

УДК 597-513

О ЗНАЧЕНИИ БЕНТОСА И ДРИФТА ДОННЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ В ПИТАНИИ МОЛОДИ ЛОСОСЕЙ

В. В. Чебанова (ВНИРО)



Проведен сравнительный анализ сезонной динамики интенсивности питания разновозрастной молоди кижуча и количественных показателей бентоса и дрефта в лососевом ключе. Установлено, что разновозрастная молодь кижуча в лососевом ключе большую часть года питается дрефтом, т. е. мигрирующими в толще воды организмами макрозообентоса. В осенне-зимний период обилие донных беспозвоночных в бентосе не являлось лимитирующим фактором, снижалась только их доступность для рыб, соответственно, скачкообразные «сдвиги» интенсивности питания молоди в октябре и апреле, проходившие на фоне плавного изменения температуры воды (в среднем за месяц на 1,2–1,4 °С), совпадали по времени с осенним шестикратным сокращением и весенним четырехкратным увеличением дрефта. В течение года видовой и размерно-возрастной состав массовых кормовых объектов в питании и дрефте совпадал в 11 из 13 серий наблюдений, коэффициенты корреляции «питание–дрифт» выше коэффициентов «питание–бентос», причем корреляция с дрефтом достоверна в течение всего года, а с бентосом — только в осенне-зимний период.

Питание дрефтом описано у молоди большинства видов лососевых, обитающих в горных и предгорных реках, где быстрое течение и плотные каменисто-галечные грунты ограничивают доступность макрозообентоса (Леванидов, 1964; Леванидова, Леванидов, 1962; Фроленко, 1965, 1970; Канидъев, Жуйкова, 1971; Шустов, 1978; Рослый, 1980; Николаева, 1988; Waters, 1969; Heggenes et al., 1995; Keeley, Grant, 1995 и др.). Дрифтом, 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 (Kubiuek, 1978). Питание эпибентосом преобладает только у личинок и мелких сеголетов, обитающих в небольших мелких заводях вдоль береговой линии (Mundie, 1969; Grant, Noakes, 1987; Hubert, Rhodes, 1992) и у молоди в мутных реках (Tippets, Moyle, 1978).

О роли дрефта, как кормовой базы лососевых, свидетельствует сходство спектров и ритмов питания рыб со структурой и динамикой дрефта как в течение суток, так и в сезонном аспекте (Чебанова, 1983а; Ringler, 1985; Kreivi et al., 1999; Amundsen et al., 2000; Giroux et al., 2000). Следует отметить, что молодь лососевых, идентифицирующая кормовые объекты с помощью зрения, обычно питается дрефтом на рассвете, днем и в сумерки, наиболее интенсивный ночной дрефт доступен ей только при ярком лунном освещении (Jenkins et al., 1970; Furukawa - Tanaka, 1985; Huru, 1986; Sagar, Glova, 1987; Cuenca, Higuera, 1994 и др.). Поскольку решение вопроса, где молодь лососевых берет корм — со дна или в толще воды, имеет большое значение для понимания ее экологии, были предприняты попытки оценить роль дрефта в питании рыб количе-

ственно. Достоверная корреляция между питанием и дрефтом обнаружена у чавычи (Sagar, Glova, 1988), кижуча (Чебанова, 1983б; Johnson, Ringler, 1980), микижи (Elliott, 1973; Angradi, Griffith, 1990), кумжи (Elliott, 1970; Ringler, 1979), американской палии (Allan, 1981), кунджи (Furukawa - Tanaka, 1985) и атлантического лосося (Keeley, Grant, 1997). Выявить данную корреляцию не удавалось, если в период исследований основным кормом молоди были наземные насекомые (Chaston, 1969), либо в дрефте доминировали те донные беспозвоночные, которыми она практически не питается, например водяные клещи (Grant, Noakes, 1986; Dunbrack, 1992).

Установлено, что от обилия дрефта зависят интенсивность питания и рост молоди, особенно территориальной (Lister, Genoe, 1970; McNicol et al., 1985; Wilzbach et al., 1986; Brannds, Alandrd, 1994; Nacano, 1995а, Sommer et al., 2001 и др.). Например, сравнительный анализ популяций микижи и лосося Кларка нескольких небольших рек в Каскадных горах показал прямую связь темпа роста молоди с количеством дрефта в соответствующий период (Murphy et al., 1981). Следует отметить, что само территориальное поведение лососевых — это конкуренция за микробиотопы, удобные для питания дрефтом (Grant, 1990; Gotceitas, Godin, 1992; Mikheev et al., 1994; Nacano, 1995б; Adams, Huntingford, 1996). Соответственно, с плотностью дрефта связаны площади индивидуальных кормовых территорий и, в конечном счете, плотность популяций пестряток в реках (Chapman, 1966; Slaney, Northcote, 1974; Dill et al., 1981; Elliott, 1990; Grant, Kramer, 1990; Grant et al., 1998; Keeley, McPhail, 1998). Кроме того, различия в обеспеченности пищей на разных уровнях иерархии приводят к дифференцированному росту территориальной молоди (Chapman, 1962; Fen-

derson et al., 1968; Jobling et al., 1989; Brannnds, Alandrd, 1993), а у видов с длительным пресноводным периодом влияют на возраст, в котором молодь катится в море (Михеев, 1994; Metcalfe, Thorpe, 1992a; Cutts et al., 1999). Интересно, что даже у молоди кеты массой 8 г, содержащейся в бассейнах с локализованным источником питания, в начале эксперимента наблюдались проявления агрессивности и дифференцированный рост (Ryer, Olla, 1995).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В кл. Карымайский в период 1975–1976 и 1976–1980 гг. кроме регулярных ежемесячных обловов разновозрастной молоди проведено 13 суточных серий по питанию сеголеток кижуча одновременно с суточными сериями проб дрефта, во время которых обловы проводили в течение суток (иногда двух–трех суток) с интервалом три часа. Молодь облавливали мальковым неводом и сачком (газ № 15), дрефт — сачком (газ № 38) с входным отверстием 0,2 x 0,4 м и длиной мешка 1,5 м, который устанавливали последовательно на трех станциях по сечению русла на двух горизонтах — у поверхности и у дна. В те же даты и в том же биотопе делали бентосные съемки дночерпателем Петерсена (1/40 м²).

Промеры молоди, определение возраста по чешуе, разбор содержимого желудков и обработка материалов по питанию выполнены по общепринятым методикам. Кроме общих индексов наполнения желудков, определяли среднее количество жертв и их процентное соотношение, поскольку, как справедливо отмечал П.Л. Пирожников (1953), о значении тех или иных видов

жертв в питании молоди лососей можно судить только по их количеству в желудках, т. к. любые показатели, вычисленные в весовом выражении, зависят от случайных обстоятельств, в частности от степени переваренности отдельных жертв.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Особенности сезонной динамики размерно-весовых показателей разновозрастной молоди кижуча в нижнем течении кл. Карымайского (табл. 1) были обусловлены, с одной стороны, разнокачественностью молоди, сохраняющейся и на втором году жизни, с другой — сезонными туводными миграциями. В связи с характерной для кижуча эмбриональной разнокачественностью (Зорбиди, 1998) и растянутым периодом выклева, в конце ската (вторая декада июня) в ключе встречались сеголетки длиной от 2,6 до 4,3 см (в среднем 3,3 см) и массой от 0,11 до 0,87 г (в среднем 0,34 г). Индивидуальные размеры двухлеток, пойманных в этот период перед сплошным мальковым заграждением, колебались от 5,9 до 8,5 см (в среднем 7,9 см), масса — от 2,86 до 8,27 г (в среднем 6,82 г). У немногих, еще не успевших скатиться трехлеток, длина и масса в среднем составляли 9,2 см и 10,01 г. В середине июля оставшиеся на нагул в ключе сеголетки в среднем были на 18%, а двухлетки — на 8% крупнее участвовавших в скате. Такая существенная разница размеров молоди, пойманной за короткий промежуток времени, могла быть обусловлена развитым территориальным поведением молоди кижуча, при котором более крупные особи вытесняют с нерестилищ мелких (Chapman, 1962; Hartman et al., 1982; Puckett, Dill, 1985). Осенью

Таблица 1. Сезонная динамика размерно-весовых показателей и характеристик питания разновозрастной молоди кижуча в кл. Карымайском в 1975–1976 гг.

Месяц	Возраст	Средняя длина, см	Средняя масса, г	Ср. индекс наполн. желудков, ‰	Среднее колич. жертв, экз.	Средняя масса жертв, мг	Колич. пустых желудков, %
Июнь	0+	3,3	0,34	149	18,82	0,27	10
	1+	7,9	6,82	112	25,81	2,96	3
	2+	9,2	10,01	85	13,65	6,24	12
Июль	0+	3,9	0,74	235	25,58	0,68	2
	1+	8,4	8,31	98	15,05	5,41	3
Август	0+	4,1	0,95	247	26,38	0,89	11
	1+	8,5	8,27	74	18,21	3,36	—
Сентябрь	0+	4,7	1,13	177	21,07	0,95	4
Октябрь	0+	5,6	2,34	67	10,18	1,54	35
	1+	9,5	10,90	33	8,75	4,11	23
Февраль	0+	5,2	1,64	58	6,88	1,38	28
	1+ ^(*)	7,9	6,20	44	8,65	3,15	21
	1+ ^(**)	9,4	9,24	40	6,91	5,35	35
Март	0+	5,7	2,01	91	12,41	1,47	30
	1+	9,7	9,07	66	13,39	4,47	18
Апрель	1	5,8	2,11	157	20,98	1,58	9
	1+	7,0	5,05	107	11,97	4,51	11
	2	9,7	10,18	115	13,89	8,43	10

Примечание: 1(*) — мелкие двухлетки, 1(**) — крупные двухлетки

вариабельность размерно-весовых показателей молоди в ключе увеличивалась в связи с иммиграцией. По данным Р.С. Семко (1954), количество двухлеток, заходивших в сентябре–ноябре из протоки в ключ на зимовку, было сравнимо с весенним скатом. Сезонные туводные миграции молоди кижуча хорошо известны (Peterson, 1982; Tschaplinski P.J., Hartman G.F., 1983; Swales et al., 1986). В поисках подходящих для зимовки притоков молодь может преодолевать значительные (до 38 км) расстояния (Scarlett, Cederholm, 1984, цит. по Sandercocock, 1991), при этом главным аттрактантом считаются выходы грунтовых вод (Tripp, McCart, 1983). Летом температура воды в протоке Карымайской в среднем на 3–4 °С выше, а дрейфт в 4–6 раз обильнее, чем в ключе. Зимой, напротив, в ключе было не только на 2–2,5 °С теплее, но и условия питания лучше, поскольку, при общей низкой интенсивности дрейфта, молодь на обширных заиленных плесах могла брать пищу со дна.

Изменение средних показателей накормленности и доли рыб с пустыми желудками отражали сезонную динамику интенсивности питания разновозрастной молоди кижуча в кл. Карымайском. В июне 10% сеголеток, отловленных сачком у малькового учетного заграждения, не питались, причем отсутствие пищи в желудках не было связано ни с размерами особей, ни с остатками желточного мешка. Показатель накормленности питавшихся сеголеток был невысок — в среднем 149 ‰. Летом все оставшиеся в ключе сеголетки питались и были хорошо накормлены — средние индексы наполнения желудков достигали 235–249 ‰. Однако уже в первой половине сентября наметилась тенденция снижения интенсивности питания сеголеток (голодали 4% рыб, накормленность остальных — 175 ‰), завершившаяся в октябре резким, скачкообразным «сдвигом» состояния рыб — доля особей с пустыми желудками достигла 35%, средний показатель накормленности питавшихся упал до 67 ‰. Низкие показатели накормленности и значительная доля особей с пустыми желудками сохранялись у зимовавших сеголеток до конца марта, а к середине апреля произошел не менее резкий весенний «сдвиг» интенсивности питания — доля голодающих особей сократилась до 9%, а накормленность питавшихся возросла в среднем до 157 ‰. Сходным образом менялась в течение года интенсивность питания и старшей молоди кижуча. К концу ската доля пустых желудков у годовиков составляла 3%, у двухгодовиков — 12%, средние показатели накормленности — 112 и 85 ‰, соответственно. Летом практически все двухлетки, нагуливавшиеся в ключе, питались (80 ‰), начиная с октября доля голодающих рыб составляла 20–30%, накорм-

ленность питавшихся колебалась в пределах 20–40 ‰. Весеннее увеличение интенсивности питания старшей молоди произошло, как и у младшей, скачкообразно — в апреле голодало уже не более 10% рыб, накормленность остальных в среднем возросла до 108–115 ‰.

Общая тенденция сезонной динамики питания разновозрастного кижуча в кл. Карымайском типична для молоди лососей. Увеличение в осенне-зимний период доли рыб с пустыми желудками и слабая накормленность питавшихся обусловлены закономерным замедлением физиологических процессов при низких температурах. По литературным данным, осенью, когда температура воды становится ниже 8 °С, молодь кижуча, микижи, гольцов и других видов лососевых переходит от дневной активности к ночной, снижая потребление пищи, по сравнению с августом, в 4–5 раз (Riehle, Griffith, 1993, Stead, 1997; Valdimarsson et al., 1997) и уже при 2–3 °С большую часть времени проводит в укрытиях среди топняка или под нависающими с берегов пучками прошлогодней травы (Bustard, Narver, 1975; Quinn, Peterson, 1996; Gregory, Griffith, 1996), причем с декабря по март молодь питается мало даже при избытке пищи в естественных и экспериментальных условиях (Cunjak, Power, 1987; Metcalfe, Thorpe, 1992b; Einarsson et al., 1997). Таким образом, наблюдавшаяся в кл. Карымайском слабая накормленность сеголеток и двухлеток кижуча в осенне-зимний период вполне закономерна. Однако скачкообразные «сдвиги» интенсивности питания молоди в октябре и апреле нельзя объяснить изменением температуры воды, поскольку в ключе с грунтовым питанием ее годовая амплитуда невелика и, соответственно, разница среднемесячных температур весной и осенью незначительна (табл. 2). Так, например, средняя накормленность сеголеток в октябре снизилась по сравнению с предыдущим месяцем в 2,6 раза, количество рыб с пустыми желудками утроилось, а температура воды снизилась в среднем всего на 1,2 °С, апрельское резкое изменение интенсивности питания близкоразмерных групп молоди (в 1,7 раза) также прошло на фоне плавного изменения температуры воды — в среднем на 1,4 °С.

На сезонную динамику питания рыб влияло также состояние кормовой базы ключа, характеризующееся обилием донных беспозвоночных на дне (бентос) и в толще воды (дрейфт). В период исследований бентос кл. Карымайского отличался стабильностью количественных показателей — в течение года максимальные значения превосходили минимальные не более чем в 2–2,5 раза (табл. 2). Резких колебаний численности бентоса не было по двум причинам. Во-первых, в безпаводковом ключе грунты и, соответствен-

но, населявшие их сообщества макрозообентоса не подвергались разрушающему воздействию паводков. Во-вторых, при незначительном сезонном колебании температуры воды период размножения амфибиотических насекомых, составлявших основу бентоса, был растянут, и резкого снижения обилия бентоса, характерного при дружном вылете имаго, не возникало. В отличие от бентоса, дрефт донных беспозвоночных в ключе характеризовался выраженной сезонной динамикой. В весенне-летний период его плотность колебалась в пределах 10–24 экз/м³, в осенне-зимний — в пределах 2–6 экз/м³, при этом в октябре и марте, на фоне стабильного уровня режима и плавного изменения температуры воды, наблюдалось резкое, по сравнению с предыдущими месяцами, осеннее шестикратное снижение и весеннее четырехкратное увеличение обилия мигрантов (табл. 2). Эти явления закономерны, т. к. миграционная активность организмов макрозообентоса в сезонном аспекте связана с пороговыми значениями фотопериода (Muller, 1973; Ciborowski, 1979).

Сравнивая сезонную динамику питания молоди кижуча с количественными показателями бентоса и дрефта в кл. Карымайском, можно сказать, что в осенне-зимний период обилие донных беспозвоночных не являлось лимитирующим фактором, снижалась только их доступность для рыб, а скачкообразные «сдвиги» интенсивности питания разновозрастной молоди в октябре и апреле совпадали по времени и в значительной степени были связаны с резкими изменениями интенсивности дрефта в начале осени и ранней весной. Это вполне согласуется с имеющимися в литературе сведениями о пищевом поведении кижуча, предпочитающего подвижные кормовые объекты в толще воды или на границе «вода–воздух» (Sandercocck, 1991).

За период наблюдений в питании разновозрастной молоди кижуча встречались практически все из 84 видов донных беспозвоночных, обна-

руженных в кл. Карымайском. Исключение составляли лишь крупные (>18–20 мм) личинки ручейника *Hydatophylax nigrovittatus* и долгоножки *Arctotipula* sp., приуроченные к прибрежным скоплениям грубого детрита, а также моллюски *Pisidium* sp. и *Radix* sp., обитавшие в зарослях водяного мха.

Основным кормом кижуча в кл. Карымайском, как и в других исследованных реках, являются хирономиды, причем в период их размножения (март – октябрь) молодь охотно поедает не только личинок, но также куколок и имаго. Увеличение обеспеченности бентосоядных рыб легкодоступным кормом в период вылета и роевания имаго амфибиотических насекомых — широко распространенное явление (Константинов, 1950; Боруцкий, 1963). Если учитывать хирономид на всех стадиях метаморфоза, то в кл. Карымайском их доля в питании молоди всех возрастов была постоянно высока: с марта по октябрь — в среднем от 80 до 98%, в осенне-зимний период — от 60 до 70% от общего количества съеденных жертв (табл. 3 и 4).

В кл. Карымайском первые единичные куколки и имаго хирономид появились в желудках рыб уже во второй половине марта, когда начался вылет немногочисленной весенней генерации *Pseudodiamesa nivosa*. В апреле куколки *P. nivosa* и готовящейся к вылету *Diamesa zernyi* стали обычным кормом молоди, составляя у младших рыб 24,6%, у разновозрастных старших — от 43,1 до 57,2% жертв, а единичные имаго по-прежнему встречались в питании редко, их доля у разновозрастных рыб колебалась в пределах 1,3–2,3% жертв. В пик массового вылета различных видов хирономид (июнь) обильные, легкодоступные куколки и имаго составляли более половины заглоченных жертв у всей молоди кижуча. Однако в питании сеголеток доля этих кормовых объектов уже в июле снизилась примерно до 45%, а у старшей молоди до осени оставалась на уровне 60–65% от общего числа жертв. В нача-

Таблица 2. Сезонная динамика температуры воды и количественных характеристик бентоса и дрефта в кл. Карымайском (1976 г.)

Месяцы	Среднемесячная температура воды, °С	Бентос		Дрефт	
		Плотность, экз/м ³	Биомасса, г/м ²	Плотность, экз/м ²	Биомасса, г/м ²
Январь	1,5	6169	11,47	3,26	2,43
Февраль	2,0	7813	14,81	3,17	2,21
Март	2,4	8358	23,04	2,61	1,89
Апрель	3,8	7878	25,13	11,51	5,53
Май	5,1	11679	23,46	23,33	12,41
Июнь	8,6	12474	19,59	10,05	6,34
Июль	7,0	10454	14,56	10,20	7,00
Август	6,8	9635	11,27	23,79	15,55
Сентябрь	7,1	8413	10,69	19,85	5,64
Октябрь	5,9	6886	12,95	3,12	1,45
Ноябрь	3,4	—	—	5,96	2,67
Декабрь	2,0	5590	13,08	2,11	1,85

ле октября в желудках рыб встречалось в среднем не более двух экземпляров куколок и имаго, однако их доля в питании молоди, на фоне общего снижения количества жертв в желудках, оставалась значительной — 25,1% у сеголеток и 38,7% у двухлеток. По данным Ж.Х. Зорбиди (1970), молодь кижуча питается куколками и имаго хирономид не только в октябре, но в ноябре и даже в январе. В октябре их доля в питании рыб, пойманных в р. Авача, была такой же, как у молоди в кл. Карымайский — у сеголеток 25,6%, у двухлеток 37,5%. В ноябре куколки и имаго хирономид у младших рыб составляли 3,7%, у старших — 1,3% жертв, а в январе — 3,3 и 24,0%, соответственно.

Следует отметить, что потребление куколок и имаго надо рассматривать как единый процесс, поскольку и тех и других молодь кижуча захватывает, поднимаясь к поверхности воды. По нашим наблюдениям и по данным А.А. Линевиц (1963), во время метаморфоза куколки всплывают со дна и некоторое время неподвижно дрейфуют по поверхности воды, пока экзувий обсы-

хает и лопаются, затем не менее 1–1,5 мин идет непосредственно вылупление имаго. Анализ содержимого желудков показал, что в среднем 70% съеденных куколок были схвачены рыбами именно в момент метаморфоза, т. е. с поверхности воды. У молоди кижуча в кл. Карымайском прослеживались возрастные различия в потреблении куколок и имаго: старшие особи явно предпочитали их личинкам на протяжении всего сезона размножения хирономид, сеголетки — только во время массового вылета (июнь). Обычно же сеголетки поедали куколок и имаго в меньшем количестве, чем личинок. Эти различия позволяют предположить, что более крупная старшая молодь кижуча питается на границе «вода — воздух» чаще, чем сеголетки.

Что касается потребления личинок хирономид и прочих донных беспозвоночных, то молодь предпочитала брать их в толще воды. Хотя различить организмы из дрейфа или бентоса в желудках рыб невозможно, тот факт, что в каждую дату наиболее обильными в пище были виды, совершавшие массовые миграции в толще

Таблица 3. Сезонная динамика спектров питания молоди кижуча в течение первого года жизни в кл. Карымайском в 1975–1976 гг. (над чертой — % от общего числа, под чертой — % от общей массы жертв)

Кормовые объекты	Месяцы							
	VI	VII	VIII	IX	X	II	III	IV
Личинки хирономид	16,1	47,7	50,8	52,2	48,9	73,8	82,0	56,7
Куколки хирономид	7,8	8,2	18,7	23,7	28,6	18,7	53,3	36,4
Прочие двукрылые	35,0	23,4	25,5	27,6	22,1	—	1,1	24,6
Поденки	24,1	41,7	58,1	51,8	12,1	—	4,1	36,4
Веснянки	0,6	0,2	0,5	0,1	1,3	—	0,4	1,2
Ручейники	1,7	0,3	0,2	0,1	0,1	—	2,3	1,2
Личинки жуков	17,3	5,8	2,5	0,1	2,1	3,1	3,4	3,8
Водяные клещи	40,6	23,8	5,0	0,3	1,2	1,8	2,0	3,2
Олигохеты	—	0,8	0,2	0,1	4,1	20,4	9,9	6,8
Бокоплав	—	1,2	0,1	0,3	1,4	11,3	15,4	13,0
Планарии	—	0,1	0,1	0,1	3,0	0,5	0,1	0,7
Пиявки	—	0,3	0,1	0,1	1,8	1,1	0,6	2,3
Икра лососей	0,3	0,3	0,2	0,1	1,3	—	0,1	—
Воздушные насекомые	0,1	1,2	0,1	0,1	0,3	—	0,3	—
Наземные насекомые	0,1	0,1	—	0,1	2,0	0,5	0,1	0,7
Детрит	0,2	0,1	—	0,1	0,8	0,3	0,1	0,1
Икра лососей	—	0,2	0,6	0,4	10,0	1,6	2,1	2,2
Воздушные насекомые	—	0,1	1,1	0,5	29,8	0,3	2,0	1,1
Наземные насекомые	—	—	—	0,1	—	—	0,3	—
Детрит	—	—	—	0,1	—	—	0,2	—
Икра лососей	—	0,3	—	—	—	—	0,1	—
Воздушные насекомые	—	0,8	—	—	—	—	—	—
Наземные насекомые	—	—	—	0,1	—	—	—	—
Детрит	—	—	—	0,1	—	—	—	—
Икра лососей	—	—	0,1	—	—	—	—	—
Воздушные насекомые	—	—	3,6	—	—	—	—	—
Наземные насекомые	28,3	20,9	19,2	18,5	4,0	—	0,4	1,3
Детрит	24,6	21,4	11,0	14,5	2,7	—	1,5	1,3
Икра лососей	2,3	0,2	0,1	0,5	1,2	—	—	—
Воздушные насекомые	0,9	0,9	2,0	5,8	2,6	—	—	—
Наземные насекомые	—	—	—	0	0	0	0	0
Детрит	—	—	—	2,5	18,6	66,4	18,2	5,0

воды, очевиден. Так например, первый по численности (доминант или первый субдоминант) в дрефте вид преобладал в питании сеголеток кижуча в одиннадцати из тринадцати суточных серий, а совпадение с бентосом наблюдалось только в трех сериях. Корреляция между питанием и дрефтом была вполне достоверна в течение всего года (исключение одна дата), а между питанием и бентосом — только в осенне-зимний период, когда из-за сокращения интенсивности дрефта малькам приходилось чаще брать пищу с заиленных участков дна. В общем же коэффициенты корреляции «питание–дрейфт» в двенадцати сериях были выше коэффициентов «питание–бентос», и вероятность того, что такое совпадение случайно, невелика (Чебанова, 1983б). Питание со дна менее эффективно, чем в толще воды, косвенным подтверждением этого служило появление зимой в желудках кижуча значительного количества детрита, который в отдельные даты составлял у некоторых особей младшей возрастной группы до 66%, у старшей — до 53% массы пищи.

Хотя в течение года видовой состав жертв в желудках молоди постоянно менялся, по частоте встречаемости и количественно в отдельные периоды доминировали личинки массовых видов хирономид *P. nivosa*, *D. zernyi*, *Pagastia orientalis*, *Cricotopus gr. bicinctus*, *Diplocladius cultriger*, *Heterotrissocladius gr. marcidus* и *Micropsectra gr. junci*, поденки *Ameletus camtschaticus* и веснянки *Alloperla mediata*. Личинки прочих видов донных беспозвоночных появлялись в питании молоди эпизодически и, как правило, в небольшом количестве.

Сезонная динамика потребления личинок хирономид, т.е. изменение их видового и размерного состава в желудках рыб, была связана с особенностями жизненных циклов и поведения массовых видов. Миграционная активность хирономид приурочена к периоду размножения, поэтому отдельные виды участвовали в дрефте в разное время и, кроме того, на разных стадиях жизненного цикла. Обычно в дрефте и питании всех, без исключения, рыб преобладала молодежь новых генераций массовых видов хирономид: в

Таблица 4. Сезонная динамика спектров питания молоди кижуча в течение второго года жизни в кл. Карымайском в 1975–1976 гг. (над чертой — % от общего числа, под чертой — % от общей массы жертв)

Кормовые объекты	Месяцы									
	VI*	VI**	VII	VIII	X	II*	II**	III**	IV*	IV**
Личинки хирономид	11,2	15,8	20,7	21,5	33,7	69,1	69,4	80,4	48,8	38,5
	7,4	6,8	5,3	10,1	4,6	16,5	11,5	40,2	7,5	12,2
Куколки хирономид	31,0	28,8	35,1	29,4	36,5	—	—	6,1	43,1	57,2
	38,1	13,7	22,3	31,0	5,7	—	—	7,0	47,3	58,5
Прочие двукрылые	0,4	2,3	2,2	3,6	1,4	1,2	2,3	0,4	0,2	—
	0,3	4,1	0,1	0,7	6,1	1,4	1,9	3,7	0,2	—
Поденки	20,7	19,5	8,7	4,9	3,2	1,3	0,7	0,7	1,1	0,6
	11,3	12,7	24,1	10,8	1,0	0,8	0,5	1,2	0,2	0,1
Веснянки	2,1	4,0	1,2	4,3	4,4	16,4	10,0	11,2	3,2	1,3
	1,3	1,1	1,5	7,1	1,2	24,0	5,7	4,8	1,9	1,2
Ручейники	1,3	0,8	0,1	0,8	0,5	1,8	—	0,5	0,3	—
	1,8	3,0	0,1	0,1	0,7	4,1	—	3,0	0,3	—
Личинки жуков	0,1	—	0,1	0,8	0,1	—	—	—	—	—
	0,1	—	0,2	0,4	0,2	—	—	—	—	—
Водяные клещи	0,6	0,4	—	—	5,2	—	—	0,3	0,2	—
	0,1	0,1	—	—	0,4	—	—	0,1	0,1	—
Олигохеты	1,4	1,8	0,9	4,1	8,9	9,6	17,6	—	0,1	—
	1,0	3,6	0,1	3,0	3,8	2,2	27,7	—	0,1	—
Бокоплавцы	—	—	—	—	0,8	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	0,1	—	—	—	—	—
Планарии	—	—	—	—	—	0,6	—	—	—	—
	—	—	—	—	—	0,5	—	—	—	—
Воздушные насекомые	29,1	23,8	30,7	28,5	3,2	—	—	0,2	2,3	2,0
	2,2	0,8	25,2	34,4	1,8	—	—	0,2	1,2	0,4
Наземные насекомые	0,7	1,0	0,2	2,1	1,5	—	—	—	—	—
	0,2	5,0	0,4	2,4	0,5	—	—	—	—	—
Икра лососей	—	—	—	—	0,3	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	4,8	—	—	—	—	—
Мальки	1,4	1,7	0,1	—	1,2	—	—	0,2	0,7	0,4
	36,2	49,1	20,6	—	54,3	—	—	30,1	37,0	25,0
Детрит	—	—	—	—	0	0	0	0	0	0
	—	—	—	—	14,7	50,5	52,7	9,7	4,2	2,6

Примечание: * — мелкие двухлетки, ** — крупные двухлетки, в апреле, июне — двухгодовики

июне — *D. zernyi*, в июле — *C. bicinctus*, а также *M. gr. junci*, в августе — *C. bicinctus*, в октябре — *P. nivosa* и *P. orientalis*. Два раза в год (вторая половина марта—конец апреля и август—сентябрь) в толще воды и в желудках рыб доминировали зрелые личинки и предкуколки относительно мелкого вида *D. cultriger*, которые совершали массовые миграции перед вылетом двух последовательных генераций. Кроме них, весной в дрефте и питании были весьма обильны зрелые личинки еще двух мелких видов — *M. gr. junci* и *H. gr. marcidus*. Таким образом, в кл. Карымайском большую часть года в питании разновозрастного кижуча количественно преобладали мелкие личинки хирономид и только в зимний период в желудках рыб появлялись очень крупные (длиной 13–15 мм) зрелые личинки пелерофильных хирономид *P. nivosa*, *Sergentia gr. longiventris* и *Prodiamesa olivacea*, в массе заселявшие верхний слой мощных иловых отложений на плесах ключа и практически не участвовавшие в дрефте. Однако сравнивая высокую численность этих крупных личинок в бентосе (только *P. nivosa* от 800 до 1500 экз/м²) с их относительно небольшой ролью в питании кижуча (единичные личинки *P. nivosa* встречались в желудках всего 30–40% рыб), можно утверждать, что и в зимнее время питание бентосом было не слишком интенсивным.

Популяция поденок (8 видов) в кл. Карымайском невелика, в биотопах верхнего течения их доля в формировании общей численности бентоса составляла 0,06–0,21%, на перекатах нижнего течения — не превышала 2,2%. Соответственно, большую часть года поденки встречались в желудках кижуча редко и в небольшом количестве, но в июне их роль резко возрастала. В этом месяце в желудках всех рыб находилось в среднем от 3 до 5 поденок, у сеголеток они составляли 17,3%, у старшей молодежи — около 20% от общего количества заглоченных жертв и, благодаря крупным размерам, обеспечивали до 40% общей массы пищи. Краткий период активного питания разновозрастного кижуча поденками совпадал с дрефтом зрелых личинок и готовящихся к вылету нимф трех наиболее многочисленных в ключе видов — *Baetis vernus*, *A. samtschaticus* и *Cinygmula malaisei*, причем в толще воды преобладали поденки *B. vernus*, а в питании молодежи — более крупные *A. samtschaticus*. По мере завершения вылета и появления молодежи новых генераций поденок, роль поденок в питании кижуча снижалась — уже в июле они составляли 6–9% общего количества и примерно 20% общей массы пищи, в августе — не более 5 и 10%, соответственно. Собранный в июне массовый материал (470 желудков) позволил, благодаря значительной вариабельности размеров моло-

ди и поденок, выявить у старших рыб избирательность в отношении размера жертв. Так, если у сеголеток кижуча средняя масса съеденных поденок составляла 3,2 мг, то у годовиков и двухгодовиков — 4,0 мг и 5,8 мг, соответственно.

Хотя численность популяции веснянок (6 видов) в кл. Карымайском выше, чем у поденок (в верхнем течении — на порядок, в нижнем течении — втрое), их личинки, даже эпизодически, не встречались в желудках кижуча в таком количестве, как поденки. Роль веснянок в питании кижуча несколько увеличивалась только в конце зимы, когда частота встречаемости их достигала 60–80%, а доля составляла 10–20% от общего количества заглоченных жертв. Однако если учесть общую низкую интенсивность питания разновозрастных рыб в этот период, а также возрастной состав веснянок, представленных в бентосе и в питании в основном молодеью сем. *Chloroperlidae*, это означает, что в пик потребления веснянок в желудках молодежи кижуча в среднем находилось всего по 1,5 небольших личинок массой 0,6–0,9 мг, т. е. примерно столько же, сколько и летом. Возможно, незначительная роль веснянок в питании кижуча, нагуливавшегося в кл. Карымайском, объясняется тем, что у наиболее многочисленного в этом водотоке вида *A. mediata* не наблюдалось активных массовых миграций в толще воды. Следует отметить, что такое поведение характерно для *A. mediata* и в других исследованных нами водотоках. Этот вид, в отличие от веснянок *Taenionema japonicum* и *Argunopteryx altaica*, практически постоянно представлен в дрефте небольшим количеством личинок преимущественно младших возрастов.

Кроме хирономид, поденок и веснянок в кл. Карымайском более или менее заметную роль в питании кижуча играли только олигохеты. Большую часть года их роль в питании кижуча была невелика, у младших рыб — менее 1%, у старших — от 1 до 4% жертв, но уже в октябре они составляли 9–10% от общего количества заглоченных жертв, а в феврале у старшей молодежи — 17,6%. Типичные обитатели заиленных грунтов олигохеты, в отличие от личинок амфибиотических насекомых, не являются активными мигрантами и попадают в толщу воды случайно, обычно при размывании грунтов. В безпаводковом кл. Карымайском олигохеты, составлявшие на заиленных плесах до 10% общей численности и 6% общей биомассы бентоса, в дрефте круглый год встречались эпизодически и единично — в среднем не более 1% от общего количества мигрантов. При таком неизменном поведении олигохет увеличение их доли в желудках кижуча в осенне-зимний период на первый взгляд свидетельствовало о том, что в эти месяцы молодежь больше питалась со дна. Однако кажущиеся сезонные

изменения потребления олигохет являются следствием некорректного сравнения спектров питания при различной его интенсивности. В действительности роль олигохет, как кормовых объектов молоди кижуча, была невелика и почти неизменна. Большую часть года эти беспозвоночные встречались в питании единичных рыб, среднее количество их в желудках сеголеток не превышало 0,5 экз, у старших особей — 0,8 экз. В октябре брать олигохет со дна стали 26% сеголеток и 10% двухлеток, в феврале — не более 6% рыб, поэтому в среднем потребление возросло незначительно (1,0–1,2 экз).

Все прочие донные беспозвоночные, в том числе и относительно обильные на обширных галечных перекатах ручейники *Apatania zonella* (5% общей численности и 11% общей биомассы бентоса), существенного значения в питании молоди кижуча не имели. Как правило, все они составляли у сеголеток около 1%, у старшей молоди — не более 4% от общего количества съеденных жертв, их доля в желудках кижуча обоих возрастов возросла до 8% только в октябре — на фоне резкого снижения общей интенсивности питания. В этом месяце рыбы несколько чаще захватывали водяных клещей и раннюю, не успевшую осесть на дно, молодь *A. zonella*.

Кроме беспозвоночных, в питании кижуча встречались икра лососей и мальки. Молодь кижуча захватывает икру, вымываемую из гнезд в процессе нереста лососей. Несмотря на мизерное количество производителей, заходивших в ключ в 1975 г., в августе у 2% сеголеток была обнаружена икра горбуши, а в октябре — у 3% двухлеток икра кижуча. По данным Ж.Х. Зорбиди (1970), в р. Плотникова рыбная пища была обнаружена в желудке кижуча-сеголетка длиной 6,6 см, минимальный размер хищника в ключе — 7 см. В желудках хищничавшей молоди, пойманной в основном перед сплошным мальковым заражением, встречались единичные личинки и мальки своего вида, реже — мелкие колюшки и личинки гольца. Число хищников постепенно росло, очевидно, по мере увеличения количества личинок и мальков нового поколения перед заражением; в марте в нижнем течении ключа рыбой питались 4%, в апреле — 8%, в июне — от 12 до 17% старших кижучей. По нашим наблюдениям в р. Первая Красная, в период массового скопления мальков кижуча (< 3,8 см), на прибрежных мелководьях доля хищников-двухлеток в этих стациях возрастает до 50–60%. Уже в начале июля их доля сократилась до 2%, очевидно, в связи со снятием заражения и быстрым ростом сеголеток. В августе хищники не встречались, вновь появились они только в октябре (9%), когда на зимовку в ключ зашли крупные двухлетки.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенных исследований установлено, что разновозрастная молодь кижуча в лососевом ключе большую часть года питается дрефтом, т. е. мигрирующими в толще воды организмами макрозообентоса. В период размножения амфибиотических насекомых значительную роль в питании молоди, особенно старшей, играют куколки и имаго, которых она захватывает на границе «вода–воздух». Встречаемость в желудках рыб немигрирующих донных беспозвоночных увеличивается только в осенне-зимний период, когда при сокращении интенсивности дрефта молодь вынуждена чаще брать пищу со дна заиленных плесов.

О преимущественном питании молоди лососей дрефтом свидетельствуют не только прямые наблюдения, но и существенные косвенные аргументы. 1) Сезонные изменения структуры питания молоди отражают сезонную динамику дрефта — видовой и размерно-возрастной состав массовых кормовых объектов в питании и дрефте совпадал в 11 из 13 серий наблюдений. 2) Коэффициенты корреляции «питание–дрифт» выше коэффициентов «питание–бентос», причем корреляция с дрефтом достоверна в течение всего года, а с бентосом — только в осенне-зимний период. 3) Резкие изменения интенсивности питания молоди в начале осени и ранней весной, проходившие на фоне плавного изменения температуры воды, совпадали по времени с осенним сокращением и весенним возобновлением активных миграций донных беспозвоночных в толще воды.

Решение вопроса, как бентосоядная молодь лососей питается донными организмами — со дна или в толще воды, имеет значение не только для понимания экологии отдельных видов, но позволяет также выяснить, какую часть кормовых ресурсов лососевых рек следует считать реальной кормовой базой молоди. В своей фундаментальной работе Е.В. Боруцкий (1960) писал, что «в сущности кормовые ресурсы — это то, что дает нам дночерпатель или планктонная сеть..., а кормовая база — это та часть кормовых ресурсов, которая может быть использована в качестве пищи наличным видовым и возрастным составом ихтиофауны при условии существующих в водоеме биотических и абиотических взаимоотношений».

В предгорных и горных лососевых реках, характеризующихся быстрым течением и преобладанием плотных гравийно-галечных грунтов, донные беспозвоночные, как правило, населяющие нижние и боковые поверхности камней и гальки, а также трещины между частицами гравия, мало доступны для молоди, поэтому сведения о численности и биомассе бентоса не дают представления о том количестве и биомассе кор-

мовых объектов, которые реально используются лососями. В этом отношении более информативны количественные характеристики дрейфа донных беспозвоночных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Боруцкий Е.В. 1960. О кормовой базе // Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР. Вып. 13. С. 5–61.

Боруцкий Е.В. 1963. Вылеты Chironomidae (Diptera) континентальных водоемов разных климатических поясов как фактор обеспеченности рыб пищей // Зоол. журн. Т. 42. С. 233–247.

Зорбиди Ж.Х. 1970. Сезонные и возрастные изменения питания молоди кижуча в реках Плотникова и Аваче // Изв. ТИНРО. Т. 78. С. 129–149.

Зорбиди Ж.Х. 1998. Морфобиологическая разнотипность и выживаемость кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) (Salmonidae) в период раннего онтогенеза на примере поздней расы // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа. Вып. 4. С. 131–139.

Канидьев А.Н., Жуйкова Л.И. 1971. Обеспеченность пищей как показатель допустимой концентрации молоди осенней кеты в реке // Изв. ТИНРО. Т. 76. С. 97–110.

Константинов А.С. 1950. Хируномиды бассейна р. Амур и их роль в питании амурских рыб // Тр. Амурской ихтиол. экспедиции, 1945–1949 гг. Вып. 1. С. 147–287.

Леванидов В.Я. 1964. Питание молоди осенней кеты во время миграции по Амуру // Изв. ТИНРО. Т. 55. С. 55–64.

Леванидова И.М., Леванидов В.Я. 1962. К вопросу о миграциях донных беспозвоночных в толще воды дальневосточных рек // Изв. ТИНРО. Т. 68. С. 178–189.

Линевич А.А. 1963. К биологии комаров семейства Tendipedidae // Биология беспозвоночных Байкала: Тр. ЗИН АН СССР. Т. 1(21), Ч. II. С. 3–49.

Михеев В.Н. 1994. Размер тела и поведение молоди рыб при территориальных и стайных взаимодействиях // Вопр. ихтиол. Т. 34. № 5. С. 719–726.

Николаева Е.А. 1988. К вопросу о кормовой базе молоди кеты в р. Рязановка (Южное Приморье) // ТИНРО. Владивосток. 30 с. (Деп. В ВНИЭРХ 29.07.88. — N 958 — рх88).

Пирожников П.Л. 1953. Инструкция по сбору и обработке материалов по питанию рыб // ГосНИОРХ. Л. 28 с.

Рослый Ю.С. 1980. Эффективность и перспективы заводского воспроизводства лосося в бас-

сейне Амура // Лососевидные рыбы. Л.: Наука. С. 189–191.

Семко Р.С. 1954. Запасы западнокамчатских лососей и их промысловое использование // Изв. ТИНРО. Т. 41. С. 3–109.

Фроленко Л.А. 1965. Питание и кормовая база молоди кеты и горбуши в реках и прибрежных участках юго-восточной части Татарского пролива // Изв. ТИНРО. Т. 59. С. 161–172.

Фроленко Л.А. 1970. Питание покатной молоди кеты и горбуши в основных нерестовых реках северного побережья Охотского моря // Изв. ТИНРО. Т. 71. С. 179–189.

Чебанова В.В. 1983а. Динамика биомассы и продукции бентоса и дрейфт донных беспозвоночных в некоторых речных системах Камчатки // Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Владивосток. 21 с.

Чебанова В.В. 1983б. Роль мигрирующих беспозвоночных в питании молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walb.) (Salmonidae) в ключе Карымайский (бассейн р. Большая, Западная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 23. Вып. 6. С. 961–968.

Шустов Ю.А. 1978. Дрейфт донных беспозвоночных в лососевых реках Карелии и Кольского полуострова // Биологические основы рыбного хозяйства водоемов Средней Азии и Казахстана. Балхаш. С. 195–196.

Adams, C.E., and F.A. Huntingford. 1996. What is a successful fish? Determinants of competitive success in Arctic char (*Salvelinus alpinus*) in different social contexts // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 53. P. 2446–2450.

Allan, J.D. 1981. Determinants of diet of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) in a mountain stream // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 38. P. 184–192.

Amundsen, P.A., H.M. Gable, T. Herfindal, and L.S. Riise. 2000. Feeding chronology of Atlantic salmon parr in subarctic rivers: consistency of nocturnal feeding // J. Fish Biol. V. 56. P. 676–686.

Angradi, T.R., and J.S. Griffith. 1990. Diel feeding chronology and diet selection of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in the Henry's Fork of Snake River, Idaho // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 47. P. 199–209.

Brannds, E., and A. Alandrd. 1993. Monitoring the feeding activity of individual fish with a demand feeding system // J. Fish. Biol. V. 42. P. 209–215.

Brannds, E., and A. Alandrd. 1994. Effect of reward level on individual variability in demand feeding activity and growth rate in Arctic char and rainbow trout // J. Fish. Biol. V. 45. P. 423–434.

Bustard, D.R., and D.W. Narver. 1975. Aspects of the winter ecology of juvenile coho salmon

- (*Oncorhynchus kisutch*) and steelhead trout (*Salmo gairdneri*) // J. Fish. Res. Bd. Can. V. 32. P. 667–680.
- Chapman, D.W. 1962. Aggressive behaviour in juvenile coho salmon as a cause of emigration // J. Fish. Res. Bd. Can. V. 19. P. 1047–1080.
- Chapman, D.W. 1966. Food and space as regulators of salmon populations in streams // Amer. Naturalist. V. 100. P. 345–357.
- Chaston, J. 1969. Seasonal activity and feeding pattern of brown trout (*Salmo trutta*) in a Dartmoor stream in relation to availability of food // J. Fish. Res. Bd. Can. V. 26. P. 2165–2171.
- Ciborowski, J.H. 1979. The effect of extended photoperiods on the drift of the mayfly *Ephemera subvaria* (Ephemeroptera, Ephemerellidae) // Hydrobiologia. V. 62. P. 209–214.
- Cuenca, E.M., and M. Higuera. 1994. Evidence of an endogenous circadian rhythm of feeding in the trout (*Oncorhynchus mykiss*) // Biol. Rhythm Res. V. 25. P. 228–235.
- Cunjak, R.A., and G. Power. 1987. The feeding and energetics of stream-resident trout in winter // J. Fish Biol. V. 31. P. 493–511.
- Cutts, C.J., B. Bremb, N.B. Metcalfe, and F.C. Taylor. 1999. Prior residence, territory quality and life-history strategies in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // J. Fish. Biol. V. 55. P. 784–794.
- Dill, L.M., R.C. Ydenberg, and A.H.G. Fraser. 1981. Food abundance and territory size in juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // Can. J. Zool. V. 59. P. 1801–1809.
- Dunbrack, R.L. 1992. Sub-surface feeding by coho salmon (*Oncorhynchus kisutch* Walbaum): a model and test // J. Fish. Biol. V. 40. P. 455–464.
- Elliott, J.M. 1970. Diel changes of invertebrate drift and the food of brown trout, *Salmo trutta* L. // J. Fish Biol. V. 5. P. 161–165.
- Elliott, J.M. 1973. The food of brown and rainbow trout (*Salmo trutta* and *S. gairdneri*) in relation to the abundance of drifting invertebrates in a mountain stream // Oecologia. V. 12. P. 329–347.
- Elliott, J.M. 1990. Mechanisms responsible for population regulation in young migratory trout, *Salmo trutta*. III. The role of territorial behaviour // J. Animal. Ecol. V. 59. P. 803–818.
- Einarsson, S., A.C. Joensson, and P.S. Davies. 1997. Seasonal variation in trypsin activity in juvenile Atlantic salmon upper and lower modal groups // J. Fish. Biol. V. 51. P. 1209–1218.
- Fenderson, O.C., W.H. Everhart, and K.M. Muth. 1968. Comparative agonistic and feeding behaviour of hatchery-reared and wild salmon in aquaria // J. Fish. Res. Bd. Can. V. 25. P. 1–14.
- Furukawa-Tanaka, T. 1985. The ecology of salmonid fishes in Japanese mountain stream. I. Food condition and feeding habit of Japanese charr, *Salvelinus leucomaenis* (Pall.) // Jpn. J. Ecol. V. 35. P. 481–504.
- Giroux, F., M. Ovidio, J.C. Philippart, and E. Baras. 2000. Relationship between the drift of macroinvertebrates and the activity of brown trout in a small stream // J. Fish Biol. V. 56. P. 1248–1257.
- Gotceitas, V., and J. Godin. 1992. Effects of location of food delivery and social status on foraging-site selection by juvenile Atlantic salmon // Env. Biol. Fish. V. 35. P. 291–300.
- Grant, J.W.A. 1990. Aggressiveness and the foraging behaviour of young-of-the-year brook charr (*Salvelinus fontinalis*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 47. P. 915–920.
- Grant, J.W.A., and D.L. Kramer. 1990. Territory size as a predictor of the upper limit to population density of juvenile salmonids in streams // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 47. P. 1724–1737.
- Grant, J.W.A., and D.L.G. Noakes. 1986. A test of a size-selective predation model with juvenile brook charr, *Salvelinus fontinalis* // J. Fish. Biol. V. 29 (Suppl. A). P. 15–23.
- Grant, J.W.A., and D.L.G. Noakes. 1987. Movers and stayers: foraging tactics of young-of-the-year brook charr, *Salvelinus fontinalis* // J. Anim. Ecol. V. 56. P. 1001–1013.
- Grant, J.W.A., S.O. Steingrimsson, E.R. Keeley, and R.A. Cunjak. 1998. Implications of territory size for the measurement and prediction of salmonid abundance in streams // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 55 (Suppl. 1). P. 181–190.
- Gregory, J.S., and J.S. Griffith. 1996. Winter concealment by subyearling rainbow trout: Space size selection and reduced concealment under surface ice and in turbid water conditions // Can. J. Zool. V. 74. P. 451–455.
- Hartman, G.F., B.C. Andersen, and J.C. Scrivener. 1982. Seaward movement of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) fry in Carnation creek, an unstable coastal stream in British Columbia // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 39. P. 588–597.
- Heggenes, J., J.I. Bagliniere, and R. Cunjak. 1995. Note de synthese sur la selection de niche spatiale et la competition chez le jeune saumon Atlantique (*Salmo salar*) et la truite commune (*Salmo trutta*) en milieu lotique // Bull. fr. peche et piscicult. V. 68. P. 231–239.

- Hubert, W.A., and H.A. Rhodes. 1992. Sizes of prey consumed by age-0 brown trout in Douglas Creek, Wyoming // *J. Freshwater Ecol.* V. 7. P. 277–282.
- Huru, H. 1986. Diurnal variations in the diet of 0 to 3 years old Atlantic salmon *Salmo salar* L. under semiarctic summer conditions in the Alta River, Northern Norway // *Fauna norv. A.* 7. P. 33–40.
- Jenkins, T.M., C.R. Feldmeth, and G.V. Elliott. 1970. Feeding of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in relation to abundance of drifting invertebrates in a mountain stream // *J. Fish. Res. Bd. Can.* V. 27. P. 2356–2361.
- Jobling, M., B.M. Baardvik, and E.H. Jorgensen. 1989. Investigation of food growth relationships of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* L., using radiography // *Aquaculture.* V. 81. P. 367–372.
- Johnson, J.H., and N.H. Ringler. 1980. Diets of juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and steelhead trout (*Salmo gairdneri*) relative to prey availability // *Can. J. Zool.* V. 58. P. 553–558.
- Keeley, E.R., and J.W. Grant. 1995. Allometric and environmental correlates of territory size in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 52. P. 186–196.
- Keeley, E.R., and J.W.A. Grant. 1997. Allometry of diet selectivity in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 54. P. 1894–1902.
- Keeley, E.R., and J.D. McPhail. 1998. Food abundance, intruder pressure, and body size as determinants of territory size in juvenile steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*) // *Behaviour.* V. 135. P. 65–82.
- Kreivi, P., T. Muotka, A. Huusko, A. Maki-Petays, A. Huhta, and K. Meissner. 1999. Diel feeding periodicity, daily ration and prey selectivity in juvenile brown trout in a subarctic river // *J. Fish Biol.* V. 55. P. 553–571.
- Kubiuek, F. 1978. Mechanisms of permanent biological activity of running waters // *Folia Prirodoved. Fac. UJEP Brne.* V. 19. P. 33–44.
- Lister, D.B., and H.J. Genoe. 1970. Stream habitat utilization by cohabiting underyearlings of chinook (*Oncorhynchus tshawytscha*) and coho (*O. kisutch*) salmon in the Big Qualicum River, British Columbia // *J. Fish. Res. Bd. Can.* V. 27. P. 1215–1224.
- McNicol, R.E., E. Scherer, and E.J. Murkin. 1985. Quantitative field investigation of feeding and territorial behaviour of young-of-the-year brook charr, *Salvelinus fontinalis* // *Environ. Biol. Fishes.* №12. P. 219–229.
- Metcalf, N.B., J.E. Thorpe. 1992a. Early predictors of life-history events: the link between first feeding date, dominance and seaward migration in Atlantic salmon, *Salmo salar* L. // *J. Fish Biol.* V. 41 (Suppl. B). P. 93–99.
- Metcalf, N.B., and J.E. Thorpe. 1992b. Anorexia and defended energy levels in over-wintering juvenile salmon // *J. Anim. Ecol.* V. 61. P. 175–181.
- Mikheev, V.N., N.B. Metcalfe, F.A. Huntingford, and J.E. Thorpe. 1994. Size related differences in behaviour and spatial distribution of juvenile Atlantic salmon in a novel environment // *J. Fish. Biol.* V. 45. P. 379–386.
- Muller, K. 1973. Circadian rhythms of locomotor activity in aquatic organisms in the subarctic summer // *Aquilo Ser. Zool.* No 14. P. 1–18.
- Mundie, J.H. 1969. Ecological implication of the diet of juvenile Coho in stream // *Symp. of salmon and trout in streams.* H.R. MacMillan Lectures in Fisheries. Vancouver: Univ. Brit. Columbia. P. 135–152.
- Murphy, M.L., C.P. Hawkins, and N.H. Anderson. 1981. Effects of canopy modification and accumulated sediment on stream communities // *Trans. Am. Fish. Soc.* V. 110. P. 463–478.
- Nacano, Sh. 1995a. Individual differences in resource use, growth and emigration under the influence of a dominance hierarchy in fluvial red-spotted masu salmon in a natural habitat // *J. Anim. Ecol.* V. 61. P. 75–84.
- Nacano, Sh. 1995b. Competitive interactions for foraging microhabitats in a size-structured interspecific dominance hierarchy of two sympatric stream salmonids in a natural habitat // *Can. J. Zool.* V. 73. P. 1845–1854.
- Peterson, N.P. 1982. Immigration of juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) into riverine ponds // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 39. P. 1308–1310.
- Puckett, K.J., and L.M. Dill. 1985. The energetics of feeding territoriality in juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // *Behaviour.* V. 92. P. 97–111.
- Quinn, T.P., and N.P. Peterson. 1996. The influence of habitat complexity and fish size on over-winter survival and growth of individually marked juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) in Big Beef Creek, Washington // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 53. P. 1555–1564.
- Riehle, V.D., and J.S. Griffith. 1993. Changes in habitat use and feeding chronology of juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in fall and the onset of winter in Silver Creek, Idaho // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 50. P. 2119–2128.
- Ringler, N.H. 1979. Selective predation by drift-feeding brown trout (*Salmo trutta*) // *J. Fish. Res. Bd. Can.* V. 36. P. 392–403.

- Ringler, N.H.* 1985. Individual and temporal variation in prey switching by brown trout, *Salmo trutta* // *Copeia*. No. 4. P. 918–926.
- Ryer, C.H., and B.L. Olla.* 1995. The influence of food distribution upon the development of aggressive and competitive behaviour in juvenile chum salmon, *Oncorhynchus keta* // *J. Fish. Biol.* V. 46. P. 264–272.
- Sagar, P.M., and G.J. Glova.* 1987. Prey preferences of a riverine population of juvenile chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha* // *J. Fish. Biol.* V. 31. P. 661–673.
- Sagar, P.M., and G.J. Glova.* 1988. Diel feeding periodicity, daily ration and prey selection of juvenile chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum) // *J. Fish. Biol.* V. 33. P. 643–653.
- Sandercock, F.K.* 1991. Life history of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // In "Pacific Salmon Life Histories". UBC Press, Vancouver. P. 397–445.
- Slaney P.A., and T.G. Northcote.* 1974. Effect of prey abundance on density and territorial behaviour of young rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in laboratory stream channels // *J. Fish. Res. Bd. Can.* V. 31. P. 1201–1209.
- Sommer, T.R., M.L. Nobriga, W.C. Harrell, W. Batham, W.J. Kimmerer.* 2001. Floodplain rearing of juvenile chinook salmon: evidence of enhanced growth and survival // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 58. P. 325–333.
- Stead, S.* 1997. Effect of environmental factors on food consumption and growth of individual Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // Voluntary food intake in fish. Workshop conf., Aberdeen (UK), 3–6 Apr 1997. 34pp.
- Swales, S., R.B. Lauzier, and C.D. Levings.* 1986. Winter habitat preferences of juvenile salmonids in two interior rivers in British Columbia // *Can. J. Zool.* V. 64. P. 1505–1514.
- Tippets, W.E., and P.B. Moyle.* 1978. Epibenthic feeding by rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in the McCloud River, California // *J. Anim. Ecol.* V. 47. P. 549–559.
- Tripp, D., and P. McCart.* 1983. Effects of different coho stocking strategies on coho and cutthroat trout production in isolated headwater streams // *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.* No 1212. 176 pp.
- Tschaplinski, P.J., and G.F. Hartman.* 1983. Winter distribution of juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) before and after logging in Carnation Creek, British Columbia, and some implications for overwinter survival // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 40. P. 452–461.
- Valdimarsson, S.K., N.B. Metcalfe, J.E. Thorpe, and F.A. Huntingford.* 1997. Seasonal changes in sheltering: effect of light and temperature on diel activity in juvenile salmon // *Anim. Behav.* V. 54. P. 1405–1412.
- Waters, T.F.* 1969. Invertebrate drift – ecology and significance to stream fishes // *Symp. of salmon and trout in streams*. H.R. MacMillan Lectures in Fisheries. Vancouver: Univ. Brit. Columbia. P. 121–134.
- Wilzbach, M.A., K.W. Cummins, and J.D. Hall.* 1986. Influence of habitat manipulations on interactions between cutthroat trout and invertebrate drift // *Ecology.* V. 67. P. 898–911.