29	56	86	–	171
	2020	11	3	22	71	–	107
Кижуч Coho salmon	2019	–	3	56	200	–	259
	2020	53	23	188	203	39	506
Чавыча Chinook salmon	2019	–	7	–	29	–	36
	2020	–	2	8	46	6	62
		Итого / In total					1510

Analysis v5) по температуре воздуха на высоте 2 м в приустьевой области р. Пымта имеют пространственное разрешение 1/4 градуса по широте и долготе, временное разрешение — 1 час. В настоящей работе использованы среднесуточные значения. Источник: <https://cds.climate.copernicus.eu/>. Также использованы данные по температуре воздуха на гидрометеорологических станциях (ГМС) Ича и Соболево. Источник: <https://rp5.ru/>.

Статистическая обработка проведена с использованием программы Microsoft Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Краткая физико-географическая характеристика р. Пымта.

Гидрологические условия в периоды ската и нагула молоди лососей

Пымта — одна из крупнейших рек Западной Камчатки. Площадь водного зеркала составляет 10,25 км². Извилистость реки небольшая. Берет начало в горах Срединного хребта с западных его склонов, течет строго с востока на запад и впадает в Охотское море. Образуется слиянием многих горных ручьев и р. Ганальской. Протяженность основного русла р. Пымта — 135 км, включая р. Ганальскую — 195 км. Средняя ширина реки — 60 м. Глубины изменяются в пределах 0,6–0,9 м по основному руслу. Скорость течения в период обследования варьирует в пределах 0,7–2,0 м/с. Расход воды в среднем составляет 21 м³/с. Почти на всем протяжении р. Пымта разбита на множество протоков, однако основное русло реки ясно выражено. Дно ровное, только в самом нижнем

течении, где образовался мощный слой наносного ила, течением вымываются ямы. Грунт дна основного русла и большинства притоков состоит из средней и мелкой гальки с незначительной примесью песка. Вода в реке чистая, прозрачная. Даже в паводок и период затяжных дождей и сильных ливней в воде содержится незначительное количество взвеси (Отчет., 1956).

В 2019 г. весеннее половодье пришлось на середину мая, тогда как в 2020 г. максимальный подъем уровня воды в реке наблюдался на месяц позже, 11 июня (рис. 2А). Различия в сроках паводка в межгодовом плане были обусловлены более высокими температурами воздуха в апреле–мае 2019 г. (рис. 2Б). Так, средние температуры воздуха 2019 г.: апрель — +0,2 °С, май — +5,7 °С; в 2020 г.: апрель — минус 0,8 °С, май — +4,0 °С. Средняя температура воды в р. Пымта в летний период 2019 г. была на 0,7 °С выше, чем в 2020 г. Максимальный прогрев воды отмечали во второй декаде августа в оба года исследований. Средняя скорость течения (2020 г.) в весенне-летний период составила 1,2 м/с, максимума (2,1 м/с) этот показатель достигал в середине июня, в период наиболее высокого уровня воды.

Краткая характеристика кормового зообентоса р. Пымта в 2019–2020 гг.

Для оценки условий питания рыб необходимо иметь представление о состоянии кормовой базы в данном водоеме (ее видовом разнообразии, сезонном изменении в структуре и динамике численности, как в бентосе, так и в

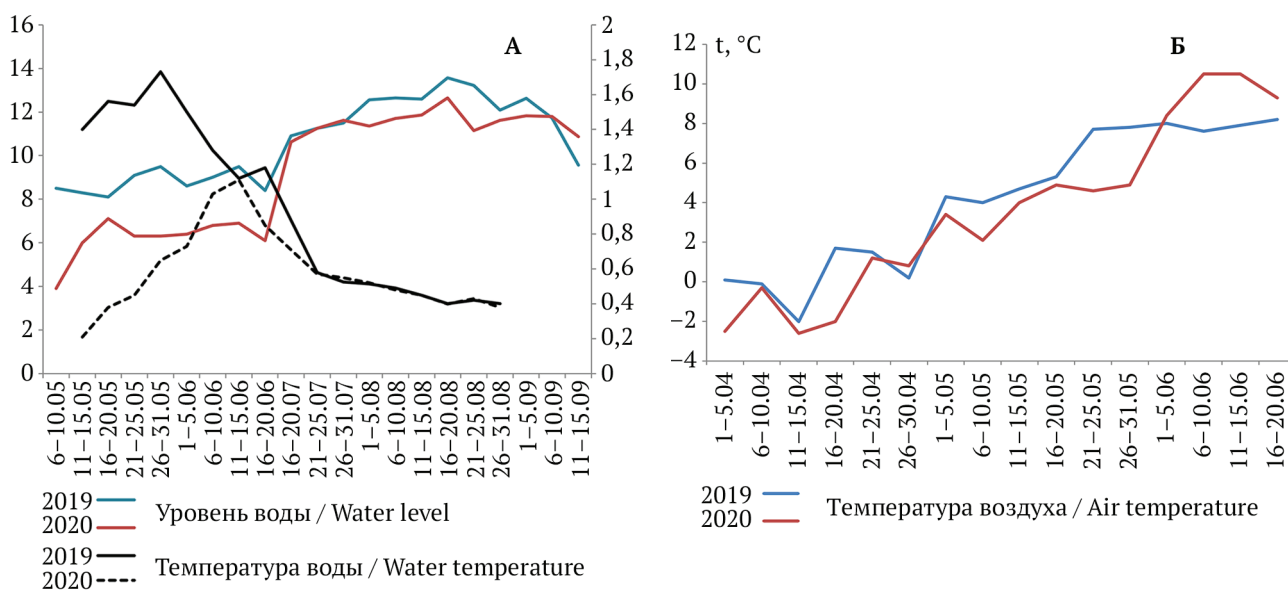


Рис. 2. Гидрологические (А) и метеорологические условия (Б) в р. Пымта в апреле–сентябре 2019–2020 гг.
Fig. 2. The hydrological (A) and meteo (B) conditions at the Pymta River from April to September, 2019–2020

дрифте). Кроме этого, информация об основных кормовых объектах молоди лососей позволяет определить их значимость и долю от общей численности и биомассы бентосных гидробионтов, что в целом дает более полное представление о доступности кормовой базы.

Структура сообществ донных беспозвоночных в реках Камчатки в основном представлена амфибиотическими насекомыми на разных стадиях метаморфоза, водными клещами, ракообразными, а также представителями *Oligochaeta*, *Nematoda* и *Planaria* (Введенская и др., 2003, 2004; Чебанова, 2009).

По результатам сборов бентоса и дрифта, проведенных в 2020 г. в нижнем течении р. Пымта, были определены видовой состав и размерно-весовые характеристики потенциальных кормовых объектов молоди лососей. В пробах бентоса и дрифта было обнаружено и определено 62 таксона различных видов и групп беспозвоночных, в том числе: 26 видов хирономид, 7 — поденок, 6 — веснянок, 3 — ручейников, 5 — ракообразных. Высокое таксономическое разнообразие в нижнем течении реки, где грунт характеризуется преобладанием тонкодисперсных фракций (ила, песка), обусловлено привнесением разнообразных гидробионтов из верхних каменисто-галечных участков среднего течения реки.

На протяжении всего сезона на исследуемой акватории в бентосе и в дрифте самым массовым был вид хирономид *Micropsectra* gr. *praesox*. Доля его в бентосе составляла чуть меньше 1/3 от всей численности и биомассы хирономид. Обнаружено 16 видов хирономид

подсемейства *Orthoclaadiinae*. Соотношение видов представителей подсемейства в бентосе и дрифте существенно изменялось на протяжении периода наблюдений. Их доля от всех хирономид составляла 65% по численности и 72% по биомассе. Кроме этого, в данном биотопе в большом количестве отмечали личинок поденок в первой стадии развития. Так как эта группа гидробионтов предпочитает обитать на перекатах, это указывает на аллохтонный характер ее появления в нижнем течении реки. Кроме этого, в бентосе преобладали ракообразные, основную массу среди которых составляли бокоплавы рода *Gammarus*. В течение сезона происходила смена одних групп другими.

Средняя численность гидробионтов за сезон составила 5627 экз./м², при средней биомассе 5,186 г/м². Максимальные значения были отмечены в конце мая. В это время в бентосе в массе встречались не только ракообразные, но и личинки амфибиотических насекомых младших возрастных групп, которые, по всей вероятности, были смыты с поверхности грунта во время половодья, когда снос бентоса достаточно интенсивный. Кроме этого, в дрифте в этот период наблюдали наибольшее количество сносимых гидробионтов в реке. В среднем численность бентосных беспозвоночных в дрифте составляла более 53 экз./м³, при средней биомассе 18,6 мг/м³. Доля кормового зообентоса в среднем за сезон составляла 86% от всей численности гидробионтов и 96% от общей биомассы гидробионтов в бентосе, а в дрифте — 82,4% и 83,1% соответственно (табл. 2).

Таблица 2. Структура зообентоса (Б) и дрифта (Д) в р. Пымта в мае–сентябре 2019–2020 гг. (в % по биомассе), средняя численность (N, экз./м², экз./м³), средняя биомасса (B, г/м², мг/м³)
Table 2. The structure of zoobenthos (B) and drift (D) in the Pymta River in May–September, 2019–2020 (% in the biomass), the average number (N, n/m², n/m³) and the average biomass (B, g/m², mg/m³)

Компоненты Components	Май May		Июнь June		Июль July		Август August		Сентябрь September	
	Б	Д	Б	Д	Б	Д	Б	Д	Б	Д
Plecoptera	49,3	5,9	26,3	2,6	33,1	0,1	17,0	42,7	76,0	0,0
Ephemeroptera	6,1	17,0	46,5	21,0	52,6	10,3	16,8	0,0	4,9	12,5
Trichoptera	0,0	0,0	0,8	1,3	3,5	0,0	40,7	0,0	2,0	0,0
Alia Diptera	6,5	7,4	0,2	8,3	0,0	0,0	0,0	17,8	7,2	0,0
Chironomidae	20,1	59,7	13,0	12,6	9,9	37,9	17,9	28,8	3,2	12,5
Imago Insecta	–	4,7	–	41,4	–	34,5	–	0,0	–	31,3
Entomostraca	9,7	1,3	11,3	0,2	0,0	0,0	6,0	3,6	0,3	0,0
Oligochaeta	8,1	3,9	1,8	8,7	0,0	0,0	0,8	3,6	4,4	43,7
Прочие / Others	0,2	0,1	0,1	3,9	0,9	17,2	0,8	3,5	2,0	0,0
Средняя численность (экз./м ² , экз./м ³) Average number (n/m ² , n/m ³)	9024	31	4160	22	1216	6	2949	4	7424	23
Средняя биомасса (г/м ² , мг/м ³) Average biomass (g/m ² , mg/m ³)	9,130	8,10	6,705	10,00	1,058	2,20	2,823	1,00	6,804	4,30

Питание молоди лососей в р. Пымта в 2019–2020 гг.

Обычными кормовыми объектами молоди тихоокеанских лососей в камчатских водоемах являются амфибиотические насекомые и ракообразные. Среди первых ведущую роль занимают хирономиды на разных стадиях метаморфоза. Второстепенную роль в питании молоди играют поденки, веснянки и ручейники (Введенская, Травина, 2001; Введенская и др., 2003; Есин и др., 2009).

Состав пищи молоди лососей, обитающих в нижнем течении реки Пымта, включал в себя все вышеперечисленные организмы, а также икру производителей лососей и колюшки (в период нереста). Основным пищевым ресурсом молоди лососевых рыб в р. Пымта, как и в других водоемах Камчатки, являлись донные беспозвоночные.

Кета. Анализ распределения молоди кеты в р. Пымта в летний период 2019 и 2020 гг. показал, что, хотя основная часть ее скатывается в мае–июне, некоторое количество рыб задерживается в реке для нагула вплоть до конца августа. Такая картина характерна и для других водоемов Камчатки и североохотоморского побережья. Согласно литературным данным, более 80% кеты питается во время покатной миграции, несмотря на наличие у значительного количества осо-

бей (до 44%) остатков желточного мешка (Леванидов, 1969; Николаева, 1972; Смирнов, 1975; Гриценко и др., 1987; Карпенко, Николаева, 1989; Заварина, 1993, 2007, 2008; Введенская и др., 2003, 2004; Воронова и др., 2020).

Примерно у трети покатной молоди кеты из ловушечных проб желудка были пустыми. Рыбы из неводных уловов интенсивно питались (наполнение желудков 4–5 баллов), молодь с пустыми желудками встречалась единично.

В реках Камчатки молодь кеты, перейдя на смешанный и экзогенный типы питания, потребляет преимущественно амфибиотических насекомых (Заварина, 2007): хирономид, поденок, веснянок, ручейников, мошек и прочих двукрылых. Нередко в составе пищи молоди камчатской кеты встречаются ракообразные, а также личинки малоротой корюшки, трехиглой колюшки, карася. Во время ската, по мере продвижения к устью реки, спектр питания кеты изменяется в зависимости от доступности кормовых организмов на том или ином участке реки.

Спектр питания кеты в р. Пымта был разнообразным: в пищевом комке отмечено более 60 компонентов (табл. 3). В оба года исследований в питании кеты доминировали хирономиды на разных стадиях развития. В июне–июле, в период массового вылета ручейников и поденок, мо-

Таблица 3. Состав пищи и биологические показатели молоди кеты р. Пымта в мае–августе 2019–2020 гг.
Table 3. The food composition and biological indices of juvenile chum salmon, the Pymta River, May–August, 2019–2020

Компоненты Components	2019				2020			
	Май May	Июнь June	Июль July	Август August	Май May	Июнь June	Июль July	Август August
Imago Insecta	15,2	32,9	11,1	2,8	13,8	63,9	60,8	2,5
Alia Insecta	0,2	1,4	5,9	–	–	0,2	–	2,5
Plecoptera larvae	2,7	2,6	50,8	1,2	35,7	3,8	–	4,4
Ephemeroptera larvae	2,8	1,7	3,7	0,9	11,0	18,0	–	68,5
Trichoptera larvae	21,3	2,0	2,5	1,0	–	0,9	–	5,94
Alia Diptera larvae	8,4	7,7	4,1	4,1	–	4,2	–	2,6
Chironomidae larvae	31,4	26,9	7,7	84,9	3,3	7,2	19,6	12,2
Chironomidae pupae	4,5	24,8	7,0	5,2	15,4	1,4	4,8	1,0
Lumbricina	13,5	–	7,3	–	1,7	0,4	14,8	0,4
Икра колюшки / Stickleback eggs	–	–	–	–	19,1	–	–	–
Число рыб, экз. / Number of fish, n	50	105	32	25	42	100	6	9
Пустые желудки, % Empty stomachs, %	0	0	0	4	0	17	0	0
ИНЖ _{ср} , ‰ SFI _{av} , ‰	274,9	164,1	145,3	353,2	182,7	434,7	168,9	410,3
ИНЖ _{макс} , ‰ SFI _{max} , ‰	1225,2	875,4	297,6	1104,4	524	1667	756	691
Среднее количество организмов на 1 желудок Average number of forage organ- isms per 1 stomach	13	9	16	86	7	14	6	29
Средняя масса пищевого комка, мг Average weight of food bolus, mg	23,8	19,4	25,0	49,4	14,6	43,1	13,9	50,8
Средняя длина рыб, см Average body length of fish, cm	4,3	4,9	5,2	4,9	4,1	4,4	4,1	5,0
Средняя масса рыб, г Average body weight of fish, g	0,71	1,30	1,69	1,51	0,71	0,89	0,76	1,40
Коэффициент упитанности Condition factor	0,9	1,1	1,15	1,25	0,9	0,95	1	1,1

лодь начинала интенсивно потреблять их в пищу. Доля прочих организмов (наземные насекомые, дождевые черви, икра рыб) не превышала 5% (табл. 3).

Сравнительный анализ межгодовых изменений в спектрах питания кеты показал, что в 2019 г. основными компонентами пищи (около 48%) были личинки и куколки хирономид (рис. 3). В 2020 г. в пище преобладали имаго амфибиотических насекомых (29,4%), личинки поденок

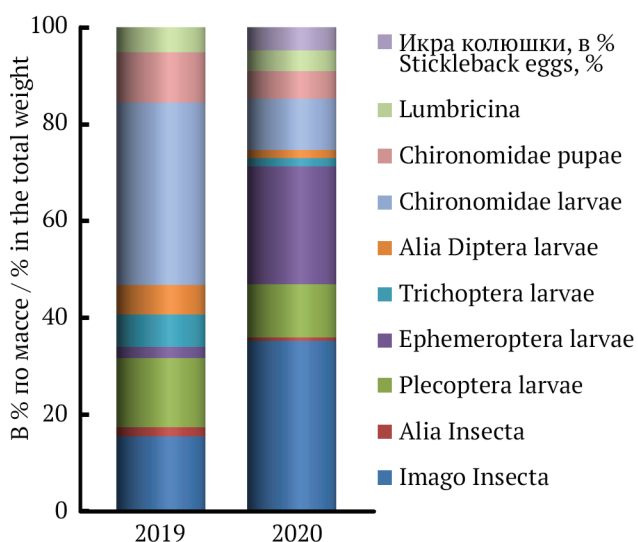


Рис. 3. Соотношение пищевых компонентов у молоди кеты в р. Пымта 2019–2020 гг.
Fig. 3. The ratio of food components in juvenile chum salmon in the Pymta River, 2019–2020

(25,8%) и веснянок (15,5%), а доля хирономид сократилась в три раза (16%) (рис. 3). Потребление более крупных бентосных беспозвоночных логично привело к увеличению средних индексов наполнения: с 232‰ в 2019 г. до 299‰ в 2020 г.

Нерка. В оба года исследований в р. Пымта встречались только сеголетки нерки. В мае и июне молодь присутствовала в незначительном количестве в ловушечных пробах, при этом большинство рыб не питалось. В июле и августе молодь нерки наряду с другими лососями встречалась в неводных уловах. Наибольшее количество ее в оба года исследований было отловлено в августе. В этот период у рыб отмечали значительное увеличение показателей массы тела и индексов наполнения желудков (табл. 4). К этому времени основная масса молоди кеты уже скатилась и освободила кормовые участки, что в значительной степени привело к заселению их молодью нерки и расширению нагульных акваторий. Пищевой спектр нерки отличался разнообразием, было обнаружено и определено 57 различных таксонов.

В 2019 г. основными компонентами в пище у молоди нерки были личинки хирономид (33%), имаго амфибиотических насекомых (16,3%) и поденки (15,2%). В 2020 г. молодь интенсивнее выедала поденок, тогда как доля потребляемых личинок хирономид не превыша-

Таблица 4. Состав пищи и биологические показатели молоди нерки в р. Пымта в июне–августе 2019–2020 гг.
Table 4. The food composition and biological indices of juvenile sockeye salmon, the Pymta River, June–August, 2019–2020

Компоненты, Components	2019			2020			
	Июнь June	Июль July	Август August	Май May	Июнь June	Июль July	Август August
Imago Insecta	15,1	29,8	4,1	–	–	66,0	3,6
Alia Insecta	1,2	5,5	0,5	–	–	–	–
Plecoptera larvae	7,0	6,5	1,9	–	–	–	7,5
Ephemeroptera larvae	2,4	41,5	1,7	–	–	12,0	55,8
Trichoptera larvae	1,7	1,1	6,3	–	–	–	7,4
Alia Diptera larvae	9,5	7,3	3,9	–	–	–	6,4
Chironomidae larvae	48,0	7,9	43,4	50	–	14,4	10,6
Chironomidae pupae	10,7	0,6	9,8	50	100	2,8	2,7
Прочие / Others	4,6	0,0	28,5	–	–	4,8	6,3
Число рыб, экз. / Number of fish, n	29	56	86	11	3	22	71
Пустые желудки, % Empty stomachs, %	0	3	1,5	90	33	0	0
ИНЖ _{ср} , ‰ SFI _{av} , ‰	113,6	241,3	162,8	27,3	30,7	96,4	210,1
ИНЖ _{макс} , ‰ SFI _{max} , ‰	460,9	633,8	1144,4	59,4	40,3	455,3	572
Среднее количество организмов на 1 желудок, экз. Average number of forage organisms per 1 stomach	22	9	18	2	2	42	16
Средняя масса пищевого комка, мг Average weight of food bolus, mg	24,7	16,2	22,8	0,9	1,5	8,9	27,8
Средняя длина рыб, см Average body length of fish, cm	5,8	3,8	4,8	2,86	3,2	4,1	4,5
Средняя масса рыб, г Average body weight of fish, g	2,697	0,726	1,655	0,204	0,229	0,895	1,18
Коэффициент упитанности Condition factor	1,2	1,2	1,3	0,8	0,7	1,4	1,2

ла 9% (табл. 4). Наряду с этим значительно возросла роль в пище куколок хирономид. Вероятно, ранний вылет летних генераций комаров звонцов способствовал переходу на более доступные организмы (рис. 4). В течение сезона состав спектра питания молодежи нерки не был постоянным: так, в июле 2020 г. доля личинок хирономид в пище существенно сократилась, а основным объектом питания стали личинки поденок и имаго амфибиотических насекомых.

Среди хирономид по частоте встречаемости наиболее значимыми в 2019 г. были: вид *Micropsectra* gr. *praecox* (46,9%), *Orthocladius* (s. str.) *yugashimaensis* (18,5%) и *O. trigonolabius* (10,3%). В 2020 г. преобладали *Orthocladius* sp. juv. (30,5%), *Eukiefferiella* gr. *gracei* (20,5%), *O.* (s.str.) *yugashimaensis* (16,8% от общей численности хирономид).

Сравнительный анализ спектров питания сеголеток нерки и кеты р. Пымта показал значительное их сходство (индекс пищевого сходства составлял 50–78%). При этом в 2019 г. пищевая конкуренция между этими видами была выше, чем в 2020 г.

Кижуч. За время жизни в реке молодь кижуча совершает многократные перемещения по речной системе. В первый год жизни, вскоре после выхода из грунта, кижуч мигрирует с мест выклева и расселяется по всему водоему. Данная миграция является видовой адаптацией для оптимального использования нагульных территорий (Зорбиди, Полынцев, 2000; Кириллова, 2008). Для кижуча характерен самый продолжительный среди лососей пресноводный период — до трех лет (Зорбиди, 2010).

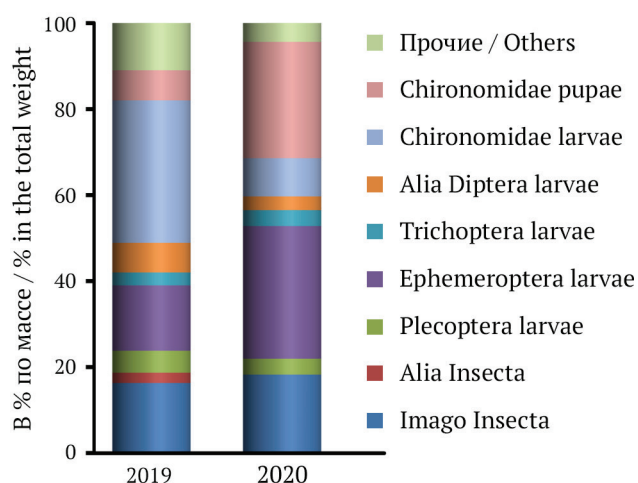


Рис. 4. Соотношение пищевых компонентов у молодежи нерки в р. Пымта в 2019–2020 гг.
Fig. 4. The ratio of food components in juvenile sockeye salmon in the Pymta River, 2019–2020

В 2019 г. в уловах встречались только сеголетки, а в 2020 г. — также и молодь старших возрастных групп (1+ и 2+). Максимальные концентрации сеголеток отмечали в июле и августе 2020 г. Спектр питания у рыб этого возраста был менее разнообразным, чем у кеты и нерки: в пищевом комке было обнаружено более 30 таксономических групп.

В июле 2019 г. основными компонентами по биомассе были имаго поденок, хирономид и прочих двукрылых насекомых, а также личинки поденок видов *Baetis* sp. и *Rhithrogena sibirica*. По численности преобладали личинки хирономид, но из-за малых размеров их биомасса значительно уступала более крупным поденкам и имаго амфибиотических насекомых (табл. 5).

В августе 2019 г. сеголетки продолжали интенсивно питаться, но спектр питания несколько сузился из-за массового вылета поденок. Значение последних в питании кижуча перешло из категории доминантных объектов в категорию второстепенных и единичных. В пище стали преобладать личинки хирономид, как по численности, так и по биомассе. В желудках преобладал вид *Micropsectra* gr. *praecox*, доля его в августе составляла около 46% от всей массы пищевого комка. К концу августа сеголетки перешли на потребление куколок хирономид, имаго мизид, а также около 17% от всей массы пищевого комка составляли фрагменты ткани погибших после нереста производителей (сненки).

В 2020 г. численность сеголеток кижуча в уловах была выше, и питались они более интенсивно, чем в предыдущем году. Средние индексы наполнения желудков в июле–августе данного года составляли 257 и 235‰ соответственно, что почти в два раза выше показателей 2019 г. В июле 2020 г. основным компонентом в пище были имаго поденок (83,4%). В августе спектр питания стал шире: в пище стали преобладать личинки ручейников (*Apatania* sp., *Glossosoma* sp., *Onocosmoecus* sp.) и поденок (*Rhithrogena sibirica*), а доля имаго поденок уменьшилась до 20%. В сентябре 2020 г. в пище у сеголеток кижуча массово встречалась икра лососевых рыб, нерест которых проходит в августе–октябре. Также в данный период в пище у кижуча начал встречаться морской рачок *Lepeophtheirus salmonis*, который является эктопаразитом лососевых рыб (лососевая вошь) в морской период жизни (рис. 5). В пресной воде паразитические рачки погибают и открепляются от тел хозяев и в дальнейшем служат пи-

щей для молоди лососей. Наличие лососевых вшей в пище рыб отмечено и другими исследователями. Например, в реках североохотоморского побережья численность рачков в желудках мелких гольцов составляла от 5 до 27 экз., а в желудках хариуса — до 400 экз. и более (сайт ФГБУН ИБПС ДВО РАН). Встречаемость этого рачка в питании молоди лососей в значитель-

ной мере связана с такими показателями, как численность производителей лососей, заходящих на нерест и интенсивность их зараженности рачками (Введенская, 2019). По визуальным наблюдениям авторов, в 2020 г. в р. Пымта количество производителей лососей, зараженных этим рачком, было существенно выше, чем в предыдущие годы наблюдений.

Таблица 5. Состав пищи и биологические показатели сеголеток кижуча в р. Пымта в июне–сентябре 2019–2020 гг.

Table 5. The food composition and biological indices of underyearling coho salmon, the Pymta River, June–September, 2019–2020

Компоненты Components	2019			2020			
	Июнь June	Июль July	Август August	Июнь June	Июль July	Август August	Сентябрь September
Imago Insecta	93,8	43,4	8,4	—	88,1	29,4	17,1
Alia Insecta	—	1,0	0,0	—	—	0,3	—
Plecoptera larvae	—	2,4	0,0	—	—	7,2	4,6
Ephemeroptera larvae	—	38,4	0,0	—	5,9	30,4	6,5
Trichoptera larvae	—	1,0	12,2	—	—	25,0	1,4
Alia Diptera larvae	—	1,3	2,3	—	0,6	2,0	—
Chironomidae larvae	6,2	7,2	59,7	—	1,9	2,0	0,7
Chironomidae pupae	—	3,1	14,6	100	3,5	2,3	2,1
<i>Lepeophtheirus salmonis</i>	—	—	—	—	—	0,6	26,5
Икра лососевых / Salmonid eggs	—	—	—	—	—	—	40,3
Прочие / Others	—	2,2	2,8	—	—	0,8	0,8
Число рыб, экз. Number of fish, n	2	56	196	2	178	194	32
Пустые желудки, % Empty stomachs, %	0	0	1,6	0	2	5,7	0
ИНЖ _{ср} , ‰ SFI _{av} , ‰	67,7	155,2	133,9	34,6	257,0	235,0	162,2
ИНЖ _{max} , ‰ SFI _{max} , ‰	125,5	441,7	527,3	40	545,5	1988	632,8
Среднее количество организмов на 1 желудок, экз. Average number of forage organisms per 1 stomach	4	12	39	1,0	3,2	8,8	8,6
Средняя масса пищевого комка, мг Average weight of food bolus, mg	1,6	19,3	30,9	0,70	26,59	23,83	50,6
Средняя длина рыб, см Average body length of fish, cm	2,9	4,3	5,1	3,18	3,75	4,68	5,86
Средняя масса рыб, г Average body weight of fish, g	0,221	0,957	1,987	0,19	1,467	1,571	3,028
Коэффициент упитанности Condition factor	0,9	1,1	1,4	0,6	1,3	1,4	1,4

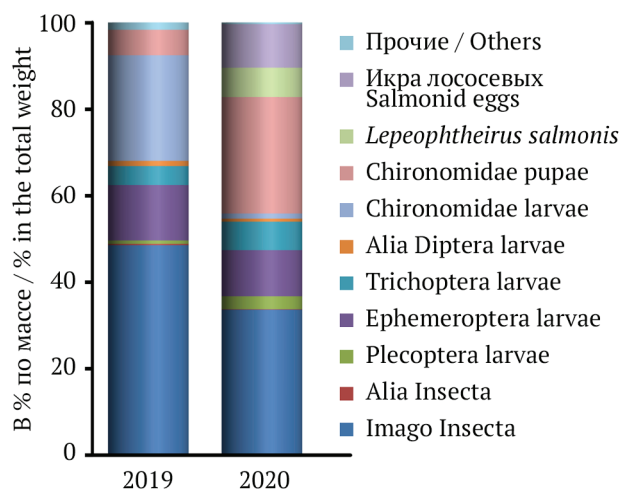


Рис. 5. Соотношение пищевых компонентов у сеголеток кижуча в р. Пымта 2019–2020 гг.
Fig. 5. The ratio of food components in juvenile coho salmon in the Pymta River, 2019–2020

Молодь кижуча старших возрастных групп, отловленная в 2020 г., также интенсивно питалась, пустых желудков не обнаружено (табл. 6). Наибольшая интенсивность питания отмечена в мае: средние ИНЖ — более 300‰. Спектры питания двухлеток и трехлеток в этот период были сходными, показатель степени пищевого сходства составил более 80%. В мае молодь кижуча старших возрастных групп активно выедала покатики горбуши, икру трехиглой колюшки, имаго амфибиотических насекомых и личинок веснянок (табл. 6).

В июне–июле интенсивность питания двухлеток кижуча снизилась более чем в два раза (июль — 179‰, август — 79‰) — вероятно, из-за увеличения конкуренции с молодь других

видов лососей, количество которой в данный период было максимальным. У молоди кижуча в возрасте 2+ средние показатели ИНЖ в летние месяцы были также заметно ниже майских (табл. 6). Снижение интенсивности питания у двухгодовиков может быть также связано с тем, что молодь данного возраста является потенциально покатной. Известно, что в период смолтификации и ската в море молодь менее интенсивно питается: индексы наполнения ее желудков достоверно ниже, чем у резидентов (Кириллова и др., 2012).

Среднее количество потребляемых организмов в июне–июле у годовиков и двухгодовиков было примерно одинаковым (22–23 экз./желудок), но средняя масса пищевого комка у последних была в три раза ниже. Спектры питания молоди этих возрастных групп существенно различались: двухлетки предпочитали выедать имаго ручейников (48%), в пище трехлеток преобладали личинки поденок (табл. 6). Индекс пи-

щевого сходства в летний период снизился до 47% в июне, а в июле не превышал и 2%.

Наибольшее сходство в питании в это время было отмечено между двухлетками и сеголетками кижуча (табл. 5–6).

В августе и сентябре интенсивность питания молоди кижуча старших возрастных групп вновь возросла, сильно изменился и характер ее питания. В этот период у годовиков в пище преобладала икра лососей, интенсивно сносимая с нерестилищ верхнего и среднего течения реки. Согласно литературным данным, питание молоди лососей икрой приводит к увеличению темпа роста рыб и более активному жирунакоплению (Кириллова, 2008; Павлов и др., 2010). В целом отметим, что молодь кижуча в каждый конкретный период времени питается наиболее массовыми и наиболее доступными группами кормовых объектов, что позволяет им эффективно осваивать кормовые ресурсы водоема.

Таблица 6. Состав пищи и биологические показатели годовиков и двухгодовиков кижуча в р. Пымта в мае–сентябре 2020 г.
Table 6. The food composition and biological indices of one and two year old coho salmon, the Pymta River, May–September, 2020

Компоненты Components	Месяц / Month								
	Май May		Июнь June		Июль July		Август August	Сентябрь September	
Возраст / Age	1+	2+	1+	2+	1+	2+	1+	1+	2+
Imago Insecta	14,2	15	54,4	35,8	79	–	0,5	1,1	0,4
Plecoptera larvae	5,9	49,3	1,5	2,8	3	–	6,4	7,6	24,7
Ephemeroptera larvae	2,3	–	33,8	47,8	13	–	18	1,3	5,7
Alia Diptera larvae	0,4	–	0,4	1,4	1,6	–	0,4	1,4	–
Trichoptera larvae	–	–	–	–	1,5	–	9,7	–	–
Chironomidae larvae	1,5	–	0,6	1,1	0,4	33,3	–	–	–
Chironomidae pupae	1,7	–	1,4	11,1	1,1	66,7	0,1	0,3	–
<i>Lepeophtheirus salmonis</i>	–	–	–	–	–	–	8,6	41,8	25,8
Lumbricina	–	–	–	–	–	–	12,7	–	42,6
Икра трехиглой колюшки Threespine stickleback eggs	28,1	–	–	–	–	–	–	–	–
Икра лососевых Salmonid eggs	–	–	–	–	–	–	40,6	46,3	–
Молодь лососей Pacific salmon juveniles	45,45	34,7	7,6	–	–	–	–	–	–
Прочие / Others	0,4	–	0,3	–	–	–	3	–	0,8
Число рыб, экз. Number of fish, n	22,5	1	7	14	9	1	9	6	1
Пустые желудки, % Empty stomachs, %	–	0	0	0	0	0	0	0	0
ИНЖ _{ср} , ‰ SFI _{av} , ‰	310,3	205	179	42,4	80	0,7	225,9	172	271
ИНЖ _{max} , ‰ SFI _{max} , ‰	883,5	–	630	135	161	–	578	256	–
Среднее количество организмов на 1 желудок, экз. Average number of forage organisms per 1 stomach	44	21	23	22	8	2	16	10	31
Средняя масса пищевого комка, мг Average weight of food bolus, mg	191,1	277	226	71,8	75	1,5	246,6	154	554
Средняя длина рыб, см Average body length of fish, cm	7,34	10,4	10,4	11,4	8,8	11,5	9,47	7,71	9,6
Средняя масса рыб, г Average body weight of fish, g	5,68	13,5	14,2	18,5	10	21,6	13,23	9,4	20,5
Коэффициент упитанности Condition factor	1,4	1,2	1,3	1,3	1,5	1,4	1,5	1,7	2

Наибольшее сходство в питании в это время было отмечено между двухлетками и сеголетками кижуча, обе эти группы интенсивно выедали имаго поденок. Вероятно, происходил массовый вылет у данной группы амфибиотических насекомых. Доля их в пище составляла у сеголеток до 83%, а у годовиков — 78%.

Чавыча. В р. Пымта встречалась молодь чавычи трех возрастных групп: сеголетки, двухлетки и трехлетки. Максимальное количество сеголеток чавычи в р. Пымта в 2019–2020 гг. отлавливали в августе. Вероятно, в этот период происходил их массовый скат. Исходя из данных по возрастной структуре производителей чавычи из рек Камчатки, молодь данного вида в основном выходит в море в возрасте 1+ (Попова, Чебанов, 2007). Доля рыб, скатывающихся сеголетками, для р. Камчатки не превышает 6%, для р. Большой варьирует от 3 до 5%, редко достигая 10%. Наряду с этим в эстуарии р. Большой в некоторые годы (1990, 1996, 2001) наблюдали массовый скат сеголеток чавычи (Леман, Чебанова, 2002).

В 2019 г. сеголетки попадались только в августе, в 2020 г. рыбы этой возрастной группы встречались в обловах на протяжении всего

летне-осеннего периода. Примечательно, что даже при относительно большой общей численности молоди лососей в 2019 г. в этот период не встречалась чавыча с пустыми желудками, но накормленность рыб была значительно ниже, чем в 2020 г. (табл. 7). Основными компонентами в пище сеголеток чавычи в р. Пымта являлись имаго амфибиотических насекомых, личинки поденок, хирономид и прочих двукрылых. В осенний период сеголетки чавычи интенсивно выедали икру тихоокеанских лососей. При сравнении спектров питания в период массового ската сеголеток чавычи в разные годы существенных изменений не отмечали, молодь в это время предпочитала выедать личинок поденок (табл. 7).

Молодь старших возрастных групп в 2019 г. попадалась в июне, а в 2020 г. — в августе и сентябре. Рыб с пустыми желудками в оба года исследований не отмечали. Наиболее интенсивно питались двухлетки и трехлетки в июне 2019 г., средние индексы наполнения желудков составляли 160,7 и 276,7‰ соответственно (табл. 8). Двухлетки потребляли имаго амфибиотических насекомых, тогда как трехлетки выедали молодь горбуши, вследствие чего коэффициент

Таблица 7. Состав пищи и биологические показатели сеголеток чавычи в р. Пымта в июне–сентябре 2019–2020 гг.
Table 7. The food composition and biological indices of underyearling Chinook salmon, the Pymta River, June–September, 2019–2020

Компоненты Components	2019	2020			
	Август August	Июнь June	Июль July	Август August	Сентябрь September
Imago Insecta	14,3	22,0	79,9	1,1	5,8
Alia Insecta	—	—	—	—	3,1
Plecoptera larvae	3,7	—	—	6,1	2,8
Ephemeroptera larvae	42,7	11,0	8,2	75,0	4,4
Trichoptera larvae	19,0	—	—	6,4	1,8
Alia Diptera larvae	2,1	36,3	—	2,7	3,2
Chironomidae larvae	9,0	25,2	10,7	7,3	1,3
Chironomidae pupae	9,0	5,5	0,9	0,7	2,8
<i>Lepeophtheirus salmonis</i>	—	—	—	0,7	12,2
Икра лососевых / Salmonid eggs	—	—	—	—	62,6
Прочие / Others	0,2	—	0,3	—	—
Число рыб, экз. / Number of fish, n	29	2	8	35	5
Пустые желудки, % Empty stomachs, %	0	0	12,5	5,7	20
ИНЖ _{ср} , ‰ SFI _{av} , ‰	116,1	135,8	257,4	254,8	178,2
ИНЖ _{max} , ‰ SFI _{max} , ‰	390,0	229,1	932,1	605,8	471,6
Среднее количество организмов на 1 жел., экз. Average number of forage organisms per 1 stomach	8	7	6	9	5
Средняя масса пищевого комка, мг Average weight of food bolus, mg	11,6	4,5	16,8	23,6	35,5
Средняя длина рыб, см Average body length of fish, cm	4,59	2,79	3,77	4,1	4,8
Средняя масса рыб, г Average body weight of fish, g	1,300	0,256	0,823	1,073	1,800
Коэффициент упитанности Condition factor	1,2	1,1	1,3	1,4	1,6

Таблица 8. Состав пищи и биологические показатели молоди чавычи старших возрастных групп в р. Пымта в июне–сентябре 2019–2020 гг.
Table 8. The food composition and biological indices of juvenile Chinook salmon from older groups, the Pymta River, June–September, 2019–2020

Компоненты Components	2019		2020	
	Июнь / June	Август / August	Сентябрь / September	
Возраст / Age	1+	2+	1+	1+
Imago Insecta	60,3	4,0	2,9	5,8
Alia Insecta	—	0,8	0,3	—
Plecoptera larvae	1,0	0,9	17,9	2,8
Ephemeroptera larvae	—	9,7	47,5	4,4
Trichoptera larvae	—	—	22,5	1,8
Alia Diptera larvae	—	0,2	6,2	3,2
Chironomidae larvae	0,4	1,6	0,9	4,4
Chironomidae pupae	1,6	3,0	1,8	2,8
<i>Lepeophtheirus salmonis</i>	—	—	—	12,2
Икра лососевых / Salmonid eggs	36,7	—	—	62,6
Молодь лососей / Juvenile salmon	—	79,8	—	—
Число рыб, экз. / Number of fish, n	4	3	11	1
Пустые желудки, % Empty stomachs, %	0	0	0	0
ИНЖ _{ср} , ‰ SFI _{av} , ‰	160,7	276,7	90,2	46,0
ИНЖ _{мах} , ‰ SFI _{max} , ‰	258,7	483,4	241,3	46,0
Среднее количество организмов на 1 желудок, экз. Average number of forage organisms per 1 stomach	24	28	13	7
Средняя масса пищевого комка, мг Average weight of food bolus, mg	206,8	564,4	56	31,1
Средняя длина рыб, см Average body length of fish, cm	9,5	10,8	7,29	7,89
Средняя масса рыб, г Average body weight of fish, g	13,26	20,91	5,929	6,760
Коэффициент упитанности Condition factor	1,5	1,6	1,5	1,4

степени пищевого сходства между этими возрастными группировками был очень низким (6,6%). В августе 2020 г. молодь чавычи в возрасте 1+ также, как и сеголетки, выедала личинок поденок (47,5%), кроме этого были высоки доли личинок ручейников (22,5%) и веснянок (17,9%). В это время степень пищевого сходства между сеголетками и годовиками была значительной (81,5%). В сентябре спектр питания существенно изменился: годовики в основном потребляли имаго амфибиотических насекомых (83,9%), сеголетки же в основном питались икрой лососевых (табл. 7, 8).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Видовой состав кормовых организмов в нижнем течении р. Пымта был разнообразным как в бентосе, так и в дрифте. Доля кормовых организмов в бентосе составляла более 96%, в дрифте — 83% от общей биомассы гидробионтов.

В питании молоди лососей р. Пымта было обнаружено и определено более 60 видов различных организмов. Основным компонентом были амфибиотические насекомые на разных стадиях развития: они были представлены наибольшим числом видов. По мере сезонной сме-

ны состава бентоса и дрифта менялись спектры питания молоди тихоокеанских лососей. Спектры питания существенно отличались не только у разных видов, но и у разных возрастных групп, что подтверждают невысокие значения коэффициента степени пищевого сходства между ними в течение всего сезона. Весной, в период массового ската горбуши, молодь кижуча и чавычи старших возрастных групп проявляла себя как хищники. В летние месяцы, когда концентрация молоди в нижнем течении была максимальной, молодь чавычи и кижуча выедала наиболее массовые группы крупных амфибиотических насекомых (поденок, веснянок, хирономид), а кета и нерка — личинок и куколок хирономид. В осенний период молодь кижуча и чавычи старших возрастных групп переходила на питание икрой тихоокеанских лососей.

На основании состояния кормовой базы, интенсивности питания, невысокой конкуренции между молодью тихоокеанских лососей разных видов в течение исследуемого периода, можно считать, что условия нагула для рыб в нижнем течении р. Пымта находятся на достаточно хорошем уровне.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ / COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS

Авторы заявляют, что данный обзор не содержит собственных экспериментальных данных, полученных с использованием животных или с участием людей. Библиографические ссылки на все использованные в обзоре данные других авторов оформлены в соответствии с ГОСТом. Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

The authors declare that this review does not contain their own experimental data obtained using animals or involving humans. Bibliographic references to all data of other authors used in the review are formatted in accordance with the state standards (GOST). The authors declare that they have no conflict of interest.

ИНФОРМАЦИЯ О ВКЛАДЕ АВТОРОВ AUTHOR CONTRIBUTIONS

Авторы в равной мере участвовали в сборе и обработке данных, обсуждении полученных результатов и написании статьи.

The authors jointly collected, processed and analyzed the data, discussed the results and wrote the text of article, with equal contribution.

СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

Введенская Т.Л. 2019. Морские вши *Lereophtheirus salmonis* в пище молоди кижуча и нерки в озере Лиственничном (Юго-Восточная Камчатка) / Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : Матер. XX Междунар. науч. конф., посвящ. 150-летию со дня рожд. академика РАН В.Л. Комарова. Отв. ред. А.М. Токранов. Пер. на англ. яз. Е.М. Ненашевой. С. 30–34.

Введенская Т.Л., Попова Т.А., Травина Т.Н., Чистякова А.И., Мешкова М.Г., Хивренко Д.Ю., Зикунва О.В. 2004. Особенности пищевой адаптации заводской молоди лососей в базовых водоемах камчатских лососевых рыбоводных заводов // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 7. С. 261–269.

Введенская Т.Л., Травина Т.Н. 2001. Роль донных беспозвоночных в питании молоди нерки (*Oncorhynchus nerka*, Walbaum) оз. Курильского // Вопр. ихтиологии. Т. 41, № 4. С. 518–524.

Введенская Т.Л., Травина Т.Н., Хивренко Д.Ю. 2003. Бентофауна и питание молоди кеты естественного и заводского воспроизводства в бассейне р. Паратунка (Камчатка) // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 2. Владивосток: Дальнаука. С. 70–80.

Воронова Е.С., Травина Т.Н., Бирюков А.М. 2020. Характеристика покатной миграции и питания молоди кеты в р. Кичиге (Северо-Восток Камчатки) в 2017–2019 гг. // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 59. С. 39–50.

Гриценко О.Ф., Ковтун А.А., Косткин В.К. 1987. Экология и воспроизводство кеты и горбуши. М.: Агропромиздат. 166 с.

Есин Е.В., Чебанова В.В., Леман В.Н. 2009. Экосистема малой лососевой реки Западной Камчатки (среда обитания, донное население и ихтиофауна). М.: Тов-во науч. изданий КМК. 171 с.

Заварина Л.О. 1993. Некоторые данные по биологии молоди кеты р. Камчатки // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 2. С. 67–74.

Заварина Л.О. 2007. Кета (*Oncorhynchus keta*) северо-восточного побережья Камчатки (на примере р. Хайлюля) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 9. С. 96–121.

Заварина Л.О. 2008. Особенности воспроизводства кеты (*Oncorhynchus keta*) северо-восточного побережья Камчатки : Автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.10 / Заварина Лидия Олеговна. М. 25 с.

Зорбиди Ж.Х. 2010. Многолетние тенденции в изменении численности нерестовых подходов и структуры стад камчатского кижуча // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 16. С. 68–83.

Зорбиди Ж.Х., Полынцев Я.В. 2000. Биологическая и морфометрическая характеристика молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walb.) Камчатки // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 5. С. 80–93.

Карпенко В.И., Николаева Е.Т. 1989. Суточный ритм питания и рационы молоди кеты *Oncorhynchus keta* в речной и ранний морской периоды жизни // Вопр. ихтиологии. Т. 29. Вып. 2. С. 318–325.

Кириллова Е.А. 2008. Некоторые особенности биологии молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* первого года жизни в реках Утхолок и Калкавеем (Северо-Западная Камчатка) // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 4. Владивосток: Дальнаука. С. 292–301.

Кириллова Е.А., Кириллов П.И., Павлов Д.С. 2012. Морфоэкологические показатели и питание ранней молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* в период покатной миграции // Изв. РАН. Серия Биологическая. № 5. С. 572–576.

Леванидов В.Я. 1969. Воспроизводство амурских лососей и кормовая база их молоди в притоках Амура // Изв. ТИНРО. Т. 67. 242 с.

Леман В.Н., Чебанова В.В. 2002. Возможности повышения эффективности искусственного разведения кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) и экология заводской молоди в бассейне реки Большая (Западная Камчатка) // Тр. ВНИРО. 2002. Т. 141. С. 215–228.

Методические рекомендации по сбору и определению зообентоса при гидробиологических исследованиях водотоков Дальнего Востока России : Метод. пособие. 2003. М.: ВНИРО, 95 с.

Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Пищепромиздат, 76 с.

Николаева Е.Т. 1968. Некоторые данные о росте и питании мальков камчатской кеты в нерестово-выростных водоемах // Изв. ТИНРО. Т. 64. С. 91–100.

Николаева Е.Т. 1972. Размерно-весовая характеристика и питание молоди кеты в устьях камчатских рек // Изв. ТИНРО. Т. 82. С. 153–164.

Отчет экспедиции по обследованию нерестовых рек Камчатки бассейна реки Немтик в 1955 г. 1956. Петропавловск-Камчатский: Камчатрыбвод. 56 с.

Павлов Д.С., Кириллова Е.А., Кириллов П.И. 2010. Покатная миграция молоди лососевых рыб в р. Утхолок и ее притоках (Северо-Западная Камчатка). Сообщение 1. Покатная миграция молоди первого года жизни // Изв. ТИНРО. Т. 163. С. 3–44.

Попова Т.А., Чебанов Н.А. 2007. Динамика миграции покатной молоди тихоокеанских лососей разных форм воспроизводства (Западная Камчатка) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 9. С. 164–169.

Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 374 с.

Ресурсы поверхностных вод СССР. Камчатка. Т. 20. 1973. Л.: Гидрометиздат, 365 с.

Руководство по изучению питания рыб. 1986. Владивосток: ТИНРО, 31 с.

Смирнов А.И. 1975. Биология размножения и развития тихоокеанских лососей. М.: МГУ, 333 с.

ФГБУН ИБПС ДВО РАН : [сайт]. URL: <http://www.ibpn.ru/onlajn-zhurnal-romantika-rabochikh-budnej/2017/vypusk-v/416-i-ot-parazitov-mozhet-byt-polza>

Чебанова В.В. 2009. Бентос лососевых рек Камчатки. М.: ВНИРО, 172 с.

Шорыгин А.А. 1952. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М.: Пищепромиздат. 267 с.

REFERENCES

Vvedenskaya T.L. Sea louse *Lepeophtheirus salmonis* in the diet of juvenile coho and sockeye salmon in the Listvenichnoye Lake (South-Eastern Kamchatka). *Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters*. Materials of XX International scientific conference Petropavlovsk-Kamchatsky, November 12–13, 2019. Petropavlovsk-Kamchatsky, 2019, pp. 30–34. (In Russian)

Vvedenskaya T.L., Travina T.N., Chistyakova A.I., Meshkova M.G., Khivrenko D.Y., Zikunova O.V. The features of hatchery juvenile salmon feeding adaptation in the Pacific Salmon hatchery watersheds in Kamchatka. *The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2004, vol. 7, pp. 261–269. (In Russian)

Vvedenskaya T.L., Travina T.N. Role of the benthic invertebrate fauna of Lake Kurilskoe in the diet of juvenile sockeye salmon *Oncorhynchus nerka*. *Journal of ichthyology*, 2001, vol. 41, no. 4, pp. 518–524. (In Russian)

Vvedenskaya T.L., Travina T.N., Khivrenko D.Y. Benthic fauna and wild and hatchery juvenile chum salmon feeding in the Paratunka River Basin. *Vladimir Ya. Levanidov's Biennial Memorial Meetings*, 2003, vol. 2. Vladivostok: Dalnauka, pp. 70–80. (In Russian)

Voronova E.S., Travina T.N., Biryukov A.M. Characterization of feeding and downstream migration of juvenile chum salmon in the Kichiga River (North-Eastern Kamchatka) in 2017–2019. *The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2020, vol. 59, pp. 39–50. (In Russian)

Gritsenko O.F., Kovtun A.A., Kostkin V.K. *Ekologiya i vosproizvodstvo kety i gorbushi* [Ecology and reproduction of chum salmon and pink salmon]. Moscow: Agropromizdat, 1987, 166 p.

Esin E.V., Chebanova V.V., Leman V.N. *Ekosistema maloy lososevoy reki Zapadnoy Kamchatki (sreda obitaniya, donnoye naseleniye i ikhtiofauna)* [Ecosystem of the small salmon river of Western Kamchatka (habitat, benthic population and ichthyofauna)]. Moscow: Scientific Society, 2009, 171 p.

Zavarina L.O. Some data on the biology of juvenile chum salmon from the r. Kamchatka. *The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 1993, vol. 2, pp. 67–74. (In Russian)

Zavarina L.O. Chum Salmon (*Oncorhynchus keta*) of the north-east coast of Kamchatka (The Khailulya River stock example). *The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the*

- north-west part of the Pacific Ocean, 2007, vol. 9, pp. 96–121. (In Russian)
- Zavarina L.O. *Osobennosti vosпроизводства kety (Oncorhynchus keta) severo-vostochnogo poberezhya Kamchatki. Avtoreferat disertatsii kandidata biologicheskikh nauk* [Features of the reproduction of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) on the northeastern coast of Kamchatka. Extended Abstract of Cand. sci. (Biol.) Dissertation]. Moscow, 2008, 25 p.
- Zorbidi Zh.H. Long-term trends in spawning run abundance dynamics and structure of Kamchatkan Coho salmon stock. *The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2010, vol. 16, pp. 68–83. (In Russian)
- Zorbidi Z.K., Polyntsev Y.V. Biological and morphometric characteristics of juvenile Coho salmon *Oncorhynchus kisutch* (Walb.) Kamchatka. *The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2000, vol. 5, pp. 80–93. (In Russian)
- Karpenko V.I., Nikolaeva E.T. The diurnal rhythm of feeding and rations of juvenile chum salmon *Oncorhynchus keta* in the river and early marine periods of life. *Journal of Ichthyology*, 1989, vol. 29, issue 2, pp. 318–325.
- Kirillova E.A. Several patterns of biology of young of the year Coho salmon *Oncorhynchus kisutch* in the Utkholok and Kalkaveyem Rivers (Northern-East Kamchatka). *Vladimir Ya. Levanidov's Biennial Memorial Meetings*, 2008, vol. 4. Vladivostok: Dalnauka, pp. 292–301. (In Russian)
- Kirillova E.A., Kirillov P.I., Pavlov D.S. Morphoecological patterns and feeding of Coho salmon *Oncorhynchus kisutch* fry in the period of downstream migration. *Biology Bulletin*, 2012, vol. 39, no. 5, pp. 490–494.
- Levanidov V.Y. Reproduction of Amur salmon and the food supply of their juveniles in the tributaries of the Amur. *Izvestiya TINRO*, 1969, vol. 67, 242 p. (In Russian)
- Leman V.N., Chebanova V.V. Possibilities for increasing the efficiency of artificial breeding of chum salmon *Oncorhynchus keta* (Walbaum) and the ecology of hatchery juveniles in the Bolshaya River basin (Western Kamchatka). *Trudy VNIRO*, 2002, vol. 141, pp. 215–228. (In Russian)
- Metodicheskiye rekomendatsii po sboru i opredeleniyu zoobentosa pri gidrobiologicheskikh issledovaniyakh vodotokov Dalnego Vostoka Rossii* [Guidelines for the collection and determination of zoobenthos during hydrobiological studies of watercourses in the Russian Far East]. Moscow: VNIRO, 2003, 52 p.
- Metodicheskoye posobiye po izucheniyu pitaniya i pishchevykh otnosheniy ryb v yestestvennykh usloviyakh* [Methodological manual for studying nutrition and food relationships of fish in natural conditions]. Moscow: Pishchepromizdat, 1974, 76 p.
- Nikolayeva Y.T. Some data on the growth and nutrition of Kamchatka chum salmon fry in spawning and growing water bodies. *Izvestiya TINRO*, 1968, vol. 64, pp. 91–100. (In Russian)
- Nikolayeva Y.T. Size and weight characteristics and nutrition of juvenile chum salmon in the mouths of Kamchatka rivers. *Izvestiya TINRO*, 1972, vol. 82, pp. 153–164. (In Russian)
- Otchet ekspeditsii po obsledovaniyu nerestovykh rek Kamchatki basseyna reki Nemtik v 1955 g.* [Report of the expedition to survey the spawning rivers of Kamchatka in the Nemtik River basin in 1955]. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatrybvod, 1956, 56 p.
- Pavlov D.S., Kirillova Y.A., Kirillov P.I. Downstream migration in the juvenile of salmonids in the River Utkholok and its tributaries (Northwestern Kamchatka). Message 1. Downstream migration of juveniles of the first year of life. *Izvestiya TINRO*, 2010, vol. 163, pp. 3–44. (In Russian)
- Popova T.A., Chebanov N.A. The dynamics of migration of pacific salmon smolts of different origin (West Kamchatka). *The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2007, vol. 9, pp. 164–169. (In Russian)
- Pravdin I.F. *Rukovodstvo po izucheniyu ryb* [Guide to the Study of Fish]. Moscow, 1966, 374 p.
- Resursy poverkhnostnykh vod SSSR. Kamchatka. T. 20* [USSR Surface Water Resources. Kamchatka. T. 20]. Leningrad: Gidrometizdat, 1973, 365 p.
- Resursy Poverkhnostnykh vod SSSR* [USSR Surface Water Resources]. Leningrad: Gidrometeoizdat, 1973, vol. 20, pp. 33–42.
- Rukovodstvo po izucheniyu pitaniya ryb* [Guide to the Study of Fish Nutrition]. Vladivostok: TINRO, 1986, 31 p.
- Smirnov A.I. *Biologiya, razmnozheniye i razvitiye tikhoookeanskikh lososey* [Biology, reproduction and development of pacific salmon]. Moscow: Moscow State University, 1975, 336p.
- Far Eastern Branch, RAS URL: <http://www.ibpn.ru/onlajn-zhurnal-romantika-rabochikh-budnej/2017/vypusk-v/416-i-ot-parazitov-mozhet-byt-polza>
- Chebanova V.V. *Bentos lososevykh rek Kamchatki* [Benthos of Kamchatka salmon rivers]. Moscow: VNIRO, 2009, 172 p.
- Shorygin A.A. *Pitaniye i pishchevyye vzaimootnosheniya ryb v Kaspiyskom more* [Feeding and

feeding relationships of fish in the Caspian Sea].
Moscow: Pishchepromizdat, 1972, 268 p.

Информация об авторах

Т.Н. Травина — вед. специалист
Камчатского филиала ВНИРО (КамчатНИРО)
А.И. Герлиц — канд. биол. наук, вед. науч.
сотрудник Камчатского филиала ВНИРО
(КамчатНИРО)

Information about the authors

Tatyana N. Travina – Leading Specialist,
Kamchatka Branch of VNIRO (KamchatNIRO)
Alexandra I. Gerlits – Ph. D. (Biology), Leading
Researcher, Kamchatka Branch of VNIRO
(KamchatNIRO)

Статья поступила в редакцию: 19.05.2023
Одобрена после рецензирования: 21.06.2023
Статья принята к публикации: 30.06.2023