

УДК 597-153

КОРМОВАЯ БАЗА МОЛОДИ НЕРКИ НА НЕРЕСТИЛИЩАХ ОЗЕРА КУРИЛЬСКОЕ (КАМЧАТКА)

Т. Л. Введенская



Вед. н. с., Камчатский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии
683000 Петропавловск-Камчатский, Набережная, 18
Тел., факс: (415-2) 41-27-01; 42-59-54
E-mail: vvedenskaya.t.l@kamniro.ru

ОЗЕРО КУРИЛЬСКОЕ, СЕГОЛЕТКИ НЕРКИ, ПИТАНИЕ, КОРМОВАЯ БАЗА РЫБ

Нерестилища, расположенные в мелководной литорали оз. Курильское, заселены преимущественно комарами-звонцами в его западном, восточном и южном районах и малощетинковыми червями — в северном. Сеголетки нерки в начале онтогенеза, при переходе на экзогенное питание, на озерных нерестилищах потребляли в основном комаров-звонцов. Кормовая база рыб в озере довольно сильно различалась по районам (в пределах 0,25–7,92 г/м²); наименьшее обилие гидробионтов отмечено в восточном, наибольшее — в западном районах озера. Потребление пищи сеголетками нерки было относительно высокое (средние значения изменялись от 141,7 до 263,0‰), при этом менее интенсивным оно было в восточном районе озера, а более — в южном. Местами откорма сеголеток нерки в бентали озера являлись только мелководные участки литорали. Глубоководные донные биотопы (нижняя часть литорали с глубины 1 м, сублитораль и профундаль), заселенные ракушковыми рачками, круглыми и малощетинковыми червями, не имели пищевого значения для молоди нерки и не пополняли общую кормовую базу рыб озера.

THE FORAGE BASE OF JUVENILE SOCKEYE SALMON IN SPAWNING GROUNDS OF THE LAKE KURILSKOYE (KAMCHATKA)

Т. Л. Введенская

Leader scientist, Kamchatka Research Institute of Fisheries and Oceanography
683000 Petropavlovsk-Kamchatsky, Naberejnaya, 18
Tel., fax: (415-2) 41-27-01; (415-2) 42-59-54
E-mail: vvedenskaya.t.l@kamniro.ru

KURILSKOYE LAKE, SOCKEYE SALMON YEARLINGS, FEEDING, FORAGE BASE OF FISH

The spawning grounds situated in the shallow littoral zone of Kurilskoye Lake provide a habitat mainly for chironomids in the west, east and south districts and for oligochaete worms in the north district. In spawning grounds sockeye salmon yearlings in their early ontogenesis, when they were changing for exogenous feeding, generally used to consume chironomids. The forage base of fish in the districts of the lake varied extensively (0.25–7.92 g/m²); the forage hydrobionts demonstrated the minimal abundance in the east district and the maximal abundance in the west district of the lake. Sockeye salmon yearling consumption of food was relatively high (the average consumption varied from 141.7 to 263.0‰), over that the consumption was less in the east district and more in the south district. The sites of true sockeye salmon yearling feeding in the lake's benthic were only the shallow littoral sites. The deepwater bottom biotopes (the lower littoral part deeper 1 m, the sublittoral and profundal parts), represented by shell crustaceans, round- and oligochaete worms, did not play any role in juvenile sockeye salmon feeding and made no contribution to the total forage base of fish in the lake.

Озеро Курильское является нерестово-выростным водоемом одного из крупнейших стад тихоокеанских лососей — нерки (*Oncorhynchus nerka*). Для нереста нерка использует различные биотопы — речные, ключевые и мелководные участки в озере. На самых ранних этапах онтогенеза, при переходе с эндогенного питания на экзогенное, молодь начинает питаться беспозвоночными в тех местах, где была отложена икра. В водотоках бассейна озера это время непродолжительное, и основной период ее откорма в бентали, до миграции в пелагиаль, проходит в мелководной зоне литорали, куда она мигрирует из рек и ключей (Селифонов, 1970).

Гидрологические и кормовые условия в литорали влияют на длительность нагула и темп роста сеголеток, а в дальнейшем и на жизнестойкость молоди. Ранее проведенные исследования в литорали оз. Дальнее (Введенская, 1992) выявили особенности этого периода в жизнедеятельности нерки: влияние данных условий на рост, длительность пребывания на мелководье и сроки миграции в пелагиаль. Литоральный период имеет большое значение в формировании численности поколений и является наиболее критическим в онтогенезе рыб (Леванидов, 1964; Кузнецов, 1972; Владимирова, 1973). Основные причины высокой смертности, по мнению некоторых исследователей (Коновалов,

1985), кроются в низкой доступности корма из-за ограниченной подвижности и высокой концентрации мальков нерки и прочих представителей ихтиоценоза. Ферстер (Foerster, 1938, 1968) установил, что смертность молоди нерки наиболее высока в первые 2,5 месяца после выклева из икры и достигает примерно 64,6%. Для молоди нерки оз. Курильское смертность в этот период развития, определенная расчетным путем, колеблется от 19,9 до 91,0% и в среднем составляет 81,4% (Селифонов, 1988).

Исследования, посвященные литоральному периоду сеголеток нерки в оз. Курильское, малочисленны (Введенская, Травина, 2001). Поэтому целью настоящей работы является определение качественного и количественного состава донных сообществ бентали и оценки кормовой базы сеголеток нерки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе представлены результаты ранее проведенных исследований зообентоса в р. Озерная, кл. Золотой и в озере в 1994, 1996–2000 гг. в летние месяцы (июнь–август), а в 1996–2000 гг. и в осенние (сентябрь–октябрь).

Бенталь в Курильском озере представлена тремя зонами: литораль до глубины 5 м, сублитораль до 12 м и профундаль (Николаев, Николаева, 1991). Мелководная литораль развита слабо и составляет всего 1% от общей площади озерной бентали.

Состав и распределение бентосных беспозвоночных зависит от характера грунта (Жизнь..., 1950). В оз. Курильское для всей бентали, в зависимости от глубины залегания, характерны следующие особенности: в мелководной зоне литорали (до глубины 1 м) грунт образован галечно-песчаными отложениями (в западном и южном районах озера отмечено присутствие ила и обрастаний), глубже — песчано-иловыми, в сублиторали — песчано-иловыми и галечниково-иловыми; в профун-

дали — иловыми отложениями (Введенская, Травина, 2001). В кл. Золотой грунт состоит из гальки разных размеров и песка, в р. Озерная, около берега (в затишных местах) — из иловых отложений на песчаной подстилке.

Сбор проб осуществляли на 12 станциях, расположенных на основных нерестилищах нерки. В озере условно выделили четыре района: западный, северный, восточный и южный. Бухта Теплая, обозначенная как ст. 12, расположена в восточном районе. Ее биотопы, подверженные гидротермальному воздействию, рассматриваются отдельно, так как их гидрохимические и температурные условия отличаются от других (Агатова и др., 2004).

Сроки проведения работ и количество собранных проб отображены в таблице 1.

Пробы бентоса в мелководных участках озера (глубина 36–43 см) и в кл. Золотой (глубина 6–18 см) собирали ловушкой Леванидова, площадь облова составляла 0,12 м². В р. Озерная использовали дночерпатель Петерсена, глубина сбора проб варьировала от 52 до 102 см, площадь облова равнялась 0,025 м². В литорали озера с глубины более 1 м (условно названной нижней частью литорали), сублиторали и профундали сбор бентосных проб осуществляли дночерпателем Петерсена (площадь облова 0,025 м²) и трубкой ГОИН (ТГ-1) (площадь облова 0,0038 м²). Работы осуществляли на разрезе ст. Первая Северная – о. Саманг (табл. 2).

Изучение питания молоди нерки проводили в мелководной литорали: в 1991 и 1992 гг. работы выполняли только в западном районе, а в 1996 г. — по всему озеру (табл. 3).

При исследовании содержимого желудков руководствовались общепринятыми методиками (Руководство по изучению..., 1961; Методическое пособие..., 1974). Все расчеты проводили от общего числа рыб в пробе, интенсивность питания оценивали по индексам потребления и количеству пустых желудков. При сравнении пищевых

Таблица 1. Количество обработанных проб зообентоса в бассейне оз. Курильское, экз.

Год, месяц	Озеро, район									Кл. Золотой	Р. Озерная	Б. Теплая
	Западный		Северный		Восточный			Южный				
	Ст. 1	Ст. 2	Ст. 3	Ст. 4	Ст. 5	Ст. 6	Ст. 7	Ст. 8	Ст. 9			
1994, VI–VII	32	–	–	–	–	–	–	–	–	8	17	–
1996, VI–IX	11	11	10	11	10	10	9	11	11	11	11	–
1997, VI–IX	11	12	4	3	3	3	3	3	11	11	11	12
1999, VI, VII, IX	3	2	–	–	–	–	–	–	3	–	2	3
2000, VI–X	10	8	5	–	5	4	3	5	10	–	6	9

Примечание. Станции: 1 — Исток, 2 — Первая Северная, 3 — Вторая Северная, 4 — Восточная, 5 — Оладочная, 6 — Гаврюшка, 7 — Кирушутк, 8 — Хакышин, 9 — Эгамынк, 10 — кл. Золотой, 11 — р. Озерная, 12 — б. Теплая

Таблица 2. Количество проб зообентоса, собранных на глубинах свыше 1 м в 1997 и 1998 гг.

Год, дата	Глубина, м	Количество проб, экз.
1997, 27–28 августа	3,5–160,0	7
8 сентября	4,0–198,0	14
1998, 28–29 июня	2,5–166,0	12
25 июля	1,0–155,0	13
30 августа	2,5–106,0	11
19 сентября	2,0–146,0	11

Таблица 3. Количество обработанных в разные годы желудков молоди нерки с озерных нерестилищ, экз.

Год, месяц	Район			
	Западный	Северный	Восточный	Южный
1991, VI	60	—	—	—
1992, VII–VIII	80	—	—	—
1996, VI–IX	107	157	381	276

спектров рыб использовали метод Шорыгина (1952).

На рисунке 1 представлена схема оз. Курильское и отмечены станции, на которых собирали пробы. Исследования глубоководной бентали осуществляли на разрезе р. Первая Северная – о. Саманг.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Биотопическое распределение зообентоса на мелководье

Состав бентосных беспозвоночных представлен различными группами и в зависимости от расположения биотопа имеет свои характерные особенности (табл. 4).

Так, в южном районе озера, на двух исследованных нерестилищах, было обнаружено наибольшее (ст. Этамынк) и наименьшее (ст. Хакыцин) число таксонов, соответственно 13 и 8. В западном районе озера и б. Теплая число групп донных гидробионтов составляло по 12, в северном и восточном районах — 8 и 11. В р. Озерная и кл. Золотой насчитывалось по 10 групп гидробионтов в каждом водотоке.

Западный район. Донные биотопы в этом районе озера в летние месяцы были заселены, главным образом, комарами-звонцами (*Chironomidae*). Они преобладали во все годы проведения исследований, как по численности, так и по биомассе, исключение — данные за 1994 г. (табл. 5). В это время относительная численность личинок понижалась до 57,1%, а биомасса комаров-звонцов — до 18,1%. Столь значительные изменения в донных

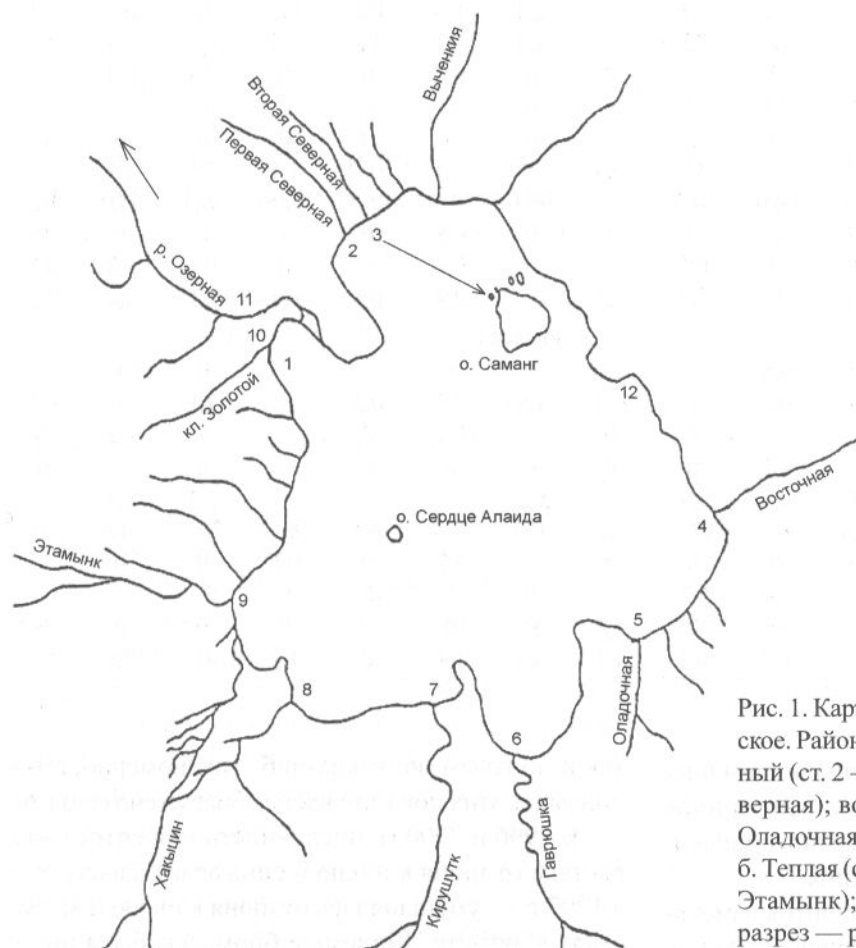


Рис. 1. Карта-схема станций в бассейне оз. Курильское. Район озера: западный (ст. 1 — Исток); северный (ст. 2 — Первая Северная, ст. 3 — Вторая Северная); восточный (ст. 4 — Восточная, ст. 5 — Оладочная, ст. 6 — Гаврюшка, ст. 7 — Кирушутк); б. Теплая (ст. 12); южный (ст. 8 — Хакыцин, ст. 9 — Этамынк); кл. Золотой (ст. 10); р. Озерная (ст. 11); разрез — р. Первая Северная – о. Саманг

Таблица 4. Встречаемость зообентоса в мелководной литорали озера, в р. Озерная и кл. Золотой

Таксон	Озеро, район									Кл. Золотой	Р. Озерная	Б. Теплая
	Западный		Северный		Восточный			Южный				
	Ст. 1	Ст. 2	Ст. 3	Ст. 4	Ст. 5	Ст. 6	Ст. 7	Ст. 8	Ст. 9			
Nematoda	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Oligochaeta	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Planaria	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+
Mollusca	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	+
<i>Gammarus lacustris</i>	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	+
<i>Crangonyx sp.</i>	+	+	+	-	+	+	+	+	+	-	+	+
Ostracoda	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+
Hydracarina	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Chironomidae	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Alia Diptera	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Ephemeroptera	+	+	-	-	+	-	-	-	+	+	-	-
Plecoptera	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Trichoptera	+	+	-	+	+	-	-	-	+	+	-	+
Tardigrada	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-
Всего	12	11	9	10	11	9	8	8	13	10	10	12

Примечание. «+» — присутствие, «-» — отсутствие организмов. Обозначение станций как в таблице 1

Таблица 5. Относительное содержание (%) основных групп зообентоса в западном районе в летний период в разные годы

Таксон	Июнь					Июль					Август		
	1994	1996	1997	1999	2000	1994	1996	1997	1999	2000	1996	1997	2000
Численность													
Nematoda	7,9	0,2	1,7	3,3	0,1	0,9	0,2	1,7	0,2	0,2	0	16,2	1,4
Oligochaeta	18,8	0,4	1,6	1,0	0,3	2,5	1,0	2,0	1,3	0,4	4,7	6,3	1,4
Planaria	0	0	0	0	0	0	0	0,2	0	0	8,8	0,4	0
<i>Crangonyx sp.</i>	4,9	0	0	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ostracoda	5,4	0	0	0,6	0	0,7	0	0	0	0	0	0	0
Hydracarina	3,8	+	1,2	1,0	3,7	0,4	+	1,0	0,1	1,4	3,5	1,4	2,4
Chironomidae larvae	57,1	98,7	93,1	94,0	94,3	95,3	98,1	91,5	98,3	97,6	80,7	74,0	93,5
Alia Diptera larvae	+	0	0,2	0	0	+	0	0,5	0	+	0	0	0
Plecoptera larvae	+	+	0	0	0,1	0	0	0,2	0	0	0,2	0,3	0,1
Прочие	2,1	0,7	2,2	0	1,5	0,2	0,7	2,9	0,1	0,4	2,1	1,4	1,2
Биомасса													
Nematoda	0,1	0,1	0,1	0,5	+	0,1	+	+	+	+	0	+	+
Oligochaeta	53,8	8,2	1,1	0,2	+	26,1	1,8	7,7	0,2	+	7,1	35,0	0,1
Planaria	0	0	0	0	0	0	0	0,2	0	0	+	0,2	0
<i>Crangonyx sp.</i>	0,1	0	0	0,7	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Hydracarina	0,2	0,6	1,0	0,8	0,9	+	0,2	+	+	+	5,3	0,4	1,3
Chironomidae larvae	18,1	86,0	88,3	97,6	98,4	59,7	93,4	81,7	99,8	98,2	78,2	61,8	93,0
Alia Diptera larvae	8	0	0,8	0	0	6,9	0	8,7	0	0,1	0	0	0
Plecoptera larvae	18,1	2,1	0	0	0,3	0	0	+	0	0	5,4	+	0,9
Trichoptera larvae	1,1	0	0	0	0	5,8	0	0	0	0	0	0	0
Прочие	0,5	3,1	8,7	0,2	0,4	1,4	4,6	1,7	0	1,7	4,0	2,6	4,7

Примечание. Знак «+» — менее 0,1%

биоценозах были обусловлены уменьшением численности самых крупных особей комаров-звонцов в связи с их вылетом и появлением многочисленных мелких личинок нового поколения.

Численность и биомасса гидробионтов изменялись в широком диапазоне как в течение сезона,

так и по годам, но каких-либо закономерностей в динамике этих показателей не обнаружено (табл. 6).

В 1996 и 2000 гг. численность зообентоса возрастала от июня к июлю и снижалась в августе, а в 1997 г. — уменьшалась от июня к июлю и возрастала в августе. Динамика биомассы была иной:

Таблица 6. Количественные показатели зообентоса в западном районе озера по годам в летний период

Год	Численность, тыс. экз./м ²			Биомасса, г/м ²			Средняя	
	Июнь	Июль	Август	Июнь	Июль	Август	тыс. экз./м ²	г/м ²
1994	1,6	15,9	—	0,81	2,06	—	—	—
1996	53,5	87,6	77,8	1,80	8,48	18,38	72,9	9,15
1997	11,6	2,9	7,4	3,07	0,20	1,08	7,3	1,45
1999	60,5	7,5	—	3,72	0,49	—	—	—
2000	12,9	90,5	45,5	2,54	14,97	6,16	49,6	7,89

в 1996 г. она повышалась к августу, в 1997 г. понижалась в июле по сравнению с июнем и августом, в 2000 г. возрастала от июня к июлю и снижалась в августе.

Динамика численности и биомассы гидробионтов в исследованных донных биоценозах зависела только от одной группы животных — комаров-звонцов. Резкое увеличение биомассы в августе 1996 г., по сравнению с предыдущим месяцем, происходило при снижении численности. Столь значительные изменения в популяции этих насекомых определялись метаморфозом — численность уменьшалась из-за превращения некоторой части популяции в имаго, а биомасса увеличивалась за счет интенсивного роста и, соответственно, появления более крупных личинок IV возраста. В июле 2000 г. изменения в биоценозах также зависели от комаров-звонцов: резкое увеличение их количества определялось появлением многочисленной молоди этих насекомых (63% от всей численности комаров), а их биомасса — присутствием крупных личинок IV возраста.

В годы исследований максимальная численность отмечена в июле 2000 г., а биомасса — в августе 1996 г.

Средние показатели обилия зообентоса, в летние месяцы, рассчитанные для трех лет, показали, что наиболее интенсивное развитие гидробионтов в этом районе озера происходило в 1996 г., наименее интенсивное — в 1997 г.

В осенние месяцы, также как и в летние, донные биотопы были образованы в основном комарами-звонцами (табл. 7).

Второе место в формировании биоценозов принадлежало круглым (Nematoda) и малощетинковым (Oligochaeta) червям. Такая особенность отмечена в многолетнем аспекте для сентября. В октябре, из имеющихся данных только за один год (2000 г.), в формировании структуры численности практически одинаковое значение имели малощетинковые черви и комары-звонцы, тогда как в био-

Таблица 7. Относительное содержание (%) и среднемесячные значения численности (тыс. экз./м²) и биомассы (г/м²) основных групп зообентоса в осенний период в разные годы

Таксон	Сентябрь				Октябрь
	1996	1997	1999	2000	2000
Численность					
Nematoda	3,5	24,9	9,3	+	+
Oligochaeta	0,2	11,1	6,2	9,5	49,7
Hydracarina	1,8	0	13,9	11,3	1,5
Chironomidae larvae	93,4	57,7	69,1	75,9	48,3
Прочие	1,1	6,3	1,5	3,3	0,5
Средняя численность	106,2	2,6	11,3	32,4	11,1
Биомасса					
Oligochaeta	0,1	38,5	0,3	0,7	9,8
Hydracarina	1,2	0	2,8	3,7	1,4
Chironomidae larvae	92,4	53,2	93,3	85,5	81,3
Chironomidae pupae	0	0	3,3	5,8	0
Alia Diptera larvae	0	0	0	2,3	7,5
Прочие	6,3	8,3	0,3	2	0
Средняя биомасса	9,14	0,14	2,65	4,62	0,56

Примечание как в таблице 5

массе исключительная роль принадлежала последним. Для этого периода, также как и в летние месяцы, самую высокую численность и биомассу обнаружили в 1996 г.

Северный район. Состав зообентоса в этом районе в течение сезона и по годам представлен в таблице 8. Так, в июне по численности доминировали малощетинковые черви, а субдоминантами были личинки комаров-звонцов (1996 г.), клещи (Hydracarina) (1997 г.) и крангониксы (*Crangonyx* sp.) (1999 г.). В формировании биомассы наибольшее значение имели малощетинковые черви в 1996 и 1997 гг., крангониксы — в 1999 г., личинки комаров-звонцов — в 2000 г.

В июле значение малощетинковых червей в бентосе снижалось, соответственно возрастала роль других беспозвоночных. Самыми многочисленными в 1996 и 1997 гг. были комары-звонцы, а в 2000 г. значение малощетинковых червей и комаров-звонцов было примерно одинаковым. Соотношение гидробионтов в биомассе также отличалось. В 1996 и 1997 гг. доминировали самые многочисленные комары-звонцы, тогда как в 2000 г. — личинки двукрылых, среди которых наибольшую биомассу образовывали немногочисленные, но крупные по размерам долгоножки (Tipulidae).

В августе значение малощетинковых червей вновь возрастало, по численности они занимали первое, а личинки комаров-звонцов — второе место. При формировании биомассы соотношение

Таблица 8. Относительное содержание (%) основных групп зообентоса в северном районе в летний период в разные годы

Таксон	Июнь				Июль			Август		
	1996	1997	1999	2000	1996	1997	2000	1996	1997	2000
Численность										
Nematoda	3,0	0,2	0	0,2	9,2	1,4	1,4	3,1	0,3	10,9
Oligochaeta	64,1	41,7	50,7	84,4	14,2	25,6	39,7	78,8	48,8	55,3
<i>Crangonyx</i> sp.	0	0,9	37,5	1,9	0,3	0	6,3	0,6	0,1	1,3
Ostracoda	0	0,1	0	0,1	0	0	0,1	0	0,3	1,5
Hydracarina	0	37,1	1,5	3,0	0	2,1	4,0	2,3	4,6	1,4
Chironomidae larvae	30,3	19,4	9,6	7,7	74,3	68,6	36,3	12,0	44,4	26,5
Alia Diptera larvae	0	0,4	0	0,4	+	0,4	11,1	0	0,1	1,4
Plecoptera larvae	0,2	0	0	1,6	+	0,5	0,8	1,7	0,8	+
Прочие	2,4	0,2	0,7	0,7	2,0	1,4	0,3	1,5	0,6	1,7
Биомасса										
Nematoda	2,0	+	0	+	+	+	0,1	+	+	1,2
Oligochaeta	75,7	82,2	3,0	14,3	17,7	44,0	2,2	82,9	65,8	5,8
<i>Crangonyx</i> sp.	0	+	89,7	0,8	+	0	0,8	+	+	0,4
Hydracarina	3,0	3,2	0,4	2,3	0,3	0	1,0	0,5	0,9	0,6
Chironomidae larvae	17,5	4,2	6,0	44,6	74,3	52,3	36,1	9,6	31,2	33,5
Chironomidae pupae	0	0,5	0	0	0	0	0	0	0,5	21,7
Alia Diptera larvae	0	1,9	0	7,6	6,1	1,1	59,1	0	+	36,1
Trichoptera larvae	0	7,9	0,9	0	0	0	0	0	0	0
Plecoptera larvae	0,2	0,1	0	21,2	1,3	+	0,1	1,5	0,1	0,4
Прочие	1,6	0	0	9,2	0,3	2,6	0,6	5,5	1,5	0,3

Примечание. + — менее 0,1%

организмов изменялось по-иному: в 1996 и 1997 гг. наибольшая масса принадлежала малощетинковым червям, а в 2000 г. — комарам-звонцам и прочим двукрылым.

Динамика численности и биомассы зообентоса в течение июня–августа и по годам различалась (табл. 9).

В 1996 г. численность гидробионтов возрастала от июня к июлю и снижалась в августе; в 1997 и 2000 гг., наоборот, — повышалась к августу. В 1999 г., из имеющихся данных только за июнь, можно отметить, что по сравнению с предыдущими годами за этот месяц численность и биомасса были ниже, но более близкими с таковыми за 2000 г. Средние показатели обилия гидробионтов в июне–августе в этом районе озера наибольших значений достигали в 1996 г., в следующем году они

понижались в 1,6–1,3 раза, наименьшие значения отмечены в 2000 г.

В осенние месяцы в зообентосе преобладали малощетинковые черви и комары-звонцы, а в единственной пробе за октябрь наибольшую биомассу составили личинки прочих двукрылых (в основном долгоножки) (табл. 10).

Обилие зообентоса в сентябре по годам изменялось довольно широко, причем наибольшая численность не соответствовала таковой биомассе (табл. 11). Согласно имеющимся за 2000 г. данным, в сентябре и октябре отмечено резкое снижение гидробионтов, как их численности, так и биомассы в октябре. Столь значительное изменение обилия организмов в донных биотопах в это время обусловлено изменением температуры воды в сторону ее уменьшения.

Восточный район. В этом районе озера в летние месяцы самой большой численности достигали малощетинковые черви и комары-звонцы: в 1996 г. преобладали первые, а в 2000 г. — вторые. Значение беспозвоночных в формировании биомассы было иным и также различалось по годам. В 1996 г. в июне–июле наибольшую биомассу составили личинки двукрылых (36,9%), гаммарусы (*Gammarus lacustris*) и олигохеты, а в августе — только олигохеты и комары-звонцы; тогда как в 2000 г. последние

Таблица 9. Количественные показатели зообентоса в северном районе в летний период в разные годы

Год	Численность, тыс. экз./м ²			Биомасса, г/м ²			Средняя	
	Июнь	Июль	Август	Июнь	Июль	Август	тыс. экз./м ²	г/м ²
1996	8,4	14,1	10,0	0,81	2,99	1,49	10,9	1,77
1997	7,2	5,4	7,8	1,58	0,45	1,82	6,8	1,28
1999	3,4	—	—	0,57	—	—	—	—
2000	3,5	2,9	5,8	0,20	0,54	0,56	4	0,43

Таблица 10. Относительное содержание (%) основных групп зообентоса в северном районе в осенний период в разные годы

Таксон	Сентябрь				Октябрь
	1996	1997	1999	2000	2000
	Численность				
Nematoda	6,0	4,2	1,8	1,9	+
Oligochaeta	81,6	65,7	41,5	55,1	21,0
<i>Crangonyx</i> sp.	2,0	13,6	0	+	0
Ostracoda	0,7	0,7	0	0	8,5
Hydracarina	0,5	2,3	1,2	0,8	16,5
Chironomidae larvae	8,3	9,4	53,7	39,3	46,0
Alia Diptera larvae	0,2	1,1	0	0	4,0
Plecoptera larvae	0,6	1,1	1,8	0,4	4,0
Прочие	0,1	1,9	0	2,5	0
	Биомасса				
Oligochaeta	93,9	86,8	10,3	49,4	+
<i>Crangonyx</i> sp.	0,3	3,3	0	0,3	0
Hydracarina	+	+	1,5	0,4	3,1
Chironomidae larvae	4,0	6,9	65,0	34,0	12,5
Chironomidae pupae	0	0	0	1,7	0
Alia Diptera larvae	+	+	0	2,2	65,6*
Trichoptera larvae	0,2	0	0	6,3	0
Plecoptera larvae	0,5	+	22,6	5,0	18,8
Прочие	1,1	3,0	0,6	0,7	0

Примечание. + — менее 0,1%, * — долгоножки

Таблица 11. Количественные показатели зообентоса в северном районе в осенний период в разные годы

Год	Численность, тыс. экз./м ²		Биомасса, г/м ²	
	Сентябрь	Октябрь	Сентябрь	Октябрь
1996	6,7	—	1,17	—
1997	1,1	—	0,18	—
1999	8,2	—	0,33	—
2000	11,2	0,2	1,00	0,06

преобладали в течение всего летнего периода (табл. 12).

Степень заселенности беспозвоночными озерных нерестилищ в 1996 и 2000 гг. представлена в таблице 13.

Численность гидробионтов в течение летнего периода в годы исследований возрастала от июня к июлю и снижалась в августе. В динамике биомассы отмечены некоторые различия: в 1996 г. она была такой же, как и в численности, тогда как в 2000 г. биомасса повышалась от июня и в августе достигала наибольшей величины. Такое, казалось бы, несоответствие численности и биомассы в 2000 г. происходило вследствие появления в июне очень большого количества только что отродившихся комаров-звонцов нового поколения (96%), биомасса которых была очень низкой.

Таблица 12. Относительное содержание (%) основных групп зообентоса в восточном районе в летний период в разные годы

Таксон	Июнь		Июль		Август	
	1996	2000	1996	2000	1996	2000
	Численность					
Nematoda	8,5	0,1	7,9	2,1	1,3	0,1
Oligochaeta	56,4	3,2	49,2	10,6	53,9	2,8
<i>Crangonyx</i> sp.	7,4	+	5,3	0,5	10,8	0
Hydracarina	2,0	1,3	2,3	9,0	2,6	0,2
Chironomidae larvae	20,2	94,2	33,8	72,3	29,0	83,4
Plecoptera larvae	5,0	0,4	0,6	2,7	1,6	9,6
Прочие	0,5	0,8	0,9	2,8	0,8	4,0
	Биомасса					
Nematoda	13,8	+	1,5	0,2	0,1	+
Oligochaeta	19,1	0,8	24,8	18,0	44,5	0,9
Planaria	0	0	0	0,6	3,2	0
<i>Gammarus lacustris</i>	0	0	29,4	0	0	0
<i>Crangonyx</i> sp.	0,9	+	1,3	0,1	2,4	0
Hydracarina	0,4	1,4	1,0	3,6	1,1	+
Chironomidae larvae	6,6	71,3	17,9	61,2	44,1	48,2
Chironomidae pupae	0	4,9	0,7	3,5	0,6	10,7
Alia Diptera larvae	58,8	6,5	18,3	6,5	0,8	6,3
Ephemeroptera larvae	0	3,7	0	0	0,2	0,5
Trichoptera larvae	0	0,5	4,6	4,9	0,2	0
Plecoptera larvae	0,4	10,4	0,5	1,0	2,6	33,4
Прочие	0	0,5	0	0,4	0,2	0

Примечание как в таблице 5

Таблица 13. Количественные показатели зообентоса в восточном районе в летние месяцы в разные годы

Год	Численность, тыс. экз./м ²			Биомасса, г/м ²			Средняя	
	Июнь	Июль	Август	Июнь	Июль	Август	тыс. экз./м ²	г/м ²
1996	2,2	5,5	4,3	0,46	0,56	0,47	4,0	0,5
2000	24,4	11,8	5,3	1,04	1,35	1,56	13,8	1,32

Средние значения обилия беспозвоночных в летние месяцы были значительно выше в 2000 г. (по сравнению с 1996 г.): численность превосходила в 3,5, а биомасса в 2,6 раза.

В сентябре донные биотопы были заселены комарами-звонцами, им принадлежала наибольшая численность и биомасса (табл. 14).

Обилие гидробионтов на четырех исследованных нерестилищах изменялось в широком диапазоне, наиболее заселенными были донные биотопы на ст. 5 (бухта Оладочная), наименее заселенными — на ст. 4 (бухта Восточная).

Бухта Теплая. Особое расположение бухты (обусловившее минимальное влияние штормов), более высокая температура воды и наличие в грунте большого количества органики, в виде ли-

Таблица 14. Относительное содержание (%) основных групп зообентоса и количественная характеристика их в восточном районе в сентябре 1996 г.

Таксон	Численность,	Биомасса,
Oligochaeta	12,1	6,7
<i>Gammarus lacustris</i>	+	9,7
Hydracarina	4	6,1
Chironomidae larvae	79,8	72,1
Chironomidae pupae	1,4	4,6
Прочие	2,7	0,8
Средняя численность, тыс экз./м ²	3,9	
Средняя биомасса, г/м ²		0,6

Примечание как в таблице 5

стового опада, служащего хорошим кормом для некоторых гидробионтов (Монаков, 1998), определяли присутствие в грунте ресничных червей (*Planaria*), брюхоногих моллюсков (*Gastropoda*) и гаммарусов (табл. 15).

В летний период в формировании численности и биомассы значение тех или иных организмов довольно широко изменялось по месяцам и годам, но в общем, характеризуя население донных биоценозов в этой бухте, отметим, что наибольшее значение имели комары-звонцы и черви (преобладали малощетинковые и ресничные). Среди других организмов можно выделить гаммарусов, мол-

люсков и клещей, которые играли также значительную роль в исследуемых биоценозах.

Динамика заселенности мелководной литорали беспозвоночными довольно сильно изменялась в течение летних месяцев, при этом также отмечены существенные различия по годам (табл. 16).

Максимальные значения беспозвоночных в донных биоценозах обнаружены в 1997 г.: численности — в июне, а биомассы — в августе. Очень высокой численностью характеризовались малощетинковые черви, а биомассой — гаммарусы, малощетинковые черви, комары-звонцы, ресничные черви и моллюски.

В сентябре состав населения в донных биоценозах в отдельные годы имел свои характерные особенности (табл. 17). В 1997 г. по численности и биомассе преобладали малощетинковые черви, в 1999 г. — личинки комаров-звонцов, а в 2000 г. по численности — черви (круглые и малощетинковые), по биомассе — гаммарусы.

Наибольшее обилие зообентоса, также как и в летние месяцы, отмечено в 1997 г. (табл. 17).

Ю ж н ы й р а й о н. В этом районе озера донные биотопы в летний период были заселены главным образом комарами-звонцами, исключением стал июнь, когда в биоценозах преобладали малощетинковые черви (1996 и 1997 гг.) и крапчатиксы (1999 г.) (табл. 18).

Таблица 15. Относительное содержание (%) основных групп зообентоса в б. Теплая в летний период в разные годы

Таксон	Июнь			Июль			Август	
	1997	1999	2000	1997	1999	2000	1997	2000
	Численность							
Nematoda	0,1	19,8	1,0	0,8	0,3	4,3	0,2	8,4
Oligochaeta	98,6	39,6	39,1	38,1	39,1	82,4	23,8	5,4
Planaria	0	0	1,0	35,9	0	1,0	27,6	0
Mollusca (Gastropoda)	0	0	7,8	2,8	0	1,3	3,6	0
<i>Gammarus lacustris</i>	0	0	0,5	1,2	17,2	0,1	0,7	2,1
Ostracoda	0	0	0	0	0	0	0,2	4,5
Hydracarina	0,2	0	43,8	14,2	16,2	3,8	21,9	38,1
Chironomidae larvae	1,0	39,6	6,8	6,0	26,6	7,0	21,2	39,2
Прочие	0,1	1,0	0	1,0	0,6	0,1	0,8	2,3
	Биомасса							
Nematoda	+	6,7	+	+	+	2,1	+	0,7
Oligochaeta	76,0	10,0	3,3	12,2	2,1	30,0	20,1	0,4
Planaria	0	0	+	37,4	0	0,3	13,5	0
Mollusca (Gastropoda)	0	0	50,4	22,5	0	4,7	13,4	0
<i>Gammarus lacustris</i>	0	0	15,4	6,1	43,7	4,0	28,5	20,2
Hydracarina	4,6	0	15,9	7,2	3,7	6,5	5,0	10,8
Chironomidae larvae	19,3	70,0	15,0	12,7	49,1	48,4	18,0	53,1
Chironomidae pupae	0	0	0	1,4	0	1,3	1,5	14,1
Alia Diptera larvae	0	13,3	0	0,4	0	0	0	0
Прочие	0,1	0	0	0,1	1,4	2,7	0	0,7

Примечание как в таблице 5

Таблица 16. Количественные показатели зообентоса в б. Теплая в летний период в разные годы

Год	Численность, тыс. экз./м ²			Биомасса, г/м ²			Средняя	
	Июнь	Июль	Август	Июнь	Июль	Август	тыс. экз./м ²	г/м ²
1997	45,3	5,2	8,8	0,58	0,47	1,75	19,8	0,93
1999	0,8	2,5	—	0,03	0,49	—	—	—
2000	0,9	11,3	4,2	0,11	0,31	0,68	5,5	0,37

Обилие беспозвоночных в этом районе озера в летний период различалось по месяцам и годам (табл. 19).

В 1996 г. численность гидробионтов в июне и июле была одинаковой, а в августе значительно возрастала, тогда как биомасса характеризовалась повышением от июня к июлю и снижением в августе. В 1997 и 2000 гг. увеличение обилия зообентоса происходило от июня к июлю, и резкое снижение — в августе.

Характеризуя, в общем, заселенность нерестилищ бентосными беспозвоночными в летние месяцы и в разные годы в южном районе, можно заключить, что численность и биомасса зообентоса наибольших значений достигали в 1996 г. В 1997 г. происходило снижение обилия зообентоса, а в 2000 г. оно вновь возрастало, но не достигало уровня 1996 г.

Таблица 18. Относительное содержание (%) основных групп зообентоса в южном районе в летний период в разные годы

Таксон	Июнь				Июль				Август		
	1996	1997	1999	2000	1996	1997	1999	2000	1996	1997	2000
Численность											
Nematoda	1,0	0,5	5,2	3,7	1,0	1,2	1,0	12,7	3,0	1,5	34,6
Oligochaeta	65,9	96,8	31,2	12,3	47,6	25,8	2,6	19,8	10,9	10,4	9,0
Planaria	12,9	0,3	0	1,9	3,0	0	0	0	0,1	0	0
Crangonyx sp.	0,8	0,5	57,1	0,1	0,3	1,3	0	0	0,7	0	0
Hydracarina	0,4	0,4	0,6	2,5	1,3	0,5	4,6	16,3	1,1	0	0
Chironomidae larvae	17,2	1,2	5,8	69,7	41,2	70,4	91,8	48,7	81,3	84,0	56,4
Chironomidae pupae	+	0,1	0	3,6	0,5	0,2	0	1,3	0,7	3,2	0
Alia Diptera larvae	0,2	0	0	2,4	1,0	0,4	0	0,4	0,1	0	0
Plecoptera larvae	1,5	0,1	0	3,0	3,8	0,1	0	0,7	1,0	0,8	0
Прочие	0,1	0,1	0,1	0,8	0,3	0,1	0	0,1	1,1	0,1	0
Биомасса											
Oligochaeta	85,7	55,7	1,3	0,5	22,1	17,0	+	0,4	15,3	9,3	0,4
Planaria	3,5	0,3	0	0,5	2,3	0	0	0	0,2	0	0
Gammarus lacustris	0	0	0	0	3,7	0	0	0	0,1	0	0
Crangonyx sp.	0,1	+	94,8	+	+	0,2	0	0	0,1	0	0
Chironomidae larvae	6,6	0,4	3,9	66,9	57,2	79,6	98,9	85,7	76,2	88,4	97,5
Chironomidae pupae	1,2	+	0	14,8	0,3	0,5	0	7,0	4,7	2,3	0
Alia Diptera larvae	1,9	0	0	7,5	12,3	1,4	0	2,4	0,5	0	0
Ephemeroptera larvae	0	0	0	1,7	0	0	0	0,1	0	0	0
Plecoptera larvae	0,6	4,4	0	7,4	1,5	+	0	2,4	2,3	+	0
Trichoptera larvae	0	39,0	0	0	0	0	0	0,8	0	0	0
Прочие	0,4	0,2	0	0,3	0,6	1,3	1,1	1,2	0,6	+	2,1

Примечание как в таблице 5

Таблица 17. Относительное содержание (%) основных групп зообентоса и средние значения численности (тыс. экз./м²) и биомассы (г/м²) гидробионтов в б. Теплая в сентябре в разные годы

Таксон	Численность			Биомасса		
	1997	1999	2000	1997	1999	2000
Nematoda	1,1	14,6	33,4	0,1	0,9	8,8
Oligochaeta	56,2	10,9	53,6	78,9	0,9	11,0
Planaria	3,9	0	0	2,5	0	0
Mollusca						
(Gastropoda)	15,9	0	0	2,4	0	+
Gammarus lacustris	0	5,2	0,4	0	18,5	49,5
Ostracoda	0,2	0	1,2	+	0	9,8
Hydracarina	9,2	7,3	7,9	2,9	2,2	7,4
Chironomidae larvae	13,4	62,0	3,3	13,2	77,5	8,5
Chironomidae pupae	0	0	0,1	0	0	2,4
Plecoptera larvae	0	0	+	0	0	2,5
Прочие	0,1	0	0,1	0	0	+
Средняя	7,7	1,6	7,2	1,13	0,23	0,35

Примечание как в таблице 5

Во все годы наблюдений в осенний период (сентябрь) зообентос в литоральных биоценозах состоял в основном из амфибиотических насекомых, среди которых наибольшее значение имели комары-звонцы (табл. 20).

Таблица 19. Количественные показатели зообентоса в южном районе в летний период в разные годы

Год	Численность, тыс. экз./м ²			Биомасса, г/м ²			Средняя	
	Июнь	Июль	Август	Июнь	Июль	Август	тыс. экз./м ²	г/м ²
1996	8,0	8,0	10,4	1,25	2,82	1,38	8,8	1,82
1997	3,2	4,6	0,3	0,32	0,72	0,02	2,7	0,35
2000	4,3	7,6	3,1	0,97	1,54	0,69	5	1,07

Общая численность и биомасса зообентоса очень сильно изменялись по годам: численность колебалась в пределах 0,3–29,9 тыс. экз./м², а биомасса — 0,03–7,35 г/м². Максимальные значения зообентоса отмечены в 2000 г.

К л ю ч З о л о т о й. На нерестовых участках ключа, во все годы проведения исследований, основными структурными единицами в формировании зообентосных сообществ были две группы беспозвоночных — малощетинковые черви и личинки двукрылых (преимущественно комары-звонцы) (табл. 21).

Таблица 20. Относительное содержание (%) основных групп зообентоса и средние значения численности (тыс. экз./м²) и биомассы (г/м²) гидробионтов в южном районе в сентябре в разные годы

Таксон	Численность				Биомасса			
	1996	1997	1999	2000	1996	1997	1999	2000
Nematoda	0,8	2,8	3,0	1,8	+	+	0,1	0,1
Oligochaeta	7,3	14,7	+	8,3	3,1	25,5	+	1,7
Crangonyx sp.	2,9	0	0	0,8	1,0	0	0	0,1
Hydracarina	3,4	4,4	0	1,2	2,4	1,8	0	2,2
Chironomidae larvae	81,2	66,4	94,9	80,2	79,9	50,9	95,2	68,1
Chironomidae pupae	0,5	0	1,0	3,7	4,9	0	2,3	15,0
Psychodidae larvae	—	1,4	0	0	0	14,5	0	0
Alia Diptera larvae	0,1	0	0	+	2,2	0	0	0,3
Ephemeroptera larvae	—	+	1,0	0	0	7,3	2,3	0
Plecoptera larvae	2,5	10,3	0	2,7	3,6	+	0	10,2
Trichoptera larvae	0,6	0	0	0,1	1,9	0	0	0,6
Прочие	0,7	0	0,1	1,2	1,0	0	0,1	1,7
Средняя	3,6	0,3	4,1	29,9	0,26	0,03	0,90	7,35

Примечание как в таблице 5

Таблица 21. Относительное содержание (%) основных групп зообентоса в кл. Золотой в летний период в разные годы

Таксон	Июнь			Июль			Август	
	1994	1996	1997	1994	1996	1997	1996	1997
	Численность							
Nematoda	1,2	1,7	13,4	12,1	0,9	8,7	2,2	5,5
Oligochaeta	96,3	22,3	34,3	67,1	2,7	10,2	8,4	23,3
Hydracarina	0,8	0,9	6,6	1,6	2,1	2,9	0,8	1,8
Chironomidae larvae	0,5	71,9	40,0	16,6	92,9	71,2	87,2	61,3
Alia Diptera larvae	0,5	0,6	3,8	0,9	0,5	5,6	0,1	3,7
Plecoptera larvae	0,2	2,0	0,9	0,3	0,4	1,0	1,0	3,5
Прочие	0,3	0,6	1,0	1,4	0,5	0,4	0,3	0,9
	Биомасса							
Oligochaeta	81,7	15,0	21,7	58,2	3,2	11,4	11,7	18,6
Planaria	0	0,2	+	9,4	0	0	0,3	0
Hydracarina	0,2	0,6	16,0	0,2	1,0	1,6	2,2	0,5
Chironomidae larvae	2,3	52,7	12,3	1,5	66,6	22,5	75,9	63,5
Alia Diptera larvae	2,2	6,4	41,5	0,4	16,0	45,5	2,6	0,2
Ephemeroptera	3,8	8,5	+	24,0	3,5	4,3	2,8	0
Plecoptera larvae	1,5	16,2	8,5	2,2	9,6	13,4	3,8	13,0
Trichoptera larvae	8,3	0,1	0	3,9	0	0,2	0	0
Прочие	0	0,3	0	0,2	0,1	1,1	0,7	4,2

Примечание как в таблице 5

По годам роль перечисленных беспозвоночных в формировании структуры биоценозов была неоднозначной. В 1994 г. в течение всего летнего периода доминировали малощетинковые черви, в 1996 г. таковыми были комары-звонцы, тогда как в 1997 г. по численности преобладали комары-звонцы, а по биомассе — в июне–июле прочие личинки двукрылых, в августе — личинки комаров-звонцов.

Количественные показатели зообентоса в ключе представлены в таблице 22. Из имеющихся неполных данных за сезон следует, что численность и биомасса зообентоса очень сильно изменялись в течение летних месяцев и по годам. Так, наибольшая численность была отмечена в августе 1996 г., и определялась она комарами-звонцами; а наибольшая биомасса — в июне 1994 г. (малощетинковыми червями).

Таблица 22. Количественные показатели зообентоса в кл. Золотой в разные годы

Год	Численность, тыс. экз./м ²			Биомасса, г/м ²			Средняя	
	Июнь	Июль	Август	Июнь	Июль	Август	тыс. экз./м ²	г/м ²
1994	52,5	21,7	—	4,59	1,53	—	—	—
1996	32,9	27,2	56,9	2,31	1,25	2,01	39	1,86
1997	0,4	1,9	2,0	0,05	0,19	0,2	1,4	0,15

В динамике численности и биомассы зообентоса в летний период по годам общих особенностей не обнаружено. В 1996 г. численность и биомасса понижались от июня к июлю, и в августе происходило увеличение численности в два, а биомассы — в полтора раза, тогда как в 1997 г., при общей очень низкой заселенности донных биотопов беспозвоночными, увеличение количественных показателей гидробионтов происходило от июня к августу.

Средние, за летний период, значения численности и биомассы беспозвоночных в бентосе достигали больших величин в 1996 г. и самых низких — в 1997 г.

В сентябре, по сравнению с летними месяцами, в зообентосе возрастала роль комаров-звонцов, и они доминировали по численности и биомассе (табл. 23).

Степень заселенности донных биотопов в сентябре в годы исследований очень сильно различалась. В 1996 г. общая численность гидробионтов достигала колоссальных величин, тогда как их биомасса была не очень высокой. Такое, казалось бы, несоответствие объясняется появлением многочисленных комаров-звонцов нового поколения (их численность от всех донных гидробионтов составляла 98,0%).

Таблица 23. Относительное содержание (%) основных групп зообентоса и средние значения численности (тыс. экз./м²) и биомассы (г/м²) гидробионтов в кл. Золотой в сентябре в разные годы

Таксон	Численность		Биомасса	
	1996	1997	1996	1997
Oligochaeta	0,3	1,6	1,5	34,9
Chironomidae larvae	99,2	96,3	94,4	48,2
Chironomidae pupae	+	1,0	+	14,7
Alia Diptera larvae	0,3	0,1	1,1	1,6
Plecoptera larvae	0	0,1	1,4	0
Прочие	0,2	0,9	1,6	0,6
Средняя	375,4	19,6	6,31	0,67

Примечание как в таблице 5

Река Озерная. В летний период донные биотопы в реке были заселены в большей степени комарами-звонцами и в меньшей — малощетинковыми и круглыми червями, роль прочих беспозвоночных была незначительной (табл. 24).

Общая численность и биомасса гидробионтов очень сильно различались в течение июня–августа и по годам (табл. 25).

Максимальная численность гидробионтов отмечена в августе 1996 г., а биомасса — в июле 1999 г. Обилие зообентоса в июне–августе в разные годы имело существенные различия. В динамике заселенности донных биотопов в 1996 и 1997 гг. отмечено возрастание ее от июня к августу. Несколько иной она была в 2000 г. — численность и биомасса зообентоса повышались от июня к июлю и снижались в августе. Средние величины численности и биомассы гидробионтов за летний период наибольших значений достигали в 1996 г., в другие года эти показатели были ниже, примерно в 3–4 и в 2,5 раза, соответственно.

В сентябре основными структурными компонентами в формировании речных донных биоценозов по-прежнему оставались личинки комаров-звонцов (табл. 26).

Очень высокую численность и биомассу они и другие представители зообентоса образовывали в 1996 г., в последующие годы эти показатели значительно снижались, но, тем не менее, характеризовались высокими величинами.

Сравнительная характеристика донных биоценозов на мелководье

Состав организмов в мелководной литорали озера, реки и ключа представлен различными беспозвоночными (табл. 27).

Наибольшее значение имели две группы животных — комары-звонцы и малощетинковые чер-

Таблица 24. Относительное содержание (%) основных групп зообентоса в р. Озерная в летний период в разные годы

Таксон	Июнь				Июль				Август		
	1994	1996	1997	2000	1994	1996	1997	2000	1996	1997	2000
Численность											
Nematoda	37,5	49,3	26,8	8,1	19,2	10,4	4,7	6,9	4,6	9,1	4,6
Oligochaeta	19,8	13,8	22,6	2,9	26,8	10,5	8,7	3,7	2,2	19,5	5,0
Ostracoda	1,4	0,5	3,3	2,9	0,7	0,3	4,6	1,4	0,7	2,5	0,6
Hydracarina	0,6	0,1	0,6	0,6	0	0,1	0,1	0,2	0,1	0,2	0,4
Chironomidae larvae	33,9	35,6	45,2	84,8	50,4	78,5	81,6	87,5	92,0	66,9	89,2
Chironomidae pupae	2,2	0,2	1,3	0	0,7	0,1	0,3	0,3	0,3	1,7	0
Tardigrada	2,5	0,3	0,1	0,3	1,9	0,1	0	0	0	0	0
Прочие	2,1	0,2	0,1	0,4	0,3	0	0	0	0,1	0,1	0,2
Биомасса											
Nematoda	1,8	5,2	+	0,4	0,1	2,4	0,4	0,5	0,5	0,6	0,5
Oligochaeta	27,8	18,7	34,8	0,1	27,6	6,6	13,7	0,2	2,5	22,1	0,4
Chironomidae larvae	54,5	74,4	62,0	99,0	68,5	88,0	82,5	97,2	95,8	72,7	96,3
Chironomidae pupae	8,8	1,5	2,9	0	2,0	0,3	2,7	2,0	0,8	4,2	0
Alia Diptera larvae	3,8	0,1	0	0	1,7	2,7	0	0	0	0	0
Прочие	3,3	0,2	0,3	0,5	0,1	0	0,7	0,1	0,4	0,4	2,8

Примечание как в таблице 5

Таблица 25. Количественные показатели зообентоса в р. Озерная в летний период в разные годы

Год	Численность, тыс. экз./м ²			Биомасса, г/м ²			Средняя	
	Июнь	Июль	Август	Июнь	Июль	Август	тыс. экз./м ²	г/м ²
1994	59,2	23,3	—	19,21	12,72	—	—	—
1996	108,1	154,1	241,8	12,69	21,67	29,64	168	21,33
1997	16,9	47,2	66,2	6,56	6,86	12,94	43,5	8,79
1999	—	140,6	—	—	65,09	—	—	—
2000	13,8	78,0	76,2	3,81	15,18	8,81	56	9,27

ви, и, в зависимости от расположения исследуемых биотопов, им принадлежала роль либо доминанты, либо субдоминанты.

В озерных бентосных сообществах, расположенных в восточном, южном и западном районах, преобладали комары-звонцы, в северном — малощетинковые черви, в реке и ключе — комары-звонцы.

Общая численность и биомасса зообентоса на озерных, речных и ключевых нерестилищах различалась в сезонном и межгодовом аспектах (табл. 28).

Согласно имеющимся данным за июнь–сентябрь в годы исследований, более интенсивное развитие беспозвоночных происходило в 1996 г. на всех нерестилищах, и максимальные значения численности и биомассы гидробионтов отмечены в реке (рис. 2).

Биотопическое распределение зообентоса в глубоководной бентали

На Камчатке исследования бентали на разных глубинах были проведены И.И. Куренковым (1972),

Таблица 26. Относительное содержание (%) основных групп зообентоса и средние значения численности (тыс. экз./м²) и биомассы (г/м²) гидробионтов в р. Озерная в сентябре в разные годы

Таксон	Численность,			Биомасса,		
	1996	1997	1999	1996	1997	1999
Nematoda	21,5	5,4	1,9	2,1	0,3	0,1
Oligochaeta	12,8	12,7	3,8	13,9	12,4	0,1
Ostracoda	0,7	1,8	1,0	0,1	0,2	0,1
Hydracarina	0	0	1,9	0	0	0,3
Chironomidae larvae	64,8	79,6	89,4	83,5	86,5	97,7
Chironomidae pupae	0,1	0,1	1,0	0,3	0,4	1,7
Прочие	0,1	0,4	1,0	0,1	0,2	0
Средняя	305,6	54,8	29,1	38,30	11,23	8,45

Примечание как в таблице 5

И.М. Леванидовой и В.Я. Леванидовым (1972) в оз. Азабачье. Они отмечали обилие комаров-звонцов в сублиторали и профундали, где максимальная глубина составляет 33,5 м.

В оз. Курильское глубоководные донные биотопы были обследованы до глубины 198 м (максимальная глубина в озере составляет 314 м). Состав беспозвоночных представлен в большей степени червями (круглые и малощетинковые), ракушковыми ракообразными (Ostracoda), и в меньшей степени — личинками комаров-звонцов и тихоходками (Tardigrada) (табл. 29). Распределение перечисленных организмов находилось в зависимости от глубины биотопа. Эта связь четко прослеживалась как в сезонном аспекте, так и по годам. Отмечена общая закономерность в формировании донных биоценозов, и она проявлялась сле-

Таблица 27. Относительное содержание (%) основных групп зообентоса в бассейне оз. Курильское в летний период

Таксон	Район				Кл. Золотой	Р. Озерная
	Западный	Северный	Восточный	Южный		
Численность						
Nematoda	2,7	3,0	3,3	6,0	5,7	16,5
Oligochaeta	3,4	50,3	29,3	30,2	33,1	12,3
Planaria	0,8	0,1	0,2	1,7	0	0,1
<i>Crangonyx</i> sp.	0,4	4,9	4,0	5,5	0	0,2
Ostracoda	0,6	0,2	0,3	0	0,2	1,7
Hydracarina	1,5	5,6	2,9	2,5	2,2	0,3
Chironomidae larvae	89,4	32,9	55,5	51,6	55,2	67,8
Alia Diptera larvae	0,1	1,4	0,4	0,4	2,0	0
Plecoptera larvae	0,1	0,6	3,3	1,0	1,2	0
Прочие	1,0	1,0	0,8	1,1	0,4	1,1
Биомасса						
Nematoda	0,1	0,3	2,6	0,3	0,3	1,1
Oligochaeta	11,9	39,3	17,9	18,9	27,7	14,0
<i>Gammarus lacustris</i>	0	0	4,9	0,3	0	0,2
<i>Crangonyx</i> sp.	0,1	9,2	0,8	8,7	0	0
Hydracarina	0,8	1,2	1,0	0,3	2,8	0,1
Chironomidae larvae	79,6	30,9	29,9	60,1	37,2	81,0
Chironomidae pupae	0	2,3	14,5	2,8	0	2,3
Alia Diptera larvae	1,9	11,2	15,1	2,4	14,3	0,8
Ephemeroptera larvae	0	0	1,2	0,2	5,8	0
Plecoptera larvae	2,3	2,5	6,9	1,7	8,5	0
Trichoptera larvae	0,8	0,9	3,4	3,6	1,6	0,1
Tardigrada	2,5	2,1	0,2	0	0	0
Прочие	0	0,1	1,6	0,7	1,8	0,4

Таблица 28. Количественные показатели зообентоса в бассейне оз. Курильское в июне–сентябре в разные годы

Год	Численность, тыс. экз./м ²				Биомасса, г/м ²			
	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Июнь	Июль	Август	Сентябрь
Западный								
1996	53,5	87,6	77,8	106,2	1,78	8,48	18,38	9,14
1997	11,6	2,9	7,4	2,6	3,07	0,20	1,08	0,14
2000	12,9	9,0	45,5	32,4	2,54	14,97	6,16	4,60
Северный								
1996	8,4	14,1	10,0	6,7	0,81	2,99	1,49	1,17
1997	7,2	5,4	7,8	1,1	1,58	0,45	1,82	0,17
2000	3,5	2,9	5,8	11,2	0,20	0,54	0,55	1,00
Восточный								
1996	2,2	5,5	4,3	3,8	0,459	0,562	0,473	0,83
2000	24,4	11,8	5,3	–	1,037	1,348	1,561	–
Южный								
1996	8,1	8,0	10,4	3,6	1,25	2,82	1,38	0,26
1997	3,2	4,6	0,3	0,3	0,32	0,72	0,02	0,03
2000	4,3	7,6	3,1	29,9	0,97	1,54	0,69	7,35
Кл. Золотой								
1996	32,9	27,2	56,9	375,4	2,31	1,25	2,01	6,31
1997	0,4	1,9	2,0	19,6	0,05	0,19	0,20	0,67
Р. Озерная								
1996	108,2	154,1	241,8	305,6	12,69	21,67	29,64	38,30
1997	16,9	47,2	66,2	54,8	6,56	6,86	12,94	11,23
2000	13,8	78,0	76,2	–	3,81	15,18	8,81	–

Таблица 29. Относительное содержание основных групп зообентоса в 1997 и 1998 гг., % по численности

Таксон	Июнь			Июль			Август			Сентябрь							
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3					
	1998	1998	1998	1998	1998	1998	1997	1998	1998	1997	1998	1997	1998				
Черви, в т.ч.	88,6	74,6	68,2	71,7	70,2	83,7	89,6	78,5	91,0	54,0	81,1	84,4	79,0	55,6	84,4	43,5	80,6
Nematoda	79,1	34,9	27,6	50,4	49,4	68,7	10,6	58,8	44,3	26,2	46,5	20,4	34,1	11,1	20,6	25,3	50,0
Oligochaeta	9,5	39,7	40,6	21,3	20,8	15,0	79,0	19,7	46,7	27,8	34,6	64,0	44,9	44,5	63,8	18,2	30,6
Ostracoda	0	17,5	27,6	0,1	6,5	8,1	0	5,1	3,3	43,6	15,2	0,6	0,8	33,3	10,4	53,9	11,1
Chironomidae	8,4	0	0,9	23,3	0	0,8	10,4	11,4	4,6	2,1	2,8	14,4	19,3	0	4,5	1,8	8,3
Tardigrada	0	6,3	0,9	3,3	20,8	7,4	0	4,3	0	0,2	0,9	0	0,3	11,1	0,7	0,3	0
Прочие	3,0	1,6	2,4	1,6	2,5	0	0	0,7	1,1	0,1	0	0,6	0,6	0	0	0,5	0

Примечание: 1 — нижняя часть литорали, 2 — сублитораль, 3 — профундаль. Жирным курсивом выделена доминанта

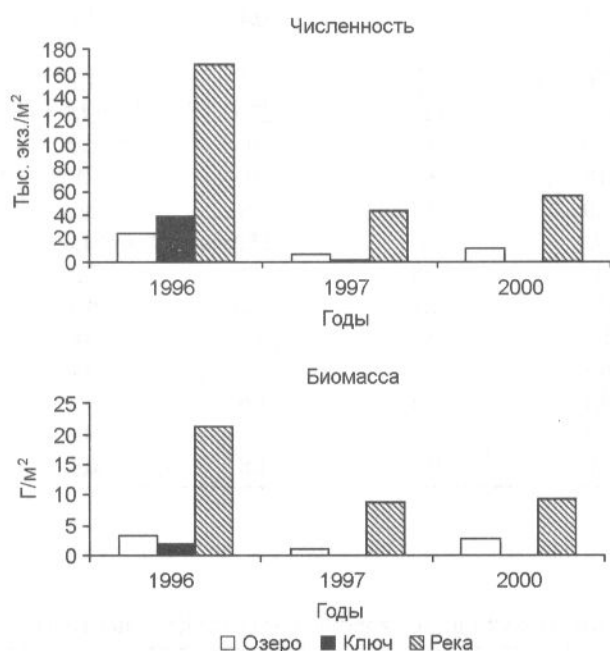


Рис. 2. Средние значения обилия зообентоса в летний период в разные годы

дующим образом. Известно, что в мелководной литорали оз. Курильское на глубине 30–50 см самыми массовыми обитателями являются комары-звонцы — до 90,0% (Введенская, Травина, 2001). С увеличением глубины встречаемость их резко снижалась, и примерно с глубины 1 м доля этих насекомых в формировании численности биоценозов уже находилась в пределах 8,4–23,3%. Соответственно, возрастало значение других животных, таковыми были круглые и малощетинковые черви. Каких-либо закономерностей в распределении этих двух групп животных по глубинам не обнаружено: те или другие из них доминировали на разных глубинах (табл. 29). Немаловажное значение в глубоководной бентали принадлежало третьей группе организмов — ракушковым рачкам (Ostracoda). Они обитали на глубинах свыше 5 м, тогда как на меньших — отсутствовали или были немногочисленными.

Состав червей отличался большим разнообразием: круглые были представлены 70 видами (Гагарин, 2004), малощетинковые — 43 таксонами, 26 из которых идентифицировались до уровня видов (Timm, 1999; Timm, Vvedenskaya, 2006). Популяция ракушковых рачков состояла из одного вида — *Cytherissa lacustris*, и все рачки имели на створках коричнево-красный налет, образованный кристаллами пирита.

Общая численность зообентоса на разных глубинах изменялась в широком диапазоне: в 1997 г. от 0,3 до 29,5 тыс. экз./м², и наибольшее количество было обнаружено на глубинах 100 (в августе — 26,3 тыс. экз./м²) и 115 м (в сентябре — 29,5 тыс. экз./м²); в 1998 г. колебания численности были более широкими — от 0,5 до 206,9 тыс. экз./м², максимум отмечен на глубине 4,8 м, в переходной зоне литораль–сублитораль. Столь высокую численность образовывали круглые черви.

Степень заселенности донных биотопов с увеличением глубины имела тенденцию к понижению (рис. 3). Но в 1998 г. в июле (69,6 тыс. экз./м²) и сентябре (73,0 тыс. экз./м²) в сублиторали отмечали резкое увеличение численности зообентоса за счет присутствия в бентали круглых и малощетинковых червей, соответственно.

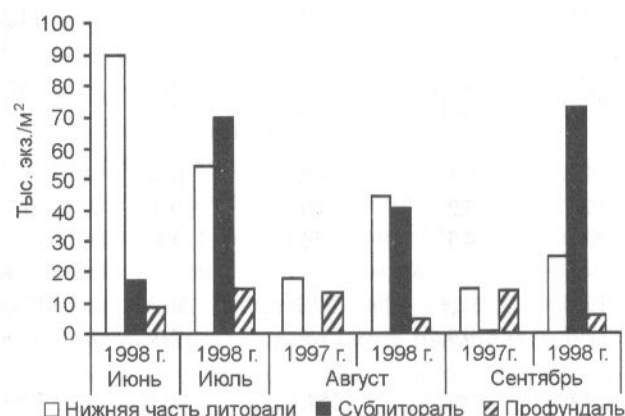


Рис. 3. Средние значения численности зообентоса по глубинам в 1997 и 1998 гг.

Характеристика питания молоди нерки на нерестилищах

Общеизвестно (Крогиус, 1948; Валетов, Иванов, 1987; Введенская, 1991), что в озерах сеголетки нерки до миграции в пелагиаль обитают в мелководной зоне литорали, где находят обильную пищу. В озерах Камчатки нагул сеголеток нерки в литорали может быть очень кратковременным или длиться от одного до трех месяцев (Сынкова, 1951; Симонова, 1972; Введенская, 1992).

В оз. Курильское сеголетки нерки появляются в литорали после распаления льда, где они обитают с июня до середины августа (в некоторых районах озера встречаются и в сентябре). Мелководные участки в это время хорошо прогреваются, происходит развитие беспозвоночных, и для них создаются благоприятные кормовые условия. В августе кормовая база ухудшается, в связи с массовым вылетом амфибиотических насекомых (Введенская, Травина, 2001). К этому времени прогревается верхний 10-метровый слой пелагиали (0 м — 9°C, 10 м — 6°C), происходит развитие кормового планктона (Миловская, Бонк, 2004), и сеголетки нерки в массе мигрируют в пелагиаль.

Нагул сеголеток нерки в литорали, по сравнению с пелагиалью, очень кратковременный, но литоральный период для нее является стартовым, так как происходит переход с эндогенного питания на экзогенное. В это время они являются эврифагами. В их рационе встречались насекомые (комары-звонцы, ручейники, поденки, веснянки) на разных стадиях метаморфоза, низшие ракообразные

(циклопы, дафнии, харпактициды, хидорусы), яйца насекомых и детрит. Сеголетки нерки добывали корм на всех горизонтах: в придонном слое, в толще воды, на границе «вода-воздух», и высасывали за воздушными насекомыми из воды. Из всех обнаруженных в пище организмов наибольшее значение имели комары-звонцы, и они составляли основу пищи сеголеток нерки на всех озерных нерестилищах (табл. 30).

Интенсивность питания по годам на отдельных нерестилищах различалась. Так, в западном районе в 1991 и 1992 гг. потребление корма сеголетками нерки было практически одинаковым, тогда как в 1996 г. — значительно выше. В других районах озера индексы потребления изменялись в пределах 141,7–263,0‰, и наименьшая масса в желудках сеголеток нерки обнаружена на нерестилищах, расположенных в восточном и северном, а наибольшая — в южном районах озера.

Исходя из особенностей состава пищевого спектра нерки, можно утверждать, что не все обитатели донных биотопов являются пищевыми объектами. Исключая их из общего зообентоса, мы имеем реальные значения кормового зообентоса для нерки на озерных нерестилищах, расположенных в разных районах озера (табл. 31).

Способность к избирательности питания в большей или меньшей степени присуща всем без исключения животным (Ивлев, 1953). Индекс элективности у сеголеток нерки по отношению к комарам-звонцам и прочим личинкам насекомых на всех нерестилищах всегда был выше 0, что под-

Таблица 30. Состав пищи (% от массы) и интенсивность питания сеголеток нерки в литорали озера в 1991, 1992 и 1996 гг.

Таксон	Район					
	Западный			Северный	Восточный	Южный
	1991	1992	1996	1996		
Комары-звонцы	51,3	75,1	91,2	89,7	82,0	90,1
Прочие личинки насекомых	14,9	0	3,4	2,1	4,3	2,6
Прочие имаго насекомых	4,3	9,0	4,1	3,4	11,7	3,4
Ракообразные	28,6	12,4	0,4	4,6	1,8	3,1
Прочие	0,9	3,6	0,9	0,2	0,2	0,8
Средний индекс потребления, ‰	114,9	113,3	178,8	149,2	141,7	263,0
Доля пустых желудков, %	30	8	12	25	24	11

Примечание. Жирным курсивом выделена доминанта

Таблица 31. Общий и кормовой зообентос в мелководной литорали в 1996 г., г/м²

Район	Июнь		Июль		Август		Средняя	
	Общий	Кормовой	Общий	Кормовой	Общий	Кормовой	Общий	Кормовой
Западный	1,80	1,59	8,48	7,90	18,38	14,37	9,55	7,92
Северный	0,81	0,14	2,99	2,44	1,49	0,16	1,76	0,83
Восточный	0,46	0,30	0,56	0,23	0,47	0,23	0,50	0,25
Южный	1,25	0,11	2,82	2,00	1,38	1,09	1,82	1,34

тверждает избирательность последних сеголетками нерки (Биоэнергетика..., 1983).

В западном районе озера биомасса кормовых организмов была самой высокой, далее следовали южный, северный и восточный. Наибольшее потребление пищи сеголетками нерки отмечено в южном районе озера, тогда как в западном районе, где обилие кормовых организмов превосходило все другие биотопы озера, интенсивность питания была ниже.

В речных и ключевых биотопах наибольшее обилие кормового бентоса характерно для р. Озерная, при общей биомассе зообентоса, равной 21,33 г/м², кормовой составляет 19,41 г/м², а в кл. Золотой — 1,86 и 1,25 г/м², соответственно. В этих биотопах в основном встречались комары-звонцы и малощетинковые черви, первым принадлежала роль доминанты, вторым — субдоминанты. Поэтому во время нагула или миграции к морю кормовые условия в реке и ключе для молоди нерки были благоприятными.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сеголетки нерки в начале онтогенеза, при переходе на внешнее питание, обитают на озерных нерестилищах, расположенных в мелководной литорали, и период нагула, в основном, приходился на июнь–август. Температура воды в это время повышалась от 5,1 (июнь) до 9,3°C (август), и, как следствие, происходило интенсивное развитие зообентоса. В биотопах, расположенных в западном, восточном и южном районах, зообентос состоял преимущественно из комаров-звонцов, в северном — из малощетинковых червей. В питании сеголеток нерки исключительное значение имели комары-звонцы, которые встречались на всех стадиях метаморфоза. Кормовая база сеголеток нерки в литорали озера различалась: наибольшая биомасса кормового зообентоса отмечена в западном (7,92 г/м²), наименьшая — в южном (1,34), северном (0,83) и восточном (0,25 г/м²) районах. Больше потребление пищи сеголетками нерки происходило в южном районе озера (263,0‰), далее следовали западный (178,8‰), северный (149,2‰) и восточный (141,7‰).

Отличительной особенностью оз. Курильское является заселение его донных биотопов, с глубины более одного метра, круглыми и малощетинковыми червями и ракушковыми рачками. Эти организмы не имели пищевого значения для молоди нерки и поэтому являлись пищевыми тупиками. В других озерах, например в оз. Азабачье, основными обитателями глубоководной бентали были комары-звонцы (Куренков, 1972; Леванидова, Лева-

нидов, 1972). Длительность литорального периода в онтогенезе нерки оз. Азабачье очень кратковременна, и рыбы, практически не задерживаясь на мелководье, мигрируют в пелагиаль, где интенсивно откармливаются куколками и имаго комаров-звонцов (Белоусова, 1974). У массовых обитателей бентали — личинок комаров-звонцов — в весенне-летний период происходит метаморфоз, и они поднимаются к поверхности водоема. Так как личинок-звонцов в пище нерки не обнаружено, то можно заключить, что даже при их обилии на дне — в сублиторали и профундали, молодь нерки на такие глубины не опускается, а потребляет куколок в верхних горизонтах, а имаго — с поверхности водоема.

Местами откорма сеголеток нерки в бентали оз. Курильское, также как и в других озерах Камчатки, были только мелководные участки литорали. Глубоководные биоценозы, образованные круглыми и малощетинковыми червями и ракушковыми рачками, не пополняли кормовую базу молоди нерки.

БЛАГОДАРНОСТИ

При проведении работ большую помощь оказала Т.С. Вшивкова, сотрудница БПИ ДВО РАН, которая участвовала в начальном этапе исследований донных биотопов. Выражаю благодарность за участие в организации, сборе и обработке полевого материала сотрудникам нашего института А.В. Маслову, С.Н. Безрукову, В.А. Дубынину, Д.Ю. Хивренко, и особую признательность — Т.Н. Травиной.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Азатова А.И., Лапина Н.М., Торгунова Н.И., Сапожников В.В., Миловская Л.В. 2004. Органическое вещество и скорости его трансформации в нерестово-нагульных озерах Камчатки // Водные ресурсы. Т. 31. № 6. С. 691–701.
- Белоусова С.П. 1974. Питание молоди красной (*Oncorhynchus nerka* Walb.) в оз. Азабачьем // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 90. С. 81–92.
- Биоэнергетика и рост рыб. 1983. Под ред. У. Хора, Д. Рендолла, Дж. Бретта. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 406 с.
- Валетов В.А., Иванов Н.О. 1987. Экологические особенности питания молоди озерного лосося *Salmo salar* L. Morfa sebago girard в реках Северного Приладожья // Сб. науч. Тр. Гос. НИИ оз. и реч. хоз-ва. С. 79–87.
- Введенская Т.Л. 1991. Пищевой спектр и интенсивность питания сеголеток нерки в литорали озера

- Дальнего (Камчатка) // Исследования биологии и динамики числ. пром. рыб камчатского шельфа. Петропавловск-Камчатский. С. 55–64.
- Введенская Т.Л.* 1992. Питание и пищевые взаимоотношения рыб в литорали оз. Дальнего (Камчатка): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 25 с.
- Введенская Т.Л., Травина Т.Н.* 2001. Роль донной фауны беспозвоночных озера Курильское в питании молоди нерки *Oncorhynchus nerka* // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 4. С. 518–524.
- Владимирова В.И.* 1973. Влияние скорости роста производителей на выживаемость и численность потомства у рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 13. Вып. 6. С. 963–976.
- Гагарин В.Г.* 2004. Некоторые тобрилиды (Nematoda, Tobrilidae) оз. Курильское (п-ов Камчатка, Россия) // Зоол. журн. Т. 83. № 5. С. 526–535.
- Жизнь пресных вод СССР. 1950. Под ред. акад. Е.Н. Павловского и проф. В.И. Жадина. М.-Л. Т. 3. С. 1–910.
- Ивлев В.С.* 1953. Экспериментальная экология питания рыб. М., 252 с.
- Коновалов С.М.* 1985. Факторы, лимитирующие численность и биомассу тихоокеанских лососей // Биология исследования лососевых: Сб. науч. тр. Ин-та биол. моря. Владивосток. ДВНЦ АН СССР. С. 5–25.
- Крогиус Ф.В.* 1948. Зависимость численности красной (*Oncochynchus nerka* Walb.) от условий размножения и биологии молоди: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л., 17 с.
- Кузнецов В.А.* 1972. Характер роста личинок и молоди некоторых пресноводных рыб на разных этапах развития // Вопр. ихтиологии. Т. 12. Вып. 3. С. 479–489.
- Куренков И.И.* 1972. Гидробиологическая характеристика озера Азабачьего по материалам 1949–1963 гг. // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 82. С. 33–50.
- Леванидов В.Я.* 1964. О связи между плотностью заполнения нерестилищ и эффективностью нереста амурских лососей // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 55. С. 65–73.
- Леванидов В.Я.* 1976. Биомасса и структура донных биоценозов малых водотоков Чукотского полуострова // Пресноводная фауна Чукотского полуострова. Тр. Биолого-почв. ин-та ДВНЦ РАН СССР. Т. 36 (139). С. 104–122.
- Леванидова И.М., Леванидов В.Я.* 1972. Бентос озера Азабачьего // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 82. С. 51–92.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М., 252 с.
- Миловская Л.В., Бонк Т.В.* 2004. Состояние пелагического зоопланктонного сообщества оз. Курильское в фертилизационный и постфертилизационный периоды (1980–2000 гг.) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана: Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 7. С. 94–102.
- Монаков А.В.* 1998. Питание пресных беспозвоночных. М., 319 с.
- Николаев С.А., Николаева Е.Т.* 1991. Некоторые аспекты лимнологической классификации нерковых озер Камчатки // Исследования биологии и динамики промысловых рыб Камчатского шельфа. Петропавловск-Камчатский. Вып. 1. Ч. 1. С. 3–17.
- Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях. 1961. М.: АН СССР, 263 с.
- Симонова Н.А.* 1972. Питание мальков красной на нерестилищах и их кормовая база // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 82. С. 179–191.
- Селифонов М.М.* 1970. Вопросы роста молоди красной оз. Курильского // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 78. С. 33–41.
- Селифонов М.М.* 1988. Некоторые черты биологии и колебания численности нерки бассейна реки Озерной (Камчатка) // Проблемы фертилизации лососевых озер Камчатки. Владивосток: ТИНРО. С. 114–129.
- Сынкова А.И.* 1951. О питании тихоокеанских лососей в камчатских водах // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 34. С. 105–121.
- Шорыгин А.А.* 1952. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М.: Пищепромиздат, 253 с.
- Foerster R.E.* 1938. Mortality trend among young sockeye salmon (*Oncochynchus nerka*) during varicus stage of lake residence // J. Fish. Res. Board. Can. Vol. 4. № 5. P. 184–191.
- Foerster R.E.* 1968. The sockeye salmon *Oncochynchus nerka* // Bull. Fish. Res. Board. Can. № 162, 422 p.
- Timm T.* 1999. Newsletter on Enchytraeidae. № 6. P. 11–14.
- Timm T., Vvedenskaya T.* 2006. Oligochaeta (Annelida) lake Kurilskoe, Kamchatka Peninsula // Species Diversity. 11. P. 225–244.