

**ПИТАНИЕ РЫБ ОЗЕРА БЛАГОДАТНОЕ (О-В ИТУРУП,
КУРИЛЬСКИЕ ОСТРОВА) В ЛЕТНИЙ ПЕРИОД****В.С. Лабай¹, Д.С. Заварзин¹, Э.Р. Ившина¹, А.В. Литвиненко²**

¹Сахалинский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии, ул. Комсомольская, 196, г. Южно-Сахалинск, 693023, Россия. E-mail: v.labaj@yandex.ru

²Сахалинский государственный университет, пр. Коммунистический, 33, г. Южно-Сахалинск, 693000. E-mail: vesna271@rambler.ru

По данным ихтиологических сборов в июне–августе 2001 г. из оз. Благодатное (о-в Итуруп, Курильские острова) описано питание массовых видов рыб: молоди кеты *Oncorhynchus keta*, японской малоротой корюшки *Hypomesus nipponensis*, колюшек рода *Pungitius*, трехиглой японской колюшки *Gasterosteus nipponicus*, южной мальмы *Salvelinus malma curilus*, кунджи *S. leucomaenis*, сахалинского подкаменщика *Cottus amblystomopsis*, пресноводного дальневосточного бычка *Gymnogobius urotaenia* и короткоперого трехзубого бычка *Tridentiger brevispinis*.

Основу уловов по численности и биомассе по усредненным данным в прибрежной зоне озера слагали молодь кеты, девятииглые и японская трехиглая колюшки. Типичным представителем мелководья в озере является японская малоротая корюшка, постоянно отмечающаяся в прибрежье.

По типу питания выделяется четыре экологических группировки рыб. Первая включает покатников кеты, которые по экологическому спектру питания наиболее отделены от прочих видов. Основу питания кеты составляют вневодные насекомые, потребляемые с поверхности воды – 85%. Наибольшее конкурентное давление на молодь лососей оказывали южная мальма и японская малоротая корюшка, 11 и 10% питания которых, соответственно, также составляли вневодные насекомые (включая имаго амфиботических насекомых). Ко второй относится японская малоротая корюшка, являющаяся планкто-бентофагом. Основу экологического спектра питания у этого вида формировали зоопланктон (43%) и зообентос (30%). Значимый вклад характеризовал также икра рыб (17%). Третья группировка включает трехиглых колюшек, основу питания которых формирует икра рыб (59%) и зообентос (34%). Все остальные виды рыб входят в единую группировку преимущественных бентофагов. Вклад представителей зообентоса в экологический спектр питания этих рыб варьировался от 57,4% (пресноводный дальневосточный бычок) до 100% (короткоперый трехзубый бычок).

**FEEDING OF THE FISH OF BLAGODATNOE LAKE
(ITURUP Island, KURIL ISLANDS) IN SUMMER****V.S. Labay¹, D.S. Zavarzin¹, E.R. Ivshina¹, A.V. Litvinenko²**

¹Sakhalin branch of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (SakhNIRO), 196 Komsomolskaja St., Yuzhno-Sakhalinsk, 693023, Russia. E-mail: v.labaj@yandex.ru

²Sakhalin state university, 33 Kommunisticheskoy Avenue, Yuzhno-Sakhalinsk 693000. E-mail: vesna271@rambler.ru

The feeding of mass fish species is described according to the data of ichthyological samples in June–August 2001 from Blagodatnoye Lake (Iturup Island, Kuril Islands):

whitebaits of *Oncorhynchus keta*, *Hypomesus nipponensis*, *Pungitius* spp., *Gasterosteus nipponicus*, *Salvelinus malma curilus*, *S. leucomaenis*, *Cottus amblystomopsis*, *Gymnogobius urotaenia* and *Tridentiger brevispinis*.

Whitebaits of *Oncorhynchus keta*, *Pungitius* spp. and *Gasterosteus nipponicus* formed the basis of catches in terms of abundance and biomass in the coastal zone of the lake. *Hypomesus nipponensis* is typical of shallow lake waters and has been constantly observed in the coastal area.

Four ecological groups of fish are distinguished by the type of food. The first group includes whitebaits of *Oncorhynchus keta* only, which are the most separated from other species in terms of the ecological spectrum of feeding. The basis of the diet of whitebaits of chum salmon (85 %) is non-aquatic insects consumed from the surface of the water. *Salvelinus malma curilus* and *Hypomesus nipponensis* exerted the greatest competitive pressure on juvenile salmon, 11 and 10 % of their diet also consisted of extra-aquatic insects, respectively. *Hypomesus nipponensis* is a plankto-benthophage and belongs to the second group. The basis of the ecological food spectrum of this species was formed by zooplankton (43 %) and zoobenthos (30 %). A significant contribution was also characterized by fish eggs (17 %). The third group includes the Japanese three-spined sticklebacks, the main food of which is fish eggs (59 %) and zoobenthos (34 %). All other fish species are included in a single group of predominant benthophages. The contribution of zoobenthos in the ecological spectrum of nutrition of these fish varied from 57.4 % in *Gymnogobius urotaenia* to 100 % in *Tridentiger brevispinis*.

Введение

В озерных экосистемах рыбы олицетворяют верхние уровни трофической пирамиды, замыкая на себя конечные звенья пищевых цепей.

Питание рыб лагунных озер южных Курильских островов изучено довольно слабо, наиболее изученным близким по гидрологическим показателям озером региона является оз. Тунайча на о-ве Сахалин (Водная биота., 2016). Малочисленность данных о биологии туводных и проходных рыб озер южных Курил, несмотря на имеющиеся описания ихтиофауны (Takayasu et al., 1955; Pietsch et al., 2001, 2003; Шедько, 2002; Сидоров, Пичугин, 2005; Пичугин и др., 2006; Рыбы..., 2012), не позволяет судить о кормовых и экологических связях, моделировать экосистемы озер. Если экосистемы озер о-ва Сахалин активно изучаются, по результатам этих исследований вышло несколько монографий (Лабай и др., 2010, 2014; Водная биота., 2016), то исследования экосистем озер Курильских островов находятся в зачаточном состоянии.

В июне–августе 2021 г. на оз. Благодатное о-ва Итуруп сотрудниками СахНИРО, СахГУ и ООО «Континент» были проведены комплексные гидрологические и ихтиологические исследования. Результаты этих исследований положены в основу данной работы.

Материалы и методы

Исследования были проведены на оз. Благодатное о-в Итуруп (в районе МО «Курильский городской округ») с июня по август 2021 г. В ходе работ отбирались пробы ихтиофауны, параллельно ихтиологическим сборам производились гидрологические измерения (температуры, солености воды, концентрации растворенного кислорода, pH). Сбор материала по молоди тихоокеанских лососей и оценке фоновых показателей ихтиофауны проводился в озерном прибрежье (рис. 1). За период работ с 05.06.2021 по 15.08.2021 было выполнено пять выездов с целью проведения ихтиологических обловов. Всего было выполнено 23 замета.

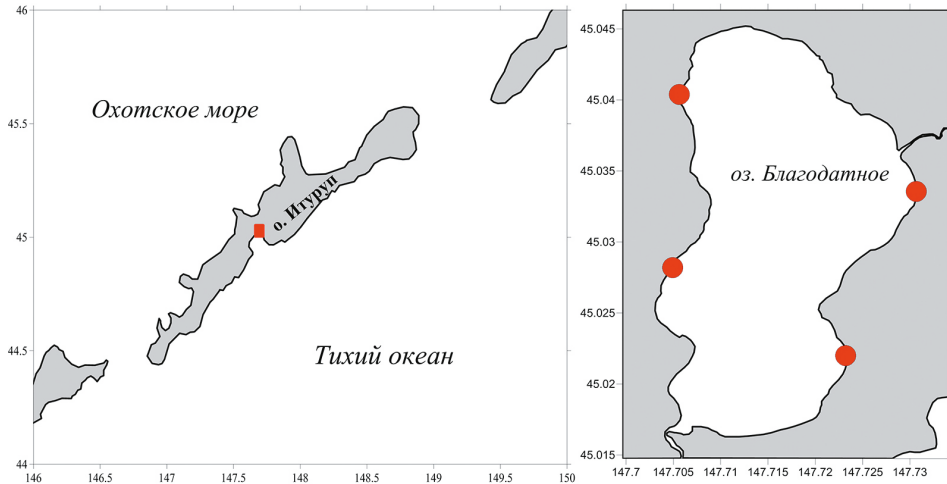


Рис. 1. Карта-схема района исследований, кружками обозначены станции отбора ихтиологических проб

В качестве орудия лова применяли малый (мальковый) закидной невод длиной 12 м, с ваерами 30 м, высотой стенки 5 м, ячеей 5х5 мм, и мальковую волокушу длиной 10 м, с ячейей в крыльях 5х5 мм, в кутце – 3х3 мм. Невод заводился с моторной лодки, затем за береговые концы притонялся к берегу. Длина концов выбиралась с учетом берегового рельефа, характера дна и возможности облова максимальной площади.

В каждом улове рыб разбирали по видам, определяя количество и общий вес рыб каждого вида.

Молодь лососей фиксировали на месте спиртовым раствором. Пробы снабжались этикеткой, с указанием номера станции, орудия лова, даты и времени облова для последующей камеральной обработки. Видовая идентификация молоди осуществлялась по внешним признакам и количеству жаберных тычинок. Биологический анализ выполняли в лабораторном помещении после хранения в холодильном отделении. В ходе анализа измеряли длину рыб до конца чешуйного покрова (AD) и по Смитту (AC), определяли массу тела, затем у каждой особи извлекали пищеварительные тракты, которые фиксировались спиртом для дальнейшего анализа питания. Биологический анализ крупных экземпляров прочих видов рыб выполняли в полевых условиях на свежем материале, сборы мелких рыб и молоди фиксировали 10% раствором формалина. Согласно принятым методикам ихтиологических исследований (Правдин, 1966) в ходе полного биологического анализа с отбором регистрирующих возраст структур измеряли длину рыб до конца чешуйного покрова (AD) и по Смитту (AC), их массу (общую и без внутренностей), визуально определяли пол и стадии развития гонад и степень наполнения желудка в баллах. При неполном биологическом анализе измеряли длину и общую массу рыб с определением пола. Пищеварительные тракты фиксировались спиртом с индивидуальными этикетками для дальнейшего анализа питания.

Всего биологическому анализу было подвергнуто 1861 экземпляров молоди кеты и 2679 экземпляра прочих видов (табл. 1). Отбор проб на питание рыб производился по всем четырем станциям.

Расчет относительной численности (N , экз./м²) и биомассы рыб каждого вида (B , г/м²) проводили с учетом облавливаемой площади. Коэффициент уловистости закидных неводов приняли равным 0,5 (Правдин, 1966; Трещев, 1983).

Таблица 1

Объем обработанного ихтиологического материала

Вид	Проанализировано, экз.
<i>Salvelinus malma curilus</i>	18
<i>Salvelinus leucomaenis</i>	7
Молодь лососевых (<i>Oncorhynchus keta</i>)	1861
<i>Oncorhynchus masou</i>	1
<i>Hypomesus nipponensis</i>	539
<i>Gasterosteus nipponicus</i>	711
<i>Pungitius sp.</i>	1262
<i>Tribolodon brandti</i>	1
Прочие виды рыб	140
Всего	4540

Изучение проб содержимого пищеварительных трактов рыб проводилось по принятым в российской науке методикам (Методическое пособие..., 1974). Содержимое пищеварительного тракта после отмачивания в пресной воде перекладывалось в кювету или чашку Петри. Организмы одного вида выделяли, подсчитывали, обсушивали на фильтровальной бумаге и взвешивали, либо вес определяли по известным соотношениям «длина–масса» (Численко, 1968). Виды определяли под биноклем, при необходимости организмы препарировали и изготавливали временные глицериновые препараты. Для каждого вида с помощью окуляр-микрометра или миллиметровой бумаги определяли его среднюю длину. Взвешивание проводили на электронных весах с точностью до 0,1 миллиграмма.

Данные о количестве обработанных желудков различных видов рыб показаны в таблице 2.

Таблица 2

Объем обработанного материала по питанию рыб

Дата	6.06	19.06	26.06	15.07	15.08
<i>Oncorhynchus keta</i> (молодь)	17	15	18	17	–
<i>Hypomesus nipponensis</i>	12	12	10	12	–
<i>Pungitius spp.</i>	12	12	10	12	–
<i>Gasterosteus nipponicus</i>	12	10	10	12	–
<i>Salvelinus leucomaenis</i>	4	3	–	–	–
<i>Salvelinus malma curilus</i>	2	12	1	–	–
<i>Cottus amblystomopsis</i>	–	6	–	5	18
<i>Gymnogobius urotaenia</i>	–	–	–	–	39
<i>Tridentiger brevispinis</i>	–	–	–	–	9

При описании количественных данных применялись следующие параметры: численность (N); биомасса (B); относительная биомасса ($B, \%$); индекс наполнения желудка ($ИНЖ$); частота встречаемости ($ЧВ$), коэффициент относительности ($КО$), равный произведению $ИНЖ$ на $ЧВ$, средний энергетический эквивалент рациона ($СЭЭР$).

Для расчета суточного рациона использовалась методика, разработанная Чучукало и Напазаковым (1999): $C_n = F_n * t_n$, где: $F_n = 1 / \int_0^{t_n} f_F(t) dt$ – средняя по времени скорость потребления корма; $Dx = 16W^{0.18}y_m^{0.6} \tau$ – время переваривания 90% пищи;

$y_m = m_p / W$, где m_p – начальная масса пищи, W – масса рыбы; $\tau = 10^{0.035(q-q_0)}$ – температурная поправка.

Кластеризация исходной матрицы экологических спектров питания проводилась по евклидовой дистанции методом невзвешенного парно-группового среднего (Duran, Odell, 1974) в программе STATISTICA 8.0.

Результаты и обсуждения

Краткая характеристика района исследований. Оз. Благодатное расположено близ тихоокеанского побережья в средней части о-ва Итуруп, возле зал. Касатка. Наиболее крупным бассейновым водотоком является р. Корсунь. Из озера вытекает р. Благодатная, впадающая в зал. Касатка Тихого океана. Площадь озера составляет 4 км², длина – 3 км, ширина – 2 км. Водосборная площадь равна 75,6 км² (Государственный водный кадастр..., 1964; Южные Курильские острова..., 1992). Глубина озера достигает 15,7 м. Озеро имеет корытообразную форму с крутым и узким подводным склоном и обширной выположенной профундалью.

По нашим данным, берега озера с северной и восточной сторон сложены галечниками, с западной и южной сторон выражены песчаные косы, близ истока р. Благодатная наблюдаются илистые отложения. Грунт дна на мелководье представлен галькой, гравием и песком. Подводные склоны глинистые, часто с примесью песка. Профундаль выстлана илистыми песками.

В период исследований озеро отличалось двухслойной структурой. Верхний слой был олигогалинно-пресноводным, его соленость варьировалась по станциям от 0 до 1,1 psu. Нижний слой в пределах изобат 2–10,4 м был солоноватым, его соленость варьировалась в пределах 3,3–6,3 psu (в среднем – 5,1 psu). Температура поверхностного слоя воды 5–6 июня изменялась по станциям от 12,8 до 16,1 °С. Концентрация растворенного кислорода составляла 12,0–13,4 мг/л в слое воды 0–2 м, 4,7–5,8 мг/л в слое 2–7 м и 3,26–3,9 мг/л – в придонном слое профундали. Верхний слой воды отличался нормальным рН воды, который составлял 5,73–7,75 вод. ед., глубже 2 м окислительно-восстановительный потенциал варьировался от нормального до слегка щелочного в пределах 7,3–9,1 вод. ед.

Температура воды возрастала с 13,5–13,8°С в первой-второй декадах июня до 22,2 °С в конце июля. На протяжении августа температура воды снизилась до 18,3 °С к середине месяца.

В озере расположены нерестилища кеты (озерная форма). Площадь нерестилищ кеты составляет 33,0 тыс. м² (письмо Сахалинского филиала ФГБУ «Главрыбвод» № 20-2141 от 03.06.2019 г.). Основные нерестовые станции кеты расположены в северо-восточной, юго-восточной и северо-западной частях озера. Кутовые участки озера (северный и южный) нерестилищ не имеют. Нерестилища сосредоточены в прибреговой полосе шириной от 10 до 40 м (в среднем 20 м), на глубинах 0,3–1,5 м. Места нереста производителей приурочены к местам выхода грунтовых вод.

Видовой состав, численность и биомасса рыб в уловах. В оз. Благодатное в июне–августе 2021 г. в уловах на глубинах до 1–1,5 м отмечено 12 видов рыб из 6 семейств. Наибольшим числом видов были представлены семейство лососевых Salmonidae (4 вида: *Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792), *O. masou* (Brevoort, 1856), *Salvelinus leucomaenis* (Pallas, 1814), *S. malma curilus* (Pallas, 1814)) и семейство колюшковые (3 вида: *Gasterosteus nipponicus* Higuchi, Sakai & Goto, 2014, *Pungitius pungitius* (Linnaeus, 1758), *P. sinensis* (Guichenot, 1869)), все другие семейства

насчитывали 1–2 вида: семейство Cyprinidae (*Tribolodon brandtii* (Dybowski, 1872)), семейство Osmeridae (*Hypomesus nipponensis* (McAllister, 1963)), семейство Cottidae (*Cottus amblystomopsis* (Schmidt, 1904)), семейство Gobiidae (*Gymnogobius urotaenia* (Hilgendorf, 1879), *Tridentiger brevispinis* (Katsuyama et al., 1972)). Типичными для района работ были японская малоротая корюшка, японская трехиглая и девятииглые колюшки, которые присутствовали во всех этапах исследований. Кета (представлена только молодью) в уловах присутствовала в июне–июле. Минимальное число видов (6) было отмечено 15 августа, максимальное (8–9) – в начале (06.06) и середине (19.06) июня.

Наибольшей частотой встречаемости (свыше 80 %) отличались японская трехиглая и девятииглые колюшки, японская малоротая корюшка и кета. Данные виды встречались на всех станциях с июня по август, за исключением кеты, которая отсутствовала в уловах в августе. Наименьшей частотой встречаемости (25–50 %) в целом отличались бычки (представители семейств керчаковые Cottidae и бычковые Gobiidae). Мелкочешуйная красноперка и сима отмечены только в начале июня.

Основу уловов по численности (86,6 %) и биомассе (63,8 %) по усредненным данным формировали молодь кеты, девятииглые и японская трехиглая колюшки (рис. 2). Максимальная плотность скоплений кеты наблюдалась в середине – конце июня, и по данным уловов волокуши составляла 0,533 экз./м² (0,429 г/м²) 19 июня

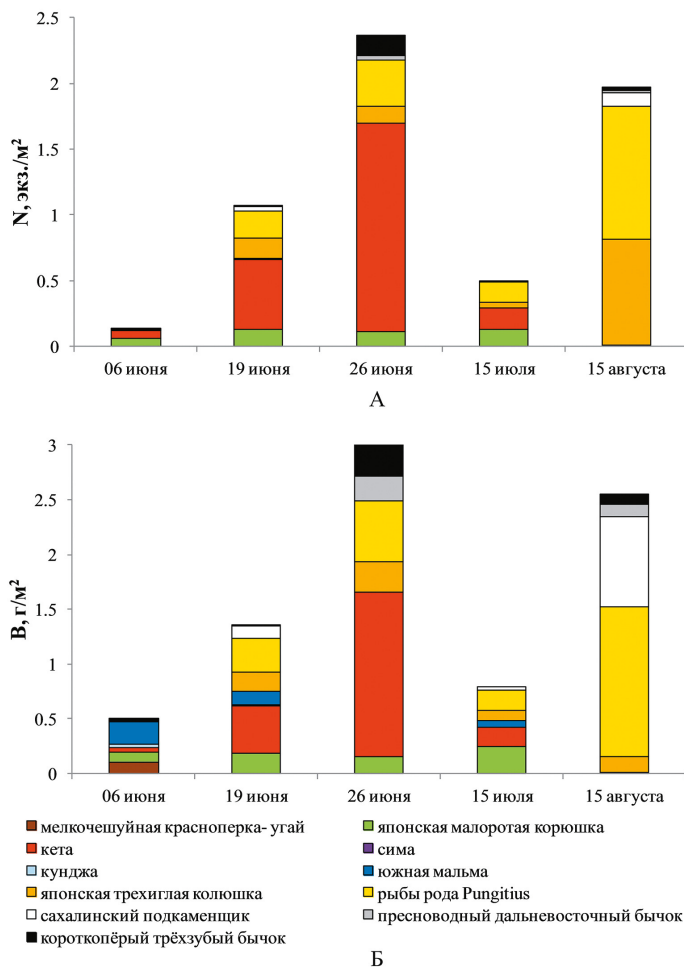


Рис. 2. Динамика численности и биомассы рыб в прибрежье оз. Благодатное в июне – августе 2021 г.

и 1,585 экз./м² (1,500 г/м²) в конце июня. Доля кеты по численности увеличивалась от 45 % в начале июня до 67 % к концу июня, снизилась до 31 % в середине июля и полностью исчезла из уловов в прибрежной мелководной зоне к середине августа по причине покатной миграции. Среди колюшек по численности и биомассе лидировали колюшки рода *Pungitius*, плотность их скоплений составляла в среднем 0,29 экз./м² (0,41 г/м²). Максимальная численность и биомасса (1,01 экз./м², 1,37 г/м², соответственно) отмечены в августе. На третьем месте по численности была японская трехиглая колюшка (в среднем 0,19 экз./м²), также образующая плотные скопления в августе. Типичным представителем мелководья в озере является японская малоротая корюшка. Максимальная доля в уловах этой рыбы зафиксирована в начале июня (46 % по численности, 19 % по биомассе), а максимальные по плотности скопления – 19 июня и 15 июля при варьировании в пределах 0,125–0,127 экз./м².

Среди донных и придонных видов рыб по численности и биомассе доминировал сахалинский подкаменщик (в среднем, 0,03 экз./м², 0,16 г/м²), однако встречался он в массе только в июле–августе. Наиболее распространённым бычком в озере является пресноводный дальневосточный бычок, встречавшийся постоянно, хотя в среднем количественные показатели плотности этой рыбы относительно невелики – 0,01 экз./м² и 0,06 г/м². Прочие виды рыб встречались спорадически.

Питание рыб.

Молодь кеты *O. keta*. В оз. Благодатное кета встречалась во всех уловах кроме августа, преобладая по численности над другими видами. В июне–июле кета в уловах была представлена исключительно молодью длиной от 3 до 6,6 см (в среднем – 4,6 см), массой тела от 0,33 до 2,26 г (в среднем – 0,7 г). Основу выборки составили рыбы длиной от 3,5 до 5 см (84,4 %) и массой до 1,2 г (91,4 %).

В начале июня средние размеры покатников кеты составляли 4,1 см, вес – 0,523 г. Пищевой комок включал три формы кормовых объектов. Доминировали в составе комка вневодные насекомые, в основном мухи-береговушки. Рацион составлял 37,9 мг/жел., 41,74 кал/жел. или 2,770 кал/жел. без учета вневодных организмов. Во второй декаде июня средние размеры покатников кеты составили 5,4 см, вес – 1,061 г. Пищевой комок состоял из девяти форм кормовых объектов, доминировали вневодные насекомые (мухи-береговушки); к характерным видам первого порядка относились куколки хирономид и вневодные насекомые (в основном перепончатокрылые). Рацион составлял 53,79 мг/жел., 43,97 кал/жел. или 16,438 кал/жел. без вневодных организмов. В конце июня–начале июля средние размеры покатников кеты составляли 4,8 см, вес – 0,989 г. Пищевой комок состоял из трех форм кормовых объектов, доминировали вневодные двукрылые насекомые. Рацион составлял 142,11 мг/жел., 156,53 кал/жел. или 4,480 кал/жел. без вневодных организмов (рис. 3А).

Как показал анализ литературы (Жуйкова, 1981; Рыбы..., 2012), среди поедаемых молодью кеты в реках о-ва Итуруп кормовых организмов преобладающими были личинки и куколки хирономид, гаммариды, планктонные ракообразные и ручейники. В озерах значительное место в ее питании также занимали бокоплавцы, но, в отличие от покатников в реках, в ее желудках преобладали личинки и имаго насекомых.

Японская малоротая корюшка *H. nipponensis* была отмечена в уловах в течение всего периода работ. В уловах встречались рыбы длиной от 5,2 до 9,5 см (в среднем – 7,0 см) и массой от 0,7 до 3,6 г (в среднем – 1,6 г). Доминирующей группой по длине были рыбы с длиной 6,5–7,7 см (87,1 %) и массой 1,0–1,8 г (70,7 %). В начале

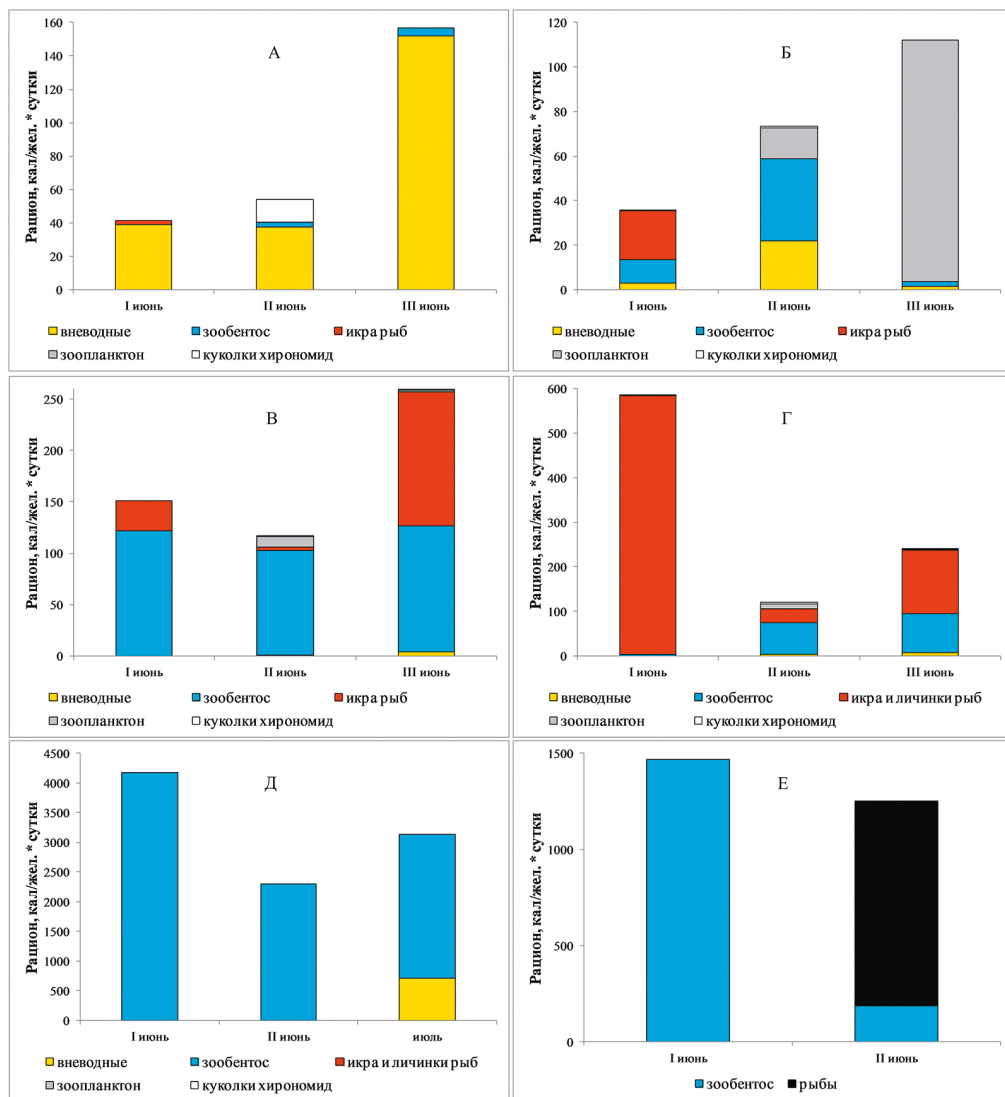


Рис. 3. Изменчивость рациона рыб: А – молодь кеты, Б – японская малоротая корюшка, В – девятииглые колюшки, Г – японская трехиглая колюшка, Д – южная мальма, Е – кунджа; здесь и далее группа вневодные организмы включает имаго амфибиотических насекомых

и середине июня в уловах попадались небольшое количество нерестящихся и отнерестившихся рыб, но основу выборки представляли рыбы II стадии зрелости. В конце июня доминировали рыбы с гонадами II стадии зрелости и в июле большинство рыб перешли на III стадию зрелости. В течение периода работ в основном попадались отнерестившиеся рыбы.

В начале июня средняя длина рыб составляла 6,8 см, а масса – 1,45 г. В питании преобладала икра рыб, составляя 50,5 % общей биомассы комка, доля зоопланктона без ихтиопланктона – всего 0,1 %, вневодных организмов (мух-береговушек) – 7,0 %, зообентоса – 42,4 %. Доминировала икра самих корюшек. В группу характерных видов первого порядка входили бентические гарпактикоиды и личинки хирономид. Средний рацион составлял 39,3 мг/жел., 35,37 кал/жел. или 32,367 кал/жел. без учета вневодных организмов и ихтиопланктона. Во второй декаде июня средняя длина рыб составляла 7,3 см, масса – 1,65 г. Преобладал в питании зообентос,

составляя 46,4 % общей биомассы комка, доля зоопланктона – 29,5 %, вневодных организмов – 23,2 %, нейстонных куколок хирономид – 0,9 %. Доминанты выражены не были, в группу характерных видов первого порядка входили планктонные ветвистоусые раки рода *Bosmina*, коловратки *Euchlanis dilatata*, бокоплав, имаго вневодных насекомых и изоподы *Gnorimosphaeroma kurilense*. Средний рацион составлял 85,5 мг/жел., СЭЭР – 73,23 кал/жел. или 51,327 кал/жел. без вневодных организмов. В конце июня–начале июля средняя длина рыб составляла 6,7 см, масса – 1,89 г. Преобладал в составе пищевого комка зоопланктон (97,7 % общей *B*), 1,7 % приходился на зообентос, 0,6 % – на вневодных беспозвоночных. Доминировали кладоцеры рода *Bosmina*, при субдоминанте планктонных копепод *Eurytemora* гр. *affinis*, и кладоцер *Chydorus sphaericus*. Средний рацион составлял 205,9 мг/жел., СЭЭР – 112,09 кал/жел. или 110,966 кал/жел. без вневодных организмов (рис. 3Б).

По литературным данным, японская малоротая корюшка считается планктофагом, хотя в ее желудках также отмечались личинки амфибиотических насекомых, нектобентические ракообразные, икра и личинки рыб (Атлас..., 2002; Shirashi, 1961). В оз. Тунайча отмечена сезонная смена типов питания от бентофагии (придонные ракообразные) весной к планкто-бентофагии (планктонные копеподы и эпифитонные хирономиды) летом и некто-бентофагии (мизиды) осенью (Роготнев и др., 2005).

Девятииглые колюшки, представленные в озере двумя видами – *P. pungitius* и *P. sinensis*, были отмечены на акватории в течение всего периода наблюдений. В летние месяцы встречались *Pungitius* spp. длиной 1,9–8 см (в среднем – 5,3 см) и массой от 0,2 до 3,9 г (в среднем – 1,4 г). В выборке доминировали две размерные группы: 1,5–3,5 (21,2 %) и 5–6,5 см (67,6 %). Также присутствовало бимодальное распределение по массе тела, однако доминировали рыбы массой 1–2 г (66,4 %). Неполовозрелые особи длиной менее 4 см обловлены были только в августе, встречались на всех учетных станциях. В начале исследований, 6 июня, доминировали рыбы IV–V стадий зрелости, в середине и конце июня имелись нерестующие рыбы, но преобладали особи с гонадами III стадии зрелости. В остальные периоды съемки преобладали рыбы на II стадии зрелости.

В пробах первой декады июня средняя длина рыб составляла 5,9 см, масса – 1,63 г. В питании преобладал зообентос, составляя в сумме среднем более 86 % массы пищевого комка, организмы зоопланктона и вневодные насекомые в питании отсутствовали. Доминировали мелкие двустворчатые моллюски и личинки хирономид. К характерным видам первого порядка относились икра корюшки, клешненосные ослики *Sinelobus stanfordi* и изоподы *Gn. kurilense*. Рацион составлял 194,9 мг/жел., 151,07 кал/жел. или 121,986 кал/жел. без учета ихтиопланктона и икры рыб. Во второй декаде июня средняя длина рыб составляла 5,8 см, масса – 1,64 г. Преобладал зообентос (79,9 % общей *B*), доля зоопланктона составляла 17,1 %, гипонейстона (куколок хирономид) 0,2 %. Доминировали личинки хирономид, к характерным компонентам первого порядка относились бокоплав, копеподы *Eurytemora* гр. *affinis* и мелкие бентические двустворки. Средний рацион равен 138,3 мг/жел., СЭЭР – 116,26 кал/жел. или 111,983 кал/жел. без вневодных организмов, ихтиопланктона и икры рыб. В конце июня средняя длина рыб составляла 6,2 см, масса – 1,97 г. Доминировали в составе пищевого комка амфиподы, при субдоминанте икры японской трехиглой колюшки и изопод *Gn. kurilense*. В целом, организмы бентоса формировали 49,8 % биомассы комка, икра японской трехиглой колюшки – 47,2 %, на компоненты зоопланктона и вневодных беспозвоночных пришлось по 1,5 % биомассы. Средний рацион – 248,9 мг/жел.,

СЭЭР – 256,69 кал/жел. или 122,604 кал/жел. без вневодных организмов и ихтиопланктона (рис. 3В).

Японская трехиглая колюшка *G. nipponicus* отмечалась в пробах в течение всего периода исследований. Средняя длина промеренных рыб в летний период составила 4,9 см, масса тела – 1,6 г. В целом, в выборке отмечались две преобладающие размерные группы длиной 1,5–3 и 4–7,5 см. По массе тела доминировали рыбы с весом до 2,0 г, доля которых составила около 81,0 %. Мелкоразмерные ювенильные особи длиной менее 3,0 см (средняя длина – 2,2 см, масса – 0,11 г, N = 80) появились в уловах только в августе, и встречались повсеместно в пределах обследованной акватории. Среди проанализированных рыб в начале и в середине июня попадались особи с гонадами IV–V и V стадий, с конца июня преобладали рыбы на II и III стадии зрелости, а с июля – уже отнерестившиеся рыбы.

В первой декаде июня средняя длина рыб составляла 6,1 см, масса – 2,58 г. В питании доминировали мальки рыб (по-видимому, самой колюшки), к характерным видам первого порядка относилась икра тех же колюшек – по сути, трехиглые колюшки являлись хищниками-каннибалами. Доля остальных компонентов была малозначимой – на зоопланктон приходилось всего 0,003 %, на вневодные организмы – 0,1 % (мухи-береговушки), 0,03 % (имаго хирономид) и 0,7 % – на зообентос. Рацион равен 503,8 мг/жел., 584,06 кал/жел. или 3,372 кал/жел. без учета рыб, вневодных организмов и ихтиопланктона. Во второй декаде июня средняя длина рыб составляла 5,9 см, масса – 2,28 г. Питание рыб было гораздо более разнообразным, чем в первой декаде, и представлено организмами из четырех экологических групп. Преобладал в питании зообентос (58,4 % общей *B*), доля зоопланктона – 13,8 %, вневодных беспозвоночных (мух-береговушек) – 2,7 %, икры рыб – 21,5 %. Доминанты выражены не были, к субдоминантам относились планкто-бентические коловратки *E. dilatata*, изоподы *Gn. kurilense*, личинки хирономид, икра самих колюшек и копеподы *Eurytemora* гр. *affinis*. Рацион составлял 132,8 мг/жел., 120,34 кал/жел. или 84,822 кал/жел. без учета вневодных организмов и ихтиопланктона. В конце июня–начале июля средняя длина рыб составляла 6,1 см, масса – 2,29 г. Питание представлено организмами из четырех экологических групп. Преобладала в питании икра рыб (57,5 % общей *B*), доля зоопланктона – 0,9 %, вневодных – 2,9 %, зообентоса – 38,2 %, гипонейстона – 0,5 %. Доминировали в составе комка амфиподы и икра самих колюшек, в группу субдоминант входили имаго вневодных насекомых, личинки хирономид и улитки. Рацион составлял 223,58 мг/жел., 239,27 кал/жел. или 89,83 кал/жел. без вневодных организмов и ихтиопланктона (рис. 3Г).

В гидрологически схожем оз. Тунайча (южный Сахалин) трехиглая колюшка питается кормовыми объектами подходящих размеров практически всех доступных жизненных форм: бентосом, планктоном, нейстоном и нектоном. В период нереста этого вида основу питания, как и в оз. Благодатное, формирует икра собственного вида и бентос, а в конце лета – водные и вневодные стадии развития хирономид (Водная биота..., 2016; Роготнев и др., 2005).

Южная мальма *S. malma curilus*. В оз. Благодатное в прибрежной зоне длина проанализированных особей из уловов 6 и 19 июня и 15 июля варьировалась от 16,2 до 43,5 см (в среднем – 16,8 см), масса тела – от 13,7 до 520 г (в среднем – 67,2 г). В первой декаде июня длина рыб (2 экземпляра) составляла 21,0–22,2 см (21,6 см), а масса – 92,0–121,4 г (106,7 г). В питании отмечены только представители зообентоса. Доминировали бокоплавцы *Eogammarus barbatus* и личинки ручейников *Goera* indet. (совместно, 97,9 % *B* корма и 37,7 %/₀₀₀ ИИЖ). Средний рацион составлял 4,223 г/жел., 4,0 % от массы рыбы, 4177 кал/жел. Во второй

декаде июня длина рыб составляла 11,3–21,0 см (15,2 см), масса – 13,7–64,6 г (33,5 г). В питании отмечены только представители зообентоса. Как и в начале июня, доминировали амфиподы *E. barbatus* и ручейники *Goera* indet. (совместно, 93,0 % *B* и 107,7‰ *ИНЖ*). Значимый вклад характеризовал изопод *Gn. kurilense* (4,3 % от общей *B* и 5,5‰ *ИНЖ*). Средний рацион составлял 2,408 г/жел., 7,4 % от массы рыбы, *СЭЭР* – 2300 кал/жел. В середине июля обработан только один желудок, длина рыбы составила 14,8 см, масса – 33,1 г. Преобладал в составе пищевого комка зообентос (68,4 % общей *B*), 31,6 % приходилось на вневодных беспозвоночных. Доминировали бокоплавы *E. barbatus* и вневодные насекомые – комары (совместно, 100 % *B* корма и 117,2‰ *ИНЖ*). Средний рацион составлял 3,423 г/жел., 10,3 % от массы рыбы, 3138 кал/жел. (рис. 3Д).

Кунджа *S. leucomaenis* отмечалась в уловах в первой и второй декадах июня. В выборке присутствовали рыбы длиной от 12,8 до 16,2 см и весом 16,2–43,5 г, в среднем – 14,1 см и 24,8 г, соответственно. В уловах в начале и середине июня кунджа была представлена особями с гонадами на II стадии зрелости. На первом этапе собраны и обработаны желудки четырех рыб с длиной 13–16,2 см (14,5 см) и массой 22,1–43,5 г (28,7 г). В питании отмечены представители зообентоса (98,8 % *B* кормовых организмов) и детрит (1,2 %). Доминировали личинки комаров-долгоножек *Tipula* indet. и олигохеты *Eiseniella tetraedra* (совместно, 69,5 % биомассы корма и 99,8‰ *ИНЖ*). Средний рацион составлял 2,047 г/жел., 6,6 % от массы рыбы, 2153 кал/жел. В трех желудках были отмечены только речные гидробионты зоны ритрали. Эта группа рыб питалась в бассейновом водотоке и не использовала в качестве корма озерных гидробионтов. Рыбы этой группы были длиной 13–16,2 см (15,0 см) и массой 23,5–43,5 г (30,9 г). В питании отмечены представители речного зообентоса (98,6 % *B*) и детрит (1,4 %). Доминировали личинки комаров-долгоножек *Tipula* indet. и олигохеты *E. tetraedra* (совместно, 79,6 % *B* и 133,0‰ *ИНЖ*). Значимый вклад характеризовал ручейников *Stenopsyche marmorata* и неидентифицированные пупарии ручейников (совместно, 14,4 % от общей *B* и 24,4‰ *ИНЖ*). Средний рацион составлял 2,045 г/жел., 5,9 % от массы рыбы, 2227 кал/жел. Вторая (озерная) группировка была представлена единственной рыбой длиной 13,2 см и массой 22,1 г. Все четыре вида гидробионтов, обнаруженных в желудке, относятся к зообентосу. Доминировали изоподы *Gn. kurilense* и гастроподы *Lymnaea* indet. (совместно, 91,1 % *B* корма и 122,9‰ *ИНЖ*). Значимый вклад характеризовал неидентифицированные пупарии ручейников (8,4 % от общей *B* и 11,3‰ *ИНЖ*). Средний рацион составлял 2,057 г/жел., 9,3 % от массы рыбы, 1466 кал/жел. На втором этапе обработаны три желудка. Рыбы имели длину 12,8–14,7 см (13,5 см) и массу 16,2–25,6 г (19,6 г). Один желудок был пустым. В оставшихся двух отмечены рыбы (80,8 % от общей *B*) и зообентос (19,2 %). Доминировали мальки кеты *On. keta* (80,8 % *B* корма и 69,97‰ *ИНЖ*). Значимый вклад характеризовал амфипод *E. barbatus* и изопод *Gn. kurilense* (18,2 % от общей *B* и 15,76‰ *ИНЖ*). Средний рацион составлял 1,039 г/жел., 6,1 % от массы рыбы, 1254 кал/жел. (рис. 3Е).

В оз. Тунайча кунджа является облигатным хищником. Весной и летом основу питания кунджи составляет малоротая корюшка, покатники горбуши и кеты, реже – трехглазая колюшка. Сельдь встречается единично. Кроме рыбы, весной и летом единично в желудках кунджи встречены также личинки хирономид, ракообразные, моллюски и креветки, а осенью – икра лососей. Беспозвоночные встречаются в питании как у покатной молоди с длиной тела 16,0–18,0 см, так и у взрослых особей длиной до 39,0 см (Водная биота..., 2016).

Сахалинский подкаменщик *C. amblystomopsis* отмечен в уловах во второй декаде июня, в июле и в августе. Питание данного вида достаточно однообразно, включает ограниченный набор гидробионтов, обязательным компонентом доминант во все периоды являются амфиподы *E. barbatus*. В июне обработаны желудки шести рыб (два – пустые) длиной 5,1–8,2 см (6,15 см) и массой 1,76–7,16 г (3,36 г). В желудках встречено всего два гидробионта, относящихся к зообентосу, бокоплав *E. barbatus* и куколки хирономид *Chironomus dorsalis*, формирующие совместно средний рацион в 0,221 г/жел., 8,03 % от массы рыбы, 185 кал/жел. В июле обработаны желудки пяти рыб (пустых нет) длиной 5,2–6,0 см (5,58 см) и массой 2,03–2,94 г (2,42 г). В желудках встречено всего два гидробионта, относящихся к зообентосу, личинки ручейников рода *Goera* и бокоплав *E. barbatus*, формирующие совместно средний рацион в 0,317 г/жел., 13,07 % от массы рыбы, 302 кал/жел. В августе обработаны желудки 18 рыб (четыре – пустые) длиной 7,0–10,7 см (9,1 см) и массой 3,27–13,8 г (8,26 г). В желудках встречено всего пять видов гидробионтов, относящихся к нектону (53,7 % от общей биомассы) и зообентосу (46,3 %). Доминировали бокоплав *E. barbatus* (46,0 % от общей B , 29,8‰ ИНЖ). Значимы в питании мальки девятииглых колюшек и неидентифицированные (сильно переваренные) рыбы, которые совместно формировали 50,2 % общей B , 27,3‰ ИНЖ. Средний рацион оценивается в 0,646 г/жел., 7,86 % от массы рыбы, 715 кал/жел. (рис. 4А).

Пресноводный дальневосточный бычок *G. urotaenia* отмечен в уловах во все периоды съежек, кроме 26 июня. Длина проанализированных рыб в варьировалась от 4,6 до 12,2 см (в среднем – 7,9 см), масса тела колебалась от 1,26 до 38,31 г (в среднем – 8,3 г). В середине июня попадались рыбы с III стадией зрелости, а ближе к концу месяца стали попадаться особи с гонадами на II, II–III и IV стадиях зрелости. В августе было видно, что большинство рыб уже отнерестились, так как доминировали рыбы на II стадии зрелости. Пробы на питание были собраны только в августе. Обработаны желудки 39 рыб (9 – пустые) длиной 5,3–10,0 см (7,68 см) и массой 2,41–16,6 г (7,89 г). В желудках встречено восемь видов гидробионтов, относящихся к нектону (42,5 % от общей B), зообентосу (57,4 %) и фитобентосу (0,1 %). Доминировали амфиподы *E. barbatus* (55,9 % от общей B , 35,7‰ ИНЖ). Значимы в питании трехиглые колюшки и мальки девятииглых колюшек, которые совместно формировали 42,5 % общей B , 30,3‰ ИНЖ. Средний рацион оценивается в 0,651 г/жел., 8,4 % от массы рыбы, 707 кал/жел. (рис. 4Б).

В оз. Тунайча этот вид также является бентофагом-хищником со схожим спектром питания (Роготнев и др., 2005).

Короткоперый трехзубый бычок *Tr. brevispinis* отмечен в уловах в конце июня и в августе. Пробы на питание были собраны только в августе. Обработаны желудки 9 рыб (два – пустые) длиной 4,4–6,0 см (5,36 см) и массой 2,39–6,42 г (4,63 г). В желудках встречено всего три вида гидробионтов, относящихся к зообентосу. Доминировали бокоплав *E. barbatus* (84,0 % от общей B , 49,2‰ ИНЖ). Значимы в питании личинки ручейников рода *Goera*, которые совместно формировали ещё 15,8 % общей B , 16,0‰ ИНЖ. Средний рацион оценивается в 0,403 г/жел., 8,9 % от массы рыбы, 409 кал/жел. (рис. 4В).

Сравнение осредненных по периодам экологических спектров питания рыб показано на рисунке 5. Дендрограмма сходства экологических спектров питания рыб приведена на рисунке 6. Выделяется четыре кластера. Первый включает покатников кеты, которые по экологическому спектру питания наиболее отделены от прочих видов. Основу питания кеты (85 %) составляют вневодные насекомые, потребляемые

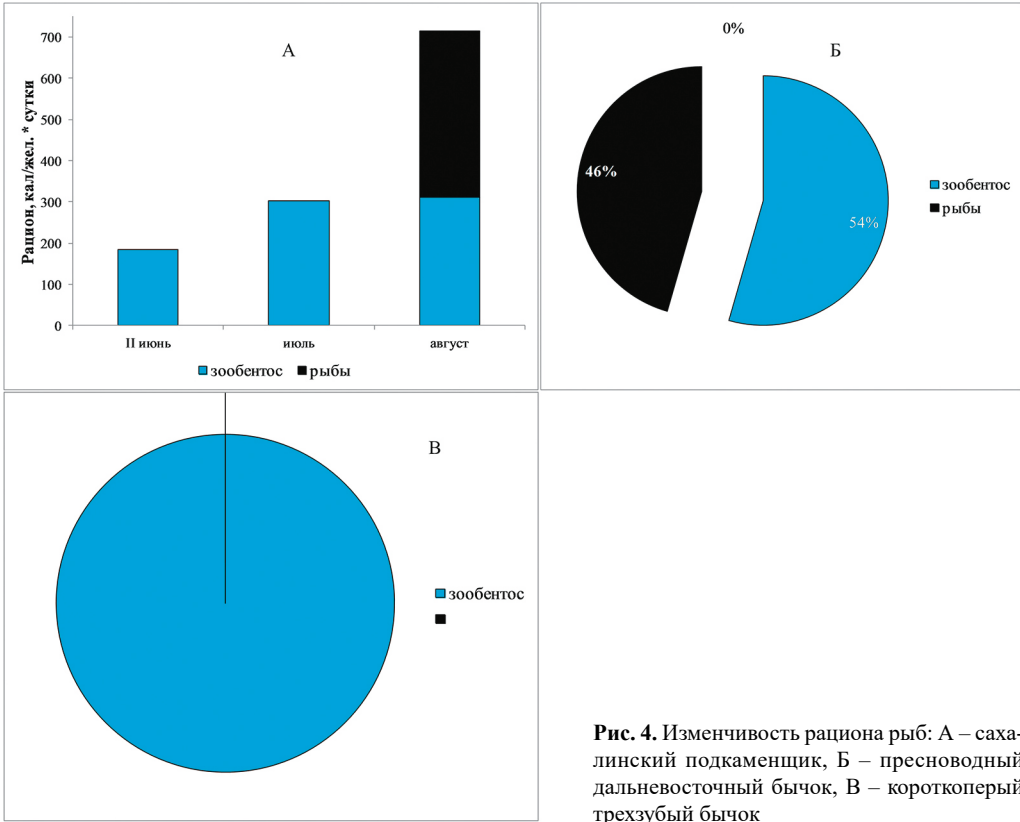


Рис. 4. Изменчивость рациона рыб: А – сахалинский подкаменщик, Б – пресноводный дальневосточный бычок, В – короткоперый трехзубый бычок

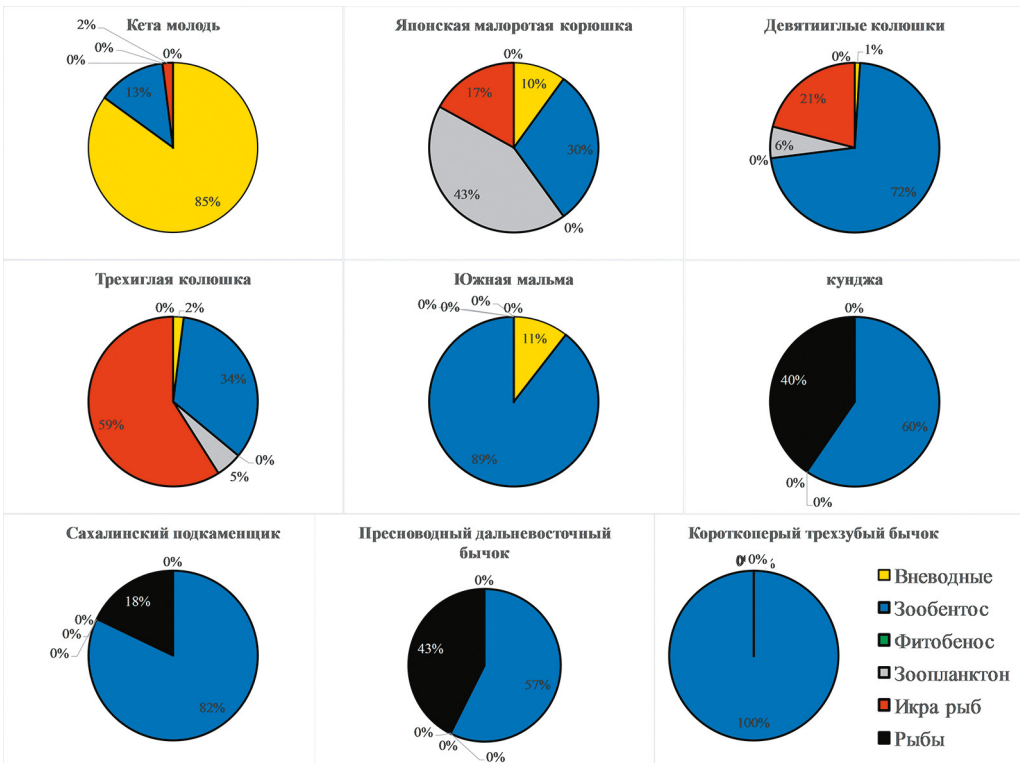


Рис. 5. Соотношение биомассы экологических групп организмов в питании рыб оз. Благодатное

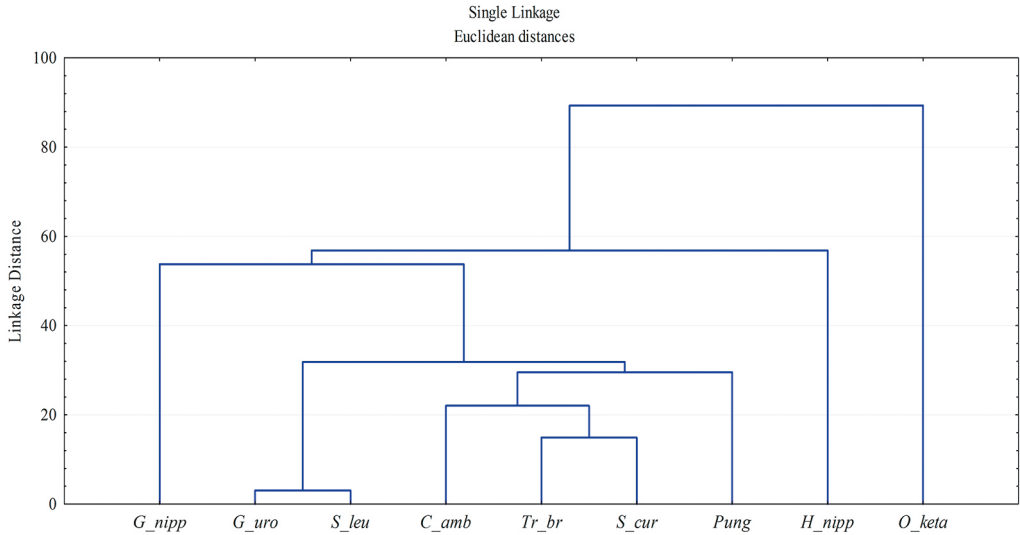


Рис. 6. Дендрограмма сходства экологических спектров питания рыб оз. Благодатное: *O_keta* – покатники кеты, *H_nipp* – японская малоротая корюшка, *Pung* – девятииглые колюшки, *G_nipp* – японская трехиглая колюшка, *S_cur* – южная мальма, *S_leu* – кунджа, *C_amb* – сахалинский подкаменщик, *G_uro* – пресноводный дальневосточный бычок, *Tr_br* – короткоперый трехзубый бычок

с поверхности воды. Наибольшее конкурентное давление на молодь лососей оказывали южная мальма и японская малоротая корюшка, 11 и 10 % питания которых, соответственно, также составляли вневодные насекомые (рис. 5).

Второй кластер формировала японская малоротая корюшка, являющаяся планкто-бентофагом. Основу экологического спектра питания у этого вида формировали зоопланктон (43 %) и зообентос (30 %). Значимый вклад характеризовал также икру рыб (17 %).

Третий кластер включает трехиглых колюшек, основу питания которых формирует икра рыб (59 %) и зообентос (34 %).

Все остальные виды рыб входят в единый кластер преимущественных бентофагов. Вклад представителей зообентоса в экологический спектр питания этих рыб варьировался от 57,4 % (пресноводный дальневосточный бычок) до 100 % (короткоперый трехзубый бычок). Внутри этого кластера на уровне сходства около 70 % разделяются два выдела. Выдел бентофагов-хищников формируют кунджа и пресноводный дальневосточный бычок, доля хищного питания которых составляет 40,4 и 42,5 %, соответственно. Реальная конкуренция между этими двумя видами ниже, т.к. основу «рыбного» питания у кунджи составляют покатники кеты, а у пресноводного дальневосточного бычка – различные виды колюшек. Выдел бентофагов образуют четыре вида – девятииглые колюшки, южная мальма, сахалинский подкаменщик и короткоперый трехзубый бычок. Среди этих видов массовая доля зообентоса составляет 72,0–100 %, однако, наиболее значимые второстепенные группы у всех разные. У девятииглых колюшек 21 % составляет икра рыб, у южной мальмы на долю вневодных насекомых приходится 11 %, а у сахалинского подкаменщика 18 % пищи составляют рыбы.

Вклад различных видов рыб в элиминацию органического вещества, производимого экосистемой оз. Благодатное в летний период показан в таблице 3. Наиболее потребляемым компонентом водной биоты в прибрежье озера является зообентос. В целом на питание рыб-бентофагов (трехзубый бычок, преимущественно – южная

Таблица 3

Соотношение совокупных рационов рыб в экосистеме оз. Благодатное на глубине 0–3 м с июня по август, включительно, (92 дня)

Вид	С, кал/м ² * 92 дня					
	Бентос	Вневодные организмы	Зоопланктон	Ихтиопланктон	Куколки хирономид	Рыбы
Южная мальма	399	43.8	0	0	0	0
Кунджа	5.5	0	0	0	0	10.7
Сахалинский подкаменщик	1186	0	0	0	0	1315
Пресноводный дальневосточный бычок	1812	0	0	0	0	1516
Трехзубый бычок	533	0	0	0	0	0
Девятииглая колюшка	4409	138	4010	471	46	0
Японская трехиглая колюшка	527	40	21	737	11	0
Японская малоротая корюшка	67	39	749	13.2	1	0
Кета	107	3398	0.075	1.5	73	0
Всего	9046	3659	4780	1223	131	2842

мальма, частично – кунджа, сахалинский подкаменщик, пресноводный дальневосточный бычок, девятииглые колюшки, японская трехиглая колюшка, японская малоротая корюшка, молодь кеты) переходит 9046 кал/м² продукции макрозообентоса. Основным поедаемым элементом являются ракообразные (амфиподы и изоподы) при значительной доле потребления хирономид и мелких моллюсков.

Значительную роль в питании рыб играет зоопланктон (без икры и мальков рыб). На питание планктофагов (преимущественно девятииглые колюшки, японская малоротая корюшка, в меньшей степени – трехиглая колюшка и молодь кеты) переходит 4780 кал/м². Рыбами потребляются практически все виды беспозвоночных, формирующие состав зоопланктона, от крупных коловраток до рачкового планктона.

Количество вневодных насекомых, опускающихся на водную поверхность озера в течение суток нам неизвестно, но они играют важную роль в питании ряда видов рыб (молодь кеты, частично – южная мальма, девятииглая и трехиглая колюшки, японская малоротая корюшка). На питание этих рыб за 92 дня переходит 3659 кал с 1 м² водной поверхности или 16,9 % всего потребляемого рыбами органического вещества. Куколки хирономид входят в особую экологическую группу – нейстон (обитают у поверхностной пленки воды). Они также активно потреблялись рыбами-планктофагами (девятииглая и трехиглая колюшки, японская малоротая корюшка, молодь кеты). Вклад куколок хирономид в совокупный рацион всех рыб оз. Благодатное составлял 131 кал/м² или 0,60 %.

Ихтиопланктоном (икра и личинки рыб) активно питались рыбы-планктофаги – девятииглая и трехиглая колюшки, японская малоротая корюшка, молодь кеты. Этими рыбами извлекалось в сумме 1223 кал/м² или 5,64 % всего потребляемого рыбами органического вещества.

Факультативными хищниками, использующими в пищу рыб (не планктонные стадии развития), в озере являются кунджа, сахалинский подкаменщик и пресноводный дальневосточный бычок. Ими совместно поедаются жертвы с совокупной калорийностью 2842 кал/м² или 13,1 % всего потребляемого рыбами органического вещества.

Интегрально, на питание рыб в течение лета с 1 м² прибрежной акватории озера переходит 21,68 ккал органического вещества.

Таким образом, в питании рыб в основном задействованы планктонные и донные цепи. На третьем месте находится потребление вневодной органики (вневодные насекомые) и хищничество.

В гидрологически схожем оз. Тунайча (южный Сахалин) основу прибрежной ихтиофауны формировали мелкочешуйная *T. brandtii* и крупночешуйная *T. hakonensis* (Günther, 1877) красноперки, японская *H. nipponensis* и обыкновенная *H. olidus* (Pallas, 1814) малоротые корюшки, кунджа *S. leucomaenis*, трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758 (скорее всего рыбы из оз. Тунайча относятся к японской трехиглой колюшке), японский колючий бычок *Acanthogobius lactipes* (Hilgendorf, 1879), пресноводный дальневосточный бычок *G. urotaenia* и пятнистый шуковидный бычок *Luciogobius guttatus* Gill, 1859 (Водная биота..., 2016). Питание этих видов достаточно подробно описано (Водная биота..., 2016; Лабай и др., 2003; Роготнев и др., 2005). Среди них, также как и в оз. Благодатное, по типу питания выделяются четыре экологические группировки: преимущественные бентофаги, планкто-бентофаги, потребители вневодных насекомых и хищники. Из-за разницы видовых списков ихтиофауны сравниваемых озер отмечается замена видов в схожих группировках экологически близкими. Например, в оз. Благодатное основным потребителем вневодных насекомых является молодь кеты, а в оз. Тунайча – обыкновенная малоротая корюшка. Абсолютная бентофагия в оз. Благодатное отмечена для бычка-гобииды *Tr. brevispinis*, в оз. Тунайча также для гобиид *L. guttatus*.

Заключение

Видовой состав ихтиофауны оз. Благодатное в 2021 г. объединял 12 видов рыб из 6 семейств. Типичными для района работ являлись японская малоротая корюшка, японская трехиглая колюшка и девятииглые колюшки, которые присутствовали во всех этапах исследований. Кета (представлена только молодью) в уловах присутствовала в июне–июле. Эти же виды формировали основу численности и биомассы рыб.

По типу питания выделяется четыре экологические группировки рыб. Первая включает покатников кеты, основу питания которых составляют вневодные насекомые, потребляемые с поверхности воды. Ко второй относится японская малоротая корюшка, являющаяся планкто-бентофагом. Основу экологического спектра питания у этого вида формировали зоопланктон и зообентос, при значимом вкладе икры рыб. Третья группировка включает японскую трехиглую колюшку, основу питания которой формирует икра рыб и зообентос. Все остальные виды рыб входят в единую группировку преимущественных бентофагов.

Интегрально, на питание рыб в течение лета с 1 м² прибрежной акватории озера переходит 21,68 ккал органического вещества. В питании рыб в основном задействованы планктонные и донные цепи. На третьем месте находится потребление вневодной органики (вневодные насекомые) и хищничество.

Благодарности

Авторы искренне благодарны главному специалисту лаборатории гидробиологии «СахНИРО» И.А. Атамановой, сотрудникам ООО «Континент» и студентам СахГУ, принимавшим участие в отборе проб и измерении гидрологических показателей на оз. Благодатное в 2021 г.

Литература

- Атлас пресноводных рыб России. 2002. М.: Наука. 253 с.
- Водная биота озера Тунайча (южный Сахалин) и условия ее существования. 2016. Южно-Сахалинск: СахНИРО. 240 с.
- Государственный водный кадастр. Гидрологическая изученность. 1964. Том 18. Выпуск 3. Сахалин и Курилы. Л.: Гидрометиздат. 124 с.
- Жуйкова Л.И. 1981. Питание молодежи кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) в одной из рек о. Итуруп // Итоги исследований по вопросам рационального использования и охраны биологических ресурсов Сахалина и Курильских островов. Южно-Сахалинск: ДВНЦ АН СССР. С. 21–23.
- Лабай В.С., Ни. Н.К., Роготнев М.Г. 2003. Некоторые аспекты питания мелкочешуйной красноперки *Tribolodon brandti* (Dybowski) озера Тунайча (остров Сахалин) // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 2. Владивосток: Дальнаука. С. 444–453.
- Лабай В.С., Заварзин Д.С., Мухаметова О.Н., Коновалова Н.В. и др. 2010. Планктон и бентос озер Вавайской системы (южный Сахалин) и условия их обитания. Южно-Сахалинск: СахНИРО. 216 с.
- Лабай В.С., Атаманова И.А., Заварзин Д.С., Мотылькова И.В. и др. 2014. Водоемы острова Сахалин. Южно-Сахалинск: Государственное бюджетное учреждение культуры «Сахалинский областной краеведческий музей». 208 с.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука. 254 с.
- Пичугин М.Ю., Сидоров Л.К., Гриценко О.Ф. 2006. О ручьевых гольцах южных Курильских островов и возможном механизме образования карликовых форм мальмы *Salvelinus malma curilus* // Вопросы ихтиологии. Т. 46. № 2. С. 224–239.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). М.: Пищевая промышленность. 376 с.
- Роготнев М.Г., Лабай В.С., Заварзина Н.К. 2005. Сравнительная характеристика питания некоторых массовых прибрежных рыб озера Тунайча (юго-восточный Сахалин) // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 3. Владивосток: Дальнаука. С. 566–576.
- Рыбы Курильских островов. 2012. М.: ВНИРО. 384 с.
- Сидоров Л.К., Пичугин М.Ю. 2005. Состав ихтиофауны и особенности биологии рыб южных Курильских островов в связи с абиотическими условиями и происхождением водоемов // Труды ВНИРО. Т. 144. С. 151–175.
- Трецев А.И. 1983. Интенсивность рыболовства. М.: Легкая и пищевая промышленность. 236 с.
- Численко Л.Л. 1968. Номограммы для определения веса водных организмов по размерам и форме тела (морской мезобентос и планктон). Л.: Наука. 106 с.
- Чучукало В.И., Напазаков В.В. 1999. К методике определения суточных рационов питания и скорости переваривания пищи у хищных и бентосоядных рыб // Известия ТИНРО. Т. 126. Ч. 1. С. 160–171.
- Шедько С.В. 2002. Обзор пресноводной ихтиофауны // Растительный и животный мир Курильских островов (Материалы Международного Курильского проекта). Владивосток: Дальнаука. С. 118–134.
- Южные Курильские острова (Природно-экономический очерк). 1992. Южно-Сахалинск. 150 с.
- Duran V.C., Odell P.L. 1974. Cluster analysis: a survey. London: Springer Limited. 137 p.
- Pietsch T.W., Stevenson D.E., MacDonald E.L. et al. 2001. Freshwater fishes of the Kuril Islands and adjacent regions // Species Diversity. N 6. P. 133–164.
- Pietsch T.W., Bogatov V.V., Amaoka K., Zhuravlev Yu.N. et al. 2003. Biodiversity and biogeography of the islands of the Kuril Archipelago // Journal of Biogeography. Vol. 30. P. 1297–1310.
- Shirashi Y. 1961. The fisheries biology and population dynamics of pond-smelt, *Hypomesus olidus* (Pallas) // Bulletin of Freshwater Fisheries Research Laboratory. Vol. 10. N 3. P. 1–263.
- Takayasu M., Kondo K., Ohigashi Sh., Kuroda K. 1955. Limnological studies on the Lakes of Kunasiri Island // Scientific reports of Hokkaido fishery hatchery. Vol. 10 (1–2). P. 162–216.