

УДК 597.556.253–153(282.257.21)

**В.Ф. Бугаев, Т.Л. Введенская\***

Камчатский научно-исследовательский институт  
рыбного хозяйства и океанографии,  
683000, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Набережная, 18

**МНОГОЛЕТНИЙ МОНИТОРИНГ РАЗМЕРОВ  
И ХАРАКТЕРА ПИТАНИЯ ГОДОВИКОВ ЖИЛОЙ ФОРМЫ  
ТРЕХИГЛОЙ КОЛЮШКИ (МОРФЫ *LEIURUS*) В ЛИТОРАЛИ  
ОЗ. АЗАБАЧЬЕГО (БАССЕЙН Р. КАМЧАТКИ)**

Жилая форма трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* — значительный пищевой конкурент для молоди нерки в пресноводный период ее жизни. Наиболее напряженные пищевые отношения возникают между сеголетками нерки и годовиками жилой формы трехиглой колюшки в период нахождения в пелагиали озера. Начиная с 1985 г. и по настоящее время в бассейне оз. Азабачьего проводится стандартный мониторинг размеров годовиков жилой формы трехиглой колюшки (морфы *leiurus*), выполняемый ежегодно 1 июля ( $\pm 1$  сут) в литорали озера закидным мелкоячеистым неводом. В 1985–2017 гг. средние размеры годовиков *leiurus* колебались в пределах  $29,02 \pm 0,19$  —  $40,52 \pm 0,33$  мм. Изучение характера питания особей показало, что основу содержимого их желудков составляют, как правило, хирономиды. Их доля в пищевом комке колюшек варьировала в широком диапазоне — от 3,3 (2011 г.) до 79,2 % (2008 г.), в среднем составляя 44,3 %. Межгодовые значения средних индексов наполнения желудков у годовиков *leiurus* обнаруживают достоверную негативную зависимость от поверхностных температур воды в озере в июле (на стандартной гидробиологической глубоководной станции). В конце июня — середине июля сеголетки нерки в литорали озера практически отсутствуют. В конце июля — начале августа происходит массовая откочевка годовиков *leiurus* в пелагиаль оз. Азабачьего.

**Ключевые слова:** трехиглая колюшка, морфа *leiurus*, длина тела, пищевой спектр, хирономиды.

DOI: 10.26428/1606-9919-2018-194-99-112.

**Bugaev V.F., Vvedenskaya T.L.** Long-term monitoring of size and feeding of resident yearlings of threespine stickleback (*leiurus* morph) in the littoral zone of Lake Azabachye (Kamchatka River basin) // *Izv. TINRO*. — 2018. — Vol. 194. — P. 99–112.

Resident morph of threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* is an important competitor for food for sockeye salmon juveniles in their freshwater period of life. The most intense feeding interactions occur in the pelagic zone of lakes between sockeye salmon underyearlings and yearlings of resident threespine stickleback. To evaluate this factor, the size and feeding were monitored for the resident yearlings of threespine stickleback (*leiurus* morph) in the littoral zone of Lake Azabachye annually on July 1 ( $\pm 1$  day) since 1985 (in late

\* Бугаев Виктор Федорович, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: bugaev.v.f@kamniro.ru; Введенская Татьяна Леонидовна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: vvedenskaya.t.l@kamniro.ru.

Bugaev Victor F., D.Sc., leading researcher, e-mail: bugaev.v.f@kamniro.ru; Vvedenskaya Tatiana L., Ph.D., leading researcher, e-mail: vvedenskaya.t.l@kamniro.ru.

July — early August these yearlings migrate in mass to the pelagic zone of the lake). The mean body length varied from year to year between  $29.02 \pm 0.19$  —  $40.52 \pm 0.33$  mm, with some periodicity of 8–9 — 12 years presumably caused by environmental changes. Their main prey was chironomids, with average percentage in the food bolus 44.3 % (from 3.3 % in 2011 to 79.2 % in 2008). The mean stomach fullness of leiurus at the age 1+ varied by years in the range 27.8–254.5 ‰ and correlated significantly with year-to-year changes of the water temperature in the lake; the specimens with empty stomach were absent and the highest individual index reached 527.9 ‰. The consumption was the highest in 2011 and 2017 (mean indices of stomach fullness 215.7 and 254.5‰, respectively). Sockeye under-yearlings were almost absent in the littoral zone in the period from late June to middle July.

**Key words:** threespine stickleback, leiurus morph, body length, food spectrum, chironomid.

## Введение

Нерка *Oncorhynchus nerka* p. Камчатка в настоящее время занимает второе место по численности этого вида в Азии и является объектом интенсивного отечественного промысла (Бугаев, 1995, 2011; Бугаев и др., 2007; Шевляков и др., 2016; и др.).

Озеро Азабачье — наиболее важный нагульно-нерестовый водоем нерки бассейна р. Камчатка, где нагуливается до ската более 70 % всей молодежи нерки этой реки. В озере воспроизводится аборигенное стадо нерки (стадо «А»), молодежь которого преимущественно живет в нем два года, скатываясь в море в возрасте 2+. Помимо этого в озеро на нагул мигрируют транзитные сеголетки нерки из притоков среднего и нижнего течения р. Камчатка (группировка «Е»), которые зимуют в озере и в массе скатываются в море в возрасте 1+ (Бугаев, 1995, 2011; и др.).

Большое влияние на выживаемость молодежи нерки в пресноводный период жизни оказывают ее конкуренты в питании. Наиболее напряженные пищевые отношения возникают между сеголетками нерки и годовиками жилой формы трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* в период нахождения в пелагиали (Крогиус и др., 1969; Burgner et al., 1969; Rogers et al., 1992\*; Бугаев, 1995, 2011; Бугаев и др., 2004, 2007; и др.).

Наряду с жилой формой (морфа leiurus), в оз. Азабачьем воспроизводится и популяция анадромной формы трехиглой колюшки — морфа trachurus, начинающая мигрировать из моря на нерест уже в апреле. Это подтверждает встречаемость trachurus (судя по окраске и физиологическому состоянию — недавнего захода) в прорубях на оз. Азабачьем при взятии гидробиологических проб. Молодь trachurus оказывает меньшее влияние на рост молодежи нерки в оз. Азабачьем (по сравнению с leiurus), так как скатывается сеголетками в море уже во второй половине августа — сентябре (Бугаев, 1995). Leiurus и trachurus в бассейне р. Камчатка в массе достигают половой зрелости в возрасте 3+ (Бугаев, 1995).

Кроме трехиглой колюшки, достаточно значимым пищевым конкурентом для молодежи нерки в пелагиали оз. Азабачьего является малоротая корюшка *Hypomesus olidus* (Белоусова, 1972; Бугаев, 1995; и др.).

Выяснено (Бугаев, 2011), что длина тела годовиков leiurus из литорали озера хорошо коррелирует с размерами смолтов (покатников) нерки группировки «Е» возраста 1+ ( $r = 0,852$ ,  $P < 0,001$ ) и несколько слабее с размерами смолтов стада «А» возраста 2+ ( $r = 0,647$ ,  $P < 0,010$ ). В связи с тем что смолты нерки группировки «Е» часто хуже облавливаются, чем таковые стада «А», применение длины тела leiurus в качестве одного из дополнительных предикторов расчета размеров особей группировки «Е», используемых для изучения динамики численности нерки р. Камчатка, практически вполне оправданно.

Начиная с 1985 г. и по настоящее время в бассейне оз. Азабачьего проводится стандартный мониторинг изменчивости размеров годовиков leiurus, выполняемый ежегодно в литорали озера, что одновременно позволило в известной мере охарактеризовать некоторые особенности их питания здесь (Введенская, Бугаев, 2010, 2015).

---

\* Rogers D., Quinn T., Rogers B. et al. Alaska salmon research: Annual report — 1991. Seattle; Wash.: Fish. Res. Inst., 1992. 30 p.

Цель данной работы — подвести итоги многолетнего мониторинга изменчивости размеров годовиков *leirus* в литорали оз. Азабачьего и выявить характер особенностей их питания в межгодовом аспекте в этой станции.

### Материалы и методы

Отлов молодежи трехиглой колюшки морфы *leirus* проводили ежегодно 1 июля ( $\pm 1$  сут) в литорали Тимофеевского залива (бассейн оз. Азабачьего) в первой половине дня в 10–12 час. Лов осуществляли 10-метровым мальковым закидным неводом с размером ячеи 6 мм. В процессе лова один конец 15-метровой веревки закрепляли на берегу и на всю длину веревки отъезжали на лодке от берега. Затем выбрасывали невод параллельно берегу и лодку направляли к берегу. Уже на берегу за две веревки невод вытягивали на берег.

Собранный улов фиксировали в 10 %-ном формалине. Далее в условиях наблюдательного пункта проводили массовый промер *leirus* и фиксировали полученные результаты. Позже, уже в условиях института, анализировали питание рыб.

Проведенные исследования (Бугаев, Базаркин, 2006) показали, что место отлова годовиков *leirus* в бассейне оз. Азабачьего в известной мере влияет на получаемые характеристики средних размеров особей. Так, средняя длина особей *leirus*, собранных в литорали оз. Азабачьего 1 июля 2004 г. в Тимофеевском заливе (мелководная часть озера) и в районе пляжа р. Лотной (сразу же начинается глубоководная часть озера), была очень близка: в первом случае средняя длина ( $\pm$  ошибка) равнялась  $33,87 \pm 0,11$  мм ( $n = 832$ ), во втором —  $33,60 \pm 0,10$  мм ( $n = 958$ ). Сравнение по  $t$ -критерию Сьюдента показало статистически достоверную степень различий этих двух выборок —  $P < 0,001$ .

В табл. 1 представлены ежегодные объемы сборов *leirus* в Тимофеевском заливе оз. Азабачьего в 1985–2017 гг. Отсутствовавшие за 1993–1998 гг. данные (табл. 1) рассчитаны по достоверной линии регрессии между численностью производителей нерки, от которых в озере одновременно нагуливается продуцируемая ими молодежь, и длиной тела годовиков *leirus* за 1985–1992, 1999–2002 и 2007–2010 гг. (Бугаев, 2011).

Таблица 1  
Средняя длина тела *leirus* возраста 1+ в литорали Тимофеевского залива оз. Азабачьего на 1 июля ( $\pm 1$  сут) в 1985–2017 гг.

Table 1  
Mean body length of *leirus* at the age 1+ in the littoral zone of the Timofeevsky Bay (Lake Azabachye) on July 1 ( $\pm 1$  day) of 1985–2017

Год	Средняя длина, ошибка средней	Число рыб	Год	Средняя длина, ошибка средней	Число рыб	Год	Средняя длина, ошибка средней	Число рыб
1985	$29,55 \pm 0,41$	47	1996*	$32,29 \pm$ н.д.	–	2007	$40,09 \pm 0,36$	182
1986	$29,02 \pm 0,19$	191	1997*	$27,62 \pm$ н.д.	–	2008	$36,45 \pm 0,19$	340
1987	$34,40 \pm 0,40$	81	1998*	$30,86 \pm$ н.д.	–	2009	$37,15 \pm 0,30$	216
1988	$39,01 \pm 0,32$	95	1999	$33,73 \pm 0,18$	386	2010	$35,36 \pm 0,29$	183
1989	$40,07 \pm 0,30$	192	2000	$32,55 \pm 0,14$	495	2011	$36,32 \pm 0,24$	139
1990	$37,20 \pm 0,32$	120	2001	$37,72 \pm 0,34$	95	2012	$33,10 \pm 0,42$	52
1991	$39,11 \pm 0,39$	89	2002	$37,37 \pm 0,30$	194	2013	$33,47 \pm 0,28$	182
1992	$40,52 \pm 0,33$	116	2003	$33,13 \pm 0,17$	648	2014	$37,14 \pm 0,28$	166
1993*	$38,91 \pm$ н.д.	–	2004	$33,84 \pm 0,18$	309	2015	$38,57 \pm 0,33$	128
1994*	$36,79 \pm$ н.д.	–	2005	$29,29 \pm 0,21$	173	2016	$40,17 \pm 0,31$	102
1995*	$32,95 \pm$ н.д.	–	2006	$31,88 \pm 0,22$	238	2017	$35,73 \pm 0,38$	121

\* Значения за 1993–1998 гг. восстановлены; н.д. — нет данных.

За 2017 г. у авторов имеются только данные о длине тела *leirus* возраста 1+, а сведения о длине смолтов группировки возраста 1+ отсутствуют.

Данных о численности молодежи нерки, а также молодежи и производителей *leirus* и *trachurus* в оз. Азабачьем до настоящего времени не существует. Последнее связано со сложностью проведения таких работ. Тем не менее уже давно показано (Burgner et

al., 1969; Бугаев и др., 1993; Бугаев, 1995; Бугаев, Дубынин, 1999, 2000; и др.), что у нерки между численностью производителей, отнерестившихся в предыдущие годы, и ростом молоди в последующий пресноводный период жизни в озерах имеется высокая взаимосвязь.

Расчеты показали (Бугаев и др., 1993; Бугаев, 1995, 2011; Бугаев, Дубынин, 1999, 2000), что наилучшие результаты при анализе влияния численности производителей на рост молоди нерки в оз. Азабачьем оказывает суммарная численность производителей нерки, потомство которых одновременно нагуливается в этом озере ( $AEIA$ ).

Их численность находится по предложенной ранее (Бугаев и др., 1993) формуле  $AEIA = A + E + IA$ , где  $AEIA$  — суммарная численность производителей нерки, тыс. экз.;  $A$  — численность производителей нерки стада «А», отнерестившихся год назад, тыс. экз.;  $E$  — численность производителей нерки группировки «Е», отнерестившихся год назад, тыс. экз.;  $IA$  — численность производителей нерки стада «А», отнерестившихся два года назад, тыс. экз.

Применительно к *leigus* из оз. Азабачьего такой подход уже был использован ранее (Бугаев, 2011). Например, на сеголеток *leigus* (выловлены годовиками 1 июля 1985 г.) в 1984 г. действовали преимущественно сеголетки нерки (от нереста производителей нерки в 1983 г.), так как нерест производителей *leigus* и подъем на плав сеголеток *leigus* происходят в один и тот же вегетационный сезон (Зюганов, 1991; Бугаев, 1995; и др.). В свою очередь, у отнерестившихся тихоокеанских лососей выход личинок из грунта и дальнейший нагул сеголетками в литорали (пелагиали) происходит в весенне-летний период на следующий год после нереста родителей (Смирнов, 1975).

Для исследования характера питания из всего улова отбирали годовиков *leigus*, близких по размерам к среднему значению в каждый год лова ( $\pm 1$  мм), в количестве 20 экз., что позволяло стандартно охарактеризовать межгодовые различия в спектре питания особей.

При исследовании содержимого желудков руководствовались общепринятыми методиками\*. Индексы наполнения желудков (ИНЖ, ‰) рассчитаны по массе пищевого комка, средние значения ИНЖ рыб рассчитаны с учетом пустых желудков. Степень пищевого сходства (СП) оценивали по методу А.А. Шорыгина (1952): при характеристике питания использовали состав пищевых компонентов в пищевом комке, а пищевое сходство оценивали по сумме наименьших величин общих пищевых компонентов.

Все количественные данные в статье обработаны методом вариационной статистики (Лакин, 1990) в среде «Windows» в программе «Excel».

### Результаты и их обсуждение

На рис. 1 показана длина тела годовиков жилой трехиглой колюшки морфы *leigus*, собранных в стандартную дату 1 июля в 1985–2017 гг. в зал. Тимофеевском (бассейн оз. Азабачьего). Видно, что средняя длина тела колюшек достаточно изменчива между годами и с некоторой периодичностью (8–9 — 12 лет) колеблется, достигая то максимума, то минимума. Последнее, без сомнений, свидетельствует о наличии межгодовых различий в условиях обитания и нагула молоди *leigus*.

Как и ранее (Бугаев, 2011), с добавлением новых материалов за 2010–2016 гг. у *leigus* и смолтов группировки «Е» продолжает сохраняться достаточно высокая корреляция между длиной тела *leigus* возраста 1+ и смолтов нерки группировки «Е» возраста 1+ (рис. 2). При построении рис. 2 авторы, как и прежде (Бугаев, 2011) не использовали расчетные данные за 1993–1998 гг. и удалили явно «выпадающие» точки, относящиеся к 2006 (длина колюшки — 31,88 мм, нерки — 97,19 мм) и 2012 гг. (длина колюшки — 33,10 мм, нерки — 100,43 мм). Причины имеющихся отклонений пока не ясны. Тем не менее в совокупности с другими предикторами в критических ситуациях можно пробовать использовать расчетные данные по размерам смолтов нерки группировки «Е», мигрирующих из озера (рис. 2).

\* Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М.: Наука, 1974. 252 с.

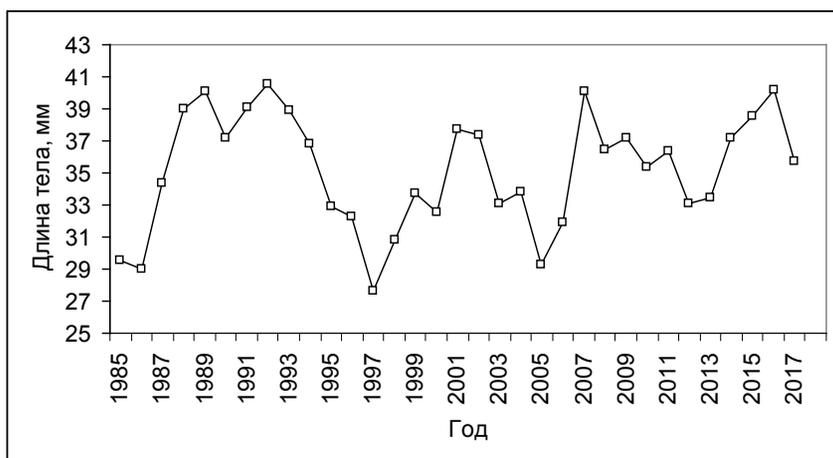


Рис. 1. Длина тела leurus возраста 1+, пойманной 1 июля в литорали Тимофеевского залива оз. Азабачьего в 1985–2017 гг. (значения за 1993–1998 гг. восстановлены), мм

Fig. 1. Body length of leurus at the age 1+ caught in the littoral zone of the Timofeevsky Bay (Lake Azabachye) on July 1 of 1985–2017 (reconstructed values for 1993–1998), mm

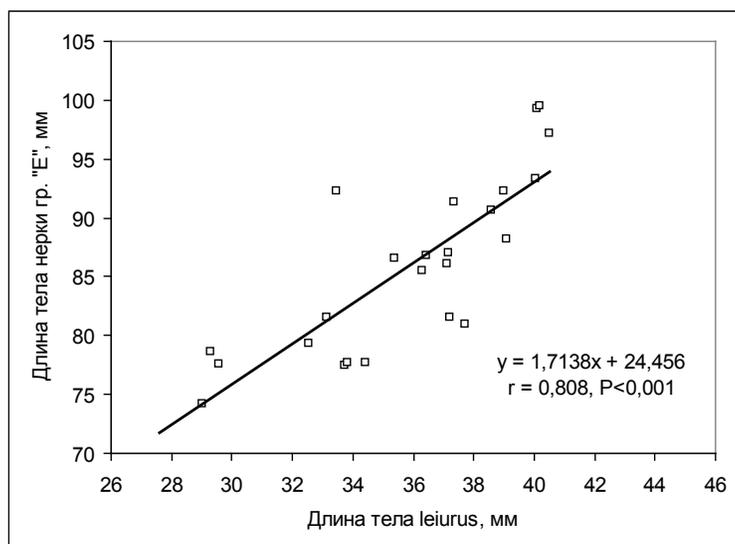


Рис. 2. Взаимосвязь между межгодовыми изменениями длины тела leurus возраста 1+, пойманной 1 июля в литорали Тимофеевского залива оз. Азабачьего, и длины смолтов нерки группировки «Е» возраста 1+, мигрировавших из оз. Азабачьего в 1985–1992 и 1999–2016 гг. (без данных за 2006 и 2012 гг. — выпадающие точки), мм. Расчетные сведения по длине leurus за 1993–1998 гг. при построении рисунка не включали

Fig. 2. Correlation between year-to-year variations of body length (mm) for leurus at the age 1+ caught in the littoral zone of the Timofeevsky Bay (Lake Azabachye) on July 1 and for smolts of sockeye salmon from the group «E» at the age 1+ emigrated from the lake. The data for 1985–1992 and 1999–2016, with exclusion of 2006 and 2012. Reconstructed length values for 1993–1998 are not included

Привлекает внимание то (рис. 3), что, как и ранее (Бугаев, 2011), выделяются два уровня линий регрессии (одна из них пока недостоверная — Ряд 2). В 2003–2006 и 2013 гг. отмечаются более низкие значения длины годовиков leurus (Ряд 2), чем в другие годы за период 1985–2017 гг. (Ряд 1). Следует отметить, что 2004–2006 и 2013 гг. отличаются от всех других лет исследований своими особыми нестандартными характеристиками.

В мае 2004 г. над оз. Азабачьим прошел вулканический пеплопад от вулкана Шивелуч, толщина слоя пепла в бассейне озера составила 15–18 мм (Бугаев, Базаркина, 2013). Это самый сильный пеплопад за период 1956–2017 гг. После него в 2004 г., вероятно,

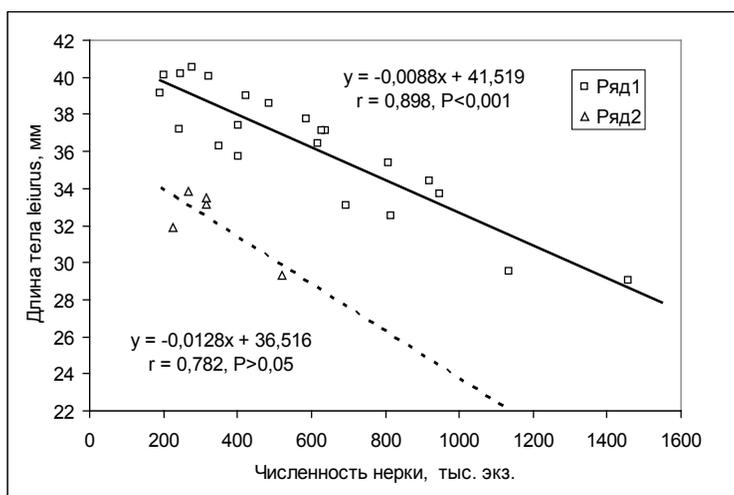


Рис. 3. Взаимосвязь между численностью производителей, от которых в Тимофеевском заливе оз. Азабачьего одновременно нагуливается молодь нерки (АЕ1А), и длиной тела *leirugus* возраста 1+, пойманной 1 июля в литорали Тимофеевского залива оз. Азабачьего на следующий год (в 1985–1992, 1999–2002 и 2007–2017 гг.), при подразделении на две группы: Ряд 1 — 1985–1992, 1999–2002 и 2007–2017 гг.; Ряд 2 — 2003–2006 и 2013 гг.; мм. Расчетные сведения по длине *leirugus* за 1993–1998 гг. при построении рисунка не включали

Fig. 3. Correlation between parental abundance for juvenile sockeye salmon (AE1A) feeding in the Timofeevsky Bay (Lake Azabachye) and body length of *leirugus* at the age 1+ caught in the littoral zone of the Bay on July 1 in the next year (mm), for two groups of years: 1<sup>st</sup> group — 1983–1992, 1999–2002, and 2007–2017; 2<sup>nd</sup> group — 2003–2006 and 2013. Reconstructed length values for 1993–1998 are not included

произошла массовая гибель трехиглой колюшки в мелководной зоне оз. Азабачьего — «тундре» (Бугаев, 2011; Бугаев, Базаркина, 2013), где расположено самое значительное нерестилище трехиглой колюшки (все остальные нерестилища этого вида в бассейне озера имеют несравнимо меньшее значение). Причем можно предполагать, что в большей мере пострадала часть популяции колюшки, которая нерестится раньше. Нерестящаяся позже часть популяции, из-за различий в сроках нереста, продуцировала сеголеток (годовиков) *leirugus*, которые к концу сезона роста имели более мелкие размеры, чем обычно, со всеми вытекающими последствиями в 2004–2006 гг.

В июле 2013 г. в оз. Азабачьем наблюдался самый высокий паводок за период 1981–2017 гг., что могло отрицательно сказаться на росте *leirugus* из-за «разбавления» объектов питания в прибрежной толще воды, что потребовало больших энергетических затрат на процесс добывания пищи.

В целом любое ухудшение роста *leirugus* из-за наличия межвидовой конкуренции должно приводить к улучшению роста и конечных размеров смолтов нерки, скатывающихся из оз. Азабачьего (Бугаев, 1995, 2011).

Изучение питания годовиков *leirugus* в литорали оз. Азабачьего проводили в период 2005–2013 гг. (Введенская, Бугаев, 2010, 2015), и эти работы были продолжены до 2017 г. (за исключением 2014 г.). Пищевой спектр трехиглых колюшек за исследованный период состоял из червей, рачков, моллюсков, клещей, насекомых, водорослей и растительных остатков (табл. 2).

При вскрытии желудков мы находили, что некоторые организмы в пищевом комке располагаются обособленно, отдельными комочками. Так, например, коловратки, которые отличаются очень мелкими размерами, в пищевом комке встречаются в виде светлого комочка. Это подтверждает тот факт, что рыбы находят скопления кормовых организмов и выедают их.

Питание рыб зависит от многих составляющих, и в том числе от обилия и доступности кормовых организмов. Представители зообентоса и зоопланктона служат кормом для рыб в основном во время образования скоплений (агрегаций). Особенности

Состав пищи leirus возраста 1+ в литорали Тимофеевского залива оз. Азабачье, % от массы пищевого комка

Table 2

Food composition for leirus at the age 1+ in the littoral zone of the Timofeevsky Bay (Lake Azabachye), % of the bolus weight

Таксон	2005 г.	2006 г.	2007 г.	2008 г.	2009 г.	2010 г.	2011 г.	2012 г.	2013 г.	2015 г.	2016 г.	2017 г.
Rotatoria	64,1	-	-	-	-	< 0,1	-	-	-	2,2	29,3	-
Мермитиды	-	-	-	-	-	-	-	-	-	9,2	3,0	0,3
Nematoda	0,4	-	-	-	-	0,7	< 0,1	0,2	< 0,1	< 0,1	-	< 0,1
Oligochaeta	-	-	-	-	1,8	-	-	7,2	-	-	0,6	-
Ostracoda	0,9	0,1	-	0,4	0,2	0,1	-	0,1	-	0,1	-	< 0,1
Cyclops sp.	6,6	11,2	80,4	19,0	14,9	37,8	94,9	2,3	9,4	2,5	0,7	37,0
Chydorus sphaericus	-	2,1	-	0,1	-	-	< 0,1	0,2	-	< 0,1	0,1	0,2
Harpacticoida	9,6	31,0	1,2	0,2	2,1	0,2	0,1	2,4	20,5	-	-	-
Daphnia sp.	3,6	-	-	-	-	-	0,1	-	-	0,5	-	-
Biapertura affinis	-	0,3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Gammarus lacustris	-	-	-	0,5	-	-	-	-	-	-	-	-
Mollusca	-	-	-	-	-	-	-	-	6,5	-	-	-
Hydracarina	1,1	-	-	-	-	-	-	-	-	0,1	< 0,1	< 0,1
Chironomidae larvae	1,3	19,2	15,8	74,2	26,4	8,7	2,3	40,3	35,5	29,2	32,0	44,1
Chironomidae pupae	-	24,6	-	1,0	16,4	2,6	-	26,3	5,8	27,3	11,1	1,9
Chironomidae imago	11,0	5,6	2,6	4,1	9,5	5,4	0,9	3,6	1,0	18,6	19,3	3,6
Ephemeroptera larvae	-	3,3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Trichoptera larvae	-	-	-	-	1,2	-	-	-	-	-	-	-
Имаго прочих насекомых	-	0,1	-	0,5	-	-	-	-	-	-	-	-
Растительные остатки, водоросли	1,4	2,5	-	-	17,5	-	1,7	-	-	10,3	3,9	12,9
Неопределенные остатки	-	-	-	-	10,0	44,5	-	17,4	21,3	-	-	-
Длина колошек, мм	29,1	33,2	39,9	35,7	37,0	35,1	36,1	33,1	32,0	39,4	40,0	36,4
Масса колошек, г	0,184	0,250	0,467	0,340	0,366	0,324	0,374	0,251	0,258	0,460	0,511	0,360
Пустые желудки, %	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Максимальный индекс наполнения, ‰	134,4	336,9	317,5	414,4	492,8	100,6	527,0	374,5	312,5	292,0	235,0	524,6
Средний индекс наполнения, ‰	74,2	114,0	119,7	134,6	148,0	27,8	214,7	91,4	95,5	97,0	95,7	254,5

организмов образовывать агрегации отмечали многие исследователи (Орлова, 1977; Гиляров, 1987; Михеев, 1987; Баканов и др., 1999). На Камчатке, а именно на оз. Дальнем образование агрегаций планктонными организмами отмечалось как в пелагиали у дафний (Куренков, 1975), так и в литорали у босмин (Введенская, 1992). Появление планктонных беспозвоночных в мелководной зоне вполне обычное явление, происходит оно во время горизонтальных миграций.

Основу питания, как правило, формировали хирономиды. Их доля в пищевом комке колюшек варьировала в широком диапазоне — от 3,3 (2011 г.) до 79,2 % (2008 г.), в среднем эта величина составляла 44,3 % (рис. 4).

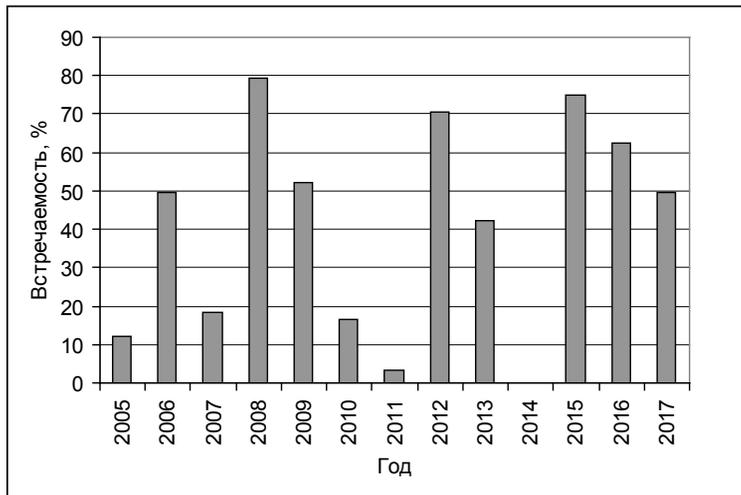


Рис. 4. Доля хирономид в пищевом комке *leiuirus* возраста 1+ в литорали Тимофеевского залива оз. Азабачьего, % от массы пищевого комка

Fig 4. Weight percentage of chironomids in the food bolus of *leiuirus* at the age 1+ caught in the littoral zone of the Timofeevsky Bay (Lake Azabachye), % of the bolus weight

Хирономиды были представлены всеми стадиями метаморфоза — личинками, куколками и имаго. Как правило, колюшки более интенсивно выедали личинок, они встречались практически в каждом желудке, их доля в пищевом комке изменялась в пределах 10,6–93,6 % (минимальное значение отмечено в 2005 г., максимальное — в 2008 г.) (рис. 5). Куколки и имаго хирономид также имели большое значение в питании колюшек, так как они встречались в каждом третьем желудке. Доля куколок хирономид колебалась в пределах 1,0–27,3 %, имаго — 0,9–19,3 % при средних показателях соответственно 13,0 и 7,1 %. Аналогичные работы, проведенные на оз. Саранном (о. Беринга), также выявили предпочтение кормового объекта колюшками морфы *leiuirus* в виде хирономид (75,0 % от массы пищевого комка) (Введенская, Бугаев, 2011).

Вторым по значимости пищевым объектом у колюшек были циклопы, они так же, как и хирономиды, встречались у всех исследованных особей. В некоторые годы их доля от всей массы съеденной пищи была очень высокой — в 2007 г. 80,4 %, в 2011 г. 94,9 %. Отдельные желудки были буквально «набиты» этими рачками, максимальное количество циклопов в одном желудке достигало 2016 экз.

Среди других рачков, обнаруженных в пище колюшек, — остракод, хидорусов, дафний, биаптур, гаммарусов и гарпактицид — можно выделить последних, которые довольно часто и в больших количествах отмечены в пище. Так, в 2006 г. в пищевом комке они составляли 31,0 % от всей съеденной пищи, в 2013 г. — 20,5 %. Максимальное количество этих рачков в одном желудке насчитывало 600 экз.

Следует отметить присутствие в пищевом спектре самых маленьких по размерам организмов — коловраток. Они были обнаружены в пище колюшек в 2005, 2010, 2015 и 2016 гг. Особенно много их было в 2005 г., когда им принадлежала максимальная доля пищевого комка — 64,1 %, и они встречались у всех проанализированных рыб. У

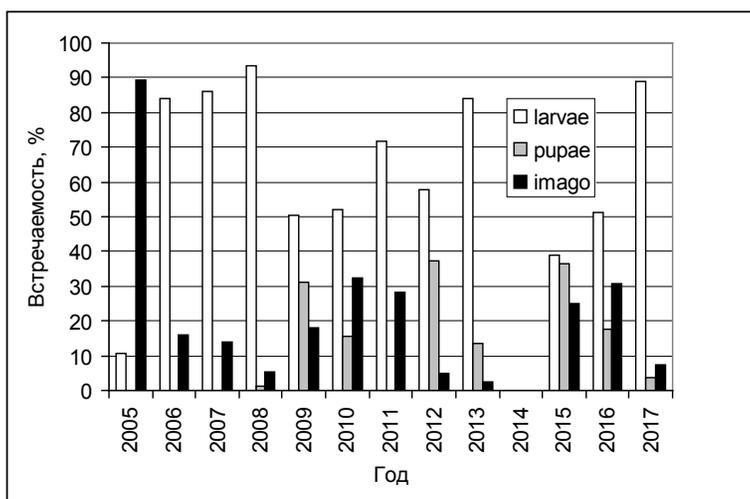


Рис. 5. Значение хирономид разных стадий метаморфоза в питании leirus возраста 1+ в литорали Тимофеевского залива оз. Азабачье, % от массы пищевого комка

Fig. 5. Weight percentage of chironomids at certain stages of metamorphosis in the food bolus of leirus at the age 1+ caught in the littoral zone of the Timofeevsky Bay (Lake Azabachye), % of the bolus weight

большинства (65 %) этих рыб пищевой комок состоял практически только из коловраток. Из 8 видов коловраток, обитающих в литорали озера — *Keratella cochlearis*, *Polyarthra* sp., *Kellicottia longispina*, *Notholca intermedia*, *Asplanchna priodonta*, *Lecane cornuta cornuta*, *Lepadella patella*, *Euchlanis lyra larga*, — в пище колюшек встречались два вида — *E. lyra larga* и *A. priodonta*, причем следует отметить, что мелких по размерам коловраток *E. lyra larga* было значительно больше, чем более крупных *A. priodonta*.

Сравнивая состав и предпочтение того или иного корма колюшками по годам, можно заключить, что пищевое сходство варьировало в широком диапазоне (табл. 3).

Таблица 3  
Пищевое сходство у leirus возраста 1+ в литорали Тимофеевского залива оз. Азабачье, % от массы пищевого комка

Table 3  
Food spectra similarity for leirus at the age 1+ in the littoral zone of the Timofeevsky Bay (Lake Azabachye), % of the bolus weight

Год	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2015	2016	2017
2005	—	24,6	11,7	12,6	20,9	14,0	10,4	9,9	18,5	19,1	43,7	12,9
2006		—	30,8	36,0	<b>57,1</b>	28,2	16,2	<b>52,5</b>	<b>55,9</b>	<b>54,6</b>	39,2	40,7
2007			—	37,6	34,5	49,2	<b>83,7</b>	21,9	27,4	20,9	19,1	<b>55,4</b>
2008				—	46,8	33,1	22,3	47,8	47,1	36,9	37,9	<b>67,8</b>
2009					—	41,9	19,9	<b>62,7</b>	<b>54,7</b>	<b>65,2</b>	<b>52,2</b>	<b>59,7</b>
2010						—	41,0	35,1	43,2	19,3	17,4	<b>51,2</b>
2011							—	5,6	12,7	7,5	5,6	41,9
2012								—	<b>68,3</b>	<b>61,5</b>	48,0	48,5
2013									—	38,5	39,5	47,8
2015										—	<b>68,7</b>	47,8
2016											—	42,5
2017												—

Примечание. Жирным шрифтом выделены значения СП более 50 %.

Так, состав пищи колюшек в 2005 г. отличался от такового всех последующих лет, так как показатели СП варьировали в диапазоне 9,9–24,6 %, лишь в 2016 г. величина СП составляла 43,7 %. Столь сходное питание в 2005 и 2016 гг. объясняется высоким потреблением в эти годы коловраток. Минимальные показатели СП, равные 5,6 %, отмечены в 2011 с 2012 г. и в 2011 с 2016 г., максимальные — 83,7 % — в 2011 с 2007 г.

(за счет преобладания в пище циклопов). Столь значительные вариации величин СП в исследованные годы характеризуют колюшку как очень пластичный вид.

Количество потребляемой пищи годовиками колюшек *leirus* в литорали варьировало в широком диапазоне. Наибольшие индивидуальные показатели накормленности достигали величин 527,0 и 524,6 ‰, а средние индексы наполнения желудков по годам изменялись в диапазоне 27,8–254,5 ‰. В 2011 и 2017 гг. потребление пищи колюшками было наибольшим, средние показатели индексов наполнения желудков составили соответственно 215,7 и 254,5 ‰. При столь различном потреблении пищи колюшки с пустыми желудками не встречались.

Ранее (Введенская, Бугаев, 2015) было сделано предположение, что у *leirus* возраста 1+ в более теплые годы уменьшаются средние индексы наполнения желудков. Имеющиеся в настоящее время материалы позволяют подтвердить это (рис. 6). Можно предполагать, что с увеличением температуры воды у годовиков *leirus* увеличивается скорость обменных процессов, что ведет к снижению средних индексов наполнения желудков.

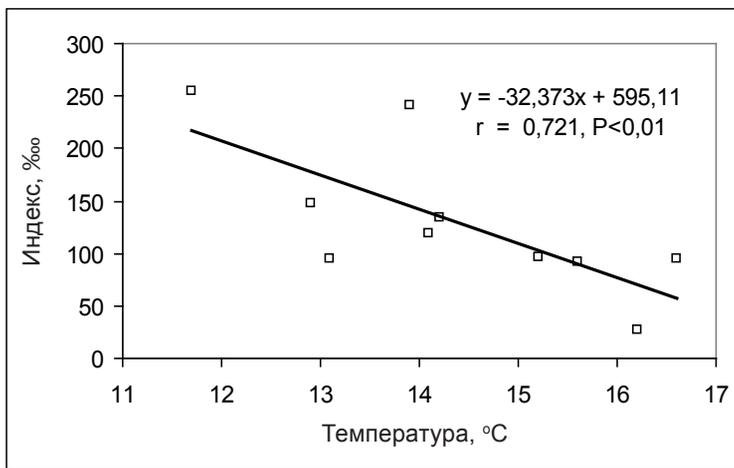


Рис. 6. Взаимосвязь между средними поверхностными температурами воды в июле на гидробиологической станции (ст. 5) и средними индексами наполнения желудков *leirus* возраста 1+ в литорали Тимофеевского залива оз. Азабачьего в 2007–2017 гг. (материалы за 2005–2006 гг. при построении рисунка не включали)

Fig. 6. Correlation between mean temperature at the lake surface at the standard station (№.5) in July and average index of stomach fullness for *leirus* at the age 1+ in the littoral zone of the Timofeevsky Bay (Lake Azabachye). The data for 2007–2017, with exclusion of 2005–2006

Как показали многолетние обловы мальковым неводом в литорали оз. Азабачьего в 1978–2017 гг., сеголетки нерки здесь в конце июня — середине июля практически не встречались, за исключением 1985 г., когда сеголетки стада «А» были очень многочисленны в уловах. Причину такого необычного поведения сеголеток нерки стада «А» можно объяснить тем, что первая половина лета 1985 г. была очень холодной и сеголетки не откочевывали в пелагиаль озера, где температуры воды, вероятно, были ниже.

В конце июля — августе в уловах в прибрежной зоне литорали оз. Азабачьего появляются немногочисленные сеголетки нерки группировки «Е», основная масса которых нагуливается на большем удалении от берега от тех мест, где проводился сбор материалов. Позже, в сентябре-октябре, эти сеголетки мигрируют в пелагиаль.

В конце июля — начале августа происходит массовая откочевка годовиков *leirus* в пелагиаль оз. Азабачьего, где они переходят на питание пелагическими формами зоопланктона и составляют значительную пищевую конкуренцию сеголеткам и годовикам нерки стада «А» и сеголеткам группировки «Е» — величина пищевого сходства достигает 92,1–76,7 % (Бугаев, 1995).

## Заключение

Начиная с 1985 г. и по настоящее время в бассейне оз. Азабачьего проводится мониторинг размеров годовиков жилой формы трехиглой колюшки (морфы *leigus*), выполняемый ежегодно 1 июля ( $\pm 1$  сут) в литорали озера закидным мелкоячеистым неводом.

В 1985–2017 гг. средние размеры годовиков *leigus* колебались в пределах  $29,02 \pm 0,19$  —  $40,52 \pm 0,32$  мм. Средняя длина тела колюшки достаточно изменчива между годами и с некоторой периодичностью (8–9 — 12 лет) колеблется, достигая то максимума, то минимума. Последнее, без сомнений, свидетельствует о наличии межгодовых различий в условиях обитания и нагула молоди *leigus*.

Как и ранее (Бугаев, 2011), с добавлением новых материалов за 2010–2017 гг. у *leigus* и смолтов группировки «Е» продолжает сохраняться достаточно высокая корреляция между длиной тела *leigus* возраста 1+ и смолтов нерки группировки «Е» возраста 1+.

Изучение характера питания особей *leigus* показало, что основу содержимого их желудков составляют, как правило, хирономиды. Их доля в пищевом комке колюшек варьировала в широком диапазоне — от 3,3 (2011 г.) до 79,2 % (2008 г.), в среднем составляя 44,3 %.

Межгодовые значения средних индексов наполнения желудков у годовиков *leigus* обнаруживают достоверную зависимость с поверхностными температурами воды в озере в июле (на стандартной гидробиологической глубоководной станции).

## Список литературы

**Баканов А.И., Щербина Г.Х., Перова С.Н.** Районирование Рыбинского водохранилища по состоянию сообществ донных организмов // Вод. ресурсы. — 1999. — Т. 26, № 2. — С. 221–230.

**Белоусова С.П.** Зоопланктон пелагиали оз. Азабачьего (Камчатка) и его значение в питании молоди красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Петропавловск-Камчатский : ДВГУ, 1972. — 19 с.

**Бугаев В.Ф.** Азиатская нерка (пресноводный период жизни, структура локальных стад, динамика численности) : моногр. — М. : Колос, 1995. — 464 с.

**Бугаев В.Ф.** Азиатская нерка–2 (биологическая структура и динамика численности локальных стад в конце XX — начале XXI вв.) : моногр. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2011. — 380 с.

**Бугаев В.Ф., Базаркин Г.В.** Состав ихтиофауны оз. Азабачье в 2002–2006 гг. по данным траловых уловов // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат-лы 7-й междунар. науч. конф. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2006. — С. 317–320.

**Бугаев В.Ф., Базаркин Г.В., Базаркина Л.А.** Жилая морфа трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* как индикатор условий нагула молоди нерки *Oncorhynchus nerka* в оз. Азабачьем (бассейн р. Камчатка) // Изв. ТИНРО. — 2004. — Т. 139. — С. 134–144.

**Бугаев В.Ф., Базаркина Л.А.** Влияние вулканизма на численность нерки *Oncorhynchus nerka* р. Камчатки // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : докл. 12–13-й междунар. науч. конф. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2013. — С. 52–66.

**Бугаев В.Ф., Базаркина Л.А., Дубынин В.А.** Межгодовая изменчивость роста чешуи транзитной и аборигенной молоди нерки *Oncorhynchus nerka* в зависимости от кормовых и температурных условий в оз. Азабачье // Вопр. ихтиол. — 1993. — Т. 33, вып. 5. — С. 651–658.

**Бугаев В.Ф., Вронский Б.Б., Заварина Л.О. и др.** Рыбы реки Камчатка : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2007. — 459 с.

**Бугаев В.Ф., Дубынин В.А.** Факторы, определяющие длину и массу тела смолтов нерки *Oncorhynchus nerka*, мигрирующих из оз. Курильского (р. Озерная) и оз. Азабачьего (р. Камчатка) // Изв. ТИНРО. — 1999. — Т. 126. — С. 383–400.

**Бугаев В.Ф., Дубынин В.А.** Факторы, определяющие длину и массу тела смолтов нерки *Oncorhynchus nerka*, мигрирующих из оз. Курильское (р. Озерная) и оз. Азабачье (р. Камчатка). Анализ методом пошаговой регрессии // Вопросы взаимодействия естественных и искусственных популяций лососей. Российско-Американская конференция по сохранению лососевых. — Хабаровск : Хабар. отд-ние ТИНРО-центра, 2000. — С. 35–49.

**Введенская Т.Л.** Питание и пищевые взаимоотношения рыб в литорали оз. Дальнего (Камчатка) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М. : МГУ, 1992. — 25 с.

**Введенская Т.Л., Бугаев В.Ф.** К вопросу о питании годовиков трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* в литорали оз. Азабачьего (бассейн р. Камчатки) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат-лы 11-й междунар. науч. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения выдающихся российских ихтиологов А.П. Андрияшева и А.Я. Таранца. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2010. — С. 244–253.

**Введенская Т.Л., Бугаев В.Ф.** Мониторинг питания годовиков трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* в литорали оз. Азабачьего (бассейн р. Камчатки) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : тез. докл. 16-й междунар. науч. конф., посвящ. 20-летию образования природных парков на Камчатке. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2015. — С. 270–274.

**Введенская Т.Л., Бугаев В.Ф.** Некоторые черты биологии трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (leirus) оз. Саранного на о. Беринга (Командорские острова) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : тез. докл. 12-й междунар. науч. конф., посвящ. 300-летию со дня рождения С.П. Крашенинникова. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2011. — С. 207–210.

**Гиляров А.М.** Факторы, определяющие выбор жертвы при питании пресноводных рыб зоопланктоном // Вопр. ихтиол. — 1987. — Т. 27, вып. 3. — С. 446–457.

**Зюганов В.В.** Фауна СССР. Рыбы. Т. 5, вып. 1 : Семейство колюшковых (*Gasterosteidae*) мировой фауны : моногр. — Л. : Наука, 1991. — 264 с.

**Крогиус Ф.В., Крохин Е.М., Меншуткин В.В.** Сообщество пелагических рыб оз. Дальнего: опыт кибернетического моделирования : моногр. — Л. : Наука, 1969. — 86 с.

**Куренков И.И.** Структура популяции *Cyclops scutifer* Sars в озерах Камчатки // Изв. ТИНРО. — 1975. — Т. 97. — С. 147–156.

**Лакин Г.Ф.** Биометрия : учеб. пособие. — 4-е изд., перераб. и доп. — М. : Высш. шк., 1990. — 352 с.

**Михеев В.Н.** О механизме избирательного питания сеголеток судака в скоплениях дафний // Гидробиол. журн. — 1987. — Т. 23, № 1. — С. 32–35.

**Орлова А.И.** Лещ (Мятеляйских озер) // Гидробиол. исслед. Мятеляйских озер (Литва). — Вильнюс, 1977. — С. 206–213.

**Смирнов А.И.** Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей : моногр. — М. : МГУ, 1975. — 335 с.

**Шевляков Е.А., Дубынин В.А., Бугаев В.Ф. и др.** Характеристика прибрежного промысла тихоокеанских лососей в Камчатском крае в 2016 г. // Бюл. № 11 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2016. — С. 14–24.

**Шорыгин А.А.** Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря (осетровых, карповых, бычковых, окуневых и хищных сельдей) : моногр. — М. : Пищепромиздат, 1952. — 268 с.

**Burgner R.L., DiCostanzo C.J., Ellis R.J. et al.** Biological studies and estimates of optimum escapements of sockeye salmon in the major river systems in southwestern Alaska // Fish. Bull. — 1969. — Vol. 67, № 2. — P. 405–459.

## References

**Bakanov, A.I., Shcherbina, G.Kh., and Perova, S.N.**, Zoning of the Rybinsk Reservoir based on the status of communities of benthic organisms, *Vodn. Resur.*, 1999, vol. 26, no. 2, pp. 221–230.

**Belousova, S.P.**, Zooplankton of the pelagic zone of Lake Azabache (Kamchatka) and its importance in the diet of juvenile salmon, *Oncorhynchus nerka* (Walb.), *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Petropavlovsk-Kamchatsky: DVGU, 1972.

**Bugaev, V.F.**, *Aziatskaya nerka (presnovodnyi period zhizni, struktura lokal'nykh stad, dinamika chislennosti)* (Asian Sockeye Salmon (Freshwater Life History, Structure of Local Stocks, and Population Dynamics)), Moscow: Kolos, 1995.

**Bugaev, V.F.**, *Aziatskaya nerka-2 (biologicheskaya struktura i dinamika chislennosti lokal'nykh stad v kontse XX — nachale XXI vv.)* (Asian Sockeye Salmon-2 (Biological Structure and Abundance Dynamics of Local Stocks in the Late XX — Early XXI Century)), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2011.

**Bugaev, V.F. and Bazarkin, G.V.**, Composition of the ichthyofauna in Lake Azabache in 2002–2006 according to data of trawl catches, in *Mater. 7 mezhdunar. nauchn. konf. "Sokhranenie bioraznoobraziya Kamchatki i prilegayushchikh morei"* (Proc. 7<sup>th</sup> Int. Sci. Conf. "Conservation of Biodiversity in Kamchatka and the Adjacent Seas"), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2006, pp. 317–320.

**Bugayev, V.F., Bazarkin, H.V., and Bazarkina, L.A.**, Residual morph of threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* as an indicator of feeding conditions for juvenile sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* in Azabachye Lake (Kamchatka River basin), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2004, vol. 139, pp. 134–144.

**Bugayev, V.F. and Bazarkina, L.A.**, The effect of volcanism on the abundance of the sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* in the Kamchatka River, in *Dokl. 12–13 mezhdunar. nauchn. konf. "Sokhranenie bioraznoobraziya Kamchatki i prilegayushchikh morei"* (Proc. 12–13<sup>th</sup> Int. Sci. Conf. "Conservation of Biodiversity in Kamchatka and the Adjacent Seas"), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2013, pp. 52–66.

**Bugayev, V.F., Bazarkina, L.A., and Dubynin, V.A.**, Interannual variability in the growth of scales in transient and native juvenile sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, depending on the feeding and temperature conditions in Lake Azabache, *Vopr. Ikhtiolog.*, 1993, vol. 33, no. 5, pp. 651–658.

**Bugayev, V.F., Vronsky, B.B., Zavarina, L.O., Zorbidi, Zh.Kh., Ostroumov, A.G., and Tiller, I.V.**, *Ryby reki Kamchatka* (Fishes of the Kamchatka River), Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2007.

**Bygayev, V.F. and Dubynin, V.A.**, Factors determining length and weight of sockeye *Oncorhynchus nerka*, smolts migrated from Kuril'skoe Lake (Ozernaya River) and Azabachye Lake (Kamchatka River), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1999, vol. 126, pp. 383–400.

**Bygayev, V.F. and Dubynin, V.A.**, Factors determining the length and body weight of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, smolts migrating from Lake Kuril'skoye (Ozernaya River) and Lake Azabache (Kamchatka River): Step-by-step regression analysis, in *Ross.-Am. konf. sokhraneniya lososevykh "Voprosy vzaimodeistviya estestvennykh i iskusstvennykh populyatsii lososei"* (Russ.-Am. Conf. Conserv. Salmon "Issues of Interaction between Natural and Artificial Salmon Populations"), Khabarovsk: Khabar. Otd. TINRO-Tsentra, 2000, pp. 35–49.

**Vvedenskaya, T.L.**, Feeding and dietary interactions of fishes in the littoral zone of Lake Dal'nee (Kamchatka), *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Moscow: MGU, 1992.

**Vvedenskaya, T.L. and Bugayev, V.F.**, On the issue of diet of yearlings of the three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* in the littoral zone of Lake Azabache (Kamchatka River basin), in *Mater. 11 mezhdunar. nauchn. konf. posvyashch. 100-letiyu dnya rozhdeniya vydayushchikhsya ross. ikhtologov A.P. Andriyasheva A.Ya. Tarantsa "Sokhranenie bioraznoobraziya Kamchatki i prilegayushchikh morei"* (Proc. 11<sup>th</sup> Int. Sci. Conf. Commem. 100 Year Anniv. Birth Outstanding Russ. Ikhtiologists A.P. Andriyashev A.Ya. Taranets "Conservation of Biodiversity in Kamchatka and the Adjacent Seas"), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2010, pp. 244–253.

**Vvedenskaya, T.L. and Bugayev, V.F.**, Monitoring of feeding of three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*, yearlings in the littoral zone of Lake Azabache (Kamchatka River basin), in *Tezisy dokl. 16 mezhdunar. nauchn. konf. posvyashch. 20-letiyu obraz. prir. parkov Kamchatke "Sokhranenie bioraznoobraziya Kamchatki i prilegayushchikh morei"* (Proc. 16<sup>th</sup> Int. Sci. Conf. Dedicated 20 Year Anniv. Found. Nat. Parks Kamchatka "Conservation of Biodiversity in Kamchatka and the Adjacent Seas"), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2015, pp. 270–274.

**Vvedenskaya, T.L. and Bugayev, V.F.**, Some biological features of the three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* (leiurus) from Lake Sarannoye, Bering Island (Commander Islands), in *Tezisy dokl. 12 mezhdunar. nauchn. konf. posvyashch. 300-letiyu dnya rozhdeniya S.P. Krashennnikova "Sokhranenie bioraznoobraziya Kamchatki i prilegayushchikh morei"* (Proc. 12<sup>th</sup> Int. Sci. Conf. Commem. 300 Year Anniv. Birth S.P. Krashennnikov "Conservation of Biodiversity in Kamchatka and the Adjacent Seas"), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2011, pp. 207–210.

**Gilyarov, A.M.**, Factors determining the selection of prey by freshwater fish when feeding on zooplankton, *Vopr. Ikhtiolog.*, 1987, vol. 27, no. 3, pp. 446–457.

**Zyuganov, V.V.**, The family of sticklebacks (Gasterosteidae) of the world fauna, in *Fauna SSSR. T. 5: Ryby* (Fauna USSR, vol. 5: Fishes), Leningrad: Nauka, 1991, no. 1.

**Krogus, F.V., Krokhin, E.M., and Menshutkin, V.V.**, *Soobshchestvo pelagicheskikh ryb oz. Dal'nego: opyt kiberneticheskogo modelirovaniya* (Community of Pelagic Fishes in Lake Dal'nee: The Experience of Cybernetic Modeling), Leningrad: Nauka, 1969.

**Kurenkov, I.I.**, The structure of *Cyclops scutifer* populations lakes of Kamchatka, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1975, vol. 97, pp. 147–156.

**Lakin, G.F.**, *Biometriya* (Biometrics), Moscow: Vysshaya Shkola, 1990, 4<sup>th</sup> ed.

**Mikheev, V.N.**, On the mechanism of selective feeding of young-of-the-year pike perch in aggregations of *Daphnia*, *Gidrobiol. Zh.*, 1987, vol. 23, no. 1, pp. 32–35.

**Orlova, A.I.**, Bream (of Myatelai lakes), *Gidrobiol. Issled. Myatelaishkikh Ozer (Litva)*, Vilnius, 1977, pp. 206–213.

**Smirnov, A.I.**, *Biologiya, razmnozhenie i razvitie tikhookeanskikh lososei* (Biology, Reproduction, and Development of Pacific Salmon), Moscow: MGU, 1975.

**Shevlyakov, E.A., Dubynin, V.A., Bugaev, V.F., Zavarina, L.O., Fel'dman M.G., Zakharova, O.A., Zikunova, O.V., and Shubkin, S.V.**, Characteristics of coastal fishing for Pacific salmon in Kamchatka Krai in 2016, in *Byulleten N 11 izucheniya Tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bulletin No. 11 for the Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2016, pp. 14–24.

**Shorygin, A.A.**, *Pitanie i pishchevye vzaimootnosheniya ryb Kaspiiskogo morya (osetrovykh, karpovykh, bychkovykh, okunevykh i khishchnykh sel'dei)* (Feeding and Dietary Interactions of Fishes in the Caspian Sea (Sturgeon, Carp, Goby, Perch, and Predatory Herring)), Moscow: Pishchepromizdat, 1952.

**Burgner, R.L., DiCostanzo, C.J., Ellis, R.J., Harry, G.Y., Hartman, W.L., Kerns, O.E., Mathisen, O.A., and Royce, W.F.**, Biological studies and estimates of optimum escapements of sockeye salmon in the major river systems in southwestern Alaska, *Fish. Bull.*, 1969, vol. 67, no. 2, pp. 405–459.

**Rogers, D., Quinn, T., Rogers, B., Ruggerone, G., Berejikian, B., Patterson, L., and Work, K.**, *Alaska Salmon Research: Annual Report 1991*, Seattle, Wash.: Fish. Res. Inst., 1992.

*Metodicheskoe posobie po izucheniyu pitaniya i pishchevykh otnoshenii ryb v estestvennykh usloviyakh* (Methodical Guide to the Study of Feeding Habits and Interactions of Fish under Natural Conditions), Moscow: Nauka, 1974.

*Поступила в редакцию 18.05.18 г.*

*Принята в печать 13.07.18 г.*