

УДК 597.553.2:597-153

## КОРМОВАЯ БАЗА МОЛОДИ ЛОСОСЕЙ В БАССЕЙНАХ РЕК БОЛЬШАЯ И ПАРАТУНКА (КАМЧАТКА)

*В.В. Чебанова (ВНИРО)*

В связи с возросшим в последнее время интересом к искусственному воспроизводству лососей, в целом, и совершенствованию биотехники выпуска, в частности, возникла необходимость охарактеризовать кормовую базу камчатских рек разного типа, ее динамику и обосновать оптимальные сроки выпуска заводской молоди. В 60–70-х годах на Камчатке работали известные на Дальнем Востоке гидробиологи — И.М. Леванидова, изучавшая систематику и распространение поденок, веснянок и ручейников [1970, 1982], и И.И. Куренков, составивший первый список видов камчатского макрозообентоса [1964]. Однако к началу работы рыбоводных заводов кормовая база молоди лососей в реках Камчатки была изучена недостаточно, существовало лишь несколько публикаций с отрывочными сведениями о количественных характеристиках речного бентоса [Леванидова, Кохменко, 1970; Чебанова, Николаева, 1981], продукции массовых видов [Чебанова, 1979, 1981, 1982] и дрефте донных беспозвоночных [Леванидова, Николаева, 1968; Чебанова, 1984].

В настоящей работе обобщены результаты многолетних исследований обеспеченности молоди лососей пищей в бассейнах рек Большая и Паратунка, проводившихся в 80–90-х годах в связи с вводом в строй рыбоводных заводов «Малкинский», «Озерки» и «Паратунский».

**Материал и методика.** В период с 1983 по 1999 г. обследованы двенадцать рек различного типа: Паратунка с притоками, реками Карымшина, Микижа и Хайковая на юго-востоке Камчатки и водотоки бассейна реки Большая на юго-западе Камчатки — река Быстрая с протокой Старичковская и притоками, рекой Ключевка и ключом Карымайский, река Плотникова с притоком, рекой Толмачева, река Первая Красная (приток реки Гольцовка) и эстуарий реки Большая (табл. 1).

Обеспеченность молоди лососей пищей оценивали по обилию дрефта. Дрифт, или перенос течением донных беспозвоночных, совершающих активные миграции или попавших в толщу воды случайно, является общей особенностью текучих вод. Этим термином обозначают как процесс переноса, так и совокупность участвующих в нем организмов [Kubisek, 1978]. В лососевых реках, отличающихся быстрым течением и преобладанием плотных гравийно-галечных грунтов, организмы макрозообентоса, находящиеся в толще гравия и на нижней поверхности камней, мало доступны для молоди лососей, поэтому важнейшим, а во время миграций к морю, вероятно, единственным источником ее питания является дрефт [Леванидов, Леванидова, 1962; Фроленко, 1970; Чебанова, 1983а; Николаева, 1988; Allan, 1981; Sagar, Glova, 1987; Yanai et al., 1996 и др.].

Материал в обследованных реках собирали в зависимости от поставленных задач круглогодично или в период нагула и ската молоди лососей на постоянных разрезах. Круглогодичные наблюдения (раз в месяц) были проведены на реке Паратунка и ее притоках — Микиже и Хайковой, а также в Старичковской протоке реки Быстрая и впадающем в нее ключе Карымайский в 1983–1984 гг.

## Характеристика исследованных рек

Тип реки	Река	Район	Длина, км	Ширина, м	Глубина, м	Расход, м <sup>3</sup> /с*	Скорость течения, м/с*
Малые горные	Толмачева	39 км от устья	56	40	0,5–2	8	0,5
	Ключевка	1 км от устья	25	10	0,4–0,6	5	0,5
	Микижа	300 м от устья	10	7	<0,5	2	0,6
	Карымшина	Протока у моста		6	0,3–0,8		0,5
Крупные горные	Быстрая	У села Малки	217	80	1,5–4	24	0,8
	Плотникова	У ЛРЗ «Озерки»	134	50	0,6–2	11	1,0
Равнинные участки	Паратунка	У села Николаевка	81	40	1–3	21	0,3
	Протока Старичковская (р. Быстрая)	16 км от устья	20	20	0,3–0,5	3	0,3
	Ключ Карымайский	200 м от устья	4,5	15	0,2–0,4	1	0,2
	Эстуарий реки Большая	У поселка Октябрьский	20	200	2–8	–	0,4
Тундровые	Первая Красная	15 км от устья	38	10	0,2–0,8	2	0,2
	Хайковая	У ст. Котинро	5	15	0,4–0,6	1	0,2

\* Расход и скорость течения в зимнюю межень.

Сбор материала в весенне-летний период (раз в две недели) проводили в 1985, 1986 и 1990 гг. в реке Паратунка, в 1988 и 1990 гг. — в реке Ключевка, в 1989–1990 гг. — в реке Быстрая и эстуарии реки Большая, в 1993 г. — в реке Первая Красная, в 1995–1996 гг. — в реке Плотникова, в 1998–1999 гг. — в реке Толмачева. Всего за время работ выполнено 140 суточных серий обловов дрефта с отбором проб каждые 3 ч. Орудие лова — сачок (газ №38) с входным отверстием 0,1×0,2 м и длиной мешка 1,5 м. Сачок устанавливали последовательно на 3-х станциях по поперечному профилю реки — у берегов и в центре, на 2-х горизонтах — у поверхности и у дна. В зависимости от скорости течения время экспозиции на каждой станции составляло 30–60 с. Одновременно измеряли скорость течения и температуру воды. Полученные количественные данные усредняли, пересчитывали на единицу объема (1 м<sup>3</sup>) с учетом коэффициента фильтрации сачка.

Выражаю глубокую благодарность сотруднику ВНИРО канд. биол. наук В.Н. Леману за помощь в сборе материала.

**Результаты.** Основу дрефта камчатских лососевых рек составляют амфибиотические насекомые, совершающие активные миграции с выраженной суточной и сезонной периодичностью. Летом в толще воды появляются также пассивные мигранты — это ранняя, не успевшая осесть на дно, молодь амфибиотических насекомых, упавшие в воду воздушные и наземные насекомые, а также олигохеты, водяные клещи и прочие беспозвоночные, случайно смытые с грунта потоком.

**Качественная структура дрефта.** В толще воды рек, особенно в весенне-летний период, встречаются практически все представители макрозообентоса, причем активно мигрирующие хирономиды, мошки, поденки и веснянки в той же пропорции, что и на дне [Чебанова, 1983б; Fleituch, 1985; Koetsier et al., 1996 и др.]. В дрефте 4-х исследованных рек бассейна Паратунки обнаружено 124, в 8-ми реках бассейна Большой — 135 видов амфибиотических насекомых, из них общих для обоих бассейнов — 85 видов. Кроме амфибиотических насекомых, в дрефте исследованных рек встречались 2 вида планарий, 1 вид бокоплавов и 4 вида моллюсков. Систематическую принадлежность единичных в дрефт-

те олигохет, свободноживущих нематод, водяных клещей и пиявок, случайно смытых с грунта, не уточняли. В толще воды эстуария реки Большая, кроме организмов речного макрозообентоса, постоянно встречается крупный солоноватоводный кумовый рачок *Lamprops korroensis*, который летом, в периоды размножения, по численности уступает только хирономидам.

Наибольшее количество таксонов донных беспозвоночных встречается в дрифте крупных водотоков, что связано со значительным разнообразием русловых биотопов. Так, в реках Паратунка, Быстрая и эстуарии реки Большая за период исследований обнаружено 94, 80 и 86 таксонов, из них амфибиотических насекомых — 86, 74 и 80 видов соответственно (табл. 2). По сравнению с этими водотоками особенно беден качественный состав дрифта в лососевых ключах и тундровых реках, являющихся по сути однородными биотопами. В ключе Карымайский, реках Первая Красная и Хайковая обнаружено всего 53, 60 и 54 таксона, из них амфибиотических насекомых — 44, 54 и 44 вида соответственно.

Таблица 2

Количество видов донных беспозвоночных в дрифте исследованных рек  
(+ — видовую принадлежность не уточняли)

Компоненты	р. Плотникова	р. Толмачева	р. Быстрая	р. Ключевка	протока Старицковская (р. Быстрая)	ключ Карымайский	р. Первая Красная	Эстуарий реки Большая	р. Паратунка	р. Миккижа	р. Хайковая	р. Карымышна
Хирономиды	40	42	46	40	39	27	38	54	55	40	38	41
Подсем. Tanypodinae	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	1
Подсем. Diamesinae	6	8	8	8	7	8	7	7	9	9	7	8
Подсем. Orthoclaadiinae	27	27	28	25	23	14	22	31	32	26	16	25
Подсем. Chironominae	6	6	9	6	8	4	8	15	18	5	13	7
Прочие двукрылые	5	5	7	7	5	6	4	8	6	7	4	5
Поденки	10	9	9	10	8	6	7	7	8	10	—	9
Веснянки	5	6	6	5	6	3	3	8	12	6	1	7
Ручейники	6	6	6	6	6	2	2	3	5	6	1	6
Планарии	1	1	1	2	1	2	1	1	1	1	1	2
Моллюски	—	—	1	1	1	2	1	2	1	1	3	—
Водяные клещи	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Олигохеты	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Нематоды	+	—	—	+	+	+	+	—	+	+	—	—
Пиявки	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—	+	—
Жуки	+	—	+	+	+	+	—	—	+	+	+	+
Стрекозы	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+	—
Бокоплавы	+	—	+	—	—	—	+	+	+	—	+	—
Амфибиот. насекомые	<u>66</u>	<u>68</u>	<u>74</u>	<u>68</u>	<u>64</u>	<u>44</u>	<u>54</u>	<u>80</u>	<u>86</u>	<u>70</u>	<u>44</u>	<u>68</u>
Всего	72	71	80	76	71	53	60	86	94	76	54	72

В крупных и малых горных реках разнообразнее фауна поденок (12 видов) и ручейников (9 видов), на равнинных участках крупных рек с умеренной скоростью течения — веснянок (13 видов) и пелореофильных хирономид подсем. *Chironominae* (23 вида). Такое распределение закономерно, поскольку связано с пищевой специализацией [Леванидов, 1981]. Камчатские реофильные поденки, большинство ручейников, личинки хирономид подсем. *Orthoclaadiinae* и *Diamesinae*, являющиеся подбирающими или фильтрующими коллекторами и частично соскребателями, населяют главным образом каменисто-галечные грунты, покрытые пленкой перифитона. Личинки веснянок — преимущественно микроизмельчители, поэтому предпочитают скопления листового опада и грубого детрита на участках умеренного течения, а большинство хирономид подсем *Chironominae* — детритофаги [Панкратова, 1977] и населяют заиленные биотопы.

На примере бассейна реки Большая установлено, что из 135 таксонов донных беспозвоночных, обнаруженных в дрифте, лишь треть встречается повсеместно, из них массовыми являются всего 13 видов хирономид (*Diamesa tsutsui*, *Pagastia orientalis*, *Sympotthastia fulva*, *Cricotopus* (C.) gr. *bicinctus*, *Tvetenia* gr. *calvescens*, *Eukiefferiella* gr. *gracei*, *Orthoclaadiinae* g?l. *trideutifer*, *Orthoclaadius* (E.) *olivaceus*, *Thienemanniella* gr. *clavicornis*, *Cricotopus* (I.) *silvestris*, *Corynoneura arctica*, *Micropsectra* gr. *junci*, *Polypedilum convictum*, 4 вида поденок (*Baetis vernus*, *Cinygmula putoranica*, *Ephemerella aurivillii*, *Drunella triacanta*), 3 вида веснянок (*Taenionema japonicum*, *Alloperla* sp., *Arcynopteryx* sp.) и 2 вида ручейников (*Opocosmoecus unicolor*, *Brachycentrus* (O.) *americanus*). Закономерные в ходе жизненных циклов изменения численности и размерно-веса состава популяций именно этих 22 массовых видов и определяют сезонную динамику плотности и биомассы дрифта в целом. Однако в некоторых водотоках, кроме перечисленных, массовыми могут быть и другие виды амфибиотических насекомых. Так, в толще воды рек Паратунка, Микижи и ключа Карымайский во 2-й половине апреля и в последних числах августа — начале сентября зафиксированы кратковременные (1–2 недели), но мощные вспышки численности (до 40 экз/м<sup>3</sup>) личинок IV возраста и предкуколок хирономиды *Diplocladius cultriger*, совершающих активные миграции перед вылетом осенней и весенней генераций. В реках Ключевка, Быстрая и протоке Старичковская количество мигрирующих мошек *Schönhaueria* sp. возрастало в начале мая до 10–18, в конце июня — до 20–30 экз/м<sup>3</sup>, причем весной мигрировали преимущественно зрелые личинки и куколки, летом — ранняя молодежь.

**Количественная структура дрифта.** Несмотря на почти полное отсутствие на Камчатке строгих стенобионтов, типично горных видов, относительно слабую типологическую приуроченность большинства амфибиотических насекомых [Леванидова, 1981] и, соответственно, значительное фаунистическое сходство донного населения исследованных водотоков, количественная структура макрозообентоса и дрифта в них имеет свои особенности. Выявленные различия объясняются тем, что предпочтение хирономидами, поденками и веснянками того или иного из трех основных типов камчатских водотоков все же прослеживается, хотя выражается оно лишь количественно (табл. 3 и 4).

Малые горные реки (Толмачева, Ключевка, Микижа, Карымшина) с быстрым течением и чистым каменисто-галечным дном отличаются от прочих относительно низкой численностью хирономид и обилием поденок, доля хирономид в дрифте составляет всего 60–70%, поденок — 15–25%. Веснянки на дне и в толще воды единичны — не более 2% от общего количества мигрантов. Несмотря на значительную разницу в численности, доля поденок и веснянок в формировании общей биомассы дрифта и доля относительно мелких личинок хирономид, как правило, одинаковы — примерно по 30%.

Крупные горные реки (Плотникова, Быстрая), отличающиеся значительным биотопическим разнообразием и умеренным, по крайней мере у берегов, течением, более благоприятны для хирономид и веснянок, последние здесь не уступают по обилию поденкам. Доля хирономид в дрифте крупных горных рек возрастает до 70–80%, доля веснянок и поденок одинакова — по 5–10% от общего числа мигрантов. При этом в крупных горных реках именно поденки и веснянки на 40–50% обеспечивают высокую общую биомассу дрифта, роль хирономид в ее формировании незначительна (15–25%).

В реках равнин и низменностей, независимо от их величины, основу дрифта составляют хирономиды — от 80 до 90% общего количества мигрантов, доля поденок и веснянок в крупных водотоках примерно по 5%, в мелких — 1–2%. Несмотря на обилие хирономид, их роль в формировании общей биомассы дрифта незначительна — около 30–40%, так как в основном это мелкие псаммо- и пело-реофильные виды подсем. *Orthoclaadiinae* и *Chironominae*. Даже при небольшой численности поденки и веснянки в крупных водотоках обеспечивают 25–35% общей биомассы мигрантов, в малых водотоках их доля зависит от структуры дрифта в каждом конкретном случае.

Кроме личинок хирономид, поденок и веснянок, являющихся основным кормом молоди лососей, в дрифте отдельных рек бывают обильны и некоторые

Структура дрефта в горных реках бассейнов рек Большая и Паратунка

Компоненты	Малые реки				Крупные реки	
	Толмачева	Ключевка	Микижа	Карымшина	Быстрая	Плотникова
% от общей численности дрефта						
Хирономиды	64,5	57,7	72,1	70,5	73,1	81,3
Прочие двукрылые	1,0	7,9	3,7	2,3	2,4	4,3
Поденки	26,2	15,1	18,2	20,4	6,3	5,5
Веснянки	0,7	2,0	0,8	2,1	12,4	4,6
Ручейники	5,1	10,0	2,0	4,0	2,2	1,6
Жуки	—	—	0,3	0,1	—	—
Водяные клещи	0,9	5,9	0,8	0,1	1,1	1,9
Планарии	0,2	0,4	—	—	—	—
Пиявки	—	0,1	—	—	—	—
Олигохеты	0,2	0,1	0,7	0,2	0,2	0,3
Моллюски	—	0,1	0,1	—	0,1	—
Бокоплавы	—	—	—	—	0,1	—
Аллохтонные организмы*	1,2	0,6	1,3	0,3	2,1	0,5
% от общей биомассы дрефта						
Хирономиды	31,6	2,6	23,2	24,7	12,9	21,0
Прочие двукрылые	3,5	5,5	5,6	6,0	2,5	4,5
Поденки	20,7	12,8	33,3	36,7	17,0	12,1
Веснянки	14,1	2,1	0,7	8,8	34,1	24,1
Ручейники	21,1	75,6	32,3	18,7	26,7	34,8
Жуки	—	—	0,3	1,8	—	—
Водяные клещи	0,7	0,1	0,2	0,2	0,2	0,4
Планарии	0,5	0,2	—	—	—	—
Пиявки	—	0,2	—	—	—	—
Олигохеты	1,0	0,1	2,9	1,1	0,3	0,4
Моллюски	—	0,3	0,3	—	0,3	—
Бокоплавы	—	—	—	—	0,1	—
Аллохтонные организмы	6,8	0,6	1,2	2,0	5,9	2,6

\* Аллохтонные организмы — имаго амфибиотических насекомых, воздушные и наземные насекомые, попавшие в воду с суши или из воздуха.

другие гидробионты. Например, 3 вида очень крупных ручейников — *O. unicolor*, *B. americanus* и *Brachycentrus subnubilus* с легкими домиками из растительных частиц в небольшом количестве встречаются практически повсеместно, но в горной реке Ключевка и тундровой реке Первая Красная составляют 10% от общего числа мигрантов и на 75–89% определяют чрезвычайно высокую общую биомассу дрефта. Крупные моллюски родов *Radix* и *Gyraulus*, обильные в реке Хайковая, протекающей по заболоченной пойме реки Паратунка, составляют 17% численности и 92% общей биомассы дрефта. В реке Ключевка и протоке Старичковская относительно обильны мошки (8–10% мигрантов), в эстуарии — кумовые (15%), в отличие от крупных ручейников и моллюсков, этими гидробионтами охотно питается молодь лососей.

**Дрефт как кормовая база.** Рассматривая дрефт как кормовую базу следует учитывать, что не все мигрирующие в толще воды гидробионты доступны для молоди лососей. Как показал обширный материал по питанию, моллюски с диаметром раковины более 3–4 мм, зрелые личинки ручейников *O. unicolor*, *B. americanus*, *B. subnubilus*, веснянок родов *Arcynopteryx*, *Skwala*, *Diura* и долгоножки *Arctotipula* sp. длиной более 15–17 мм не встречаются в желудках молоди лососей, даже у 2-годовиков кижуча и чавычи. Следует заметить, что перечисленные виды амфибиотических насекомых имеют 2-годовые жизненные циклы и в течение года в толще воды одновременно присутствуют их разновозрастные личинки, однако зрелые особи длиной 15–22 мм появляются только в конце апреля и мигрируют до завершения вылета в начале июля. Даже в этот период в большинстве рек они встречаются в дрефте единично, но в отдельных водотоках

Структура дрефта водотоков равнин и тундр в бассейнах рек Большая и Паратунка

Компоненты	Равнинные участки рек				Тундровые реки	
	Паратунка	протока Старичковская (р. Быстрая)	ключ Карымайский	Эстуарий реки Большая	Первая Красная	Хайковая
	% от общей численности дрефта					
Хирономиды	79,3	77,5	90,1	73,8	78,3	61,5
Прочие двукрылые	2,8	10,0	2,2	0,8	3,5	4,7
Поденки	4,7	5,4	0,9	5,2	1,9	—
Веснянки	3,4	4,9	0,4	0,2	0,6	—
Ручейники	2,4	0,3	0,1	0,1	11,3	0,2
Жуки	0,1	—	0,1	—	—	0,1
Водяные клещи	1,3	1,0	2,7	0,6	1,0	8,0
Планарии	—	—	0,8	—	—	—
Пиявки	—	—	—	—	—	0,2
Олигохеты	3,3	0,3	1,1	1,1	—	7,3
Моллюски	0,1	—	0,1	—	—	16,9
Бокоплавы	0,2	—	—	0,4	—	—
Кумовые	—	—	—	15,5	—	—
Мизиды	—	—	—	0,1	—	—
Аллохтонные организмы	2,4	0,6	1,5	2,2	3,4	1,1
	% от общей биомассы дрефта					
Хирономиды	34,6	28,4	63,5	40,0	4,6	1,0
Прочие двукрылые	8,6	13,2	1,3	1,4	0,2	0,1
Поденки	11,8	17,9	9,3	22,1	5,7	—
Веснянки	14,5	18,9	6,7	3,5	0,1	—
Ручейники	17,3	20,0	8,8	2,1	88,9	2,3
Жуки	0,1	—	0,1	—	—	0,1
Водяные клещи	1,1	0,3	2,2	0,2	0,2	0,8
Планарии	—	—	1,4	—	—	—
Пиявки	—	—	—	—	—	0,3
Олигохеты	3,9	0,5	3,4	1,5	—	0,2
Моллюски	3,8	—	0,1	—	—	92,5
Бокоплавы	0,1	—	—	2,6	—	—
Кумовые	—	—	—	24,1	—	—
Мизиды	—	—	—	0,7	—	—
Аллохтонные организмы	4,2	0,8	3,2	1,8	0,3	2,7

при относительно небольшой численности формируют значительную часть высокой общей биомассы мигрантов. Благодаря миграциям крупных некормовых беспозвоночных доступная молоди лососей биомасса дрефта оказывается существенно ниже общей, например, в реке Ключевка в четыре раза, в реках Первая Красная и Хайковая — в семь — восемь раз. Таким образом, при количественной оценке кормовой базы молоди лососей в реках целесообразно приводить численность и биомассу не только общего, но и отдельно «кормового» дрефта, поскольку в большинстве случаев эти показатели существенно различаются и только «кормовой» дрефт дает представление об истинной обеспеченности молоди пищей (табл. 5).

Численность и, особенно биомасса, дрефта обусловлены его структурой и, следовательно, зависят от типа реки. Это естественно, так как литореофильная фауна горных рек богаче крупными видами, чем псаммо- и пелореофильная фауна низовьев. Сравнительная характеристика численности и биомассы общего и кормового дрефта в реках разного типа, проведенная по материалам июньских проб, отражающих состояние кормовой базы рек перед массовым вылетом ам-

Таблица 5

Количественные характеристики дрефта в водотоках различного типа по материалам июньских проб: 1 — плотность, экз/м<sup>3</sup>; 2 — биомасса, мг/м<sup>3</sup>; 3 — средняя масса кормовых объектов, мг

Типы рек	Водотоки	Общий дрефт		Кормовой дрефт		
		1	2	1	2	3
Крупные горные	р. Плотникова (у ЛРЗ «Озерки»)	35,89	36,34	35,77	21,97	0,61
	р. Быстрая (у села Малки)	25,54	37,03	22,67	26,53	1,17
Малые горные	р. Толмачева	18,69	17,76	18,69	17,76	0,95
	р. Ключевка	19,80	81,20	17,63	18,80	1,07
	р. Микижа	32,56	33,54	30,07	20,45	0,68
	р. Карымшина	24,17	22,80	23,83	19,57	0,82
Равнинные участки рек	р. Паратунка	13,88	16,66	13,78	9,51	0,69
	протока Старичковская (р. Быстрая)	12,92	6,84	12,60	4,16	0,53
	ключ Карымайский	10,05	4,88	10,00	4,00	0,40
	эстуарий р. Большая	5,95	1,55	5,68	1,55	0,27
Тундровые	р. Первая Красная	16,85	80,25	12,83	10,91	0,85
	р. Хайковая	11,92	60,21	9,91	3,68	0,25

фибиотических насекомых, показала, что благодаря обилию крупных поденок, веснянок и хирономид подсем. Diamesinae максимальные значения биомассы кормового дрефта, 22–27 мг/м<sup>3</sup>, наблюдались в крупных горных реках Плотникова и Быстрая (см. табл. 5). Немного ниже — от 18 до 20 мг/м<sup>3</sup>, была доступная биомасса и в малых горных реках Ключевке, Толмачева, Микиже и Карымшина. В водотоках равнин и низменностей кормовой дрефт беден количественно и отличается низкой биомассой, поскольку в нем доминируют личинки мелких хирономид. В более крупных равнинных реках биомасса составляет около 10 мг/м<sup>3</sup>, в мелких — 3–4 мг/м<sup>3</sup>. В эстуарии крайняя бедность июньского дрефта — 1,5 мг/м<sup>3</sup>, в значительной мере объяснялась его выеданием во время массового ската молоди лососей. До его начала, т.е. еще во второй половине мая, плотность и биомасса дрефта здесь были в 3–4 раза выше.

**Сезонная динамика дрефта.** Обеспеченность молоди лососей легкодоступным кормом в период нагула и покатной миграции в реках непостоянна, поскольку дрефт донных беспозвоночных имеет четко выраженную сезонную периодичность, обусловленную закономерным изменением температуры воды, фотопериода и миграционной активности донных беспозвоночных в ходе их жизненных циклов. В осенне-зимний период дрефт незначителен, т.к. низкая температура воды, небольшая плотность популяций на дне и наличие достаточного количества укрытий подавляют миграционную активность гидробионтов. Весной при неизменном расходе воды интенсивность миграций возрастает в связи с усиленным ростом личинок амфибиотических насекомых, увеличением их пищевой активности и сменой местообитаний, предшествующей массовому вылету [Corcum, 1978; Walton, 1980]. Летом плотность и биомасса дрефта варьируют в зависимости от видового состава макрозообентоса и мощности паводков в каждом отдельном водотоке. Эта общая тенденция прослеживалась во всех исследованных водотоках, кроме реки Хайковая, в которой выраженная сезонная динамика дрефта в 90-х годах отсутствовала из-за регулярных сбросов термальных вод, нарушавших естественный температурный режим.

С октября по март плотность и биомасса дрефта в исследованных реках составляют в среднем всего 3–8 экз/м<sup>3</sup> и 2–4 мг/м<sup>3</sup> соответственно (табл. 6). Весной интенсивность дрефта увеличивается благодаря росту миграционной активности амфибиотических насекомых, готовящихся к вылету перезимовавших генераций. В реках с мощными популяциями *D. cultriger*, *T. japonicum* или *V. verpus* резкое увеличение интенсивности дрефта происходит уже в апреле. Так, в реках Паратунка, Ключевка и Быстрая в период исследований плотность дрефта в этом месяце достигала в среднем 33, 24 и 30 экз/м<sup>3</sup>, биомасса — 16, 14 и 29 мг/м<sup>3</sup> соответственно. В мае миграционная активность возрастает у всех амфибиотических насекомых, высокая плотность их в толще речных потоков (в среднем от

Сезонная динамика дрефта в бассейнах рек Быстрая и Паратунка  
(I — первая половина месяца; II — вторая половина месяца)

Месяц		р. Паратунка	р. Микижа	р. Хайковья	протока Старичковская	ключ Карымайский	р. Ключевка	р. Быстрая	р. Плотникова	Эстуарий реки Большая	Плотность, экз/м <sup>3</sup>										
Апрель	I	-	-	7,29	-	-	-	41,52	-	-											
	II	32,81	20,12	-	9,88	11,51	24,25	17,62	-	-											
Май	I	19,91	-	6,99	-	-	56,39	22,53	-	-											
	II	27,55	14,65	16,58	29,21	23,33	42,45	23,31	42,16	39,51											
Июнь	I	14,85	22,18	13,64	17,05	11,23	22,76	13,78	51,82	9,41											
	II	12,91	42,94	10,20	8,79	8,87	16,84	37,31	19,60	2,48											
Июль	I	12,42	-	4,33	15,56	10,20	13,95	22,05	22,66	5,29											
	II	26,06	38,68	-	19,11	-	16,8	-	14,98	-											
Август	I	7,67	46,73	34,56	16,83	12,16	20,92	-	17,48	-											
	II	30,61	32,03	5,69	9,02	35,42	24,65	-	27,01	-											
Сентябрь	-	16,96	10,46	3,88	2,36	19,85	32,91	-	-	-											
Октябрь	-	2,67	6,04	10,98	-	3,12	-	-	-	-											
Ноябрь	-	1,61	9,25	4,91	-	5,96	-	-	-	-											
Декабрь	-	3,67	-	5,30	8,81	2,11	-	-	-	-											
Январь	-	2,64	9,12	1,55	-	3,26	-	-	-	-											
Февраль	-	-	-	3,49	3,44	3,17	-	-	-	-											
Март	-	3,23	13,32	4,07	6,45	2,61	-	-	-	-											
												Биомасса, мг/м <sup>3</sup>									
Апрель	I	-	-	7,08	-	-	-	28,26	-	-											
	II	16,21	12,79	-	3,85	5,53	14,22	30,79	-	-											
Май	I	11,48	-	136,7	-	-	62,73	29,67	-	2,31											
	II	14,92	10,82	30,67	13,19	12,41	93,00	43,78	35,02	6,68											
Июнь	I	18,76	37,01	49,21	8,28	6,34	110,7	50,83	35,28	2,47											
	II	14,56	30,06	71,20	5,41	3,42	51,71	23,26	37,40	0,57											
Июль	I	3,75	-	52,22	10,35	7,00	14,96	29,73	22,66	1,44											
	II	6,96	11,92	-	5,42	-	7,92	-	3,33	-											
Август	I	8,58	20,01	131,7	4,21	11,32	19,53	-	7,67	-											
	II	4,90	16,55	36,70	6,32	19,78	13,90	-	12,25	-											
Сентябрь	-	9,01	4,61	44,15	4,05	5,64	17,04	-	-	-											
Октябрь	-	4,30	4,04	56,44	-	1,45	-	-	-	-											
Ноябрь	-	0,88	2,32	1,67	-	2,67	-	-	-	-											
Декабрь	-	1,91	-	74,47	7,86	1,85	-	-	-	-											
Январь	-	1,69	2,59	1,05	-	2,43	-	-	-	-											
Февраль	-	-	-	16,40	1,55	2,21	-	-	-	-											
Март	-	2,75	6,94	23,68	2,81	1,89	-	-	-	-											

20 до 40 экз/м<sup>3</sup>) сохраняется до разгара паводка в первой половине июня. Биомасса весеннего дрефта в равнинных реках составляет от 10 до 15 мг/м<sup>3</sup>, в горных — от 20 до 40 мг/м<sup>3</sup>, а в реках Ключевка, Первая Красная и Хайковья благодаря массовым миграциям очень крупных ручейников и моллюсков достигает 60–70 мг/м<sup>3</sup>. Хотя летом (вторая половина июня — начало сентября) количество участвующих в дрефте донных беспозвоночных даже в одном водотоке широко варьирует под влиянием множества взаимодействующих факторов, в среднем летний дрефт беднее весеннего — его плотность в отдельных водотоках колеблется от 12 до 30 экз/м<sup>3</sup>, биомасса в равнинных реках составляет 6–10 мг/м<sup>3</sup>, в горных — 14–20 мг/м<sup>3</sup>. Существенное снижение биомассы дрефта в летние месяцы объясняется завершением массового вылета амфибиотических насекомых и преобладанием в толще воды молоди новых генераций. Краткие вспыш-



ки численности хирономид рода *Cricotopus* и *D. cultriger*, мигрирующих в конце августа — начале сентября перед вылетом весенних генераций, из-за мелких размеров зрелых личинок и предкуколок влияют на общую биомассу дрефта незначительно. Поскольку сезонная динамика дрефта обусловлена закономерными биологическими процессами в популяциях массовых видов донных беспозвоночных, общая тенденция ее сохраняется из года в год [Чебанова, 1992].

При оценке состояния кормовой базы рек особенно важна динамика кормового дрефта в весенне-летний период, т.е. во время активного нагула и ската дикой и выпуска заводской молоди лососей. Многолетние наблюдения показали, что во всех реках, независимо от их типа, численность и биомасса кормового дрефта возрастают с началом массовых активных миграций зрелых поденок, веснянок и хирономид — основных кормовых объектов бентосоядной молоди лососей. Кроме них, в некоторых водотоках заметную роль в дрефте и питании рыб играют также мошки. Пик миграционной активности этих донных беспозвоночных наблюдается перед массовым вылетом перезимовавших генераций, поэтому в годы с нормальным температурным режимом, т.е. близким к средне-многолетнему, биомасса кормового дрефта достигает максимума в большинстве случаев во второй половине мая — первой декаде июня (рисунок). Этот относительно краткий период максимальной обеспеченности легкодоступным полноценным кормом является оптимальным для выпуска заводской молоди лососей, поскольку в реках создаются условия, благоприятные для быстрой адаптации ее к условиям питания в естественной среде. Межгодовая изменчивость сроков вылета, а следовательно, и предшествующих ему массовых миграций амфибиотических насекомых, незначительна — в пределах 7–10 дней. За 16 лет наблюдений существенное отклонение наблюдалось лишь однажды — в 1996 г., отличавшемся аномально теплой весной. В этом году среднесуточные значения температуры воды достигли 4 °C на месяц раньше среднемноголетней даты, что закономерно ускорило (почти на 3 недели) массовые миграции и вылет амфибиотических насекомых.

**З а к л ю ч е н и е .** Рассматривая дрефт как кормовую базу молоди лососей в реках и эстуарии, следует учитывать, что биомасса собственно кормового дрефта в весенне-летний период (особенно в мае — июне) заметно ниже общей биомассы мигрирующих в толще воды донных беспозвоночных.

Количественные характеристики дрефта обусловлены структурой макрозообентоса, и следовательно, — типом рек. В целом кормовая база молоди лососей в горных реках обильнее, чем в водотоках равнин и низменностей, поскольку населяющая их литореофильная бентофауна богаче крупными видами. Благодаря биотопическому разнообразию и, соответственно, обилию поденок, веснянок и хирономид, максимальные значения биомассы кормового дрефта 22–25 мг/м<sup>3</sup> наблюдаются в крупных горных реках. Немного ниже — от 18 до 20 мг/м<sup>3</sup>, доступная биомасса в малых горных реках, отличающихся однородностью среды. В водотоках равнин и низменностей в кормовом дрефте доминируют личинки мелких псаммо- и пелореофильных хирономид, поэтому биомасса его невелика — в крупных реках около 10 мг/м<sup>3</sup>, в мелких — 3–4 мг/м<sup>3</sup>, в эстуарии реки Большая во время массового ската молоди лососей снижается до 1,5 мг/м<sup>3</sup>.

Сезонная динамика дрефта носит закономерный характер, так как обусловлена биологическими процессами в популяциях массовых видов донных беспозвоночных. Во всех реках независимо от их типа численность и биомасса кормового дрефта возрастают с началом активных миграций зрелых личинок амфибиотических насекомых и достигают максимума во 2-й половине мая — начале июня, т.е. перед массовым вылетом перезимовавших генераций. Этот, относительно краткий, период максимальной обеспеченности легкодоступным полноценным кормом является оптимальным для выпуска заводской молоди лососей в реки. Сроки массового вылета и предшествующих ему миграций из года в год меняются незначительно — в пределах 7–10 дней, существенные отклонения возможны только в случае аномальных весенних температур.

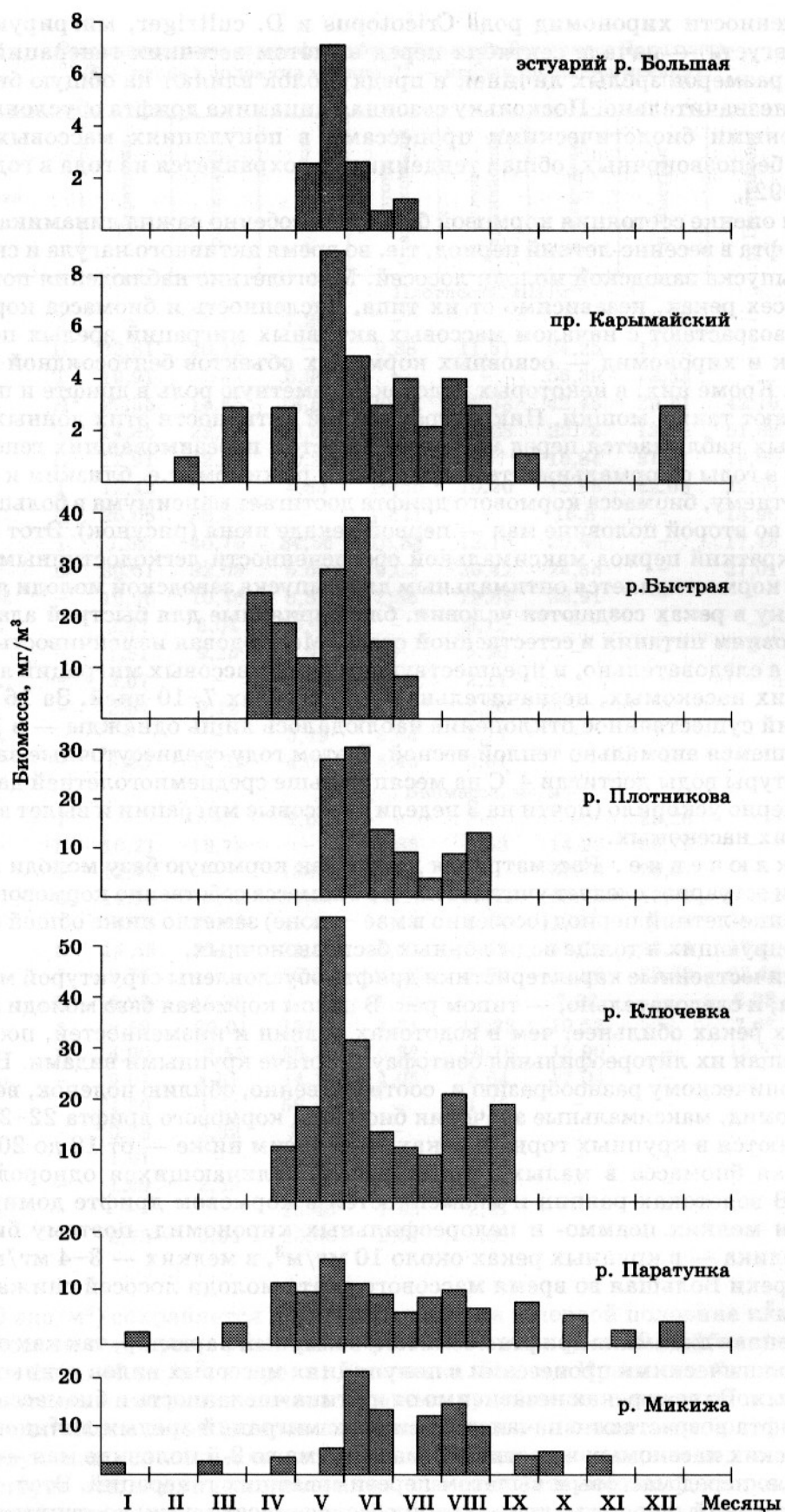


Рис. Сезонная динамика биомассы кормового дрефта в бассейнах рек Большая и Паратунка

## ЛИТЕРАТУРА

- Куренков И.И. 1964. Кормовая база молоди лососей во внутренних водоемах Камчатки // Лососевое хозяйство Дальнего Востока. М. С.106–112.
- Леванидов В.Я. 1981. Экосистемы лососевых рек Дальнего Востока // Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток. С.3–21.
- Леванидов В.Я., Леванидова И.М. 1962. К вопросу о миграциях донных беспозвоночных в толще воды дальневосточных рек // Известия ТИНРО. Т.48. С.178–189.
- Леванидова И.М. 1970. Экология и зоогеография веснянок, поденок и ручейников рек Камчатки // Известия ТИНРО. Т.73. С.100–114. 1982. Амфибиотические насекомые горных областей Дальнего Востока СССР. Л.: Наука. 214 с.
- Леванидова И.М., Кохменко Л.В. 1970. Количественная характеристика бентоса текущих водоемов Камчатки // Известия ТИНРО. Т.73. С.88–99.
- Леванидова И.М., Николаева Е.Т. 1968. Бентосток в реках Камчатки // Известия ТИНРО. Т.64. С.291–299.
- Николаева Е.А. 1988. К вопросу о кормовой базе молоди кеты в реке Рязановка (Южное Приморье). Владивосток: ТИНРО. 30 с. (Деп. в ВНИЭРХ 29.07.88. №958-рх88).
- Панкратова В.Я. 1977. Личинки и куколки комаров подсемейств Podonominae и Tanypodinae фауны СССР. Л.: Наука. 152 с.
- Фроленко Л.А. 1970. Питание покатной молоди кеты и горбуши в основных нерестовых реках северного побережья Охотского моря // Известия ТИНРО. Т.71. С.179–189.
- Чебанова В.В. 1979. Продукция массовых видов зообентоса в ключе Карымайском (Камчатка) и степень ее использования молодью лососей // Тезисы докладов XIV Тихоокеанского научного конгресса. Хабаровск, август 1979. М. С.25–27. 1981. Продукция ручейника *Apatania zonella* Zett. (Trichoptera) в ключе Карымайский на западном побережье Камчатки // Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток. С.67–72. 1982. Продукция двух массовых видов хирономид *Pseudodiamesa nivosa* Goetgh. и *Diamesa zernyi* Edw. (Diptera, Chironomidae) в ключе Карымайский (Западная Камчатка) // Биология пресноводных животных Дальнего Востока. Владивосток. С.108–114. 1983а. Роль мигрирующих беспозвоночных в питании молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walb.) (Salmonidae) в ключе Карымайский (бассейн реки Большая, Западная Камчатка) // Вопросы ихтиологии. Т.23. Вып.6. С.961–968. 1983б. Динамика биомассы и продукции бентоса и дрейф донных беспозвоночных в некоторых речных системах Камчатки // Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. Владивосток. С.21. 1984. Особенности активного дрейфа хирономид // Гидробиологический журнал. Т.20. Вып.6. С.14–20. 1992. Динамика дрейфа беспозвоночных в лососевых реках разного типа (юговосток Камчатки) // Гидробиологический журнал. Т.28. №4. С.31–39.
- Чебанова В.В., Николаева Е.Т. 1981. Бентос ключа Карымайского (Юго-Западная Камчатка) // Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток. С.38–43.
- Allan J.D. 1981. Determinants of diet of brook trout, *Salvelinus fontinalis*, in a Mountain Stream // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V.38. N.2. P.184–192.
- Fleituch T. 1985. Macroinvertebrate drift in the middle course of the River Dunajec (Southern Poland) // Acta Hydrobiol. V.27. N.1. P. 49–61.
- Koetsier P., Minshall G.W., Robinson Ch.T. 1996. Benthos and macroinvertebrate drift in six streams differing in alkalinity // Hydrobiologia. N.1. P.41–49.
- Kubicek F. 1978. Mechanisms of permanent biological activity of running waters // Folia Prirodoved. Fac. UJEP Brne. V.19. N.2. P.33–44.
- Corkum L.D. 1978. Is benthic activity of stream invertebrates related to behavioural drift? // Can. J. Zool. V.56. N.11. P.2457–2459.
- Sagar P.M., Glova G.J. 1987. Prey preferences of a riverine population of juvenile chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha* // J. Fish. Biol. V.31. P.661–673
- Walton C.E. 1980. Active entry of stream benthic macroinvertebrates into the water column // Hydrobiologia. V.74. N.2. P.129–139.
- Yanai Seiji, Terazawa Kazuhiko, Nagata Mituhiro. 1996. Поведение дрейфующих по течению беспозвоночных и питание ювенильных *Oncorhynchus masou* в горном потоке южного Хоккайдо, Северная Япония // Hokkaido ringyo shikenjo kenkyu hokoku = Bull. Hokkaido Forest. Res. Inst. N.33. P.44–59