

На правах рукописи



Коваль Максим Владимирович

**ИХТИОФАУНА ЭСТУАРИЕВ КАМЧАТКИ: УСЛОВИЯ ФОРМИРОВАНИЯ
И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА**

1.5.13. Ихтиология

Автореферат диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Петропавловск-Камчатский – 2025

Работа выполнена в Камчатском филиале Государственного научного центра Российской Федерации Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии» (Камчатский филиал ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО» («КамчатНИРО»))

Научный консультант:

Токранов Алексей Михайлович
доктор биологических наук, старший научный сотрудник, главный научный сотрудник, руководитель лаборатории гидробиологии Камчатского филиала Тихоокеанского института географии Дальневосточного отделения Российской академии наук (ФГБУН «КФ ТИГ ДВО РАН»), г. Петропавловск-Камчатский

Официальные оппоненты:

Ядренкина Елена Николаевна
доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории зоомониторинга Института систематики и экологии животных Сибирского отделения Российской академии наук (ФГБУН «ИСиЭЖ СО РАН»), г. Новосибирск

Герасимов Юрий Викторович,
доктор биологических наук, профессор, заместитель директора по научной работе Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук (ФГБУН «ИБВВ РАН»), г. Борок

Ильмаст Николай Викторович,
доктор биологических наук, доцент, директор Института биологии Карельского научного центра Российской академии наук (ФГБУН ФИЦ «КарНЦ РАН»), г. Петрозаводск

Ведущая организация

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук (ФГБУН «ИПЭЭ РАН»), г. Москва

Защита состоится 17 марта 2026 г. в 11⁰⁰ часов на заседании диссертационного совета 37.1.001.01 при Государственном научном центре Российской Федерации Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии» (ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО») по адресу: 105187, г. Москва, Окружной проезд, д. 19.

Телефон: +7 (499) 369-92-83, доб. 43-10; электронный адрес buyanovskiy@vniro.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте ФГБНУ «ВНИРО»:

<https://vniro.ru/files/disser/2025/koval-disser.pdf>

Автореферат разослан «___» _____ 2026 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук



Буяновский Алексей Ильич

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность и разработанность темы исследования. Одной из важнейших составных частей биосферы являются водные экосистемы, в которых наиболее существенный биоценотический элемент и главный биологический ресурс – популяции рыб. В настоящее время в мировой фауне известно порядка 35 800 видов рыбообразных и рыб, что составляет более половины фауны всех позвоночных животных (Fricke, Eschmeyer, 2024; Van Der Laan, 2024; www.fishbase.org). Из них, примерно ~40% видов обитают в пресной воде, ~15% в глубоководных районах открытого океана, но большая часть (т.е. ~45 %) обитатели прибрежной зоны моря – от устьев рек, эстуариев и морских заливов до внешнего края континентального шельфа (Nelson et al., 2016). На территории России обитает как минимум 1370 видов рыб (Решетников, 2007), из которых в пресных водах страны встречается не менее 300 видов, а остальные населяют, преимущественно, прилегающие моря (Романов, 2014). Значительная часть как пресноводных, так и морских рыб, являются промысловыми видами, и активно используется сейчас как в промышленном, так и в любительском рыболовстве (Промысловые рыбы..., 2006).

Несмотря на то, что видовой состав ихтиофауны России в целом уже известен, о фауне рыб, населяющих устьевые области рек и эстуарии нашей страны до сих пор информация немногочисленна и фрагментарна. Более того, сейчас в отечественной ихтиологии даже нет четкого понимания, что, в сущности, представляет собой эстуарная ихтиофауна, и чем она отличается от собственно пресноводной или морской. Только в последние годы появились первые попытки провести инвентаризацию таксономического разнообразия солоноватоводной ихтиофауны России, в состав которой российские ихтиологи обычно включают и рыб, обитающих в устьях рек и эстуариях (Богущкая, Насека, 2004; Романов, 2014; Дылдин и др., 2022, 2023; и нек. др.). Сюда же, как правило, относят и рыб, населяющих моря России с пониженной соленостью (Каспийское, Черное или Балтийское). Причем все эти работы выполнены как обычные видовые каталоги или посвящены вопросам систематики рыб, и не касаются проблемы формирования их сообществ в устьях рек и эстуариях. К настоящему времени в отечественной литературе имеются лишь некоторые публикации, в которых, в той или иной степени, затронута эта проблема (например, Виноградов, 1949а; Шубников, 1977; Матюшин, 1989; Токранов, 1994; Максименков, 2007; Долганов, Земнухов, 2007; Земнухов, 2008; Кудерский и др., 2008; Матишов и др., 2006, 2017; Павлов и др., 2001, 2009, 2016; Кузнецов, 2014; Федорец, 2014; Колпаков, 2018; Ба-

рабанщиков, Большаков, 2023; Сафронов и др., 2024; и нек. др.), но пока отсутствуют какие-либо обобщающие работы по этой теме. В то же время за рубежом такие исследования проводятся достаточно давно и очень интенсивно и сейчас иностранными коллегами уже достигнут значительный прогресс в этом направлении. В качестве примера можно упомянуть только некоторые, самые ключевые англоязычные монографии, посвященные вопросам комплексного изучения эстуарной ихтиофауны, опубликованные за рубежом за последние 30 лет (Blaber, 1997, 2000; Whitfield, 1998, 2019; Fishes..., 2002; Able, Fahay, 2010; Vasconcelos et al., 2011; Potter et al., 2016; Fish..., 2022).

Одним из основных центров биоразнообразия рыб, а также важнейшим рыбопромысловым регионом России является Дальний Восток, где совершенно особое место занимает п-ов Камчатка. Благодаря своим уникальным природным условиям, в этом регионе наблюдается самое большое в нашей стране разнообразие приливных эстуариев (Горин, Коваль, 2015). Внутренние водоемы Камчатки являются одним из крупнейших мировых центров биоразнообразия и естественного воспроизводства лососевых рыб. В прибрежных водах Камчатки обитает большое количество морских рыб, а камчатский шельф – один из самых продуктивных районов Мирового океана, в пределах которого ежегодно добывается от 1,5 до 2 млн т рыбы и других биоресурсов (это примерно 30–40% их суммарной годовой добычи в Российской Федерации) (Антонов, 2011). Поэтому рыбные ресурсы всегда были основой экономики этого региона (Социально-экономический..., 2021).

Ихтиологические и рыбохозяйственные исследования на Камчатке имеют многовековую историю, а их результаты сейчас являются научной основой для рационального хозяйственного освоения богатейших рыбных ресурсов этого региона (Токранов, 2004). Вместе с тем эти исследования традиционно были направлены на изучение ихтиофауны внутренних водоемов Камчатского края, а также прилегающих морских акваторий, включая прибрежную зону моря. Благодаря этому сейчас достаточно хорошо известны видовой состав, а также основные черты биологии и экологии пресноводных и морских рыб Камчатки.

В отличие от пресноводной и морской ихтиофауны, о рыбном населении эстуариев Камчатки, как и для других регионов нашей страны, до сих пор информации было мало. Так, за все время рыбохозяйственных исследований на Камчатке специальными ихтиологическими наблюдениями были охвачены лишь некоторые, относительно легкодоступные эстуарии региона: например, Авачинская губа, эстуарии рек Большая и Камчатка, отдельные эстуарии рек Северо-Восточной Камчатки, а также некоторые другие водные объекты.

Несмотря на то, что в процессе указанных исследований были получены детальные данные о составе рыбного населения (а также о биологии и экологии многих видов рыб) в этих эстуариях, вместе с тем эти наблюдения были локальными и не рассматривали эстуарную ихтиофауну Камчатки в масштабах всего региона. Хотя известно, что оценка видового состава ихтиоценов, а также изучение межвидовых связей рыб в отдельных районах обитания является первостепенной задачей ихтиологических и рыбохозяйственных исследований, которые необходимы для разработки основ управления рыбными ресурсами любого промыслового региона (Дрягин, 1962; Правдин, 1966; Никольский, 1974).

Цель и задачи исследования. Цель работы – выявить условия формирования, а также установить современные экологические и зоогеографические особенности ихтиофауны эстуариев Камчатки на основе комплексного изучения условий среды обитания, биоразнообразия и истории развития ихтиофауны.

Для достижения поставленной цели, потребовалось решить следующие задачи:

1. Провести анализ современных теоретических представлений и концептуальных подходов к изучению сообществ рыб в устьях рек и эстуариях и на их основе выяснить специфические особенности эстуарной ихтиофауны;
2. Определить специфику условий среды обитания рыб в эстуариях Камчатки, а также оценить значение различных экологических факторов в формировании биологического разнообразия эстуарной ихтиофауны исследуемого региона;
3. Установить таксономический состав и выяснить основные экологические особенности рыб, обитающих в камчатских эстуариях;
4. Оценить значение исторических факторов в формировании фауны рыб на п-ове Камчатка и провести зоогеографический анализ современной ихтиофауны исследуемого региона в контексте рыбного населения эстуариев;
5. Выяснить вклад эстуариев в формирование биологического разнообразия ихтиофауны на п-ове Камчатка.

Основные положения, выносимые на защиту.

1. Из всего разнообразия ихтиофауны Камчатки и прикамчатских вод (~480 морских и ~35 пресноводных и проходных таксонов) к собственно эстуарной ихтиофауне данного региона следует относить 1 вид круглоротых и 60 видов рыб, из которых только половина (30 видов) встречается в устьях рек в достаточно массовом количестве, и поэтому может считаться основой эстуарных ихтиоценов в региональном масштабе.

2. Из базовых экологических групп в эстуариях Камчатки преобладают морские рыбы (не менее 34 видов). Значительную роль в структуре эстуарных ихтиоценов играют также анадромные рыбы (1 вид круглоротых и 14 видов рыб), а минимальный вклад вносят пресноводные жилые рыбы (13 видов). Рыбы, принадлежащие к группе «*собственно эстуарных*» (т.е. таких, весь жизненный цикл которых проходит в эстуариях), на Камчатке отсутствуют.

3. Экология анадромных рыб на начальных и завершающих этапах морского нагула определяется спецификой гидролого-морфологических условий в устьях рек и прибрежной зоне Камчатки, от которых зависит также степень промысловой нагрузки на отдельные популяции и стада рыб в период анадромной миграции. Физико-географические особенности отдельных речных систем, в свою очередь, позволяют реализовать потенциал естественного воспроизводства популяций этих рыб в рамках видовых жизненных стратегий. Сочетание вышеуказанных экологических факторов определяет состояние воспроизводства и продуктивность популяций анадромных видов рыб на отдельных участках побережья Камчатского края.

4. Большинство пресноводных жилых рыб, обитающих на Камчатке, используют эстуарии в качестве важных мест обитания, поскольку они способны значительно лучше переносить изменения солености воды, чем обычно принято считать. Это определяется биологическими и экологическими особенностями отдельной таксономической группы или вида рыб, прежде всего, их эволюционным происхождением и степенью эвригалинности. Поэтому эти рыбы могут распространяться между соседними речными системами через устья рек и прибрежную зону моря. Причем, такое расселение будет наиболее вероятно в тех районах, для которых характерны значительный объем речного стока и относительная изолированность от основной акватории морей, что позволяет формироваться обширным зонам с пониженной соленостью воды у морского побережья.

Научная новизна. Впервые получены комплексные научные сведения о 12-и ранее не изученных эстуариях, расположенных в различных районах Камчатского края. Впервые выполнено обобщение имеющихся сведений об условиях обитания, видовом богатстве и экологии рыб в эстуариях Камчатки в региональном масштабе. В том числе: установлены основные абиотические факторы, определяющие формирование сообществ рыб в устьях рек; описан видовой состав эстуарной ихтиофауны; выявлены доминирующие виды и основные экологические группировки эстуарных рыб. Проанализированы имеющиеся представления об истории формирования ихтиофауны и современной зоогеографии рыб Камчатки в контексте рыбного населения эстуариев. Детально исследованы основные геогра-

фические особенности распространения рыб в эстуариях исследуемого региона. Впервые оценено значение эстуариев в формировании биологического разнообразия ихтиофауны на п-ове Камчатка, и на основании этой информации, уточнена и детализирована существующая сейчас схема формирования ихтиофауны во внутренних водоемах полуострова. Предложена и обоснована новая для отечественной ихтиологии гипотеза о роли речного стока в зоогеографии пресноводной ихтиофауны, а также впервые выполнена классификация всех пресноводных жилых рыб Камчатки с учетом их эволюционного происхождения и степени эвригалинности, необходимая для оценки их значения в качестве биогеографических индикаторов.

Теоретическое и практическое значение работы. Изучение состава ихтиофауны, экологии и зоогеографии рыб в устьях рек и эстуариях важны с *фундаментальной* точки зрения, поскольку позволяет выяснить основные механизмы адаптаций рыб к изменениям условий среды обитания и формированию их сообществ в различных водных экосистемах. Помимо теоретического интереса, такие исследования имеют и важное *прикладное* значение. Оно заключается в определении современных границ ареалов отдельных видов и популяций, которые используются в дальнейшем для выделения единиц запаса – основных элементов в рациональном управлении рыбными ресурсами в интересах рыболовства. Эти исследования также необходимы и для понимания воздействия на рыб разнообразных экологических факторов (в том числе потенциальных последствий человеческой деятельности), и могут быть использованы для мониторинга за состоянием ихтиофауны и разработки мер по сохранению таксономической структуры и разнообразия природных ихтиоценов. Практическим воплощением результатов данной работы может быть их использование в качестве научной основы для разработки общей стратегии сохранения биологического разнообразия естественных популяций рыб, а также их рационального хозяйственного освоения в устьях рек, эстуариях и в прибрежной зоне Камчатского края – одного из важнейших рыбопромысловых регионов России.

Степень достоверности. Достоверность полученных результатов обеспечена полным охватом всех основных районов, расположенных на различных участках исследуемой территории; результатами анализа достоверных источников информации (литературные, архивные, промысловые, опросные и др.) по теме исследования; репрезентативным объемом полученных данных и применением корректных статистических методов их обработки; использованием методов обеспечения верифицируемости и объективной аппаратно-программной фиксации результатов исследований (Коваль, 2004).

Апробация работы. Основные положения диссертации докладывались на ежегодных коллоквиумах и отчетных сессиях КамчатНИРО (2010–2025); отчетных сессиях НТО ТИНРО (2011–2018); Международной конференции «Сохранение биоразнообразия Камчатки...» (Петропавловск-Камчатский, 2010–2021); различных международных и всероссийских совещаниях и конференциях (Москва, 2014–2024; Санкт-Петербург, 2015–2024; Владимир, 2016; Севастополь, 2016–2023; Владивосток, 2017, 2018; Звенигород, 2018; Магадан, 2024; Иркутск, 2018; Мурманск, 2023; Барнаул, 2018; Керчь, 2018; Борок, 2020; Архангельск, 2024); ежегодных совещаниях по координации и планированию исследований, а также отчетных сессиях Комиссии по анадромным рыбам северной части Тихого океана NPAFC (Гонолулу, США, 2013; Хабаровск, 2018); ежегодной Международной конференции Ассоциации эстуарных и прибрежных исследований ECSA–58 (Халл, Великобритания, 2021), а также различных зарубежных симпозиумах и конференциях (Пукон, Чили, 2011; Нанаймо, Канада, 2011; Гонолулу, США, 2013; Кобе, Япония, 2015; Берген, Норвегия, 2016; Даллас, США, 2018; Ванкувер, Канада, 2018, 2021; Портленд, США, 2019).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 82 работы, в том числе 20 работ в изданиях, рекомендованных ВАК (из них 6 статей в журналах, рецензируемых в международных библиографических базах данных Scopus и Web of Science), 4 коллективные монографии, вышедшие после защиты кандидатской диссертации (защита состоялась в ФГБОУ ВО «КамчатГТУ» в 2007 г., руководитель д.б.н., проф. В.И. Карпенко); 1 авторское свидетельство.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 5 глав, заключения, выводов, списка терминов и сокращений, списка литературы. Работа изложена на 480 страницах (в том числе 393 стр. текста), включает 18 таблиц и 211 рисунков. Список литературы состоит из 1218 источников, в том числе 472 на иностранных языках.

Личный вклад автора. Определяющий вклад автора в работу заключается в том, что он является создателем программы комплексных исследований ихтиофауны эстуариев Камчатки, начатой в 2010 г. Всего за время исследований выполнено 20 экспедиций, в процессе которых автор не только непосредственно выполнял все полевые ихтиологические и экологические работы, но и осуществлял общее научное руководство, включая постановку задач и методическое обеспечение экспедиционных наблюдений. Автору принадлежит заслуга в сборе всего объема первичных данных, их камеральной обработке, а также в комплексном анализе и синтезе полученных результатов с привлечением широкого круга дополнительной информации (литературной, архивной, опросной, промысловой и т.п.). Заключительные этапы работы – интерпретация, формулировка выводов, практическая реализация и публикация результатов исследований – также выполнены лично автором.

Благодарности. Результаты настоящих исследований во многом опираются на труды многих предшественников. Выражаю глубокую благодарность всем трудившимся в прошлые годы и работающим в настоящее время камчатским ученым, а также инженерно-техническому персоналу КамчатНИРО (в прошлом КоТИНРО) и других научных и учебных организаций, которые в течение многих лет принимали участие в изучении ихтиофауны Камчатки. Персонально выражаю искреннюю признательность моему коллеге и товарищу к.г.н. С.Л. Горину, с которым мы в течение многих лет проводим совместные комплексные исследования эстуариев Камчатки. Необходимо подчеркнуть, что без этих исследований было бы невозможно выполнить данную работу. Персонально также выражаю глубокую благодарность своему научному консультанту д.б.н. А.М. Токранову и рецензентам: д.б.н., проф. В.И. Карпенко; д.б.н. Ю.П. Дьякову; к.б.н. В.В. Волобуеву; д.б.н. Н.В. Колпакову, за ряд полезных замечаний и рекомендаций по структуре и содержанию работы. Особая признательность и глубочайшая благодарность проф. Алану Уитфилду (Alan Whitfield, Dr. of Philosophy, Prof. South African Institute for Aquatic Biodiversity University of Grahamstown, South Africa) за целый ряд концепций и идей, а также постоянную благожелательную поддержку и помощь в получении некоторой труднодоступной иностранной литературы, необходимой для работы над диссертацией.

ГЛАВА 1. РЫБЫ В ЭСТУАРИЯХ: ОСНОВНЫЕ ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ПОЛОЖЕНИЯ И КОНЦЕПТУАЛЬНЫЕ ПОДХОДЫ К ИЗУЧЕНИЮ

В данной главе выполнен обзор литературы и рассмотрены основные теоретические предпосылки диссертации, включая определение ключевых понятий и терминов, использованных в работе. В том числе дано определение «эстуария» как географического объекта и описаны современные представления об экологии эстуарных экосистем. Проанализированы состояние изученности ихтиофауны эстуариев, а также существующие сейчас взгляды на условия формирования сообществ рыб в устьях рек. Даны классификации жизненных стратегий, стадий индивидуального развития, периодов жизни и типов миграций эстуарных рыб. Рассмотрены концепция зависимости рыб от эстуариев, а также вопросы происхождения эстуарной ихтиофауны, включая проблемы зоогеографии и эколого-эволюционной классификации рыб. На основании критического анализа указанной информации выявлены отдельные неточности в терминологии и предложены собственные поправки к некоторым теоретическим положениям, концепциям и понятиям. В том числе дано собственное определение понятия «эстуарная ихтиофауна».

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Основными материалами для диссертационной работы послужили результаты собственных полевых исследований ихтиофауны, выполненные в рамках комплексных экспедиционных работ по изучению эстуариев Камчатского края с 2010 по 2024 г. (Коваль, 2024). За указанный период организовано 20 полевых экспедиций в различные районы Камчатки, в результате которых прямыми наблюдениями (с той или иной степенью детализации) охвачено 17 водных объектов разных гидролого-морфологических типов в отдельные сезоны года (рис. 1).

Полевые работы в устьях рек в период открытой воды выполняли на надувных лодках с подвесными моторами, в период ледостава – на снегоходах. Основная часть наблюдений в прибрежной зоне моря проведена на надувных лодках, а также с борта неспециализированных маломерных судов морского класса (рыболовных, транспортных, морских буксиров, прогулочных катеров).

Экспедиционные работы во всех эстуариях включали: изучение морфологического строения и гидрологического режима водных объектов; ихтиологические исследования (контрольный лов рыб, анализ состава уловов и сбор биологических материалов из уловов, гидроакустические наблюдения, сбор промысловой статистики); а также сопутствующие экологические наблюдения (изучение условий среды обитания рыб, исследования планктона и бентоса, наблюдения за птицами и морскими млекопитающими, оценку интенсивности хозяйственной деятельности в устьях рек и др.). Все исследования выпол-

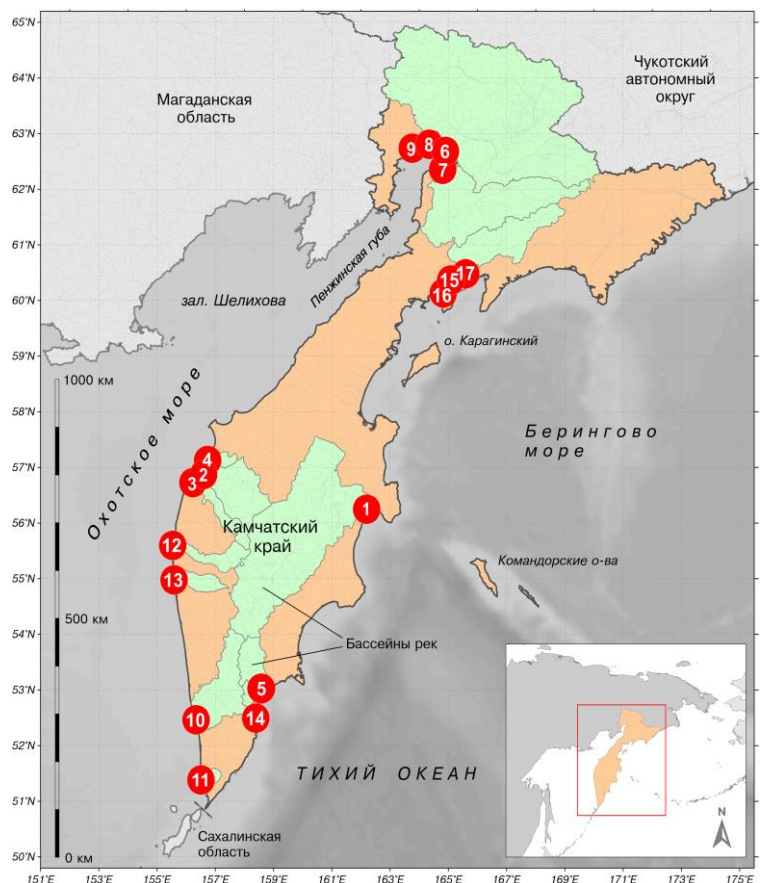


Рис. 1. Эстуарии Камчатского края, охваченные собственными исследованиями в 2010–2024 гг. (1 – р. Камчатка, 2010, 2018–2020; 2 – р. Хайрюзова, 2012–2013; 3 – р. Белоголовая, 2012–2013; 4 – р. Ковран, 2012; 5 – Авачинская губа, 2013, 2016; 6 – р. Пенжина, 2014–2016; 7 – р. Таловка, 2014–2015; 8 – р. Шестакова, 2015; 9 – р. Микина, 2015; 10 – р. Большая, 2016; 11 – р. Озерная, 2017, 2019; 12 – р. Ича, 2018; 13 – р. Крутогорова, 2018; 14 – бух. Вилучинская, 2019; 15 – р. Вывенка, 2021–2024; 16 – лаг. Легунмун/р. Лингинмывая, 2024; 17 – р. Вивнитунвая, 2024 г.).

нены в основном стандартными методами, принятыми в соответствующих разделах биологических и географических наук. Для инструментальных измерений в течение всего периода экспедиционных работ была использована обширная приборная база как российского, так и зарубежного производства (включая новейшие приборы и технологии).

2.1. Орудия и методы контрольного лова рыб. Для отлова рыб в экспедициях применяли разнообразные активные (бим-трал, закидной невод) и пассивные (ставные жаберные сети, удебные снасти, вентеря) орудия лова. В период открытой воды использовали трал, невод и сети. Во время ледостава рыб ловили удочками или вентерями, иногда сетями. Контрольный лов выполняли как в режиме ихтиологических съемок, так и в виде суточных станций или единичных обловов. При этом учитывали морфологическое строение и гидрологические особенности, характерные для каждого водного объекта. Съемками охватывали все участки эстуариев – от их верхней («пресноводной») до нижней («морской») границы. Если была возможность, обловы рыб выполняли также в нижнем течении главных рек или основных притоков, в пойменных водоемах, а также на прилегающих участках прибрежной зоны моря. Время проведения съемок обычно старались приурочить к приливу или отливу (Коваль, 2024). За весь период исследований было выполнено порядка 970 контрольных обловов и выловлено ≈ 127 тыс. экз., относящихся к 49 таксонам (1 вид круглоротых и 48 видов рыб).

2.2. Методы сбора и анализа биологических материалов. Уловы с каждой контрольной станции разбирали по видам, просчитывали и взвешивали. Затем проводили биологический анализ всех видов рыб и беспозвоночных из уловов по общепринятым методикам (Правдин, 1966). Состав пищи рыб анализировали непосредственно в полевых условиях на свежем материале классическим количественно-весовым методом (Руководство..., 1961; Методическое пособие..., 1974). Помимо указанных выше стандартных работ, выполняли также сбор дополнительных биологических материалов для проведения специальных лабораторных исследований, которые были выполнены специалистами КамчатНИРО и других организаций по соответствующим методикам. В результате за весь период исследований проанализировано 23 экз. круглоротых 1 вида и 26 958 экз. рыб 48 видов. В том числе промеры со взвешиванием выполнены у 21 431 экз.; полному биологическому анализу подвергнуты 5 532 экз.; содержимое желудков проанализировано у 8 661 экз.; возраст определен у 3 924 экз.; генетические пробы отобраны у 887 экз.; паразитофауна исследована у 333 экз.; биохимический и изотопный состав мышечной ткани определен у 486 и 30 экз. рыб соответственно (Коваль, 2024).

2.3. Сбор опросных сведений и промысловых данных. Помимо контрольного лова рыб и сбора биологических материалов, во всех экспедициях дополнительно проводили также сбор опросной и промысловой информации и фотоматериалов. Для этого опрашивали местное население о видовом составе рыб и об орудиях и методах рыболовства; анализировали видовой состав и биологические показатели рыб в любительских и промысловых уловах; оценивали соотношение объемов промышленного, любительского и браконьерского промысла и т.п.

2.4. Исследования среды обитания рыб. Основные материалы для оценки условий обитания рыб получены в экспедициях в результате гидролого-морфологических исследований, выполненных под руководством к.г.н. С.Л. Горина (ВНИРО). Кроме того, при проведении ихтиологических работ выполняли собственные географические наблюдения. Так, все контрольные обловы рыб сопровождали общим описанием характерных условий в месте лова (состояние погоды, морфология и рельеф берегов, глубина, прозрачность воды, типы грунтов, характер водной растительности, наличие речных заломов или других убежищ, толщина льда и т.п.). На каждой станции контрольного лова проводили также инструментальные измерения основных гидрологических характеристик водной среды. Для изучения особенностей гидрологического режима в прибрежной зоне Камчатки в июне–августе 2012–2024 гг. выполнены дополнительные площадные съемки. На всех гидрологических станциях измеряли давление (глубину, м), температуру (°C), электропроводность (соленость, ‰), водородный показатель (pH), содержание растворенного кислорода (мг/л), мутность (FTU/NTU), освещенность (лк) и концентрацию хлорофилла-а (мг/л). Всего за период работ выполнено порядка 9 тыс. отдельных гидрологических наблюдений.

2.5. Характеристика прочих материалов. Помимо собственных полевых материалов, полученных в экспедициях в 2010–2024 гг., в настоящей работе также использованы литературные, архивные, промысловые, и другие доступные данные. В том числе: 1) материалы многолетних наблюдений Камчатского Управления гидрометслужбы (УГМС) на специализированных «речных» и «морских» гидрологических постах, расположенных в различных районах Камчатского края; 2) результаты многолетних рыбохозяйственных исследований КамчатНИРО, выполненных во внутренних водоемах, в устьях рек и в прибрежной зоне Камчатки; 3) архивные материалы Камчатрыбвода, полученные в 1950–1980-е гг. при рыбохозяйственном обследовании наиболее значимых рек этого региона; 4) многолетние статистические данные КамчатНИРО, Камчатрыбвода и Северо-Восточного территориального управления Федерального агентства по рыболовству (СВТУ) о состоянии запасов и вылове промысловых видов рыб в Камчатском крае; а также нек. др. доступные данные.

ГЛАВА 3. ОСНОВНЫЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ ФОРМИРОВАНИЯ ИХТИОФАУНЫ В ЭСТУАРИЯХ КАМЧАТКИ

Согласно принятому нами определению, «эстуарий – это полузамкнутая система водотоков и водоемов в пределах устьевой области реки (УОР), которая хотя бы периодически сообщается с открытым морем и внутри которой в результате смешения пресных и солоноватых (или соленых) водных масс (зона смешения, ЗС) не менее одного сезона в году существует барьерная зона («эстуарный барьер») с изменением солености воды от 1 до 8‰» (цит. по Михайлов, Горин, 2012) (рис. 2).

С точки зрения физической географии, эстуарии и устьевые области рек – это очень сложные и динамичные природные объекты, которые находятся под воздействием целого комплекса разнообразных экологических факторов как природного, так и антропогенного происхождения. Они представляют собой открытые системы, а их функционирование определяется как внутренними специфическими устьевыми процессами, так и условиями на внешних границах («входах») системы: речными факторами на верхней (речной) границе эстуария (прежде всего стоком воды, наносов, растворенных веществ, тепла) и морскими факторами на нижней (морской) его границе (уровнем моря, течениями, волнением, соленостью воды и др.) (рис. 2). Через эти границы на эстуарии передаются все естественные и антропогенные изменения в речном бассейне или в прибрежной зоне моря, под действием которых формируются, существуют и трансформируются гидрологический режим и рельеф эстуариев и создаются гидролого-экологические условия, необходимые для

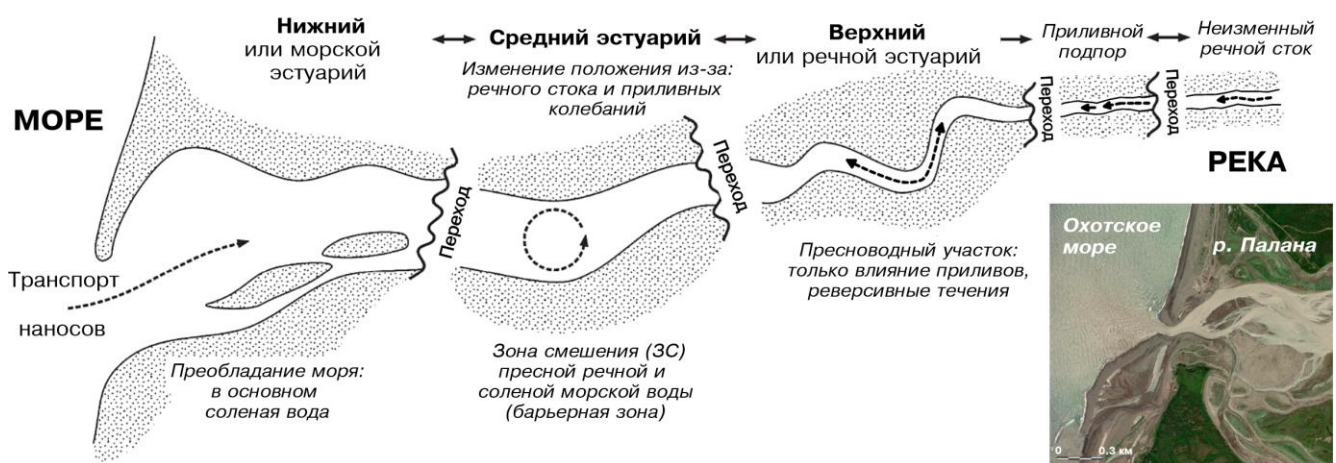


Рис. 2. Схематическая гидролого-морфологическая структура «стандартного» эстуария. Границы отдельных областей могут меняться в зависимости от изменения величины речного стока и приливных колебаний уровня (по данным из Perillo, 1995; Perillo et al., 1999; Syvitski et al., 2005; рисунок модифицирован автором на основании иллюстраций из Perillo, Piccolo, 2011; Wolanski, Elliott, 2011) (на цветной врезке показано устье р. Палана, Западная Камчатка).

существования биологических сообществ (в том числе эстуарной ихтиофауны) (Михайлов, 1998; Горин, 2012; McLusky, Elliott, 2004; Wolanski, Elliott, 2016; Fish..., 2022; и др.).

С точки зрения экологии, эстуарии следует считать не только переходными зонами между пресноводными и морскими сообществами (т.е. экотонами), но и отдельными самостоятельными биотопами, в которых могут формироваться собственные экосистемы, обладающие уникальными свойствами (Одум, 1975, 1986). Так, например, в зоне смешения пресной и морской воды создается особая химическая среда, которая не похожа на ту, что наблюдается в прилегающих морских или речных системах и представлена в основном постоянно меняющимся режимом солености (Аладин, 1988). В этом солевом градиенте («эстуарном барьере»; по Михайлов, Горин, 2012) способны постоянно существовать только некоторые, в высшей степени адаптированные сообщества солоноватоводных гидробионтов (включая рыб), которых и следует считать представителями собственно эстуарной флоры и фауны (Паули, 1954; Хлебович, 1974, 1986, Kinne, 1971). При этом основополагающими факторами для структурно-функциональной организации эстуарных экосистем в большинстве регионов мира в современных условиях являются: 1) региональные природные условия, непосредственно влияющие на абиотические характеристики среды обитания в эстуариях; 2) биогеографические особенности местной флоры и фауны, от которых зависит состав эстуарных сообществ данного региона; 3) интенсивность хозяйственной деятельности на территории, определяющая степень антропогенной нагрузки на эстуарные экосистемы и биологические ресурсы эстуариев (Михайлов, 1998; *Estuarine Ecology*, 2012).

3.1. Физико-географические условия. Экология рыб в эстуариях Камчатки определяется, прежде всего, особыми физико-географическими условиями этого региона. Камчатка расположена на Северо-Востоке Азии и в рамках изучения различных научных проблем (в том числе рыбохозяйственных) ее исторически принято рассматривать в пределах территории Камчатского края, который включает п-ов Камчатка, прилегающую часть материка, а также несколько небольших и крупных островов (о. Карагинский и Командорские о-ва). На западе Камчатский край омывается Охотским морем, на востоке – Беринговым морем и Тихим океаном, имеет протяженное побережье длиной ~4500 км и охватывает несколько климатических зон субарктического и умеренного поясов. Здесь встречаются гористые и равнинные территории, многочисленные заливы и выровненные морские берега, протекает множество рек с различным гидрологическим режимом (рис. 3). Величина приливов изменяется от 1,5–2,0 м на восточном побережье Камчатке до 13–14 м в вершине

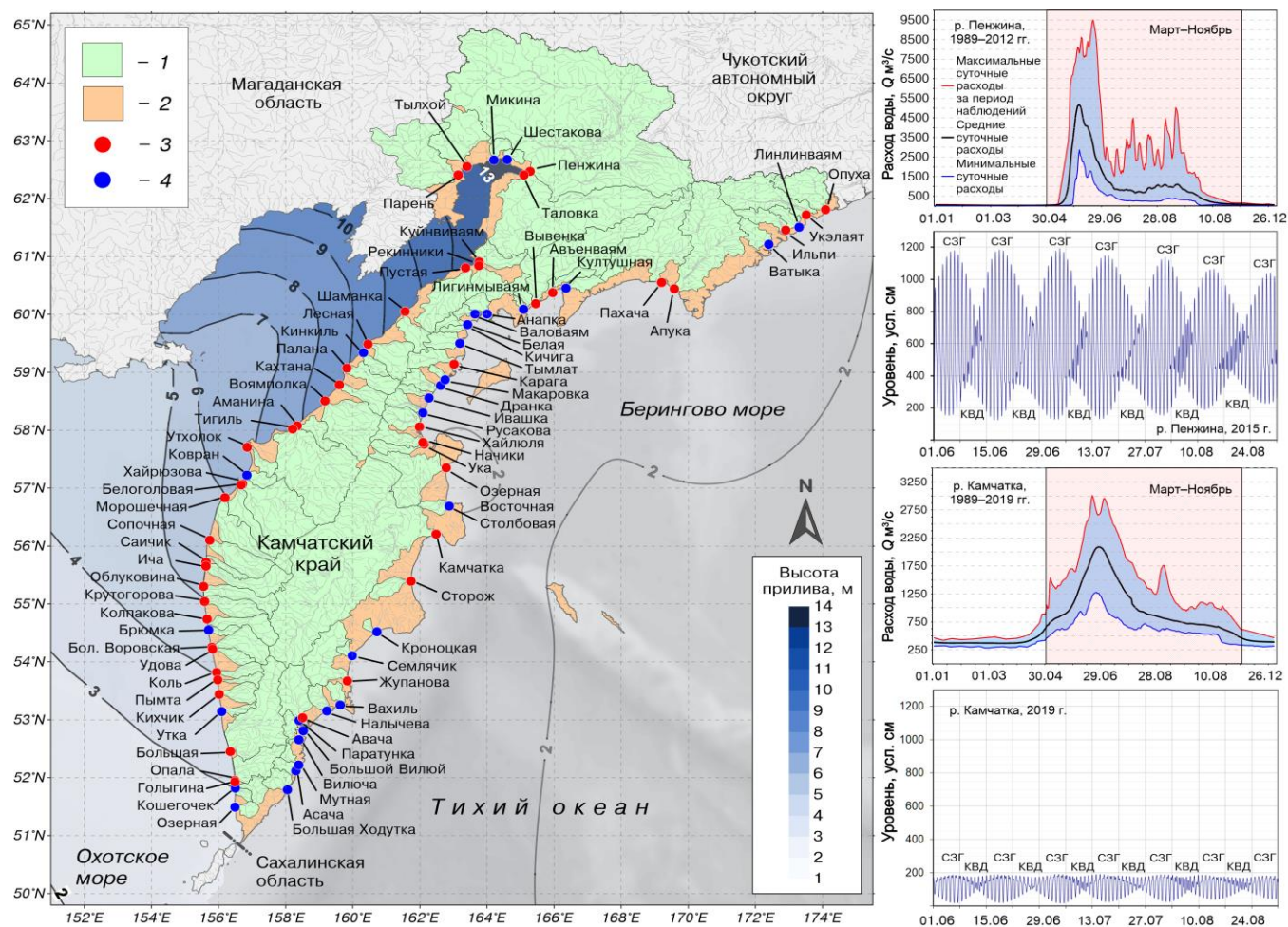


Рис. 3. Карта-схема расположения бассейнов и устьев основных рек Камчатского края на фоне наибольших возможных величин приливных колебаний уровня моря (м) (обозначения в легенде: 1 – бассейны крупнейших рек; 2 – бассейны прочих малых рек; 3 – устья крупнейших рек; 4 – устья некоторых средних и малых рек), а также примеры сезонных изменений средних и экстремальных суточных расходов воды (Q , m^3/s) в реках Пенжина и Камчатка (по данным многолетних наблюдений Камчатского УГМС на гидрологических постах «Каменское» и «Ключи») и предвычисленные приливные колебания уровня моря (усл. см) в районе устьев этих же рек в июле–августе 2015 и 2019 гг. (СЗГ – сизигийный прилив; КВД – квадратурный прилив).

Пенжинской губы Охотского моря). Благодаря таким природным условиям, а также значительной протяженности береговой линии в этом регионе наблюдается самое большое в России типологическое разнообразие приливных эстуариев (Горин, Коваль, 2015).

Обширность территории определяет и биологическое разнообразие природных экосистем Камчатского края, основу которых формируют преимущественно бореальные виды растений и животных. Однако на юге п-ова Камчатка в составе сообществ могут встречаться некоторые субтропические (южные), а на севере – субарктические и арктические (высокоширотные) виды (Каталог..., 2000). С зональностью биологических сообществ (прежде всего, пресноводных и прибрежных экосистем), в свою очередь, напрямую связаны состав и структурная организация эстуарных биоценозов в разных частях региона. Та-

ким образом, в зависимости от того, на каком участке камчатского побережья расположен эстуарий, он характеризуется сложным спектром ряда экологических характеристик, связанных, прежде всего, с водным режимом реки и гидрологическими условиями в прибрежной зоне моря, с морфологическим строением и гидрологическими процессами в самом эстуарии, биологическим разнообразием местной флоры и фауны и мн. др. Комплексное сочетание указанных природных факторов определяет такие важнейшие экосистемные свойства эстуария, как источники поступления вещества и энергии; возможность их накопления и переработки; типы, общую величину и интенсивность первичного продуцирования и т.п. От этого напрямую зависят состав и структурная организация биоты эстуария, численность и биомасса растений и животных, трофическая структура и общая продуктивность экосистемы в целом и, как следствие, возможность использования рыбами этого эстуария (или отдельных его участков) в качестве мест обитания (Коваль, 2024).

Большая часть эстуариев Камчатки все еще очень мало затронуты хозяйственной деятельностью. Такой ситуации во многом способствует географическая удаленность и очень слабая заселенность этой территории (средняя плотность населения края по данным на начало 2023 г. составляет 0,62 чел./км²), фактически «островное» положение региона, слабая развитость и моноотраслевой уклад экономики (связанный, прежде всего, с добычей водных биологических ресурсов) и практически полное отсутствие на основной его части другого промышленного производства (Богданов и др., 2005; Камчатский край..., 2023). Поэтому основная часть территории Камчатки (включая устьевые области рек) находится еще в нетронутом состоянии и подвержена воздействию почти исключительно природных (фоновых) процессов (Коваль, Горин, 2021).

3.2. Морфологическое строение и гидрологический режим эстуариев. Среди естественных факторов ведущими физическими процессами в формировании природных комплексов устьев рек Камчатки являются гидролого-морфологические устьевые процессы (Михайлов, 1998). Исходя из региональной специфики этих процессов все эстуарии Камчатки можно разделить на четыре основные категории в зависимости от величины прилива на побережье: ΔH – микро- ($\Delta H < 2$ м); мезо- ($2 \leq \Delta H < 4$ м); макро- ($4 \leq \Delta H < 6$ м) и гиперприливные ($\Delta H \geq 6$ м) – и на соответствующие им три класса вертикального перемешивания вод в эстуарии: 1) слабое перемешивание и сильная стратификация («клин» осолоненных вод у дна или «клин» опресненных вод в поверхностном слое), 2) частичное перемешивание и умеренная стратификация, 3) сильное перемешивание и слабая стратификация.

С учетом генезиса и морфологических признаков, все эстуарии Камчатки подразделяются на три основных типа и семь подтипов: 1) *русловые* (с *устьевым расширением/воронкообразные*); 2) *лагунные* (*лагунно-русловые*; *лагунно-озерные*; *лагунно-лиманские*; *собственно лагунные*); 3) *морские* (*собственно морские* и *фьордовые*) (Горин, 2012).

Наши исследования в целом показали, что в камчатских эстуариях различных гидролого-морфологических типов доминируют те или иные абиотические факторы, определяющие состав и экологию обитания водных сообществ (в том числе рыбного населения). В гипер- и макроприливных эстуариях к таким факторам можно отнести значительные приливные колебания уровня воды, в результате которых часть эстуариев периодически сохнет; сильные реверсивные течения; высокую мутность воды; а также экстремальные ледовые условия. В мезо- и микро приливных лагунно-русловых и лагунно-лиманских эстуариях основными внешними факторами являются сильная изменчивость солености и температуры воды, а в лагунно-озерных – низкое содержание растворенного кислорода, наличие сероводорода и устойчивая стратификация вод. В морских эстуариях на состав и распределение водной биоты в наибольшей степени влияет вертикальная стратификация, которая определяет взаимодействие всех основных гидрологических характеристик в этих водных объектах. Максимальным разнообразием гидролого-экологических условий отличаются лагунные эстуарии Камчатки, в состав которых могут входить как водотоки, так и обширные водоемы с различной соленостью воды. При этом наиболее экстремальные условия обитания водных животных наблюдаются в гипер- и макроприливных русловых/воронкообразных, а также в мезо- и микроприливных лагунно-озерных эстуариях: в первом случае из-за стрессового влияния морских приливов, а во втором – из-за периодической гипоксии или появления в воде сероводорода (Горин, 2012; Коваль, Горин, 2016).

3.3. Гидролого-экологические условия. Несмотря на большое типологическое разнообразие и существенную изменчивость гидрологических условий, во всех эстуариях Камчатки обычно выделяются три основных пространственных гидролого-экологических зоны, которые существенно отличаются по своим абиотическим характеристикам и составу биоты (рис. 4). Так, в *пресноводной* зоне (ПЗ), где соленость воды не превышает 1‰, основу сообщества гидробионтов формирует пресноводный комплекс видов. В *морской* (МЗ) части эстуариев (с преобладающей соленостью 25–30‰) доминируют в основном эвригаллинные прибрежно-морские неритические виды. В пределах зоны смешения вод (*эстуарная зона*, ЭЗ), ядром которой является «эстуарный барьер» (с соленостью 1–8‰),

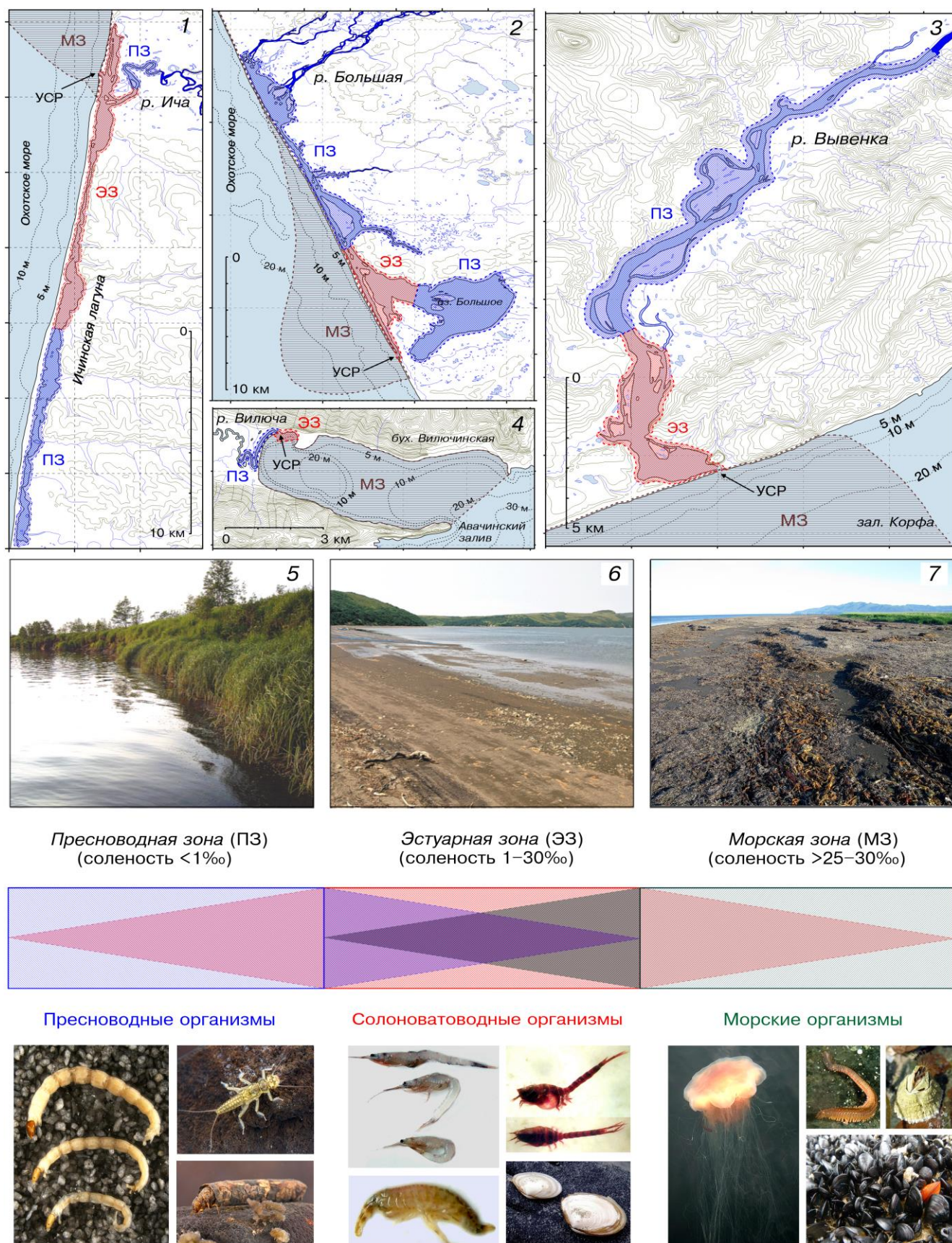


Рис. 4. Примеры гидролого-экологического районирования некоторых эстуариев Камчатки в летний период, а также обобщенная схема распределения пресноводных, солоноватоводных и морских видов живых организмов в различных гидролого-экологических зонах камчатских эстуариев (1 – р. Ича; 2 – р. Большая; 3, 6 – р. Вывенка; 4 – бух. Вилучинская; 5 – р. Белоголовая; 7 – лаг. Легунмун; УСР – устьевой створ реки).

состав сообществ может иметь смешанный характер, однако по численности и биомассе здесь преобладают эврибионтные солоноватоводные виды живых организмов (Коваль и др., 2018; Коваль, 2024) (рис. 4).

Все указанные зоны в устьевых областях рек Камчатки достаточно условны и динамичны, а их общая площадь и конфигурация зависят от морфологии и размера водного объекта, а также от сочетания множества других гидролого-морфологических факторов, которым присущи различные периоды изменчивости (от полусуточной до многолетней). Поэтому границы этих зон могут непрерывно перемещаться как в течение приливных суток (сначала от моря в сторону реки, а затем в обратном направлении) (см. рис. 2), так и имеют существенную сезонную динамику. В больших русловых гипер- и макроприливных эстуариях Камчатки (например, эстуарии рр. Пенжина–Таловка; Хайрюзова–Белоголовая) в теплый период года такие перемещения могут охватывать несколько десятков километров. В ситуации, когда русловая часть многих камчатских эстуариев в отлив опресняется (рр. Пенжина, Таловка, Хайрюзова, Белоголовая, Ковран, Озерная, Камчатка, Большая, Ича, Крутогорова, Вывенка, и др.), зона смешения перемещается в морскую их часть или на устьевое взморье. При этом ЗС близких расположенных рек могут примыкать друг к другу и сливаться между собой. В результате в летние месяцы (особенно в многоводные годы) на отдельных участках камчатского побережья могут формироваться узкие (шириной несколько километров), но очень протяженные (до нескольких сотен километров) зоны опреснения, которые объединяют устьевые области рек этого региона (Коваль, 2024). Такие участки, например, наиболее характерны для Карагинского залива, что обусловлено географическими особенностями данного района, прежде всего – его относительной изолированностью от основной акватории Берингова моря, а также существенной расчлененностью побережья с большим количеством разнообразных морских бухт и заливов.

ГЛАВА 4. ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РЫБ КАМЧАТСКИХ ЭСТУАРИЕВ

Поскольку устья рек представляют собой открытые системы на границе между сушей и морем, ихтиофауна эстуариев может включать рыб различных экологических групп (морских, пресноводных, проходных, собственно эстуарных), а ее формирование определяется экологическими причинами: спецификой среды обитания в эстуариях, индивидуальными адаптациями каждого вида рыб к этим условиям, а также их внутривидовыми жизненными стратегиями. Поэтому состав эстуарной ихтиофауны отдельного биогеогра-

фического региона включает относительно небольшое число видов рыб, которые в той или иной степени являются эвригалинными и поэтому могут использовать эстуарии в качестве местообитаний на разных этапах жизненного цикла. Общая доля таких таксонов обычно не превышает 10–15% от всего разнообразия ихтиофауны на его территории (включая фауну морских и пресноводных рыб) (Potter et al., 2015; Fish..., 2022; Harrison, Whitfield, 2024).

4.1. Региональные особенности ихтиофауны. По имеющимся данным, современная ихтиофауна Камчатки включает более 500 видов и подвидов рыбообразных и рыб. Ее до сих пор формируют в основном нативные рыбы, из которых пока только три пресноводных вида (серебряный карась *Carassius gibelio*, амурский сазан *Cyprinus rubrofasciatus*, и сибирский усатый голец *Barbatula toni*, т.е. суммарно лишь ~0,5% от общего числа всех таксонов) являются чужеродными. Наиболее богата морская ихтиофауна прикамчатских вод, которая насчитывает как минимум ~480 видов (93%) (рис. 5). Рыбное население пресных вод региона на порядок ниже и включает по разным оценкам не более 35 таксонов (7%), из которых большая часть – это анадромные эвригалинные рыбы или их пресноводные дериваты (в основном сем. Salmonidae), которые преобладают во внутренних водоемах п-ова Камчатка (Куренков, 1965; Черешнев, 1998; Каталог..., 2000; Алас-определитель..., 2015).

4.2. Состав и структура эстуарной ихтиофауны. За всю историю наблюдений в камчатских эстуариях отмечены около 100 таксонов (или ~20% всей ихтиофауны) разных экологических групп (включая морские, анадромные и пресноводные жилые виды), из которых, по нашей

оценке, только 1 вид круглоротых и 60 видов рыб (т.е. всего ~12%) можно считать собственно эстуарной ихтиофауной этого региона. Оставшиеся 40 таксонов (главным образом морских) являются для эстуариев Камчатки экзотичными видами.

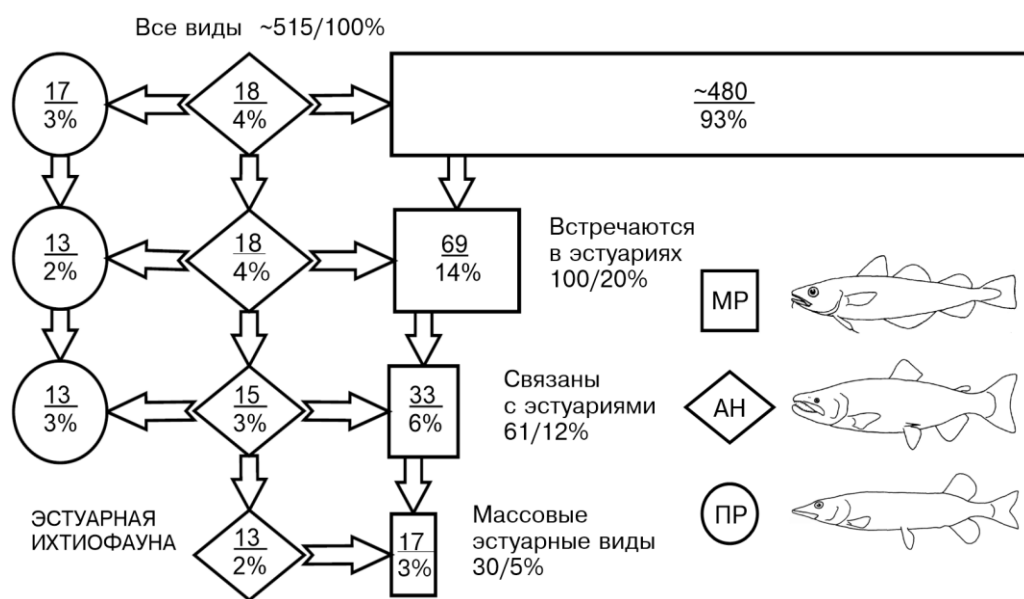


Рис. 5. Обобщенная структура видового состава ихтиофауны Камчатки в контексте рыбного населения эстуариев (Условные обозначения: МР – морские; АН – анадромные; ПР – пресноводные рыбы; доля в % рассчитана от общего числа всех видов рыб $n=515$).

Наиболее широко в эстуариях Камчатки представлены рыбы семейства Salmonidae (16 видов, или 26%); затем следуют представители семейств Cottidae (6 видов и 10%); Pleuronectidae (5 видов и 8%) и Osmeridae (4 вида и 7%); Gadidae, Gasterosteidae, Hexagrammidae и Agonidae

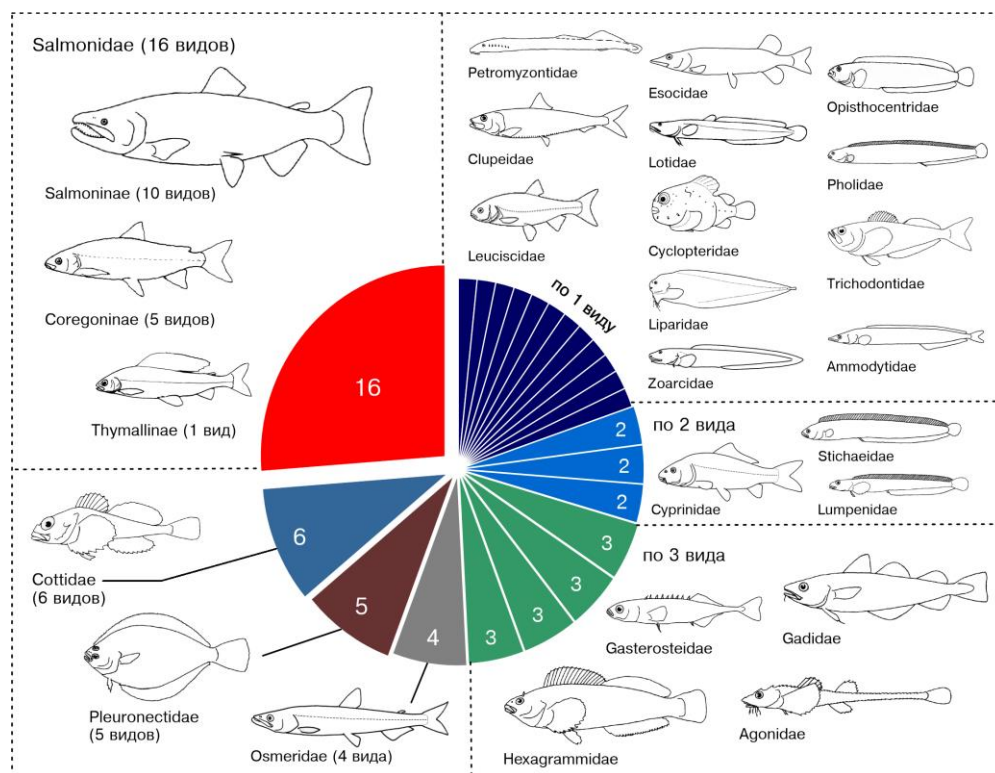


Рис. 6. Таксономическая структура эстуарной ихтиофауны Камчатки.

(по 3 вида и 6%) (рис. 6). Семейства Cyprinidae, Stichaeidae и Lumpenidae представлены двумя видами (или по 3%), а оставшиеся рыбы из семейств Petromyzontidae, Clupeidae, Leuciscidae, Esocidae, Lotidae, Cyclopteridae, Liparidae, Zoarcidae, Opisthocentridae, Pholidae, Trichodontidae и Ammodytidae включают по одному виду. Из всех этих рыб только половина (30 видов, или ~6%) встречается в устьях рек в достаточно массовом количестве, и поэтому формирует основу видового богатства ихтиофауны камчатских эстуариев в региональном масштабе (см. рис. 5).

4.3. Доминирующие виды рыб. Наиболее распространенные и самые многочисленные рыбы в эстуариях Камчатки – это горбуша, кета, мальма, малоротая и зубатая корюшки, трехиглая и девятииглая колюшки, звездчатая камбала и плоскоголовая широколобка. Весьма распространенными рыбами, которых можно встретить в большинстве камчатских эстуариев, являются также кунджа, нерка, кижуч, чавыча, дальневосточная навага и полярная камбала (т.е. суммарно всего 15 видов). Частота встречаемости указанных видов рыб в эстуариях Камчатки превышает 50% (рис. 7).

Далее следуют представители ихтиофауны (~22 вида, встречаемость 10–50%), которые также имеют высокую численность в регионе, но в связи с особенностями экологии в эстуариях длительное время, как правило, не обитают, а некоторые из них вообще являются для отдельных эстуариев редкими (встречаемость <10%) или случайными (единичные

поймки) видами (рис. 7). К этой категории можно отнести 1 вид круглоротых (тихоокеанскую миногу), а также некоторые массовые виды морских пелагических и донных рыб, которые широко распространены в прикамчатских водах: тихоокеанская мойва, тихоокеанская треска, тихоокеанский минтай, белокорый палтус, желтоперая и четырехбугорчатая камбалы, зайцеголовый, бурый и пятнистый терпуги, керчак-яок, седловидный бычок, многоиглый и мраморный керчаки, усатый бычок, двенадцатигранная и игловидная лисички, рыба-лягушка, пятнистый стихей, колючий люмпен, обыкновенный волосозуб и тихоокеанская песчанка. К этой же категории относится и некоторое количество рыб (примерно 11 видов, в основном морских), которые могут встречаться (причем иногда весьма массово), но только в эстуариях, расположенных в пределах их географического ареала или локальных районов

обитания, нагула или воспроизводства по побережью Камчатки. Это озерная форма тихоокеанской сельди, сима, камчатская семга, морская малоротая корюшка, амурская колюшка, трехзубый липарис, восточная бельдюга, морской петушок, стреловидный люмпен, глазчатый опистоцентр и длиннотелый маслюк (рис. 7).

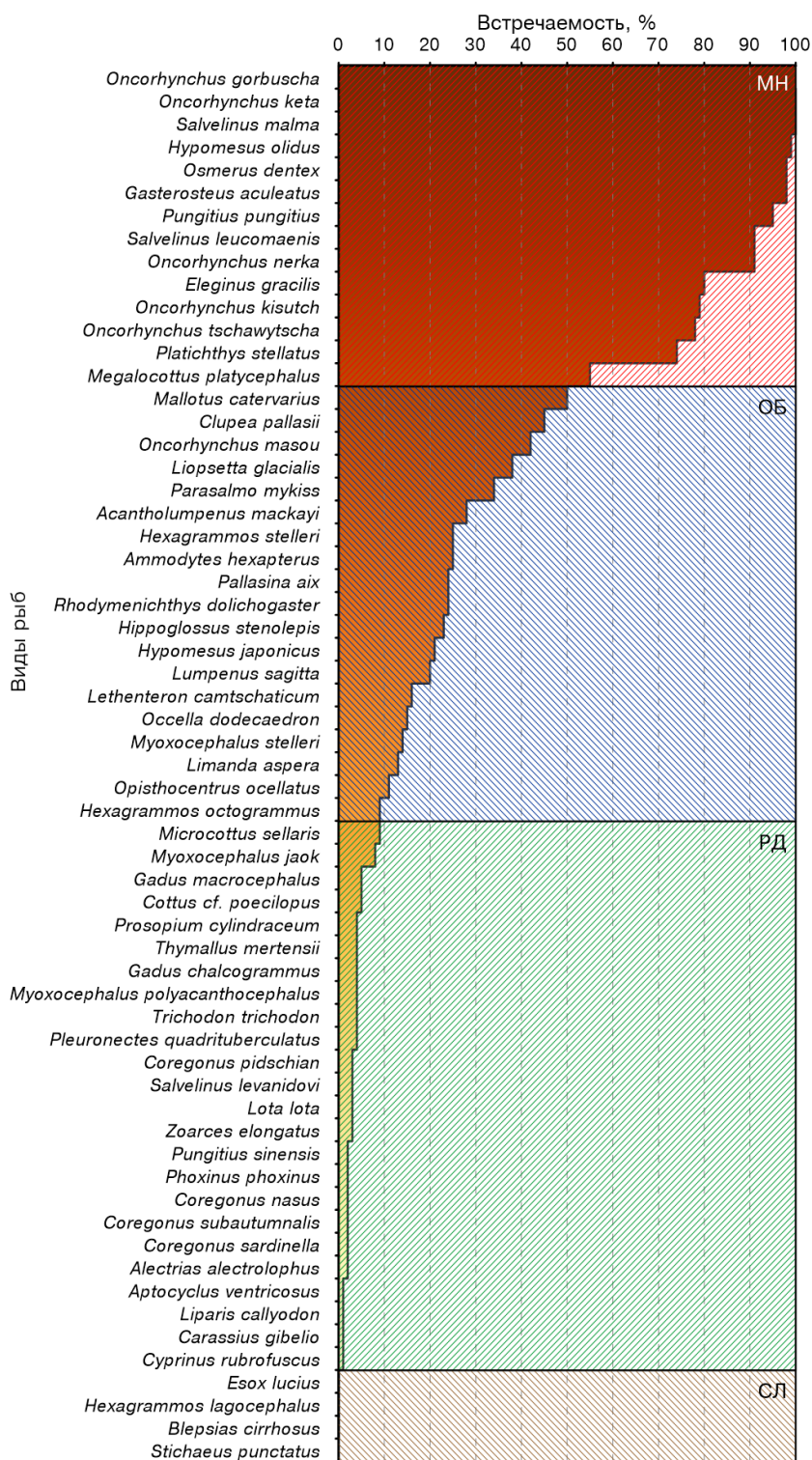


Рис. 7. Частота встречаемости отдельных представителей ихтиофауны в эстуариях Камчатки: МН – многочисленные (>50%); ОБ – обычные (10–50%); РД – редкие (<10%); СЛ – случайные (единичные поимки).

Последняя, наиболее редкая категория (порядка 13 видов) состоит из пресноводных жилых видов рыб, встречающихся только в отдельных камчатских эстуариях, расположенных в устьях тех рек, где они обитают. Например, к таким видам следует отнести камчатского хариуса, обыкновенного валька, сига-пыжьяна, налима и пестроного подкаменщика, населяющих некоторые реки, расположенные, главным образом, в северной части Камчатского края. В эту же категорию входят и некоторые другие виды рыб, встреченные пока только в эстуарии рек Пенжина–Таловка (речной гольян, обыкновенная щука, чир, пенжинский омуль, сибирская ряпушка и голец Леванидова).

4.4. Экологические группировки эстуарных рыб. Весьма важная задача, которая возникает при изучении рыб любого географического региона (в том числе и эстуарной ихтиофауны) – это выделение в ее составе отдельных экологических группировок (или гильдий) (Potter et al., 2015). В качестве основы для такой классификации могут быть использованы различные базовые биологические и экологические свойства рыб: например, их отношение к различным абиотическим факторам среды (глубина, соленость, температура, растворенный кислород, освещенность, и др.), принадлежность к отдельному ихтиоцену или биотопу обитания, тип питания или размножения, специфика миграционной активности и т.п. (Никольский, 1974; Яржомбек, Козлов, 2010; Whitfield et al., 2022).

Для выделения основных экологических группировок эстуарных рыб Камчатки в нашем исследовании была использована классификация, основанная на типах жизненных стратегий рыб, разработанная в последние годы зарубежными специалистами (Potter et al., 2015; Fish..., 2022). Преимущество такого подхода заключается в том, что жизненные циклы у большинства представителей камчатской ихтиофауны в целом уже известны, и это, в свою очередь, позволяет выяснить – насколько все эти рыбы могут быть связаны с эстуариями (Whitfield et al., 2022). На базе этой информации, а также основываясь на указанной классификации, все рыбы эстуариев Камчатки были разделены на 7 основных экологических группировок (или гильдий) (рис. 8): 1) *собственно пресноводные* (гольян, щука, валец, хариус); 2) *пресноводные эстуарно-адаптированные* (карась, сазан, сиг-пыжьян, чир, омуль, ряпушка, налим, амурская колюшка, подкаменщик); 3) *анадромные* (минога, горбуша, кета, нерка, кижуч, чавыча, сима, семга, мальма, кунджа, голец Леванидова, малоротая и зубатая корюшки, трехиглая и девятииглая колюшки); 4) *полуанадромные* (сельдь, морская корюшка, мойва); 5) *морские эстуарно-зависимые* (навага, полярная и звездчатая камбалы, плоскоголовая широколобка); 6) *морские эстуарно-адаптированные* (пятнистый

терпуг, седловидный бычок, керчак-яок, двенадцатигранная и игловидная лисички, восточная бельдюга, колючий люмпен); 7) *собственно морские* (треска, минтай, белокожий палтус, желтоперая и четырехбугорчатая камбалы, зайцеголовый и бурый терпуги, многоиглый и мраморный керчаки, усатый бычок, рыба-лягушка, трехзубый липарис, морской петушок, пятнистый стихей, стреловидный люмпен, глазчатый опистоцентр, длиннобрюхий маслюк, волозуб и песчанка).

Результаты выполненной классификации в совокупности с данными о доминирующих видах свидетельствуют, что самая распространенная и многочисленная экологическая группировка в эстуариях Камчатки – это

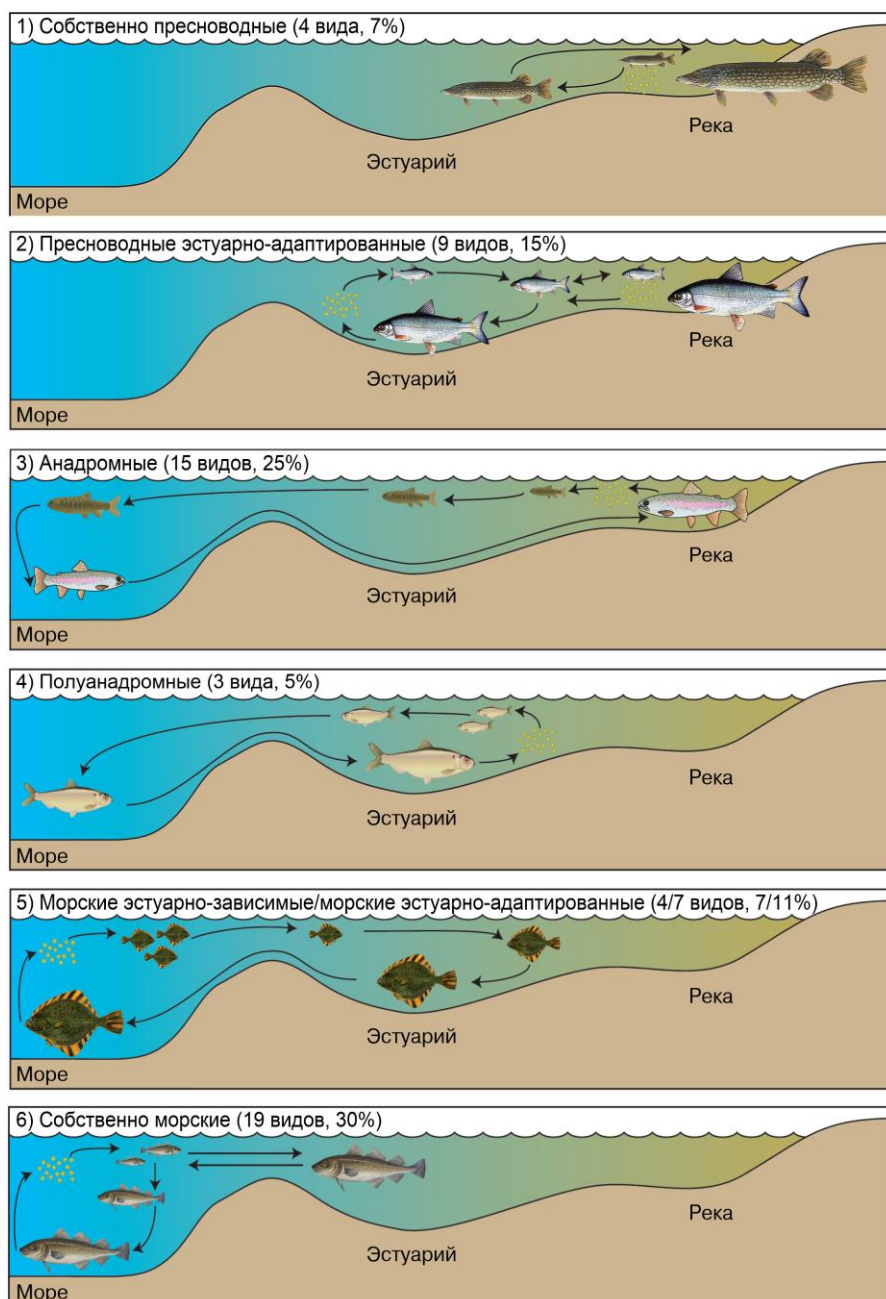


Рис. 8. Экологические группировки (гильдии) различных видов рыб эстуариев Камчатки (модифицировано автором на основе данных из Potter et al., 2015 с учетом региональных особенностей ихтиофауны).

анадромные рыбы, которые, однако, составляют только четвертую часть от общего числа всех таксонов (15 видов, 25%). Также весьма значительную роль в составе ихтиофауны эстуариев региона играют собственно морские рыбы (19 видов, 30%). Существенно ниже значение морских эстуарно-адаптированных (7 видов, 11%), а также пресноводных эстуарно-адаптированных и собственно пресноводных рыб (9 и 4 вида, 15 и 7% соответственно). Также весьма малочисленные по составу группировки – морские эстуарно-зависимые (4 вида, 7%) и полуанадромные (3 вида, 5%) рыбы.

Следует учитывать, что представленная выше классификация (впрочем, как и любая другая) предполагает некоторую степень условности и допущений, связанных как с региональными особенностями ихтиофауны, так и с состоянием изученности рыб исследуемого региона (Коваль, 2024). Так, данные, полученные в устьях некоторых рек Камчатки в разные сезоны года показали, что в зимний период подавляющее большинство рыб покидают эстуарии. Основной причиной этого являются суровый ледовый режим (прежде всего, сильное осолонение и выхолаживание водных масс в зимний период), а также существенное снижение кормовых ресурсов в устьях рек (Коваль и др., 2018). В такой ситуации собственно пресноводные и пресноводные эстуарно-адаптированные рыбы зимой поднимаются выше по течению рек, где происходит их зимовка в более стабильных речных условиях. Морские эстуарно-адаптированные и собственно морские – мигрируют в прибрежную зону и на шельф прикамчатских вод, где гидрологические и кормовые условия в зимние месяцы для них также более благоприятны. Следовательно, рыбы, которых можно отнести к экологической группе «*собственно эстуарных*» (т.е. таких, полный жизненный цикл которых проходит в эстуариях) на Камчатке, по всей видимости, отсутствуют.

Также известно, что важной особенностью ихтиофауны внутренних водоемов п-ова Камчатка (как и собственно пресноводной ихтиофауны Дальнего Востока и российских вод в целом) является широкая внутривидовая диверсификация у многих местных рыб (Черешнев, 1996; Атлас..., 2003; Атлас-определитель..., 2015). Это выражается в наличии большого количества разнообразных внутривидовых адаптивных форм, группировок или популяций с разными жизненными стратегиями (например, пресноводные жилые, полупроходные, анадромные, и т.п.) (Dgebuadze, 2016). Причем жизненный цикл некоторых из них может быть никак не связан с эстуариями. Так, например, различные экологические группировки существуют у камчатских миног, сигов, лососей, корюшек и колюшек (Решетников, 1980; Василец, 2000; Черешнев и др., 2002; Кучерявый, 2008, 2014; Павлов, Савваитова, 2010; Коваль и др., 2015; Есин, Маркевич, 2017; Кузищин и др., 2018; Мельник, 2021; Марченко, 2023; и др.), а также у некоторых морских рыб (например, сельди, наваги, звездчатой камбалы и нек. др.) (Науменко, 2001; Трофимов, 2004, 2005; Фадеев, 2005). Очевидно, что во всех таких случаях в эстуариях Камчатки будут встречаться представители только тех адаптивных форм и популяций, жизненный цикл которых может быть связан с устьями рек. Поэтому в контексте нашего исследования именно эти группы камчатских рыб следует считать представителями собственно эстуарной ихтиофауны.

4.5. Экологические особенности рыб камчатских эстуариев. Рыбы камчатских эстуариев (как и ихтиофауна Камчатки в целом) отличаются высоким морфоэкологическим разнообразием. Здесь обитают мелкие виды, размеры тела взрослых особей которых обычно не превышают 100–150 мм и массы 1–10 г (например, представители сем. Ельцовые, Колюшковые, Лисичковые, Стихеевые и др.). Но встречаются и рыбы, достигающие длины более 1 м и массы свыше 10–15 кг (Лососевые, Налимовые, Тресковые, Камбаловые, Щуковые). Присутствуют короткоцикловые виды рыб, например, горбуша (продолжительность жизни которой составляет всего два года) или трехиглая и девятиглая колюшки (живут до пяти лет). Но есть также и долгоживущие виды, предельный возраст которых может достигать 20–40 лет (например, звездчатая и четырехбугорчатая камбалы, палтус, сазан, налим или минтай).

Подавляющее большинство рыб, встречающихся в камчатских эстуариях, размножаются путем икрометания, но есть и живородящие виды (например, восточная бельдюга). У большинства рыб икра донная либо откладывается на субстрат или закапывается в грунт, но существуют виды, которые в период размножения строят гнезда и проявляют заботу о потомстве (например, колюшки, терпуги, стихеи, маслюки и др.). Многие анадромные рыбы после первого нереста погибают (например, все виды тихоокеанских лососей), но подавляющее большинство пресноводных и морских рыб имеют многократный нерест.

Большинство рыб в эстуариях Камчатки обитают на дне или в придонных слоях воды, причем это свойственно как типично донным рыбам (камбалы, рогатковые, лисички, липарисы, стихеи, маслюки), так и пелагическим видам (сельдь, лососи, корюшки, терпуги). Это обусловлено спецификой гидролого-морфологических условий в этих водных объектах, для которых обычно характерны малые глубины и очень активная динамика вод.

По этой же причине в пище большинства камчатских рыб в эстуариях обычно преобладают бентосные и нектобентосные беспозвоночные, что связано с высокой биомассой и доступностью именно этих групп организмов не только у дна водоемов, но и в толще воды. Многие молодые и взрослые рыбы в эстуариях Камчатки активно хищничают, поскольку личинки и молодь рыб зачастую имеют здесь очень высокую численность (особенно в периоды размножения массовых полупроходных видов или миграции молоди анадромных рыб) и поэтому доступны для хищников. Зоопланктон в эстуариях Камчатки может играть заметную роль в рационе только некоторых типичных планктофагов (сельдь, малоротая корюшка, песчанка). В то же время многие виды эстуарных рыб в течении всей своей жизни могут потреблять все вышеперечисленные группы организмов, поскольку они отличаются высокой адаптивностью в своем кормовом поведении, а состав их рациона

может заметно различаться в зависимости от того, какой источник пищи им наиболее доступен и особенно распространен в водоеме (Максименков, 2007; Коваль, 2024).

Из 61 таксона, которые относятся к эстуарной ихтиофауне Камчатки, промысловыми в настоящее время являются 35 видов рыб, из них 7 пресноводных, 12 анадромных, и 16 морских. Еще 8 видов (2 анадромных и 6 морских) потенциально промысловые, но их добыча в настоящее время на Камчатке не ведется. Пять видов рыб (чир, пенжинский омуль, сибирская ряпушка, голец Леванидова и камчатская семга) имеют охранный статус и включены в Красную Книгу Камчатского края (2018), а семга внесена также в Красные Книги РФ и МСОП (2021). Среди промысловых рыб наиболее важными объектами рыболовства в камчатских эстуариях являются ценные анадромные виды, прежде всего – тихоокеанские лососи р. *Oncorhynchus*, а также корюшки (рр. *Hypomesus* и *Osmerus*) и гольцы (р. *Salvelinus*). В настоящее время суммарный вылов этих рыб в Камчатском крае может достигать ежегодно 300–500 тыс. т, из них около 98% приходится на долю лососей, из которых обычно от 60 до 80% составляет горбуша (Дьяков, Бугаев, 2023; Бугаев и др., 2024).

ГЛАВА 5. ЗООГЕОГРАФИЯ ЭСТУАРНЫХ РЫБ И ЗНАЧЕНИЕ ЭСТУАРИЕВ В ФОРМИРОВАНИИ БИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ИХТИОФАУНЫ НА П-ОВЕ КАМЧАТКА

Устья рек представляют собой эфемерные элементы побережья, существование которых в геологическом масштабе времени обычно крайне непродолжительно (Hedgpeth, 1982), поэтому ихтиофауну эстуариев составляют рыбы, основное эволюционное развитие которых происходило за их пределами – в более стабильной морской или пресной среде (Паули, 1954; Schultz, McCormick, 2013; Whitfield, 2019). Следовательно, для изучения истории формирования рыбного населения эстуариев отдельного географического региона необходимо, прежде всего, иметь общее представление о происхождении и эволюции морских, диадромных/проходных и пресноводных рыб на его территории.

5.1. Исторические особенности формирования ихтиофауны. П-ов Камчатка представляет собой очень молодой в геологическом отношении регион. В современных очертаниях он сформировался только в конце плиоцена ~2,5–2,0 млн л.н., после того как образовался сухопутный перешеек между палео-Камчаткой и материком (Камчатка..., 1974). В настоящее время территория Камчатки является составной частью Палеоарктической области Берингийского сектора Голарктики, где в недавнем геологическом прошлом (особенно в последний четвертичный период), происходили важные палео- и биогеографические события. Так, неоднократное образование сухопутного перешейка в районе Берингова

пролива, на длительный период объединившего Евразию и Северную Америку в единый суперконтинент, во многом определило историческое развитие и современный облик флоры и фауны (включая ихтиофауну) всего Северного Полушария. С одной стороны, Берингский барьер долгое время служил географической преградой для взаимообмена морской биотой между водами Северной Атлантики, Арктики и Тихого океана (Vermeij, 1991), а с другой – своеобразным «мостом», по которому наземные и пресноводные организмы расселялись между азиатским и североамериканским континентами (Берингия..., 1976).

Прикамчатские воды сыграли важнейшую роль в формировании морской умеренно-холодной ихтиофауны, поскольку были составной частью одного из крупнейших мировых центров происхождения и расселения бореальных морских рыб в пределах континентального шельфа (Шмидт, 1950; Долганов, Земнухов, 2007; Строганов, 2020; Briggs, 1995). Распространение пресноводных жилых рыб на п-ов Камчатка началось относительно недавно, после образования перешейка между палео-Камчаткой и материком (Черешнев, 1998). Поэтому к настоящему времени эти рыбы смогли заселить только реки северной и центральной части Камчатского края, где они не имеют сплошных ареалов и распространены по отдельным речным системам весьма мозаично. По этой причине, основное формирование ихтиофауны во внутренних водоемах Камчатки происходило за счет эвригалинных анадромных видов рыб (в основном представителей сем. Salmonidae), которые заселяли полуостров через эстуарии и прибрежные моря. Благодаря своей чрезвычайной биологической и экологической пластичности (присущей всем эвригалинным организмам), эти рыбы послужили основой для дальнейшей эволюции и появления на Камчатке новых вторичнопресноводных видов и экологических форм, не встречающихся в других регионах мира (Есин, 2024). В результате такого исторического развития для ихтиофауны пресных вод п-ова Камчатка сейчас характерны островные черты, и она сформирована, главным образом, лососевыми рыбами, а также их пресноводными дериватами (Куренков, 1965).

5.2. Географическое распространение рыб в эстуариях Камчатки. Анализ имеющихся сведений о современном распространении рыб в различных эстуариях Камчатки в целом выявил следующие закономерности. Из всех камчатских эстуариев максимальным биологическим и экологическим разнообразием ихтиофауны характеризуется Авачинская губа – крупнейший и наиболее изученный морской эстуарий этого региона, благодаря большому числу видов морских рыб, отмеченных в данном водном объекте (рис. 9). Значение индекса Шеннона для этого эстуария составило $H = 2,61$. Существенным своеобразием по составу рыбного населения отличается также гиперприливной эстуарий Камчатки, расположенный в устьевой области двух крупнейших рек северной части края Пенжина и

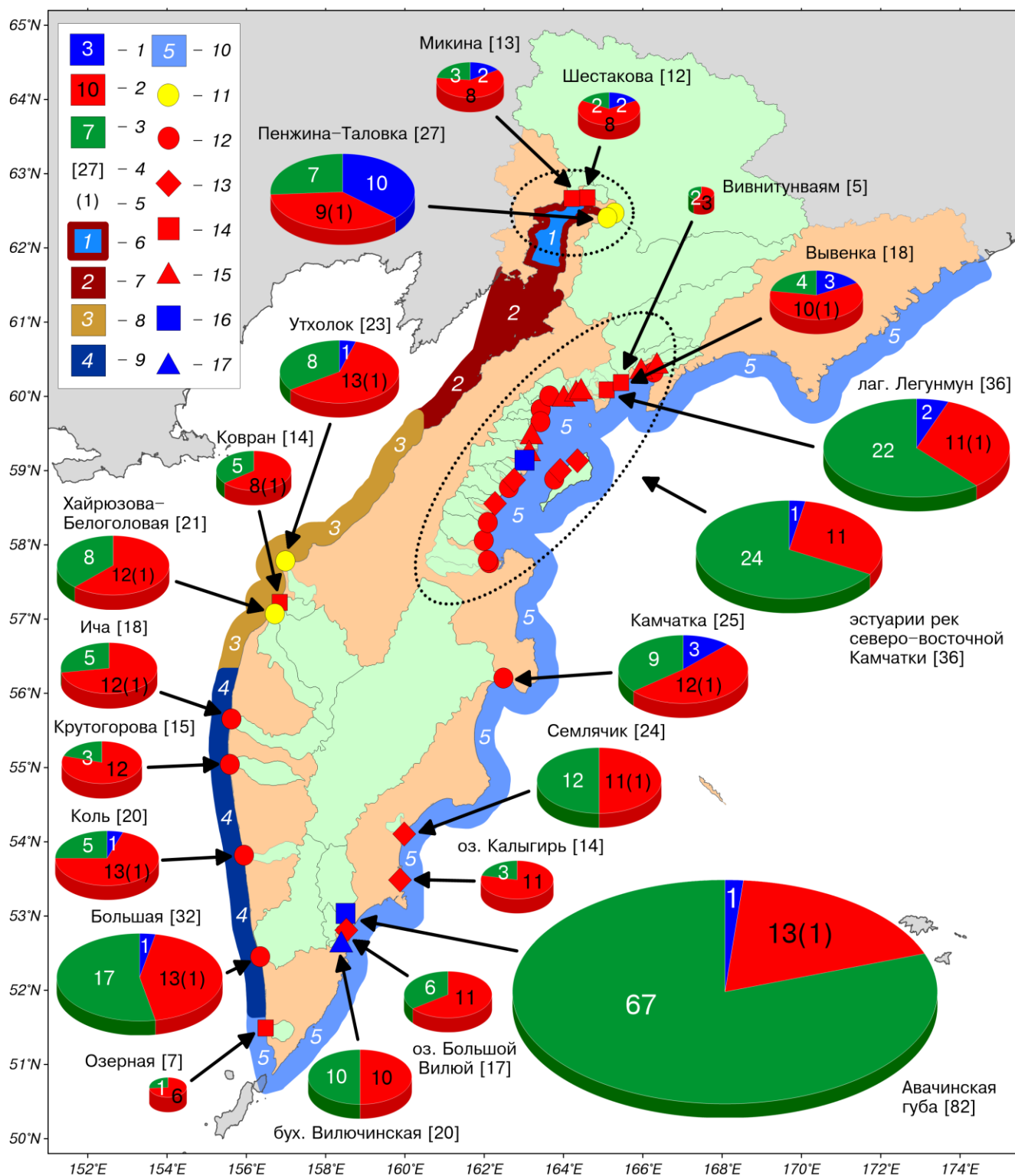


Рис. 9. Общее количество видов круглоротых и рыб различных экологических групп, отмеченных в отдельных эстуариях Камчатки. Условные обозначения в легенде: Экологические группы: 1 – пресноводные; 2 – анадромные; 3 – морские; 4 – общее число представителей ихтиофауны, зарегистрированных в эстуарии; 5 – число видов круглоротых; цифрами на циклограммах указано число видов данной экологической группы; пропорции каждой циклограммы соответствуют общему числу видов, зарегистрированных в данном эстуарии. Типы эстуариев: 6 – гиперприливной эстуарий рек Пенжина и Таловка; 7 – гиперприливные; 8 – макроприливные; 9 – мезоприливные; 10 – микроприливные; 11 – русловые с устьевым расширением (воронкообразные); 12 – лагунно-русловые; 13 – лагунно-озерные; 14 – лагунно-лиманские; 15 – собственно лагунные; 16 – собственно морские; 17 – морские фьорды.

Таловка ($H = 2,17$) – в основном за счет большого числа видов пресноводных жилых рыб, которые обитают в бассейнах этих рек (рис. 9).

На Западной Камчатке (побережье Охотского моря) наиболее близки по составу ихтиофауны макроприливные русловые (рр. Утхолок и Хайрюзова–Белоголовая), а также мезоприливные лагунно-русловые эстуарии (рр. Ича, Крутогорова и Коль). Степень сходства состава ихтиоценов по индексу Чекановского–Сьеренсена (по Песенко, 1982) для этих эстуариев достигает $I = 0,65–0,91$, что определяется большим числом одних и тех же видов анадромных рыб, отмеченных в этих водных объектах. Несколько отличаются от других сообщества рыб в небольших лагунно-лиманных эстуариях Западной Камчатки (рр. Ковран и Озерная; $H = 1,65$ и $0,25$), а также в крупном лагунно-русловом эстуарии, расположенном в устье р. Большая ($H = 0,75$). В первом случае такие различия обусловлены отсутствием в составе ихтиофауны мелководных лагунно-лиманных эстуариев некоторых прибрежных морских рыб, а во втором – значительно большим видовым богатством сообщества рыб в крупном и достаточно хорошо изученном лагунно-русловом эстуарии р. Большая (рис. 10).

Для мезо- и микроприливных эстуариев Восточной Камчатки (побережье Тихого океана и Берингова моря) характерен несколько больший разброс значений видового и экологического разнообразия ихтиоценов. Так, среди всех исследованных к настоящему моменту эстуариев этого района можно выделить две основные категории водных объектов. В первую из них попадают несколько лагунно-озерных эстуариев, расположенных на юго-восточном побережье Камчатки (оз. Большой Виллой, оз. Калыгирь и лаг. Семлячик; степень их сходства $I = 0,74–0,90$), а также эстуарии двух крупнейших рек восточного побережья – Камчатка и Вывенка ($H = 1,82$ и $0,65$). К этой же категории достаточно близки по составу фауны рыб небольшой фьордовый эстуарий бух. Вилючинская (Юго-Восточная Камчатка) ($H = 1,58$), и в значительно меньшей степени – малый лагунно-лиманный эстуарий, расположенный в устье р. Вивнитунваям (зал. Корфа, Северо-Восточная Камчатка) ($H = 0,30$). Вторая категория водных объектов включает группу эстуариев (в основном, лагунного типа), расположенных в устьях рек Северо-Восточной Камчатки, а также крупный лагунно-лиманный эстуарий этого же района лаг. Легунмун (находится в юго-западной части зал. Корфа) ($H = 1,49$). Относительно высокое сходство видового богатства ихтиофауны ($I_{\text{ср}} = 0,69$) во всех указанных водных объектах (как и в морских эстуариях), определяется встречаемостью в них одних и тех же видов прибрежноморских и анадромных видов рыб (рис. 9).

Гипер- и макроприливные русловые эстуарии, расположенные на северо-западном побережье Камчатки, в целом отличаются относительно невысоким таксономическим и экологическим богатством ихтиоценов ($H_{\text{ср}} = 1,74$). Хотя состав эстуарной ихтиофауны на

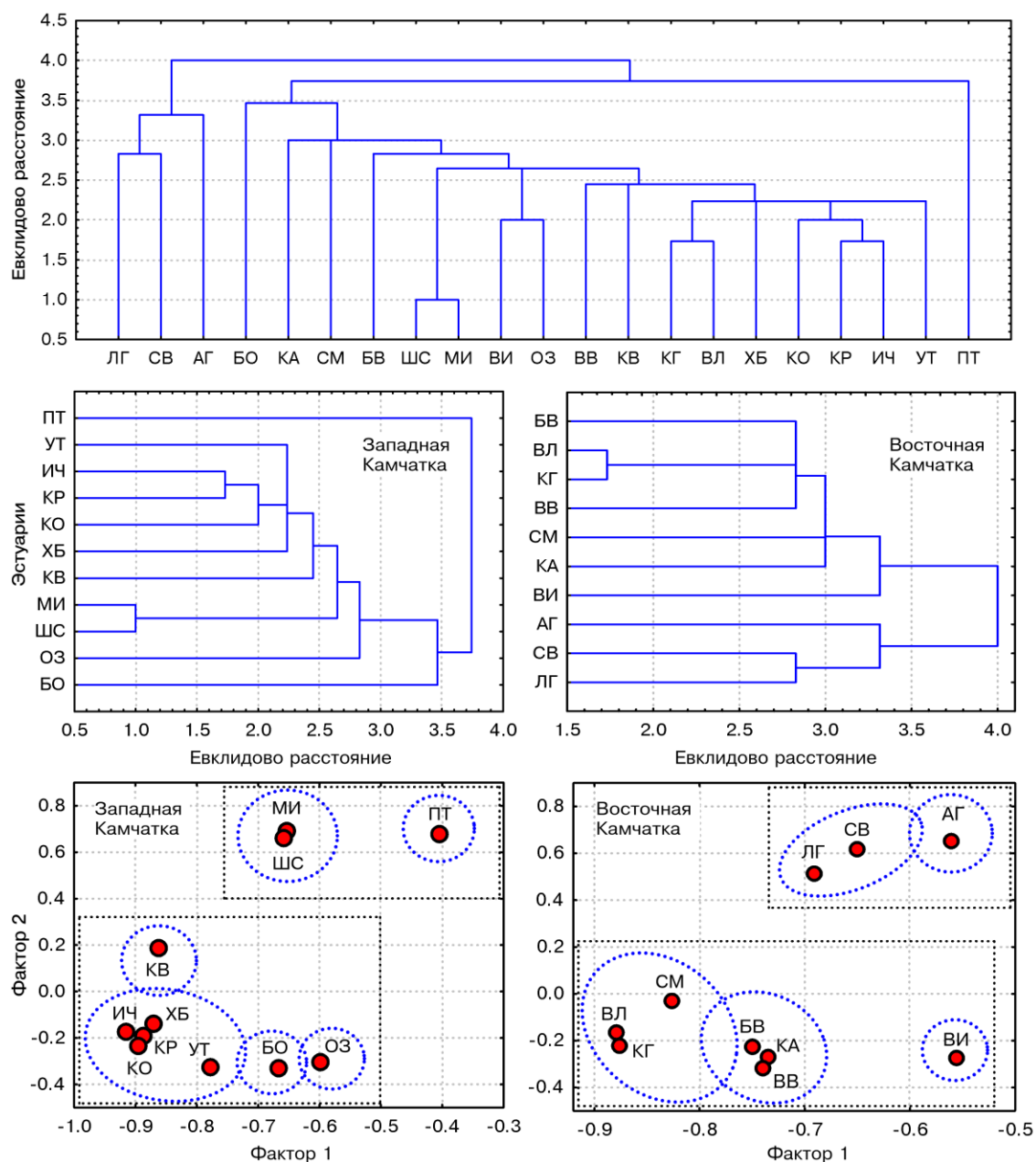


Рис. 10. Степень сходства видового состава ихтиофауны в различных эстуариях Камчатки, рассчитанная на основании данных о видовом богатстве рыб и их кластеризации по евклидову расстоянию, а также по результатам многомерного анализа методом главных компонент (Эстуарии: ПТ – Пенжина-Таловка; МИ – Микина; ШС – Шестакова; УТ – Утхолок; КВ – Ковран; ХБ – Хайрюзова-Белоголовая; ИЧ – Ича; КР – Крутогорова; КО – Коль; БО – Большая; ОЗ – Озерная; ВВ – Вилучинская; ВЛ – Большой Вилуй; АГ – Авачинская губа; КГ – Калыгирь; СМ – Семлячик; КА – Камчатка; СВ – эстуарии северо-восточной Камчатки; ЛГ – Легунмун; ВВ – Вывенка; ВИ – Вивнитунваям).

этом участке побережья представлен всеми экологическими группами рыб, однако по численности здесь преобладают только эвригалинные анадромные виды (рис. 9). Исключение составляют лишь устья рек, расположенные в северной части Пенжинской губы, которые в теплое время года находятся под мощным опресняющим воздействием стока рек Пенжина и Таловка, и где в летние месяцы массово нагуливается молодь пресноводных жилых рыб, населяющих эти речные системы ($H_{cp} = 1,97$). Рыбы морского происхождения в гипер- и

макроприливных эстуариях Камчатки встречаются редко (рис. 11), что, очевидно, связано с экстремальным гидрологическим режимом, который характерен для этих водных объектов (см. разд. 3.3).

По мере уменьшения приливов на побережье Камчатки, видовое и экологическое богатство эстуарной ихтиофауны в целом возрастает, а в ее составе начинают преобладать морские рыбы (рис. 11). Причем доля пресноводных жилых рыб в сообществах уменьшается до минимума, в то время как значение анадромных видов остается неизменным. Очевидно, что такие закономерности обусловлены не только

географическими особенностями распространения отдельных видов рыб на исследуемой территории (прежде всего, пресноводной ихтиофауны), но и существенными различиями гидрологических условий, которые наблюдаются в эстуариях разных типов (Коваль, 2024). Так, на побережье Камчатки с мезо- и микроприливами преобладают лагунные, а также морские эстуарии (см. рис. 9), абиотические условия в которых значительно более стабильны, и поэтому лучше подходят для обитания морских рыб, которые могут достаточно безопасно использовать эти водные объекты на различных этапах жизненного цикла.

Полученные нами результаты позволяют также сделать вывод, что камчатские эстуарии в целом отличаются относительно невысокими показателями биологического разнообразия рыбных сообществ, поскольку значения индекса Шеннона для большинства из них обычно не превышают 1,4–1,6 ($H_{cp} = 1,49$). Более высокие значения этого индекса характерны для крупных эстуариев Камчатки, которые в значительной степени открыты со стороны моря и где происходит свободный водообмен с прибрежными морскими участками (например, некоторые морские или лагунно-русовые эстуарии). Поэтому в таких эстуариях создаются подходящие условия для проникновения и обитания большого числа морских видов рыб. С другой стороны, все анадромные рыбы, а также некоторые эвригалинные пресноводные виды рыб, обитающие в бассейнах этих рек, также могут использовать эти

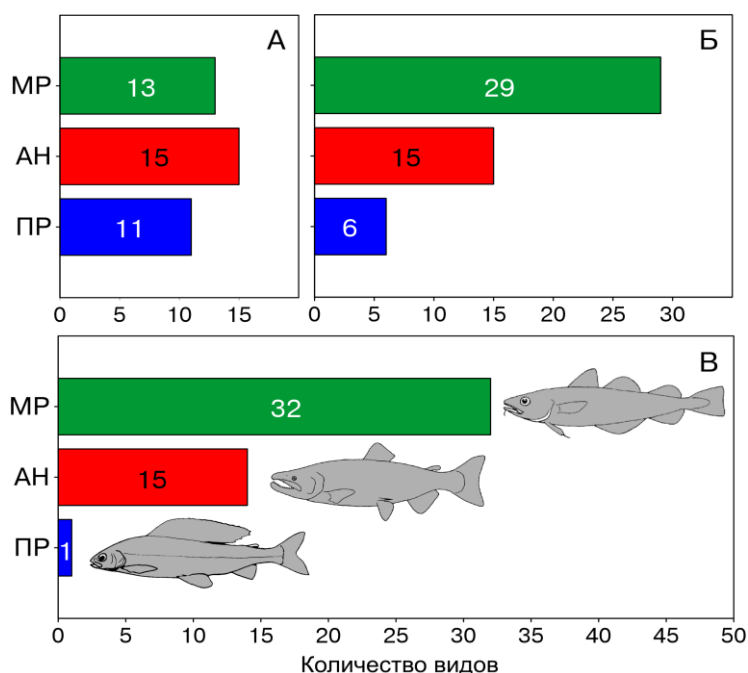


Рис. 11. Встречаемость морских (MP), анадромных (АН) и пресноводных (ПР) видов рыб, в эстуариях Камчатки различных гидролого-морфологических типов (А – гипер- и макроприливные русловые/воронкообразные; Б – мезо и микроприливные лагунные; В – микроприливные морские).

же эстуарии как места обитания на отдельных этапах жизненного цикла. Сильнее всего этот эффект проявляется в эстуариях крупнейших рек Камчатки, которые в наибольшей степени подвержены влиянию пресноводного стока.

При сравнении состава ихтиофауны эстуариев, расположенных на разных побережьях Камчатки было установлено, что на востоке региона видовое богатство эстуарных ихтиоценов существенно выше, чем на западе. Так, на Восточной Камчатке (с учетом всех экзотичных видов рыб, указанных для Авачинской губы) зарегистрировано 83 вида, тогда как на Западной Камчатке отмечено лишь 46 видов, причем как минимум 10 из них были представлены редкими для Камчатского края пресноводными жилыми рыбами, обитающими в реках, расположенных на крайнем северо-западе региона (см. рис. 9). Очевидно, такие различия обусловлены тем, что побережье Восточной Камчатки отличается значительно большим разнообразием физико-географических условий прибрежной зоны и, следовательно, типологическим разнообразием эстуариев (Горин, Коваль, 2015). Это создает большое количество местообитаний и экологических ниш, которые могут быть успешно освоены рыбами различных экологических группировок (прежде всего, прибрежными морскими рыбами).

Необходимо отметить, что в целом сходные закономерности распространения рыб в эстуариях были отмечены ранее и в других регионах мира (например, в устьях рек Южной Африки, Австралии, Северной и Южной Америки и Европы) (Fish..., 2022).

5.3. Значение эстуариев в зоогеографии камчатских рыб. Исследования зоогеографии пресноводных и морских рыб п-ова Камчатка, которые были выполнены в прошлые годы, выявили многие факторы и механизмы, определяющие их современное распространение на этой территории (Солдатов, Линдберг, 1930; Андрияшев, 1939, 1954; Берг, 1948; Шмидт, 1948; 1950; Линдберг, 1955, 1972; Куренков, 1965, 1984; Федоров, 1973; Черешнев, 1996, 1998; Каталог..., 2000; Дьяков, 2011, 2025; Атлас-определитель..., 2015; Есин, Маркевич, 2017; Токранов, 2020; Животовский, 2022; и др.). Вместе с тем роль эстуариев в зоогеографии камчатских рыб до сих пор не оценивалась, поскольку видовой состав и условия среды обитания в устьях рек данного региона оставались малоизученными. Однако результаты наших исследований позволяют предположить, что именно эстуарии, а также прибрежную зону моря, прилегающую к устьям рек, следует рассматривать в качестве весьма важных географических элементов, способных оказывать существенное влияние на распространение разных видов рыб на п-ове Камчатка.

Морские рыбы. Распространение морской ихтиофауны прикамчатских вод определяется факторами, общими для всех дальневосточных морей. Сходство видowego состава морских рыб в разных районах Камчатки довольно высокое, что можно объяснить их гео-

графической близостью, а также незначительными различиями океанографических условий на шельфе (Шунтов, 2022). Поэтому ареалы большинства морских рыб, обитающих на Камчатке, не имеют разрывов и простираются вдоль всего ее побережья. При этом значение эстуариев для морской ихтиофауны прикамчатских вод в целом невысокое, поскольку подавляющее большинство типично морских рыб проводят весь свой жизненный цикл в море и не заходят в устья рек. Эстуарии могут играть заметную роль в жизни только некоторых эвригалинных морских видов (например, сельдь, навага, отдельные виды камбал или рогатковых, и нек. др.), которые способны активно использовать устья рек в качестве мест для размножения или нагула (в основном на ранних жизненных стадиях) (Токранов, 1994, 2020; Токранов, Шейко, 2015; Трофимов, 2004; Максименков, 2007; Новикова, 2023).

Анадромные рыбы. Несмотря на то, что анадромные рыбы составляют около половины от общего числа всех таксонов, встречающихся в пресных водах Камчатского края, на большей части его территории они формируют основу видового богатства ихтиофауны пресных вод, а также доминируют в реках как по численности, так и по биомассе. Такие особенности распространения этих рыб на Камчатке, с одной стороны, связаны с их эволюционной историей и способностью широко расселяться через устья рек и морские акватории, но с другой – обусловлены внутривидовыми жизненными стратегиями, а также физико-географическими характеристиками отдельных речных систем. Во многом особенности зоогеографии анадромных рыб подкрепляются также эффектом «хоминга», который характерен для большинства этих видов и позволяет использовать им места исторически наиболее успешного воспроизводства (Салменкова, 2016; McDowall, 1988, 2008).

Так, на примере камчатской горбуши (самого массового представителя тихоокеанских лососей) нами показано, что общая продуктивность ее популяций в отдельных районах Камчатки может быть обусловлена комплексом разнообразных факторов (рис. 12). Первый фактор – это особенности жизненного цикла горбуши, которая отличается самым коротким пресноводным периодом нагула среди всех лососевых рыб (Карпенко, 1998). Поэтому ее воспроизводство наиболее эффективно только в небольших речных системах, способных обеспечить быстрый скат молоди в море. Второй важнейший фактор – гидролого-морфологические условия в устьях нерестовых рек и на прилегающих участках прибрежной зоны моря, которые определяют величину популяционной смертности горбуши в ранний морской период жизни, а также во время нерестовой миграции (Koval, Gorin, 2019). В частности, было установлено, что уровень воспроизводства горбуши наиболее высок в реках, которые имеют в своем составе эстуарии лагунного типа и расположены на

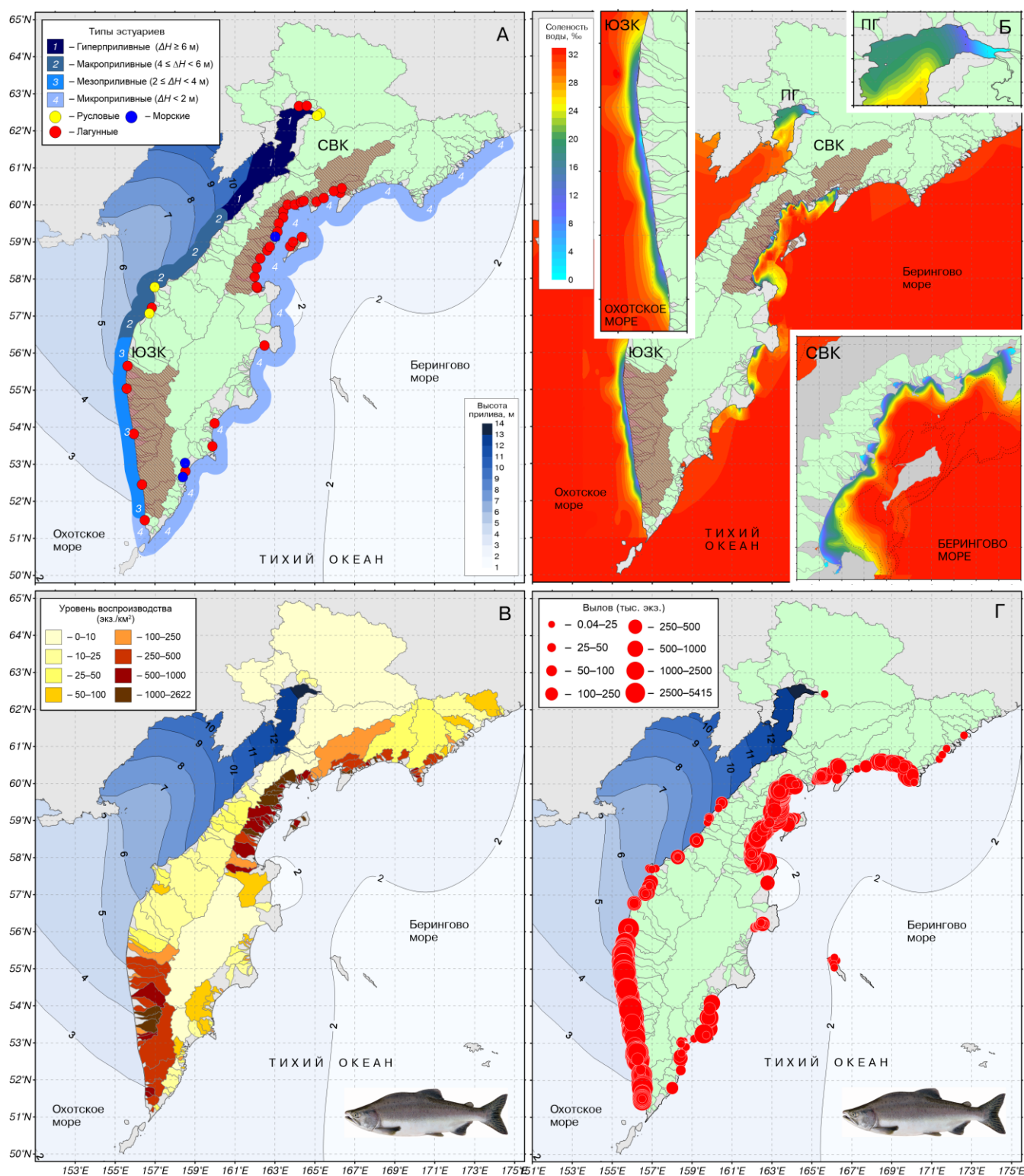


Рис. 12. Пространственное распределение отдельных гидрологических характеристик и типов эстуариев, а также уровень воспроизводства и вылов горбуши *O. gorbuscha* на территории Камчатского края: А – наибольшие возможные величины приливных колебаний уровня моря (м) и типы эстуариев; Б – соленость воды (‰) на поверхности в июне–июле (по среднеголетным данным, а также по результатам отдельных гидрологических съемок); В – уровень воспроизводства горбуши (экз./км²) в отдельных речных системах (среднеголетные данные авиаучетных наблюдений КамчатНИРО за период с 1957 по 2024 гг.); Г – распределение уловов горбуши (тыс. экз.) на различных рыбопромысловых участках в 2018 г. – исторический максимум ее вылова на Камчатке (статистические данные СВТУ). Условные обозначения: ЮЗК – Юго-Западная Камчатка; СВК – Северо-Восточная Камчатка; ПГ – Пенжинская губа.

побережье с мезо- и микроприливами (рис. 12–А). Она также достигает своей максимальной численности в районах, у побережья которых формируются широкомасштабные зоны распреснения (ЗС) в летние месяцы (рис. 12–Б). Сочетание именно таких внешних факторов создает, по-видимому, наиболее благоприятные экологические условия для воспроизводства горбуши и обеспечивают максимально возможную ее численность в отдельных локальных районах. На Камчатке такие условия, например, наблюдаются на юго-западном и северо-восточном ее побережьях, т.е. в районах, которые традиционно формируют до 95% общего вылова горбуши в регионе (Шевляков, Маслов, 2011) (рис. 12, В–Г).

Таким образом, значение эстуариев в зоогеографии анадромных рыб Камчатки может быть очень многогранным и во многом зависит от биологии и экологии каждого вида, особенностей района воспроизводства, а также их промыслового значения. При этом эстуарии обычно оказывают опосредованное воздействие на распространение анадромных рыб, поскольку эти рыбы имеют возможность практически неограниченного расселения в пределах своих биогеографических районов. В то же время экологические условия в устьях рек и на прилегающих морских участках могут влиять на общую численность популяций анадромных видов через успешность их естественного воспроизводства, а также степень промысловой нагрузки, которая также во многом зависит от гидролого-морфологических условий в устьях рек на отдельных участках камчатского побережья (Коваль, Горин, 2021).

Пресноводные рыбы. Анализ видового состава и экологии рыб, населяющих внутренние водоемы Камчатского края показал, что к пресноводному ихтиокомплексу этого региона обычно принято относить порядка 30–35 таксонов, из которых фактически только 10 нативных (гольян, щука, сиг-пыжьян, чир, омуль, ряпушка, валец, хариус, налим и подкаменщик) и 3 чужеродных (карась, сазан и усатый голец) вида имеют исключительно пресноводные популяции, и поэтому могут считаться собственно пресноводными жилыми (≈речными) рыбами. В настоящее время эти рыбы на Камчатке не имеют сплошных ареалов и распространены по отдельным речным системам весьма мозаично.

Обычно считается, что типично пресноводные рыбы не переносят изменения солёности воды и поэтому способны расселяться только в пределах пресных вод. Поэтому наблюдаемые сейчас особенности их распространения на Камчатке (а также в других районах Дальнего Востока) всегда было принято объяснять палеогеографической трансформацией речных систем в недавнем геологическом прошлом (перестройки рельефа земной поверхности, глобальные оледенения, колебания уровня моря, неотектонические процессы

и вулканизм, и т.п.) (Линдберг, 1972; Черешнев, 1998; Марченко, 2024; и др.). Еще одной объективной причиной характерных особенностей современного распространения пресноводных рыб на Камчатке считается вероятность их случайного расселения через низменные водоразделы (перехваты) рек в моменты образовывания сквозных водных путей между ними (например, во время весеннего таяния снега и разливов воды по речным долинам и тундре) (Куренков, 1965; Черешнев, 1998; Есин, Маркевич, 2017; Коваль и др., 2018).

В то же время наши результаты свидетельствуют, что современная картина распространения пресноводных рыб на п-ове Камчатка во многом может быть связана с возможностью их расселения через устья рек и прибрежную зону моря. В пользу такой гипотезы свидетельствует сравнительный анализ имеющихся данных о зоогеографии и экологии этих рыб с данными о положении широкомасштабных зон опреснения (ЗС), которые формируются под воздействием речного стока на отдельных участках побережья Камчатки в летние месяцы. Так, на северо-западном ее побережье пресноводные рыбы встречаются только в реках Пенжинской губы, верхняя часть которой в теплое время года существенно опреснена. Граница распространения этих рыб в губе проходит по бассейнам рек Рекинники и Пустая, южнее которых они не отмечены. На северо-восточном побережье эта граница более размыта, и некоторые пресноводные рыбы смогли проникнуть по полуострову значительно дальше на юг – вплоть до бассейнов рек Начики, Ука, Озерная Восточная и Камчатка. При этом ЗС у этого побережья имеет существенно больший масштаб и может охватывать устья большинства рек Корфо-Карагинского района Берингова моря (рис. 13).

Результаты изучения экологии пресноводных рыб в указанных районах в свою очередь показали, что рыбы, населяющие реки Пенжина и Таловка представляют собой единую популяционную систему. Молодь этих рыб способна свободно перемещаться между этими реками через общую устьевую область. Сходная ситуация, очевидно, может возникать и между другими реками северной части Пенжинской губы, устья которых в период весенне-летнего половодья находятся в пределах крупномасштабной ЗС, что подтверждается результатами анализа видового состава ихтиофауны в этих реках (Коваль и др., 2018).

Аналогичная ситуация наблюдается и на Северо-Восточной Камчатке. Так, наблюдения, выполненные в эстуариях рр. Вывенка и Лигинмываям и в прибрежной зоне зал. Корфа показали, что между устьями указанных рек в летние месяцы также формируется масштабная ЗС с пониженными значениями солености воды на поверхности. При этом молодь некоторых жилых пресноводных рыб (например, хариуса и подкаменщика) распро-

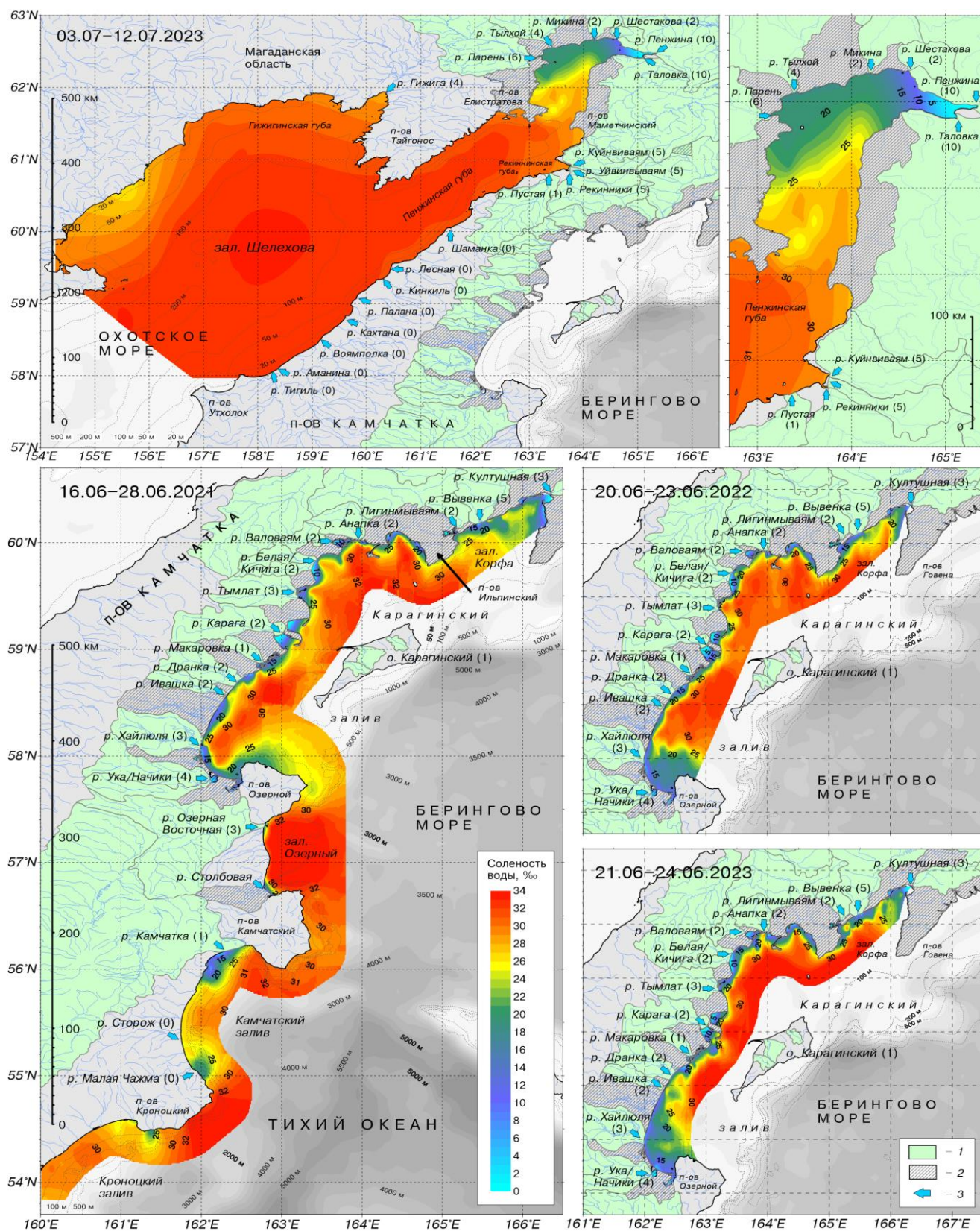


Рис. 13. Распространение нативных пресноводных рыб по отдельным речным системам Камчатки на фоне пространственного распределения солености воды (‰) на поверхности в зал. Шелихова и Пенжинской губе (по материалам из Горин и др., 2015; Горин, Коваль, 2015; Коваль и др., 2017, Коваль, 2024; Semkin et al., 2024), а также в прибрежных водах Восточной Камчатки (по данным гидрологических съемок 2021–2023 гг.; даты наблюдений указаны в левом верхнем углу рисунков). Условные обозначения в легенде: 1 – бассейны рек, в которых отмечены пресноводные жилые рыбы (в скобках указано количество видов); 2 – нет данных; 3 – устья рек.

странена в этих реках вплоть до их устьев. Поэтому можно предположить, что при определенных условиях (например, во время весенне-летнего половодья на реках) эта молодь может попадать в прибрежную зону зал. Корфа, а затем через опресненные морские участки достигать устьев соседних рек.

Очевидно, что для подтверждения данной гипотезы решающее значение имеет способность пресноводных рыб переносить изменения солености воды. Анализ имеющихся сведений по этому вопросу показал, что степень эвригалинности многих пресноводных таксонов может определяться их происхождением, дальнейшей эволюцией и экологическими условиями в конкретных районах обитания. Например, рыбы, произошедшие от пресноводных или морских предков, заметно различаются по способности преодолевать соленую воду (Myers, 1938, 1949, 1966). Кроме того, даже истинно пресноводные виды, длительное время обитающие в солоноватой среде, могут выработать адаптации к таким условиям (Привольнев, 1967; Matthews, 1998; Schultz, McCormick, 2013). В результате многие рыбы, населяющие континентальные водоемы, имеют эвригалинность существенно выше, чем обычно принято считать, и поэтому могут распространяться через морские/океанические акватории (Moyle, Cech, 1988; Sparks, Smith, 2005; Berra, 2007; и др.).

Исключением в данном случае не являются и пресноводные рыбы Камчатки. Так, согласно нашим наблюдениям, а также многочисленным литературным данным (Привольнев, 1967; Карпевич, 1976; Kogl, 1971; Scott, Crossman, 1973; Hale, 1981; Craig, 1984; West et al., 1992; Heim et al., 2016; и др.), подавляющее большинство речных рыб (как аборигенных, так и чужеродных видов), обитающих на Камчатке (например, все карповые и сиговые, а также хариус, налим и подкаменщик), способны хорошо переносить изменения солености воды. Исключением в этом ряду являются пожалуй только три истинно пресноводных вида (усатый голец, гольян и щука). Большинство пресноводных рыб Камчатки активно используют устья рек, а иногда и прибрежную зону моря, в качестве мест обитания, и поэтому способны активно расширять свой ареал расселяясь через эстуарии рек и прибрежные опресненные участки морей. Данный факт, несомненно, следует учитывать при использовании этих рыб в качестве биогеографических индикаторов (Коваль, 2024).

Вышеизложенные результаты, а также новые данные по зоогеографии пресноводных рыб, полученные нами в последние годы, позволили уточнить и детализировать существующую сейчас схему формирования ихтиофауны во внутренних водоемах Камчатского края, с учетом значения эстуариев и прибрежной зоны моря (рис. 14). Согласно предлагаемой нами схеме, основное заселение п-ова Камчатка материковыми рыбами началось из

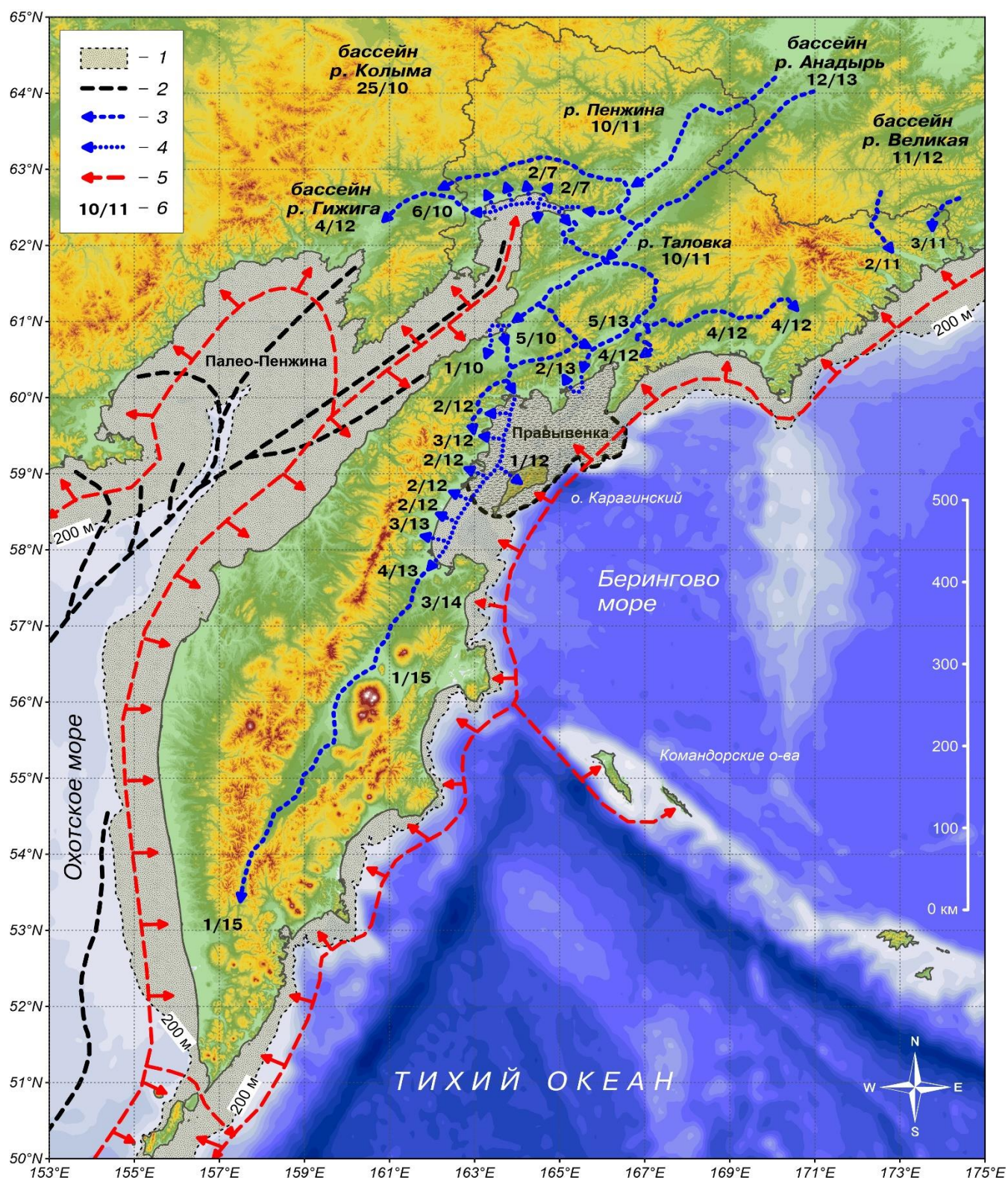


Рис. 14. Схема наиболее вероятных путей расселения нативных (аборигенных) пресноводных и анадромных видов рыб по территории Камчатского края с учетом значения эстуариев и прибрежной зоны моря. Условные обозначения в легенде: 1 – граница континентального шельфа, проведенная по изобате 200 м; 2 – расположение предполагаемых палеоречных систем на шельфе Камчатки (по материалам из Куренков, 1965; Линдберг, 1972); 3 – вероятные пути расселения пресноводных жилых рыб по внутренним водным путям; 4 – возможные пути расселения пресноводных рыб через устья рек и прибрежную зону моря; 5 – пути расселения анадромных рыб по морским акваториям; 6 – количество пресноводных/анадромных видов рыб, достоверно отмеченных в данной речной системе.

рек Пенжина и Таловка, куда, в свою очередь, они могли попасть из бассейна р. Анадырь. Поэтому именно данные речные системы следует считать центрами расселения пресноводных рыб в регионе. Дальнейшие пути распространения речной ихтиофауны с материка на п-ов Камчатка пролегали через смежные верховья и устья рек, а в отдельных районах это могло происходить и через прибрежную зону моря. При этом значительный масштаб ЗС в прибрежных водах Северо-Восточной Камчатки очевидно и послужил основным географическим фактором более широкого распространения некоторых пресноводных рыб в реках этого района. Если предположить, что такое распространение было случайным явлением, тогда заселение пресноводными рыбами отдельных речных систем на севере края должно было происходить неравномерно по побережью. Это объясняет существующие сейчас разрывы в современных ареалах некоторых из этих рыб на Камчатке. Южнее вдоль побережья п-ова Камчатка миграциям речных рыб через прибрежную зону моря очевидно препятствует высокая соленость воды, которая связана с орографией береговой линии. Прежде всего, это наличие больших выступающих в море участков суши, где соленость во всей толще всегда близка к фоновым морским значениям (31–32‰) (см. рис. 13).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подводя основные итоги нашего исследования следует отметить, что эстуарии – это уникальные природные экосистемы, в которых происходят непрерывные и разнообразные экологические взаимодействия и превращения. Эти водные объекты являются районами наибольшей биологической продуктивности и играют исключительно важную роль в глобальных процессах трансформации вещества и энергии в водных экосистемах. Для жителей прибрежных районов устья рек всегда были основными районами поселения и хозяйственной деятельности, в том числе важнейшими районами рыболовства и аквакультуры. Благодаря таким уникальным свойствам, устьевые области рек и эстуарии представляют огромный интерес для специалистов различных отраслей науки, как прекрасные модельные объекты для комплексного изучения механизмов воздействия разнообразных экологических факторов на функционирование водных экосистем.

То же самое можно сказать и об ихтиофауне эстуариев. Поскольку среда обитания рыб в этих водных объектах отличается большой изменчивостью, все таксоны или виды в таких условиях вынуждены проходить через множество разнообразных экологических «фильтров», чтобы в конечном итоге сформировать уникальное сообщество в отдельно взятой эстуарии. Поэтому изучение ихтиофауны устьев рек имеет очень важное фунда-

ментальное значение, поскольку позволяет выяснить основные механизмы адаптаций рыб к изменениям условий среды в местах обитания и формирование их сообществ в различных водных экосистемах.

Огромный интерес представляет эстуарная ихтиофауна также и для изучения эволюции и зоогеографии рыб. Несмотря на то, что эвригалинные рыбы, обитающие в эстуариях, в целом составляют незначительную часть от всего разнообразия мировой фауны, они являются мощными источниками эволюционных процессов и видообразования. Эти рыбы обладают самым высоким уровнем фенотипической изменчивости, который выражается в образовании большого числа новых адаптивных форм и популяций с наиболее широким спектром жизненных стратегий. Таким образом, ихтиофауну эстуариев можно рассматривать, своего рода, «связующим звеном» между фауной морских и пресноводных рыб, а ее изучение позволяет понять основные механизмы эволюционного развития и исторического формирования биологического разнообразия рыбных сообществ не только в устьях рек, но также в морских и континентальных водоемах.

В заключение следует также отметить, что результаты, представленные в нашей диссертации можно считать, своего рода, теоретической базой для дальнейших исследований. Поэтому уже сейчас можно наметить круг научных задач, которые предстоит решить в будущем. Из них наиболее важными и актуальными, на наш взгляд, являются следующие темы исследований:

- *аутоэкологические исследования*, а именно: пространственное распределение и миграции рыб в эстуариях; особенности размножения и развития; питание, энергообмен и рост; состояние здоровья и индивидуальная смертность особей; воздействие отдельных экологических факторов на рыб в устьях рек и в прибрежной зоне моря;

- *демэкологические исследования*: биологическая структура, численность, биомасса, воспроизводство и общая продуктивность популяций эстуарных рыб; внутривидовые конкурентные взаимоотношения; общая популяционная смертность, и т.п.;

- *синэкологические исследования*: межвидовые взаимоотношения рыб в эстуарных сообществах (включая хищничество, паразитизм, симбиоз, мутуализм и т.п.); трофическая структура эстуариев и вклад ихтиофауны в формирование общей продуктивности эстуарных биоценозов; сезонная, межгодовая и многолетняя динамика эстуарных ихтиоценозов, а также влияние климатических изменений на эстуарные экосистемы и сообщества рыб; стратегия сохранения биологического разнообразия эстуарной ихтиофауны и проблемы рационального использования рыбных ресурсов в устьях рек и др.

ВЫВОДЫ

1. Анализ современных представлений об условиях формирования состава сообществ рыб в устьях рек позволил сделать вывод, что под «эстуарной ихтиофауной» (по аналогии с собственно «пресноводной» или «морской») следует понимать комплекс видов круглоротых и рыб, которые могут использовать эстуарии в качестве местообитаний как в течение всей жизни, так и на отдельных ее этапах, и составляют основу рыбных сообществ в этих водных объектах. К ним могут относиться как типично морские, так и типично пресноводные, а также диадромные/проходные или резидентные («собственно эстуарные») виды рыб. Формирование эстуарной ихтиофауны определяется, главным образом, экологическими причинами: спецификой условий среды обитания в эстуариях, индивидуальными адаптациями каждого вида рыб к этим условиям (прежде всего, степенью эвригалинности), а также их внутривидовыми жизненными стратегиями.

2. Сообщества рыб в большинстве эстуариев Камчатки в современных условиях формируются под воздействием в основном природных (фоновых) процессов, среди которых ключевыми внешними факторами являются: а) морфологическое строение и специфика гидрологического режима в эстуариях различных типов, которые создают гидролого-экологические условия, необходимые для образования и существования биологических сообществ эстуариев; б) локальные особенности биологического разнообразия ихтиофауны, от которых зависит состав и структура сообщества рыб в отдельно взятой эстуарии или на отдельном участке побережья. Комплексное сочетание указанных экологических факторов определяет структурно-функциональную организацию отдельных эстуарных экосистем, включая эстуарные ихтиоцены Камчатки.

3. За всю историю исследований в эстуариях Камчатки было зарегистрировано ~100 таксонов, из которых только 1 вид круглоротых и 60 видов рыб (относящиеся к 45 родам и 23 семействам) следует считать представителями собственно эстуарной ихтиофауны этого региона. Именно эти виды являются, в той или иной степени эвригалинными, и поэтому могут использовать отдельные камчатские эстуарии в качестве местообитаний на различных этапах жизненного цикла. Основу видового богатства эстуарной ихтиофауны региона формируют морские рыбы (как минимум 34 вида), вторыми по значимости являются анадромные виды (1 вид круглоротых и 14 видов рыб), минимальный вклад принадлежит пресноводным жилым рыбам (13 видов), которые встречаются только в эстуариях некоторых камчатских рек. При этом из всей ихтиофауны Камчатки и прикамчатских вод (~515 так-

сонов) только ~30 видов (15 анадромных и 15 морских, или суммарно ~6%) встречается в устьях рек в достаточно массовом количестве, и поэтому формирует основу таксономического состава эстуарных ихтиоценов в региональном масштабе. В связи с региональными особенностями камчатских эстуариев, размеры которых относительно невелики и не позволяют сформироваться самостоятельной и обособленной ихтиофауне, рыбы, которых можно отнести к экологической группировке «собственно эстуарных» (т.е. таких, полный жизненный цикл которых проходит в эстуариях) на Камчатке отсутствуют.

4. Ихтиофауну камчатских эстуариев (как и в других регионах мира) составляют виды рыб, основное эволюционное развитие которых происходило за их пределами – в более стабильной морской или пресной среде. Ключевыми факторами исторического формирования ихтиофауны на Камчатке послужили активные геологические процессы и особое географическое положение этого региона на рубеже между Азией и Северной Америкой, а также между Арктикой и Северной Пацификой. С одной стороны, это стало основной преградой для свободного расселения рыб с материка на п-ов Камчатка, а с другой – способствовало взаимообмену ихтиофауной между отдельными континентами, а также между арктическими и бореальными морями, что определило смешанный облик фауны рыб данного региона. Поэтому современная ихтиофауна Камчатки включает рыб, различающихся по возрасту происхождения, географии, биологическим и экологическим особенностям.

5. Морские воды, прилегающие к Камчатке, были одним из мировых центров видообразования умеренно-холодной ихтиофауны и сыграли заметную роль в эволюции и расселении бореальных морских рыб в пределах всего Тихого океана. Благодаря, по сути, «островному» положению п-ова Камчатка, его пресноводная ихтиофауна формировалась преимущественно за счет анадромных видов рыб, которые заселяли внутренние водоемы полуострова из моря. Как и все эвригалинные организмы, эти рыбы послужили мощными источниками эволюционных процессов и видообразования, что привело в дальнейшем к образованию большого количества вторичнопресноводных форм и популяций, а также эндемиков разного таксономического ранга по большей части из группы лососевых рыб. Формирование современного облика ихтиофауны на Камчатке дополнили некоторые пресноводные жилые рыбы материкового ихтиокомплекса (а также два акклиматизированных вида и один вид-вселенец), которые смогли пока освоить только некоторые речные системы, расположенные, главным образом, в северной и центральной частях Камчатского края.

6. Значение эстуариев в формировании морской ихтиофауны Камчатки в целом невысокое, поскольку подавляющее большинство типично морских рыб проводят весь жизненный цикл в море и редко заходят в устья рек. В то же время эстуарии и прибрежные морские участки сыграли ключевую роль в формировании ихтиофауны во внутренних водоемах Камчатского края. Через эти географические объекты шло заселение этой территории анадромными рыбами. Они послужили также дополнительными водными путями для расселения пресноводных жилых рыб с материка на п-ов Камчатка. Причем такое расселение наиболее вероятно на тех участках морского побережья, которые находятся под существенным воздействием речного стока, и где могут формироваться крупномасштабные зоны пониженной солености в прибрежных водах. Это предположение подтверждают имеющиеся сведения о происхождении, эволюции и степени эвригалинности пресноводных жилых рыб Камчатки, которая оказалась существенно выше, чем предполагалась ранее. Экологические условия в устьях рек и в прибрежной зоне в значительной степени могут влиять и на общую продуктивность популяций анадромных видов, через возможность их успешного воспроизводства на отдельных локальных участках побережья, а также степень промысловой нагрузки в этих районах. Совокупность указанных экологических факторов, наряду с физико-географическими особенностями отдельных нерестовых озерно-речных систем, в значительной степени и определяет современную зоогеографию рыб во внутренних водоемах Камчатского края.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в рецензируемых научных журналах из перечня, рекомендованного ВАК

1. **Коваль, М.В.**, Морозова, А.В. Состав ихтиофауны, распределение и пищевые отношения массовых видов рыб в эпипелагиали Камчатского залива в период нагула молоди тихоокеанских лососей // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. – 2013. – Вып. 31. – С. 106–121. doi: нет
2. Лепская, Е.В., Тепнин, О.Б., Коломейцев, В.В., Устименко, Е.А., Сергеев, Н.В., Виноградова, Д.С., Свириденко, В.Д., Походина, М.А., Щеголькова, В.А., Максименков, В.В., Полякова, А.А., Галямов, Р.С., Горин, С.Л., **Коваль, М.В.** Исторический обзор исследований и основные результаты мониторинга Авачинской губы в 2013 г. // Там же. – 2014. – Вып. 34. – С. 5–21. doi: нет
3. Горин, С.Л., **Коваль, М.В.** О комплексных исследованиях в устьевой области рек Пенжина и Таловка в 2015 г. // Тр. ВНИРО. – 2015. – Т. 158. – С. 186–189.
4. **Коваль, М.В.**, Есин, Е.В., Бугаев, А.В., Карась, В.А., Горин, С.Л., Шатило, И.В., Погодаев, Е.Г., Шубкин, С.В., Заварина, Л.О., Фролов, О.В., Жаравин, М.В., Коптев, С.В. Пресноводная ихтиофауна рек Пенжина и Таловка (Северо-Западная Камчатка) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. – 2015. – Вып. 37. – С. 53–145. doi: 10.15853/2072-8212.2015.37.53-145.
5. **Коваль, М.В.**, Горин, С.Л., Бугаев, А.В., Фролов, О.В., Жаравин, М.В. Многолетняя динамика и современное состояние ресурсов промысловых рыб рек Пенжина и Талов-

ка (Северо-Западная Камчатка) // Там же. – 2015. – Вып. 37. – С. 146–163. doi: 10.15853/2072-8212.2015.37.146-163

6. **Коваль, М.В.**, Горин, С.Л., Калугин, А.А. Экологическая характеристика сообщества молоди рыб и нектобентоса гиперприливного эстуария рек Пенжина и Таловка (Северо-Западная Камчатка) в августе 2014 г. // Там же. – 2015. – Вып. 37. – С. 164–191. doi: 10.15853/2072-8212.2015.37.164-191

7. Горин, С.Л., **Коваль, М.В.**, Сазонов, А.А., Терский, П.Н. Современный гидрологический режим нижнего течения реки Пенжины и первые сведения о гидрологических процессах в ее эстуарии (по результатам экспедиции 2014 г.) // Там же. – 2015. – Вып. 37. – С. 33–52. doi: 10.15853/2072-8212.2015.37.33-52

8. **Koval, M.V.**, Gorin, S.L., Romanenko, F.A., Lepskaya, E.V., Polyakova, A.A., Galyamov, R.A., Esin, E.V. Environmental conditions and biological community of the Penzhina and Talovka hypertidal estuary (Northwest Kamchatka) in the ice-free season // *Oceanology*. – 2017. – Vol. 57. – No. 4. – P. 539–551. doi: 10.1134/S0001437017040129 (Scopus, WoS).

9. Shulezhko, T.S., Gorin, S.L., **Koval, M.V.**, Solovyov, B.A., Glazov, D.M., Rozhnov, V.V. Key factors determining the distribution of beluga whales, *Delphinapterus leucas* (Pallas, 1776), in river estuaries of Western Kamchatka // *Russ. J. Mar. Biol.* – 2018. – Vol. 44. – No. 4. – P. 274–282. doi: 10.1134/S1063074018040107 (Scopus, WoS).

10. **Koval, M.V.**, Esin, E.V., Gorin, S.L., Galyamov, R.A., Koshel, V.E. Fish species diversity, distribution, and dispersal in the rivers of the Penzhina Bay catchment area // *J. Ichthyol.* – 2018. – Vol. 58. – No. 6. – P. 795–807. doi: 10.1134/S0032945218050119 (Scopus, WoS).

11. Буторина, Т.Е., Бусарова, О.Ю., **Коваль, М.В.** Паразитофауна полупроходной девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* нижнего течения реки Пенжина // *Паразитология*. – 2018. – Т. 52. – № 3. – С. 214–223.

12. Буторина, Т.Е., **Коваль, М.В.** Фауна паразитов обыкновенного гольяна *Phoxinus phoxinus* нижнего течения рек Пенжина и Таловка // Там же. – 2019. – Т. 53. – № 1. – С. 61–72. doi: 10.1134/S003118471901006X

13. Gorin, S.L., Popryadukhin, A.A., **Koval, M.V.** Hydrological processes in a lagoon-channel estuary in the warm season: case study of the mouth of the Bol'shaya R., Western Kamchatka // *Water Resour.* – 2019. – Vol. 46. – No. 1. – P. 1–10. doi: 10.1134/S009780781901007X (Scopus, WoS).

14. Горин, С.Л., **Коваль, М.В.** Гидрологические процессы в эстуариях рек Ича и Крутогорова и в прилегающих водах Охотского моря в летний период // *Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана*. – 2019. – Вып. 55. – С. 146–173. doi: 10.15853/2072-8212.2019.55.146-173

15. Лепская, Е.В., Бонк, Т.В., Сушкевич, А.С., Курбанова, Л.В., **Коваль, М.В.**, Лозовой, А.П., Кожевников, А.В., Коломейцев, В.В., Кириллова, Е.А. Условия среды в морском побережье основных бассейнов воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbusha* Западной Камчатки // Там же. – 2019. – Вып. 53. – С. 22–33. doi: 10.15853/2072-8212.2019.53.22-33

16. Бусарова, О.Ю., **Коваль, М.В.**, Есин, Е.В., Маркевич, Г.Н. Разделение трофических ниш молоди лососеобразных рыб в нижнем течении реки Пенжина (Камчатский край, Россия) // *Заповедная наука (Nature Conservation Research)*. – 2019. – Т. 4. – № 2. – С. 83–94. doi: 10.24189/ncr.2019.018 (Scopus, WoS).

17. **Коваль, М.В.**, Тепнин, О.Б., Горин, С.Л., Фадеев, Е.С., Зикунова, О.В., Лепская, Е.В., Шубкин, С.В., Рудакова, С.Л., Пильганчук, О.А., Городовская, С.Б. Факторы, определяющие динамику нерестового хода и современное состояние ресурсов нерки *Oncorhynchus nerka* р. Камчатка // *Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана*. – 2020. – Вып. 57. – С. 5–66. doi: 10.15853/2072-8212.2020.57.5-66

18. Бугаев, А.В., Зикунова, О.В., Тепнин, О.Б., Шубкин, С.В., **Коваль, М.В.**, Сошин, А.В., Фадеев, Е.С., Артюхина, Н.Б., Малых, К.М. Оценка комплексного воздействия промысла и гидрологических условий Камчатского залива на формирование нерестовых запа-

сов тихоокеанских лососей р. Камчатка // Там же. – 2022. – Вып. 66. – С. 5–51. doi: 10.15853/2072-8212.2022.65.5-51

19. Boutorina, T.E., Busarova, O.Y., **Koval, M.V.** Fish parasites in a hypertidal estuary of the Penzhina River (the Sea of Okhotsk basin) // Inland Water Biol. – 2023. – Vol. 16. – No. 1. – P. 119–126. doi: 10.1134/s1995082923010030 (Scopus, WoS).

20. Коваль, М.В. Эстуарная ихтиофауна Камчатки: условия формирования, видовое разнообразие и экологическая характеристика (обзорная статья) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. – 2024. – Вып. 72. – 236 с. doi: 10.15853/2072-8212.2024.72.9-235

Коллективные монографии

1. **Коваль, М.В.** Суточный ритм питания и рационы тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* в период преднерестовых миграций // Справочные материалы по дрейфтерному лову тихоокеанских лососей. – М.: ВНИРО, 2010. – С. 138–166. ISBN 978-5-85382-383-9

2. **Коваль, М.В.** Зоопланктон: состав, структура // Эволюция и современное состояние экосистемы западной части Берингова моря. – Ростов н/Д: Южн. науч. центр РАН, 2010. – С. 79–105. ISBN 978-5-902982-78-4

3. Карпенко, В.И., Андриевская, Л.Д., **Коваль, М.В.** Питание и особенности роста тихоокеанских лососей в морских водах. – Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2013. – 304 с. ISBN 978-5-902210-42-9

4. **Коваль, М.В.**, Есин, Е.В. Чир *Coregonus nasus* (Pallas, 1776). Пенжинский омуль *Coregonus subautumnalis* Kaganowsky, 1932. Сибирская ряпушка *Coregonus sardinella* Valenciennes, 1848 // Красная книга Камчатского края. – Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2018. – С. 59–61. ISBN 978-5-9610-0302-1

Авторские свидетельства

1. **Коваль, М.В.** База данных лаборатории МИЛ ФГУП КамчатНИРО по численности, распределению и условиям обитания тихоокеанских лососей в море (RDBaseMIL). – Реестр баз данных в Российском агентстве по патентам и товарным знакам (РОСПАТЕНТ), 21 мая 2004 г. (свидетельство об официальной регистрации базы данных № 2004620132). – Правообладатель: КамчатНИРО. – Автор: Коваль М.В.

Прочие статьи

1. **Коваль, М.В.**, Субботин, С.И., Лозовой, А.П. Траловые исследования КамчатНИРО в прибрежных водах западной и восточной Камчатки в июле–августе 2010 г. // Бюлл. изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. – 2010. – № 5. – Владивосток: ТИНРО-Центр. – С. 133–140.

2. **Коваль, М.В.**, Маркевич, Г.Н., Субботин, С.И., Базаркин, Г.В. Результаты исследований молоди тихоокеанских лососей в эстуарии реки Камчатка и прилегающих водах Камчатского залива в летний период 2010 г. // Там же. – 2010. – № 5. – С. 215–225.

3. **Koval, M.V.**, Erokhin, V.G., Dekshstein, A.B., Subbotin, S.I., Gorodovskaya, S.B., Shershneva, V.I., Morozova, A.V. Basic results of juvenile Pacific salmon study in coastal waters of Kamchatka during summer, 2004–2007, and 2010 // NPAFC Doc. 1332. – Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2011. – 41 p.

4. **Коваль, М.В.**, Коломейцев, В.В. Особенности гидрологических условий и нагула молоди лососей в прибрежных водах Западной Камчатки в июле 2011 г. // Бюлл. изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. – 2011. – № 6. – Владивосток: ТИНРО-Центр. – С. 202–209.

5. **Коваль, М.В.**, Горин, С.Л., Козлов, К.В., Никулин, Д.А., Штремель, М.Н. Ихтиологические исследования эстуариев рек Хайрюзова, Белоголовая и Ковран (Западная Камчатка) в июле–августе 2012 г. // Там же. – 2012. – № 7. – С. 91–106.

6. **Koval, M.V.**, Gorin, S.L. Influence of the conditions in the Hairuzova and Belogolovaya Estuaries (Western Kamchatka) on total Pacific salmon abundance // NPAFC Tech. Rep. – 2013. – No. 9. – Vancouver, Canada. – P. 222–227.

7. Горин, С.Л., Коваль, М.В. Гидрологический режим и особенности обитания проходных рыб эстуариев рек Хайрюзова и Белоголовая (Западная Камчатка) в зимний период // Бюлл. изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. – 2014. – № 9. – Владивосток: ТИНРО-Центр. – С. 199–213.

8. Koval, M.V., Gorin, S.L., Vasilenko, A.V., Dubynin, V.A., Klimov, A.V. Biology of juvenile ozernovskaya sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* (the Ozernaya River, Basin of the Kurilskoe Lake) during downstream migration and early marine period of life // NPAFC Tech. Rep. – 2018. – No. 11. – Vancouver, Canada. – P. 29–38.

9. Коваль, М.В., Тепнин, О.Б., Горин, С.Л. К вопросу о гидрологическом режиме северной части Камчатского залива и возможности влияния ставных неводов на пропуск производителей нерки в р. Камчатка в путину 2018 г. // Бюлл. изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. – 2018. – № 13. – Владивосток: ТИНРО-Центр. – С. 222–228.

10. Koval, M.V., Gorin, S.L. The role of environmental conditions in various types of estuaries for the productivity of Pacific salmon populations of Kamchatka // NPAFC Tech. Rep. – 2019. – No. 15. – Vancouver, Canada. – P. 90–93. doi: 10.23849/npafctr15/90.93.

Избранные материалы конференций

1. Коваль, М.В., Горин, С.Л. Эстуарии Камчатского края. Результаты и перспективы изучения // Морские биологические исследования: достижения и перспективы: сб. мат-лов Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием (19–24 сентября 2016 г., Севастополь). – Севастополь: ИМБИ им. А.О. Ковалевского РАН, 2016. – Т. 2. – С. 315–318.

2. Koval, M.V., Gorin, S.L. Environmental conditions and biological community of the Penzhina and Talovka hypertidal estuary (Northwest Kamchatka) in the ice-free season // J. Oceanogr. Mar. Res. – 2018. – V. 6. – Abstracts of the 6th Int. Conf. on Marine Science, Coastal Dynamics and Management & Oceanography (21–22 September 2018, Dallas, USA). – P. 43.

3. Коваль, М.В., Горин, С.Л. Влияние физико-географических условий на состояние ресурсов анадромных рыб п-ова Камчатка // Моря России: исследования береговой и шельфовой зон: сб. мат-лов XXVIII береговой конф. (21–25 сентября 2020 г., Севастополь). – Севастополь, 2020. – С. 411–412.

4. Koval, M.V., Gorin, S.L. Effect of hydromorphological conditions in estuaries and coastal waters on migrations, fishing and productivity of anadromous fishes of Kamchatka Peninsula (Far East of Russia) // Estuaries and coastal seas in the Anthropocene: abstracts of Int. Conf. (6–10 September 2020, Hull, UK). – 2021. – P. 425.

5. Коваль, М.В., Горин, С.Л. Биологические ресурсы промысловых видов рыб и специфика их освоения в различных эстуариях Камчатского края // Изучение водных и наземных экосистем: история и современность: тез. докл. Междунар. науч. конф., посвящ. 150-летию Севастопольской биологической станции (13–18 сентября 2021 г., Севастополь). – Севастополь: ФИЦ ИнБЮМ, 2021. – С. 568–569.

6. Коваль, М.В., Горин, С.Л., Тепнин, О.Б., Колomeйцев, В.В. Факторы, влияющие на распределение, миграции, и промысел тихоокеанских лососей в эстуариях и прибрежной зоне Камчатки // Лососевые рыбы: биология, воспроизводство, промысел: мат-лы Всерос. науч.-практ. конф. (23–24 марта 2023 г., Мурманск). – Мурманск, 2023. – С. 209–216.

7. Коваль, М.В. Значение эстуариев в формировании биологического разнообразия ихтиофауны на п-ове Камчатка // Биологические проблемы Севера: мат-лы Междунар. науч. конф. (7–11 октября 2024 г., Магадан). – Магадан, 2024. – С. 137–139. doi: 10.38006/00187-838-4.2024.137.139

8. Коваль, М.В., Горин, С.Л. Экология устьевых областей рек и эстуариев: современные представления и концептуальные подходы к изучению [Электронный ресурс]. Мат-лы 8-й Всерос. объедин. метеорол. и гидрол. съезд «Воздух, вода и устойчивое развитие» (29–31 октября 2024 г., Санкт-Петербург). – URL: http://mgmtmo.ru/edumat/VIII_congress.