

ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО ПО РЫБОЛОВСТВУ
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ НАУЧНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
«ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ
РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА И ОКЕАНОГРАФИИ»
Камчатский филиал ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО» («КамчатНИРО»)

На правах рукописи



Коваль Максим Владимирович

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

1.5.13. Ихтиология

Диссертация на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Научный консультант:
доктор биологических наук
Токранов Алексей Михайлович

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	5
ГЛАВА 1. РЫБЫ В ЭСТУАРИЯХ: ОСНОВНЫЕ ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ПОЛОЖЕНИЯ И КОНЦЕПТУАЛЬНЫЕ ПОДХОДЫ К ИЗУЧЕНИЮ.....	16
1.1. Основные концептуальные подходы к изучению ихтиофауны эстуариев Камчатки.....	16
1.2. Определение понятий «эстуарий» и «устьевая область реки».....	20
1.3. Краткий обзор современных представлений об экологии эстуариев.....	25
1.4. Состояние изученности ихтиофауны эстуариев.....	39
1.5. Условия формирования сообществ рыб в эстуариях.....	41
1.6. Классификация жизненных стратегий эстуарных рыб и определение понятия «эстуарная ихтиофауна».....	47
1.7. Классификация стадий индивидуального развития, отдельных периодов жизни и типов миграций эстуарных рыб.....	52
1.8. Концепция происхождения эстуарной ихтиофауны.....	56
1.9. Проблемы зоогеографии и эколого-эволюционная классификация рыб.....	60
1.10. Проблема происхождения анадромных рыб: пресноводное или морское?.....	65
1.11. Концепция зависимости рыб от эстуариев.....	67
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ.....	70
2.1. Исследования среды обитания.....	71
2.2. Орудия и методы контрольного лова рыб.....	77
2.3. Методы сбора и анализа биологических материалов.....	87
2.4. Сбор опросных сведений и промысловых данных.....	87
2.5. Дополнительные экологические исследования.....	90
2.6. Характеристика прочих материалов.....	92
2.7. Компьютерное обеспечение, статистическая обработка данных, анализ и интерпретация результатов исследований.....	95
ГЛАВА 3. ОСНОВНЫЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ ФОРМИРОВАНИЯ ИХТИОФАУНЫ В ЭСТУАРИЯХ КАМЧАТКИ.....	97
3.1. Физико–географические условия.....	99
3.1.1. Заселенность территории.....	99
3.1.2. Рельеф.....	99
3.1.3. Геологическое строение.....	101
3.1.4. Климат.....	101
3.1.5. Растительность.....	101
3.1.6. Почвы.....	103
3.2. Речная сеть.....	103
3.2.1. Типы рек.....	107
3.2.2. Сток воды и водный режим рек.....	109
3.2.3. Термический и ледовый режим.....	109
3.2.4. Мутность речной воды.....	113
3.2.5. Химический состав воды.....	116
3.3. Прибрежная зона моря.....	120
3.3.1. Строение берегов и рельеф морского дна.....	121
3.3.2. Приливы.....	123
3.3.3. Циркуляция вод и течения.....	124
3.3.4. Температура и соленость воды.....	127
3.3.5. Ледовый режим.....	133

3.4. Морфологическое строение и гидрологический режим эстуариев.....	134
3.4.1. Русловые эстуарии.....	138
3.4.2. Лагунные эстуарии.....	138
3.4.3. Морские эстуарии.....	145
3.4.4. Прочие типы эстуариев.....	148
3.4.5. Прилегающие морские участки.....	152
3.5. Гидролого–экологические условия.....	158
3.5.1. Пресноводная зона.....	158
3.5.2. Эстуарная зона.....	163
3.5.3. Морская зона.....	167

ГЛАВА 4. ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РЫБ КАМЧАТСКИХ ЭСТУАРИЕВ.....

4.1. Региональные особенности ихтиофауны и состав эстуарных ихтиоценов.....	175
4.2. Состав и структура эстуарной ихтиофауны.....	184
4.3. Виды рыб, доминирующие в эстуариях.....	192
4.4. Экологические группировки эстуарных рыб.....	194
4.5. Краткие видовые очерки рыб камчатских эстуариев.....	201
4.5.1. Тихоокеанская минога <i>Lethenteron camtschaticum</i> (Tilesius, 1811).....	204
4.5.2. Тихоокеанская сельдь <i>Clupea pallasii</i> Valenciennes, 1847.....	205
4.5.3. Серебряный карась <i>Carassius gibelio</i> (Bloch, 1782).....	206
4.5.4. Амурский сазан <i>Cyprinus rubrofasciatus</i> Lacepède, 1803.....	207
4.5.5. Речной голец <i>Phoxinus phoxinus</i> (Linnaeus, 1758).....	208
4.5.6. Обыкновенная щука <i>Esox lucius</i> Linnaeus, 1758.....	209
4.5.7. Сиг-пыжьян <i>Coregonus pidschian</i> (Gmelin, 1789).....	210
4.5.8. Чир <i>Coregonus nasus</i> (Pallas, 1776).....	211
4.5.9. Пенжинский омуль <i>Coregonus subautumnalis</i> Kaganowsky, 1932.....	212
4.5.10. Сибирская ряпушка <i>Coregonus sardinella</i> Valenciennes, 1848.....	213
4.5.11. Обыкновенный валец <i>Prosopium cylindraceum</i> (Pennant, 1784).....	214
4.5.12. Камчатский хариус <i>Thymallus mertensii</i> Valenciennes, 1848.....	215
4.5.13. Горбуша <i>Oncorhynchus gorbuscha</i> (Walbaum, 1792).....	216
4.5.14. Кета <i>Oncorhynchus keta</i> (Walbaum, 1792).....	217
4.5.15. Нерка <i>Oncorhynchus nerka</i> (Walbaum, 1792).....	218
4.5.16. Кижуч <i>Oncorhynchus kisutch</i> (Walbaum, 1792).....	219
4.5.17. Чавыча <i>Oncorhynchus tshawytscha</i> (Walbaum, 1792).....	220
4.5.18. Сима <i>Oncorhynchus masou</i> (Brevoort, 1856).....	221
4.5.19. Камчатская семга <i>Parasalmo mykiss</i> (Walbaum, 1792).....	222
4.5.20. Мальма <i>Salvelinus malma</i> (Walbaum, 1792).....	223
4.5.21. Кунджа <i>Salvelinus leucomaenis</i> (Pallas, 1814).....	224
4.5.22. Гонец Леванидова <i>Salvelinus levanidovi</i> Chereshev, Skopetz et Gudkov, 1989... ..	225
4.5.23. Малоротая корюшка <i>Hypomesus olidus</i> (Pallas, 1814).....	226
4.5.24. Морская малоротая корюшка <i>Hypomesus japonicus</i> (Brevoort, 1856).....	227
4.5.25. Тихоокеанская мойва <i>Mallotus catervarius</i> (Pennant, 1784).....	228
4.5.26. Зубатая корюшка <i>Osmerus dentex</i> Steindachner et Kner, 1870.....	229
4.5.27. Налим <i>Lota lota</i> Hubbs, Schultz, 1941.....	230
4.5.28. Дальневосточная навага <i>Eleginus gracilis</i> (Tilesius, 1810).....	231
4.5.29. Тихоокеанская треска <i>Gadus macrocephalus</i> Tilesius, 1810.....	232
4.5.30. Тихоокеанский минтай <i>Gadus chalcogrammus</i> Pallas, 1814.....	233
4.5.31. Белокорый палтус <i>Hippoglossus stenolepis</i> Schmidt, 1904.....	234
4.5.32. Желтоперая камбала <i>Limanda aspera</i> (Pallas, 1814).....	235
4.5.33. Полярная камбала <i>Liopsetta glacialis</i> (Pallas, 1776).....	236
4.5.34. Звездчатая камбала <i>Platichthys stellatus</i> (Pallas, 1788).....	237

4.5.35. Четырехбугорчатая камбала <i>Pleuronectes quadrituberculatus</i> (Pallas, 1814).....	238
4.5.36. Трехиглая колюшка <i>Gasterosteus aculeatus</i> Linnaeus, 1758.....	239
4.5.37. Девятииглая колюшка <i>Pungitius pungitius</i> (Linnaeus, 1758).....	240
4.5.38. Амурская колюшка <i>Pungitius sinensis</i> (Guichenot, 1869).....	241
4.5.39. Зайцеголовый терпуг <i>Hexagrammos lagocephalus</i> (Pallas, 1810).....	242
4.5.40. Бурый терпуг <i>Hexagrammos octogrammus</i> (Pallas, 1814).....	243
4.5.41. Пятнистый терпуг <i>Hexagrammos stelleri</i> Tilesius, 1810.....	244
4.5.42. Пестроногий подкаменщик <i>Cottus</i> cf. <i>poecilopus</i> Heckel, 1837.....	245
4.5.43. Плоскоголовая широколобка <i>Megalocottus platycephalus</i> (Pallas, 1814).....	246
4.5.44. Седловидный бычок <i>Microcottus sellaris</i> (Gilbert, 1896).....	247
4.5.45. Керчак–яок <i>Myoxocephalus jaok</i> (Cuvier, 1829).....	248
4.5.46. Многоиглый керчак <i>Myoxocephalus polyacanthocephalus</i> (Pallas, 1814).....	249
4.5.47. Мраморный керчак <i>Myoxocephalus stelleri</i> (Tilesius, 1811).....	250
4.5.48. Усатый бычок <i>Blepsias cirrhosus</i> (Pallas, 1814).....	251
4.5.49. Двенадцатигранная лисичка <i>Ocella dodecaedron</i> (Tilesius, 1813).....	252
4.5.50. Игольчатая лисичка <i>Pallasina aix</i> Starks, 1896.....	253
4.5.51. Рыба-лягушка <i>Aptocyclus ventricosus</i> (Pallas, 1769).....	254
4.5.52. Трехзубый липарис <i>Liparis callyodon</i> (Pallas, 1814).....	255
4.5.53. Восточная бельдюга <i>Zoarces elongatus</i> Kner, 1868.....	256
4.5.54. Морской петушок <i>Alectrias alectrolophus</i> (Pallas, 1814).....	257
4.5.55. Пятнистый стихей <i>Stichaeus punctatus</i> (Fabricius, 1780).....	258
4.5.56. Колючий люмпен <i>Acantholumpenus mackayi</i> (Gilbert, 1896).....	259
4.5.57. Стреловидный люмпен <i>Lumpenus sagitta</i> Wilimovsky, 1956.....	260
4.5.58. Глазчатый опистоцентр <i>Opisthocentrus ocellatus</i> (Tilesius, 1811).....	261
4.5.59. Длиннобрюхий маслюк <i>Rhodymenichthys dolichogaster</i> (Pallas, 1814).....	262
4.5.60. Обыкновенный волосозуб <i>Trichodon trichodon</i> (Tilesius, 1813).....	263
4.5.61. Тихоокеанская песчанка <i>Ammodytes hexapterus</i> (Pallas, 1814).....	264

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

5.1. Краткий очерк истории формирования п-ова Камчатка и его ихтиофауны.....	271
5.2. Общая зоогеографическая характеристика современной ихтиофауны Камчатки.....	293
5.2.1. Морские рыбы.....	294
5.2.2. Анадромные рыбы.....	298
5.2.3. Пресноводные рыбы.....	305
5.3. Географические и экологические особенности распространения рыб в эстуариях Камчатки.....	311
5.4. Значение эстуариев в формировании биоразнообразия ихтиофауны на п-ове Камчатка.....	326
5.4.1. Морская ихтиофауна.....	326
5.4.2. Анадромные рыбы.....	330
5.4.3. Пресноводная ихтиофауна.....	341
5.4.4. Чужеродные виды рыб.....	357
5.5. К вопросу о значении речного стока в зоогеографии пресноводных рыб.....	362
5.6. Проблемы сохранения биологического разнообразия эстуарной ихтиофауны Камчатского края.....	376

ЗАКЛЮЧЕНИЕ	390
ВЫВОДЫ.....	391
СПИСОК ОСНОВНЫХ СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ.....	394
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	396

ВВЕДЕНИЕ

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 (Аннотированный каталог..., 1998), а остальные населяют, преимущественно, прилегающие моря (Парин и др., 2014; 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; Саускан, 2020).

Несмотря на то, что биологическое разнообразие ихтиофауны России в целом уже известно, о видовом составе 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 (Богущая, Насека, 2004; Романов, 2014; Дылдин и др., 2022; 2023; Dyldin et al., 2024; 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; Карпенко, 1983, 1998; Матюшин, 1989; Токранов, 1994; Токранов, Максименков, 1994; Никифоров, 2001; Барабанщиков, Магомедов, 2002; Матковский, 2006; Максименков, 2007; Долганов, Земнухов, 2007; Земнухов, 2008; Карасев, 2008; Кудерский и др., 2008; Матишов и др., 2006, 2017; Павлов и др., 2001, 2009, 2016; Колпаков, Милованкин, 2010; Кузнецов, 2014; Федорец, 2014; Колпаков, 2018; Барабанщиков, 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 уже 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 видового разнообразия и естественного воспроизводства лососевых рыб (Атлас-определитель..., 2015; Есин, Маркевич, 2017). 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) (Богданов и др., 2005; Антонов, 2011; Дьяков, Бугаев, 2023). Поэтому рыбные ресурсы всегда были основой экономики этого региона (Слюнин, 1900; Прозоров, 1902; Полутов, 1960; Социально-экономический..., 2021).

Ихтиологические и рыбохозяйственные исследования на Камчатке имеют многовековую историю (Токранов, 2004), а их результаты сейчас являются научной основой для рационального хозяйственного освоения богатейших рыбных ресурсов этого региона (Богданов и др., 2005; Балыкин, 2006; Антонов, 2011). 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 (Шейко, Федоров, 2000).

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 (Гребницкий, 1880; Попов, 1935; Виноградов, 1949а, б; Матюшин, 1982, 1989; Токранов, 1994; Василец и др., 1998; Токранов, Бугаев, 2001; Токранов, Шейко, 2002, 2015; Карпенко, 1998; Максименков, 2007; Павлов и др., 2009, 2015, 2016; Маркевич, Панфилова, 2014; Токранов, Мурашева, 2017, 2018б,

2021; Саушкина, 2019; Роров, 1933; и нек. др.). 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 отдельных эстуариях Камчатки, вместе с тем эти наблюдения были локальными и не рассматривали эстуарную ихтиофауну 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 биоразнообразия 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 нагула, 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, биологическом разнообразии и экологии рыб в эстуариях Камчатки в региональном масштабе. В том числе: установлены основные абиотические факторы, определяющие формирование сообществ рыб в эстуариях; 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 географические 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 биологического разнообразия, 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 биоразнообразия 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.

Статьи в журналах, рекомендованных 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., Колomeйцев, 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 Таловка (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 Крутого-рова 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 прибрежье основных бассейнов воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* 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.**, Esin, E.V., 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 запасов 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 дрейтерному 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: Камчат-пресс, 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: Kamchat-NIRO, 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. матер. 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. матер. 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., Коломейцев, В.В. Факторы, влияющие на распределение, миграции, и промысел тихоокеанских лососей в эстуариях и прибрежной зоне Камчатки // Лососевые рыбы: биология, воспроизводство, промысел: матер. 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: матер. 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]. Матер. 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.

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 исследований, изложенные в настоящей работе, 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), а также 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. Сергею Львовичу 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. Отдельная благодарность сотрудникам различных научных и коммерческих организаций, которые в отдельные годы принимали участие в организации и проведении наших полевых исследований или участвовали в обработке и анализе их результатов: студентам Д.А. Никулину, М.Н. Штремель, А.А. Сазонову, П.Н. Терскому, А.Н. Василенко, А.А. Калугину, А.В. Северину; инженерам С.И. Субботину, К.А. Козлову, Р.С. Галямову, А.П. Лозовому, А.В. Кожевникову, Г.В. Базаркину, А.В. Морозовой, Л.Н. Смородиной, К.В. Богдановой, М.В. Жаравину, В.Е. Кошелю; научным сотрудникам к.г.н. Ф.А. Романенко, к.г.н. О.А. Шиловцевой, Д.М. Глазову, к.г.н. Д.В. Корзину, к.г.н. А.К. Ильясову, к.б.н. Т.С. Шулежко, О.Б. Тепнину, В.В. Коломейцеву; д.б.н. Е.В. Есину, к.б.н. Г.Н. Маркевичу, д.б.н. Т.Е. Буториной, к.б.н. О.Ю. Бусаровой, к.б.н. Е.В. Лепской, к.г.н. Семкину, д.б.н. А.М. Орлову, к.б.н. Васильцу, д.б.н. Максименкову, к.б.н. Е.И. Кальченко, к.б.н. В.Г. Ерохину, к.б.н. Е.А. Шевлякову, д.б.н. А.В. Бугаеву, к.б.н. Е.С. Фадееву, Н.Б. Артюхиной, С.В. Шубкину, к.б.н. О.В. Зикуну, к.б.н. Н.Ю. Шпигальской; ген. дир. ООО «Вывенское» А.В. Трофимову; и др. Персонально также выражаю глубокую благодарность своему научному консультанту д.б.н. А.М. Токранову; а также научным 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. И наконец, особая признательность и глубочайшая благодарность проф. Алану Уитфилду (Alan Whitfield, Dr. of Philosophy, South African Institute for Aquatic Biodiversity NRF-SAIAB University of Grahamstown, Rhodes University ROSS; Grahamstown, South Africa) за целый ряд концепций и идей, а также за 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 настоящей главе рассмотрены основные теоретические предпосылки диссертации, включая определение ключевых понятий и терминов, которые будут использованы в работе. Представлен краткий обзор отечественной и зарубежной литературы и рассмотрено современное состояние изученности темы исследований. В отдельных разделах выполнена классификация и типизация изучаемых природных объектов и явлений, представлены наиболее важные современные результаты и концепции по проблеме. На основании критического анализа указанной информации выявлены отдельные неточности в терминологии, а также предложены собственные поправки к некоторым теоретическим положениям, концепциям и понятиям.

1.1. Основные концептуальные подходы к изучению ихтиофауны эстуариев Камчатки

Биологическое разнообразие ихтиофауны любого географического региона, формируется в результате взаимодействия множества взаимосвязанных процессов разной природы и масштаба (Павлов и др., 2009; Matthews, 1998; Cox et al., 2020) (рис. 1.1–А). Основным механизмом его исторического развития на генетическом и видовом уровнях послужила эволюция рыб, в результате которой образовалось существующее сейчас многообразие видов (Майр, 1968; Никольский, 1980). Состав и разнообразие ихтиоценов в различных регионах мира во многом обусловлены также широкомасштабными палеобиогеографическими событиями, как в далеком, так и в недавнем геологическом прошлом, определившими существующий сейчас ландшафтный облик и характер распространения отдельных видов, сообществ и фаунистических комплексов (Дарлингтон, 1966; Линдберг, 1972; Никольский, 1974а, 1980; Петров, 2020; Cody, 1975; Brown, Gibson, 1983; Briggs, 1995). Биоразнообразие современных сообществ рыб напрямую также связано с локальными экологическими условиями, которые определяют среду их обитания в отдельных географических районах (Никольский, 1974а; Одум, 1975, 1986; Павлов и др., 2009; Matthews, 1998; Cox et al., 2020) (рис. 1.1–Б). Иными словами, биологическое разнообразие – это итог противоречий и компромисс между генетически заложенным потенциалом видообразования и ресурсами среды (Чернов, 1991). И наконец, в современных условиях важнейшим внешним фактором изменения биологического разнообразия природных сообществ стала человеческая деятельность. В результате антропогенного воздействия разрушается или трансформируется среда обитания рыб, уничтожаются одни и вселяются новые (*чужеродные*) виды в экосистемы, нарушается генетическая структура природных популяций и т.п. (Одум, 1975, 1986; Голиков, 1991; Павлов, 1992; Животовский, 2021; Dgebuadze, 2016).

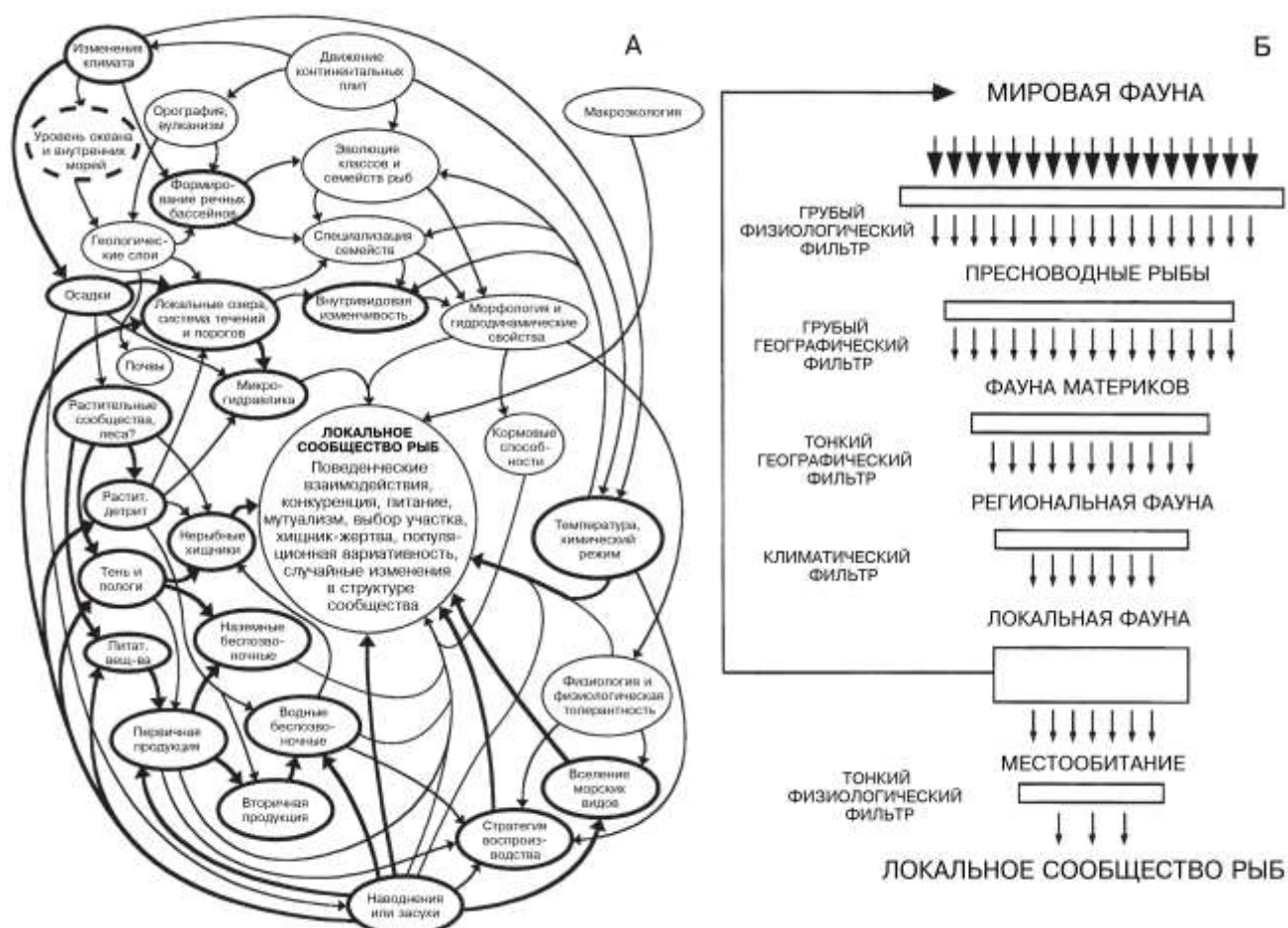


Рис. 1.1. Основные факторы, определяющие состав сообществ пресноводных рыб (А; по Matthews, 1998), а также генерализованная схема формирования биоразнообразия сообщества пресноводных рыб в локальном местообитании на базе системы эколого-биологических «фильтров» различного масштаба (Б; по материалам из Smith, Powell, 1971; Matthews, 1998) (на рисунке А жирным шрифтом выделены факторы с доказанным или весьма вероятным антропогенным влиянием; пунктирная линия вокруг одного из факторов указывает на то, что влияние человека носит предположительный характер).

Если рассматривать ихтиофауну эстуариев, то сейчас известно, что эти водные объекты представляют собой очень изменчивые природные системы, а их существование в геологическом масштабе времени обычно крайне непродолжительно (Паули, 1954; Сафьянов, 1987; McLusky, 1989; Ray, 2005; Treatise..., 2011). По имеющимся оценкам, «время жизни» конкретных эстуарных систем ограничивается несколькими тысячами лет, а существующие сейчас эстуарии даже крупнейших рек мира оставались стабильны только в течение 10–20% времени из последнего миллиона лет (Schubel, Hirschberg, 1978). Поэтому устьевые области рек и эстуарии являются, своего рода, эфемерными элементами побережья, а подавляющее большинство видов рыб, обитающих в этих водных объектах, также следует относить к той же категории (Tuus, 2012; Whitfield, 2019). Если учесть, что согласно палеонтологическим данным, средняя продолжительность существования отдельного вида составляет примерно 5–7 млн лет (Биологическое разнообразие, 2008; Benton, 2015), основное эволюционное развитие рыб, населяющих в настоящее время эстуарии, очевидно происходило за их пределами – в более стабильной морской

или пресной среде. Затем, эти рыбы смогли выработать адаптации к специфическим условиям обитания в устьях рек, а также на распресненных прибрежных участках морей (Паули, 1954; Myers, 1949a; Hedgpeth, 1982; Bilton et al., 2002; Schultz, McCormick, 2013). Следовательно, при изучении формирования биологического разнообразия ихтиофауны эстуариев на передний план выходит проблема влияния различных факторов среды, которые могут или содействовать, или лимитировать возможность использования рыбами этих водных объектов в качестве мест обитания (Blaber, 2000; Vasconcelos et al., 2011; Whitfield, 2019; Fish..., 2022; см. разд. 1.5 ниже).

Исходя из вышеизложенного, в качестве основы для изучения ихтиофауны эстуариев Камчатки послужили методологические подходы, принятые в экологии рыб, которые позволяют не только оценить видовое разнообразие ихтиофауны на исследуемой территории, но и выяснить механизмы его формирования (Никольский, 1974a; Wootton, 1990, 1992; Matthews, 1998).

Основным теоретическим положением экологии рыб (как и «классической» биоэкологии) является представление о единстве организма и окружающей среды. Всякий организм, популяция, вид живет за счет своей специфической среды обитания, которая обеспечивает его развитие и существование (Одум, 1975, 1986; Дроздов, 2011; Ecosystem Ecology, 2010). В современных условиях среда обитания рыб (как и любых других живых организмов) в водных экосистемах (включая устья рек и эстуарии) формируется в результате сложного взаимодействия трех основных элементов: абиотической (неживая среда), биотической (живые организмы) и антропогенной (хозяйственная деятельность человека) (рис. 1.2). Отдельные свойства указанных элементов экосистемы в экологии рыб (как и в общей экологии) принято называть *экологическими факторами* (Никольский, 1974a; Яржомбек, Козлов, 2010; Дроздов, 2011).

Еще одной базовой концепцией экологии рыб (как и биоэкологии), является понятие «местообитание». По определению Г.В. Никольского (1974a): «*Местообитание (биотоп, станция обитания) – это элемент ландшафта, где живет организм, популяция, вид. Иногда некоторыми исследователями именуется средой обитания*».

В случае естественных (диких) популяций и сообществ рыб (как и других водных организмов), их местообитанием (или средой обитания) являются разнообразные водные объекты. В зависимости от жизненной стратегии каждого вида, экологической формы, отдельной популяции или группировки, местом постоянного обитания рыб может служить какой-то один водный объект (ручей, река, озеро, водохранилище, море и т.п.) или несколько водотоков и водоемов или их частей, между которыми рыбы перемещаются (т.е. совершают миграции) в течение жизни (например, в случае анадромных рыб – это миграция из реки в море и обратно). В последнем случае, жизненный цикл отдельной особи, популяции, вида, состоит из последовательной смены биотопов или стаций, условия среды обитания в которых могут коренным образом отличаться и, поэтому требуют специального изучения (Никольский, 1974a).

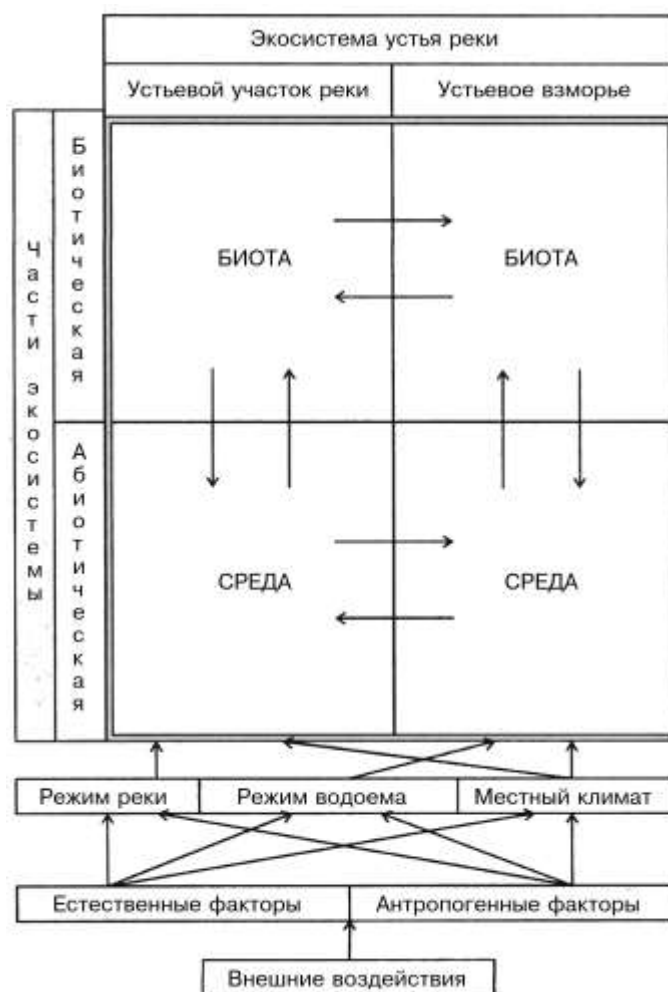


Рис. 1.2. Схема структуры экосистемы устьевой области реки (Михайлов, 1998).

Следует сказать, что все эти закономерности характерны и для рыб камчатских популяций. К примеру, большинство морских рыб прикамчатских вод ежегодно совершают сезонные миграции вдоль побережья Камчатки для нереста, нагула и зимовки (Токранов, 2009; Антонов, 2011; Золотов и др., 2012). Анадромные рыбы рождаются в пресных водах Камчатки, затем скатываются в море для нагула, а после снова возвращаются на нерест в реки и озера полуострова (Куренков, 1984; Атлас-определитель..., 2015). Пресноводные жилые рыбы, обитающие в некоторых реках Камчатки, также совершают сезонные миграции, но обычно только в пределах собственных речных систем (Куренков, 1965; Черешнев, 1996а, 1998). В процессе таких перемещений, многие камчатские рыбы значительную часть времени могут проводить в устьях рек и эстуариях. Некоторые из них (например, типично морские или пресноводные жилые виды) посещают эстуарии только кратковременно, и в основном на ранних стадиях жизни (Черешнев и др., 2001; Максименков, 2007). Отдельные полупроходные рыбы обитают в нижнем течении и эстуариях камчатских рек достаточно длительный период времени и в разные сезоны года, и могут там даже размножаться (Трофимов, 2004а, Атлас-определитель..., 2015). Для всех анадромных рыб Камчатки, эстуарии рано или поздно становятся или местами нагула, или транзит-

ными водоемами, через которые они мигрируют из рек в море и обратно (Бирман, 1985; Карпенко, 1998). Во время таких миграций эти рыбы играют ключевую роль в структуре эстуарных и прибрежных экосистем, а на завершающем этапе жизни во время анадромной миграции они имеют важнейшее экономическое и социальное значение для населения Камчатки как основные объекты промышленного, потребительского и спортивно-любительского рыболовства на полуострове. Таким образом, роль эстуариев в жизненном цикле многих камчатских рыб может быть очень многогранной и во многом зависит от биологических и экологических особенностей каждого вида, района воспроизводства, а также их промыслового значения.

Поскольку именно устья рек и эстуарии являются объектами нашего изучения, и в основном будут рассматриваться в качестве местообитаний рыб, в первую очередь необходимо рассмотреть основные экологические особенности этих водных объектов.

1.2. Определение понятий «эстуарий» и «устьевая область реки»

Понятие «эстуарий» широко распространено в научной литературе, начиная с середины XX в. (Pritchard, 1952), и сейчас его активно применяют гидрологи, геоморфологи, биологи, экологи и другие специалисты как у нас в стране, так и за рубежом. Вместе с тем до сих пор не существует общепринятого взгляда на эти природные объекты. Поэтому следует дать общее определение этого термина, а также уточнить его понимание с точки зрения наших научных представлений.

Термин «эстуарий» произошел от латинского слова *aestus*, означающего «тепло», «кипение» или «прилив» (прилагательное *asetuarium* означает «приливной»). В Оксфордском словаре слово «эстуарий» определено как: «*приливное устье великой реки, где прилив встречается с течением*». В словаре Вебстера это определение более специфично: «*(a) участок устья реки или озера, где прилив встречается с течением; чаще всего, рукав моря в нижней части реки; лиман. (b) в физической географии – затопляемое устье реки, вызванное притоном земли вблизи побережья*» (цит. по: Estuarine Ecology, 2012).

В последнем издании Большой российской энциклопедии дано следующее определение: «**ЭСТУА́РИЙ** (от лат. *aestuarium* – затопляемое устье реки), однорукавный, воронкообразный, суживающийся к вершине залив, образующийся в результате подтопления низовьев речной долины и преобразованный воздействием волнового, речного и приливного факторов. Формируется, когда приносимые рекой наносы удаляются морскими течениями или приливными движениями, а прилегающая часть моря имеет большие глубины; в таких случаях даже при большом выносе наносов они не откладываются на устьевом участке. Эстуарий представляет собой, по сути, устье реки, расширяющееся в сторону моря. Устья в виде эстуария имеют реки Енисей, Темза и многие др.» (Эстуарий, 2017).

Из представленных определений становится понятно, что дать эстуарию одно «базовое» научное описание трудно, поскольку это очень сложный природный объект. Причем данные описания отражают исключительно физико-географические или гидролого-морфологические характеристики этих водных объектов (рис. 1.3). По мнению Дж. Дэй и др. (Day et al., 1989; *Estuarine Ecology*, 2012), это обусловлено тем, что первыми определили и классифицировали эстуарии геологи и физические океанографы, поскольку во многих отношениях наиболее характерными чертами этих водных объектов являются именно их физические и геоморфологические свойства. Однако по мере развития научных представлений об эстуариях число таких определений все возрастало, и в настоящее время в мировой литературе насчитывается несколько десятков дефиниций понятия «эстуарий»¹. Впрочем, большинство таких дефиниций чаще всего основаны на том научном подходе, который используют специалисты различных областей знаний, исходя из задач собственных исследований (физика, химия, география, биология, экология и т.п.) (Elliott, McLusky, 2002; *Estuarine Ecology*, 2012).

История развития представлений об эстуариях, а также проблемы их определения и районирования детально были рассмотрены во множестве отечественных и зарубежных публикаций (Хлебович, 1986; Сафьянов, 1987; Михайлов, 1997; Колпаков, 2018; Perillo, 1995; Elliott, McLusky, 2002; Wolanski, Elliott, 2016; и др.). В частности, в российской работе (Михайлов, Горин, 2012) было показано, что учение о районах активного взаимодействия речных и морских вод начало развиваться в мировой гидрологической науке с середины XX века (Самойлов, 1952; Полонский и др., 1992). Впоследствии за рубежом это учение оформилось в концепцию «эстуария», а в России – в концепцию «устьевой области реки» (Михайлов, 1998). В целом эти под-



Рис. 1.3. 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; рис. модифицирован на основании иллюстраций из Perillo, Piccolo, 2011; Wolanski, Elliott, 2011).

¹ – Например, в работе Perillo (1995) говорится о существовании 41 определения эстуариев.

ходы дополняют друг друга, но в некоторых частных случаях между ними существуют противоречия (Михайлов, Горин, 2012). В указанной статье на основе известной дефиниции Д. Притчарда (Pritchard, 1967) были предложены новые определения эстуария и устьевой области реки, а также новые гидролого-морфологические схемы районирования этих водных объектов, которые бы учитывали концепции эстуария и эстуарных процессов, широко распространенные в зарубежной научной среде, и отечественное учение об устьевых областях рек и устьевых процессах (рис. 1.4). Следует подчеркнуть, что эти определения базируются в том числе и на результатах многолетних исследований эстуариев и устьевых областей рек на территории Камчатского края (Горин, 2009, 2012). Именно на их основе была впоследствии выполнена гидролого-морфологическая типизация эстуариев этого региона (см. разд. 3.4 ниже).

Согласно этому определению, *«эстуарий – это полузамкнутая система водотоков и водоемов в пределах устьевой области реки, 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).

Из представленного определения ясно, что эстуарий – природная система, в которой очень сильно влияние извне, прежде всего, со стороны реки и моря (рис. 1.5). Поэтому чтобы понимать процессы, происходящие в эстуарии, необходимо хорошо представлять себе «жизнь» сопряженных с ним участков реки и моря. Эта мысль лежит в основе концепции устьевой области реки и устьевых процессов, разработанной в нашей стране².

Суть этой концепции выражается в следующем (по Михайлов, Горин, 2012). *Устьевая область реки (сокращенно УОР, синоним – устье реки) – это особый географический объект, охватывающий район впадения реки в приемный водоем (океан, море, озеро), сформировавшийся, существующий и развивающийся благодаря устьевым процессам: динамическому взаимодействию, смешению и внутримассовой трансформации водных масс реки и приемного водоема, отложению и переотложению речных и морских (озерных) наносов. Устьевая область реки может включать в себя до четырех частей: устьевой участок реки (нижний отрезок реки, подверженный воздействию приливов и/или нагонов), эстуарий, дельту, а также устьевую зону приемного водоема (часть приемного водоема, в пределах которой существенно влияние речного стока). УОР характеризуется специфичностью морфологического строения,*

² – Впервые словосочетание «устьевая область реки», по-видимому, появилось в трудах российского гидролога В.Н. Лебедева, который изучал устье р. Камчатки в начале XX в. (Лебедев, 1919). Используя это словосочетание, он хотел подчеркнуть специфичность гидрологических и морфологических условий в устье этой реки, которые, как он справедливо считал, связаны с «совместным действием реки и моря» (цит. по Михайлов, Горин, 2012). Таким образом, наблюдения, полученные на Камчатке, сыграли весьма важную роль в становлении гидрологии как отдельной науки в нашей стране (Самойлов, 1952; Полонский и др., 1991; Михайлов, 1998).

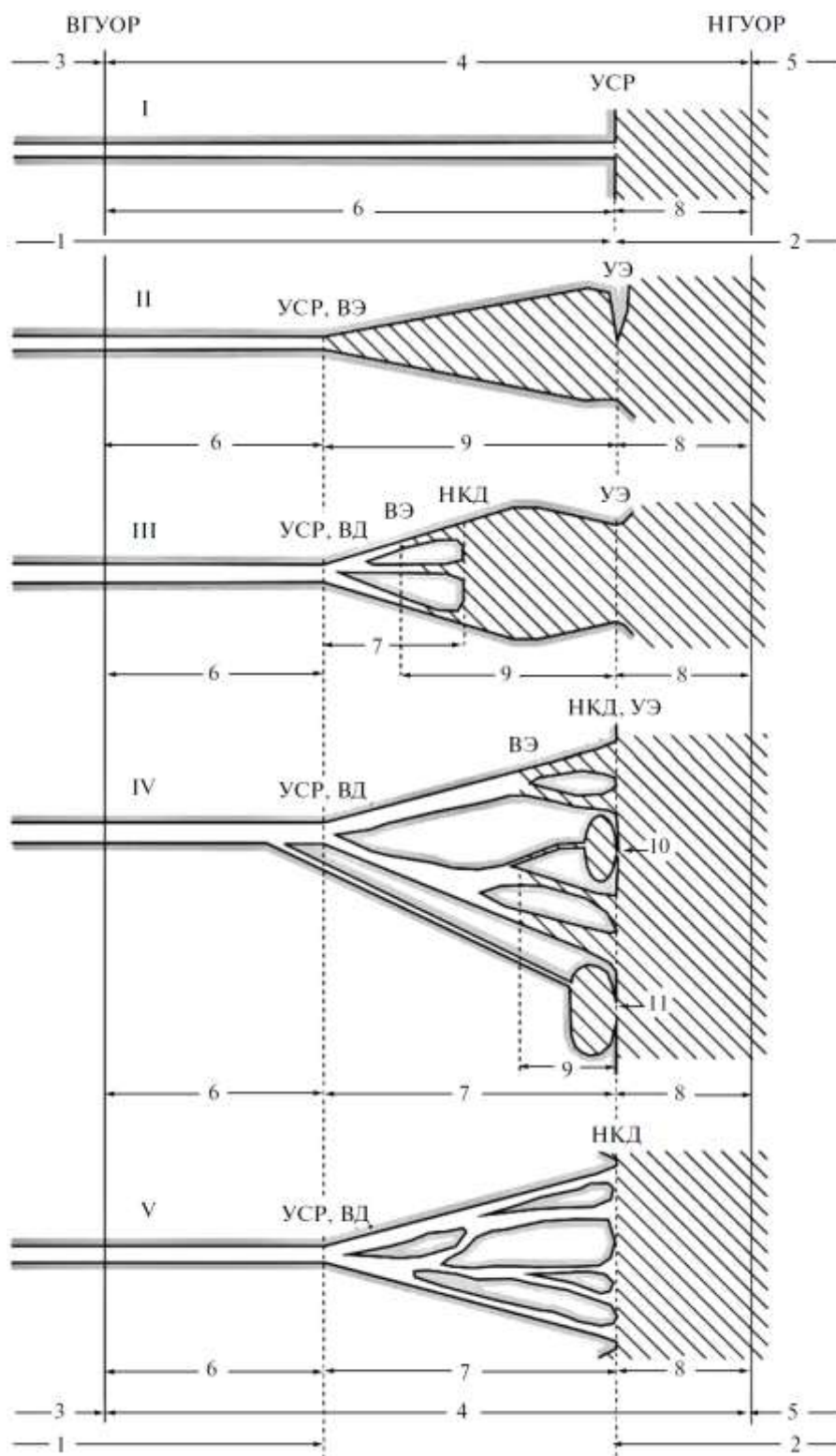


Рис. 1.4. Схема типизации и районирования устьевых областей рек (УОР). Типы УОР: I – простая (П); II – эстуарная (Э); III – эстуарно-дельтовая (с дельтой выполнения) (ЭД); IV – дельтово-эстуарная (с дельтой выдвижения) (ДЭ); V – дельтовая (Д): 1 – река; 2 – приемный водоем (океан, море, озеро); 3 – приустьевой участок реки; 4 – устьевая область реки (УОР); 5 – предустьевое пространство приемного водоема (океана, моря, озера); 6 – устьевой участок реки (УУР); 7 – дельта реки (ДР); 8 – устьевая зона приемного водоема (океана, моря, озера) (УЗПВ); 9 – эстуарий реки (ЭР); 10 – устьевая лагуна (дельтовая); 11 – устьевая лагуна (придельтовая); ВГУОР – верхняя граница УОР; НГУОР – нижняя граница УОР; ВД – вершина дельты; НКД – нижний край дельты; ВЭ – вершина эстуария; УЭ – устье эстуария; УСР – устьевой створ реки. Штриховкой выделена зона смешения водных масс реки и приемного водоема (океана, моря, озера) (из Михайлов, Горин, 2012).

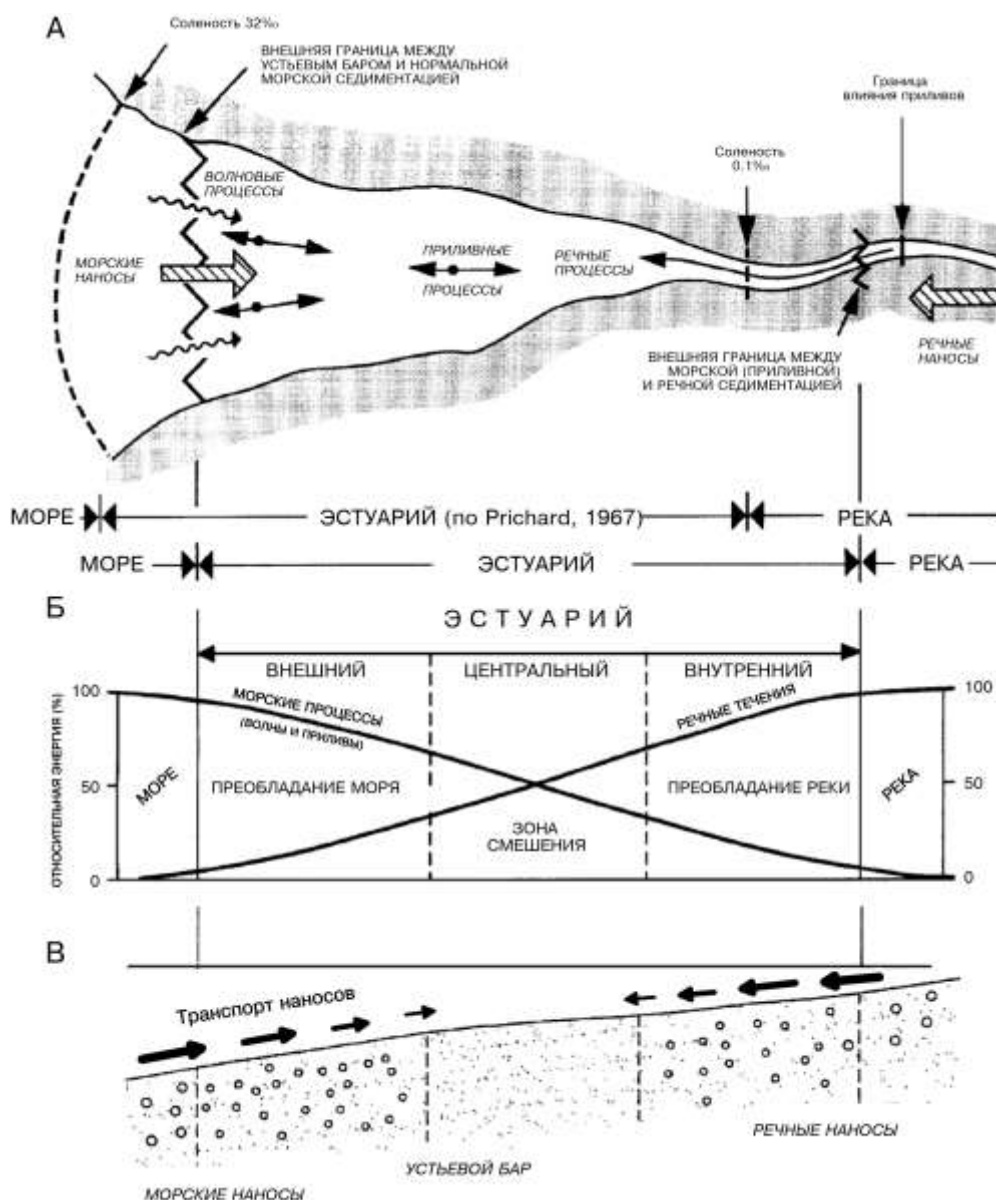


Рис. 1.5. Схематическое изображение основных гидролого-морфологических устьевых процессов, действующих в типичных эстуариях (А), результирующая трехсторонняя зональность границ (Б), а также обобщенная схема переноса донного материала (В). Внутренняя «речная» граница эстуария в соответствии с представленной схемой почти всегда проходит на суше от значения солености 0,1‰, однако внешняя «морская» граница может проходить как по суше (как показано на этом рисунке), так и по морю до значений солености воды до $\approx 32\text{‰}$ (по данным из Dalrymple et al., 1992).

гидрологического режима и, как следствие, состава и структуры населяющих ее сообществ живых организмов. УОР представляет собой гидрологический, морфологический, седиментологический, геохимический и биологический барьер между рекой и приемным водоемом (цит. по: Михайлов, Горин, 2012).

Таким образом, с точки зрения физической географии, эстуарии и устьевые области рек – это очень сложные и динамичные природные объекты, которые находятся под воздействием целого комплекса разнообразных 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.). Через эти границы на эстуарии передаются все естественные и антропогенные изменения в речном бассейне или в прибрежной зоне моря (Сафьянов, 1987; Полонский и др., 1992; Михайлов и др., 2009; Михайлов, 1997, 1998; Dalrymple et al., 1992; McLusky, Elliott, 2004; *Estuarine Ecology*, 2012; Wolanski, Elliott, 2016; и др.) (рис. 1.5).

1.3. Краткий обзор современных представлений об экологии эстуариев

Поскольку эстуарии – это уникальные водные объекты, которые находятся под воздействием комплекса разнообразных экологических факторов (как природного, так и антропогенного происхождения), они представляют большой интерес для специалистов из различных отраслей науки. Поэтому в последние полвека во многих странах мира (в том числе и в России) были проведены детальные исследования этих водных объектов, в том числе изучены и основы экологии эстуарных экосистем (Day et al., 1989; *Estuarine Ecology*, 2012; McLusky, Elliott, 2004; и др.). Наиболее интенсивно такие исследования начали развиваться во второй половине XX в., когда в процессе увеличения населения в прибрежных районах и роста влияния человечества на природные процессы существенно возрос общественный интерес к проблемам охраны окружающей среды (Одум, 1975, 1986).

В результате были изучены основные принципы и механизмы воздействия разнообразных экологических факторов на биологические сообщества эстуариев. К настоящему времени международная библиография, посвященная этим вопросам, насчитывает уже десятки (если не сотни) тысяч публикаций, среди которых множество крупных обобщений (Хлебович, 1974; Сафьянов, 1987; Михайлов, 1998; Состояние..., 2005, 2009; Матишов и др., 2006; Экосистема..., 2008; Столяров, 2011, 2017; Михайлов и др., 2018; Reid, 1961; Day, 1964; *Estuaries*, 1967; Green, 1968; Barnes, 1974; Stickney, 1984; Day et al., 1989; Patrick, 1994; Little, 2000; McLusky, Elliott, 2004; *Estuaries...*, 2012; *Estuarine Ecology*, 2012; *Encyclopedia...*, 2016; Wolanski, Elliott, 2016; *Coasts and Estuaries...*, 2019; и мн. др.). Наиболее масштабным из них является изданная международным коллективом авторов в 2011 г. сводная монография «*Трактат об эстуариях и побережьях*» («*Treatise on Estuarine and Coasts*»), которая состоит из 12 томов и насчитывает более 4500 страниц (Treatise..., 2011). Также можно упомянуть две серии ежегодных изданий, первая из которых публикуется международным издательством Springer, начиная с 2014 г., в рамках проекта «*Эстуарии мира*» («*Estuaries of the World*») и к настоящему моменту насчитывает уже более 10 томов (*Estuaries...*, 2014–2021). Вторая серия «*Estuarine and Coastal Sciences Series*»

начала публиковаться издательством Elsevier в 2021 г. В рамках этой серии ежегодно планируется издавать по две книги, посвященных различным аспектам изучения эстуарных и прибрежных экосистем (Estuarine..., 2021). Кроме этого, сейчас за рубежом издается несколько специализированных периодических научных журналов, посвященных эстуариям и прибрежной зоне морей (например, европейский «*Estuarine, Coastal and Shelf Science*» и американский «*Estuaries and Coasts*»). Этому способствует деятельность международных научных организаций ECSA (Estuarine and Coastal Science Association) и CERF (Coastal and Estuarine Research Federation).

Чем же интересны эстуарии для экологов, и почему они привлекли к себе такое пристальное внимание? Можно привести лишь несколько ключевых примеров, которые также будут важны и для нашего исследования.

Изначально эстуарии рассматривались как переходные зоны между пресноводными и морскими экосистемами, но вместе с тем отмечалось, что многие из важнейших их физических и биологических характеристик имеют уникальные свойства (Одум, 1975, 1986).

Например, сейчас известно, что биологическая продуктивность эстуарных экосистем – одна из самых высоких среди всех природных сообществ (Сафьянов, 1987; Реймерс, 1990; Алимов, 2000; Schelske, Odum, 1962; Costanza et al., 1997). Надземная первичная продукция эстуариев может составлять 200–3000 гС/м² в год, а подземная – может быть равна надземной, либо превышать ее (Kennish, 2002). Чистая первичная продукция эстуариев, в среднем, сопоставима с продуктивностью коралловых рифов, водорослевых зарослей или влажных тропических лесов, а также примерно в 4 раза выше средней первичной продукции пресноводных экосистем, зон шельфа и апвеллинга в океане, и более чем в 10 раз превышает продуктивность открытого океана (Bolin et al., 1979; Encyclopedia..., 2016) (рис. 1.6). Если в морских и океанических экосистемах основными первичными продуцентами являются планктонные микроводоросли (Бергер, 2007; Charpy-Roubaud, Sournia, 1990), то в эстуариях почти всегда присутствует несколько различных типов первичных продуцентов, включая фитопланктон, погруженные морские травы, бентосные водоросли, солончаковые растения, мангровые заросли и др. (Губелит, 2009; Murray, Wetzel, 1987; Knoppers, 1994; Kinney, Roman, 1998; Dame et al., 2000; Sfriso, Facca, 2007).

Существуют и другие важные различия между экосистемами открытого моря и эстуариями. Во-первых, в море практически весь фитопланктон потребляется животными. Согласно определению Ю. Одума (1975), такая пищевая сеть называется «*пастбищной*». В эстуариях же многие растения умирают и начинают разлагаться до того, как будут потреблены. Этот разлагающийся материал называется *органическим детритом*, а пищевая сеть, которую он обеспечивает, называется «*детритной*» пищевой сетью (Одум, 1986; Wolanski, Elliott, 2024). Таким образом, органический детрит (особенно аллохтонного происхождения, поступающий с речных водосборов) является очень важным источником пищи в трофических сетях эстуариев. Тем не

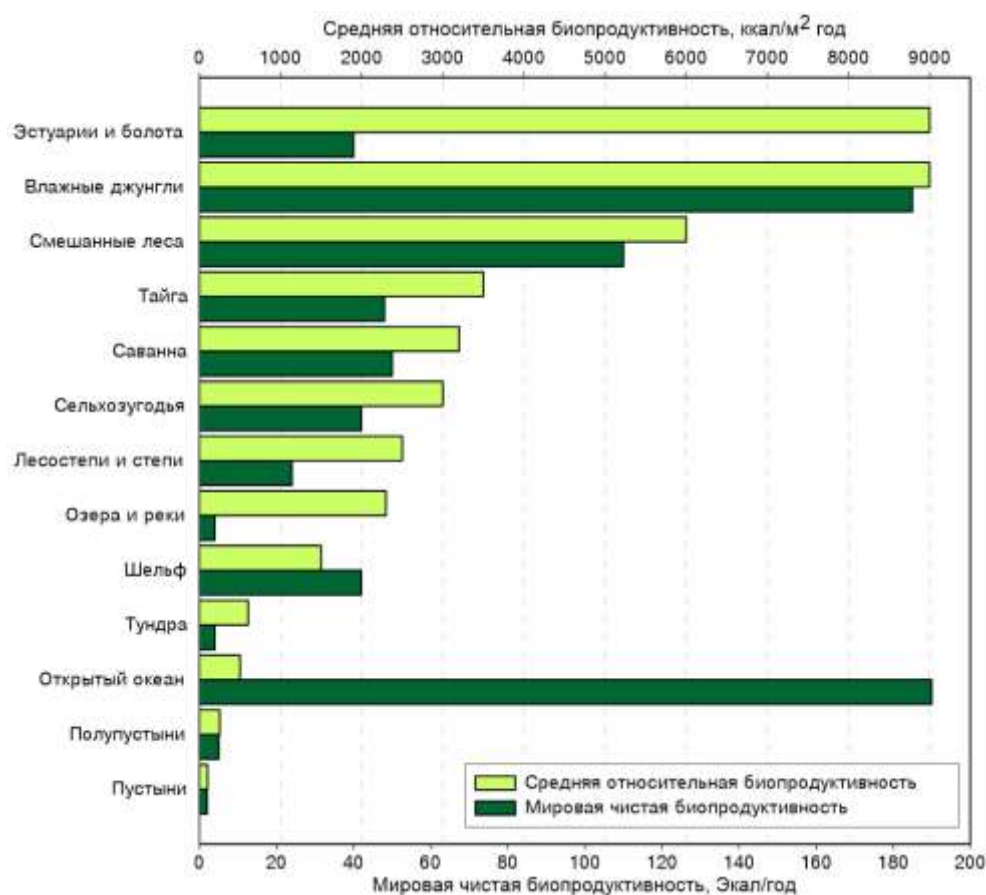


Рис. 1.6. Сравнительная средняя относительная биопроductивность (ккал/м²), а также мировая чистая биопроductивность (представленная как энергия, накопленная продуцентами в процессе фотосинтеза: 1 Экал = 1 эксакалория = 10^{18} калорий) различных экосистем (по данным из Реймерс, 1990).

менее, часть эстуарной пищевой цепи, основанная на фитопланктоне, также образует чрезвычайно сложный комплекс взаимодействий, которую сейчас принято называть «микробной» пищевой сетью (Estuarine Ecology, 2012; Wolanski, Elliott, 2024). Во-вторых, в пищевой структуре эстуариев чрезвычайно важное значение играют донные сообщества, поскольку существует значительный поток неорганических питательных веществ, пищи и энергии из толщи воды на дно эстуария, а также в обратном направлении. В результате, весь этот поток вещества и энергии от фитопланктона, детрита и через бентос сходится к группе высших хищников, которые являются универсалами, питающимися широким разнообразием организмов (рис. 1.7). К таким хищникам относятся, в частности, многие виды рыб, а также другие позвоночные (включая человека). Следовательно, трофическая динамика эстуарных экосистем характеризуется чрезвычайным разнообразием первичных продуцентов; наличием как пастбищных, так и детритных пищевых цепей; высокой степенью взаимодействия между толщей воды и дном; сложной, сильно взаимосвязанной трофической сетью, а также большим количеством кормовых организмов самого широкого профиля (McLusky, Elliott, 2004; Estuarine Ecology, 2012).

Также было установлено, что высокая продуктивность эстуарных экосистем во многом обусловлена их уникальными физико-химическими свойствами. Так, по скорости осадко-

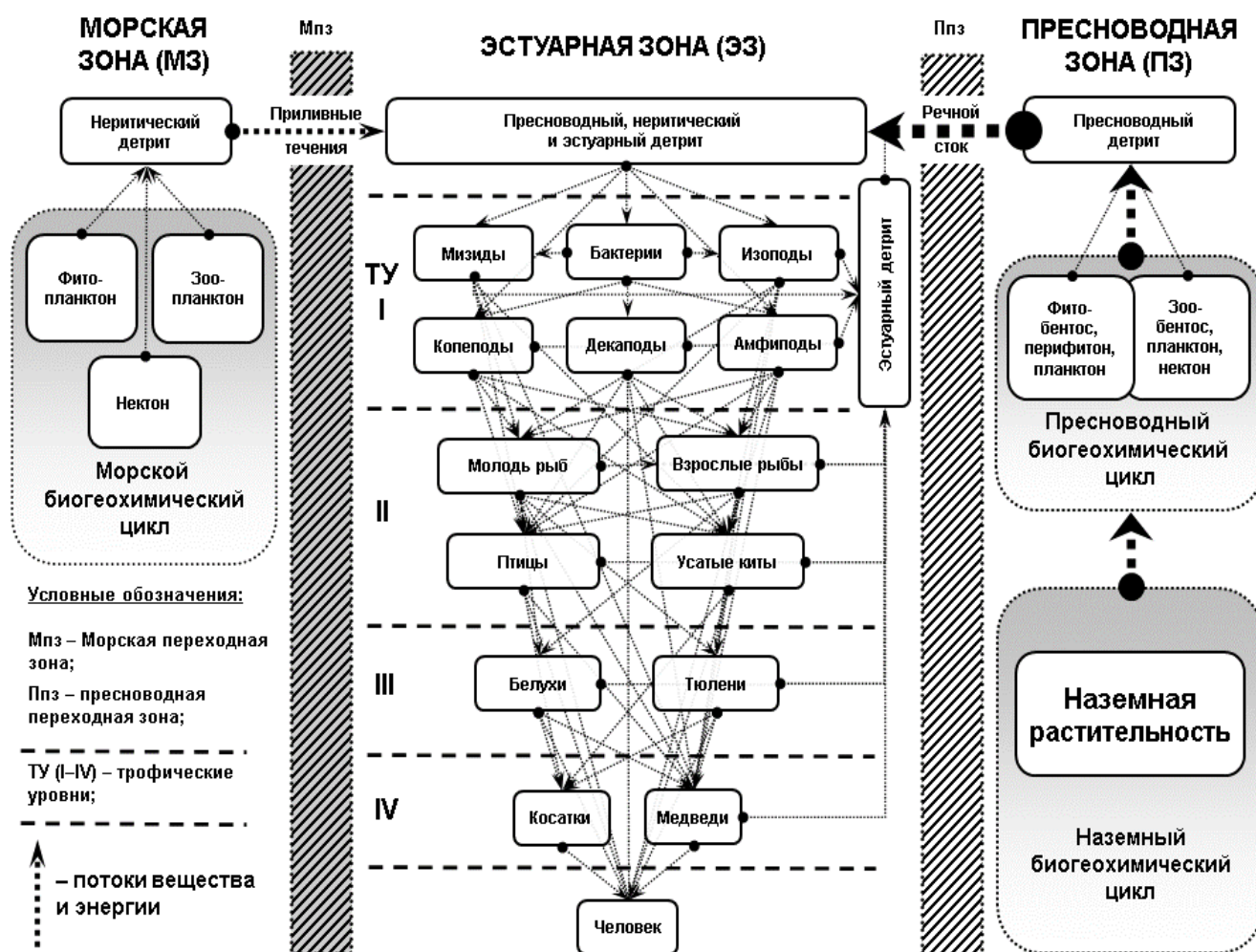


Рис. 1.7. Обобщенная схема трофической структуры гиперприливного эстуария в теплое время года на примере устьевой области рек Пенжина и Таловка (Северо-Западная Камчатка) (по материалам Коваль и др., 2017) (описание отдельных гидролого-экологических зон представлено в разд. 3.5 ниже).

накопления эстуарии, в среднем, в 10^3 – 10^4 раз превышают таковую в океане (Сафьянов, 1987). Для поступающего со стоком вод суши взвешенного и влекомого материала (в том числе природной органики) зона смешения пресной и морской воды представляет непреодолимый физический и геохимический барьер, или, так называемый, «*маргинальный фильтр*» (Лисицын, 1988). В этой зоне происходят значительные по масштабу процессы флокуляции и коагуляции растворенных (коллоидных) и взвешенных веществ, которые дополняются биоассимиляцией и биофильтрацией (рис. 1.8). Поэтому устьевые области (или области маргинальных фильтров), занимающие менее 10% поверхности океана и менее 0,5% по объему, забирают более 90% осадочного вещества, металлов, солей и органики поступающих с суши (Лисицын, 1994; Ray, 2005; Estuarine Ecology, 2012).

Кроме этого, скорости химических преобразований, в том числе биохимических процессов, в эстуариях значительно выше, чем в открытом море. Химический раствор морской воды взаимодействует здесь с обильным набором микроэлементов, неорганических и органических соединений, доставляемых в эстуарий с огромных площадей континентальных водосборов

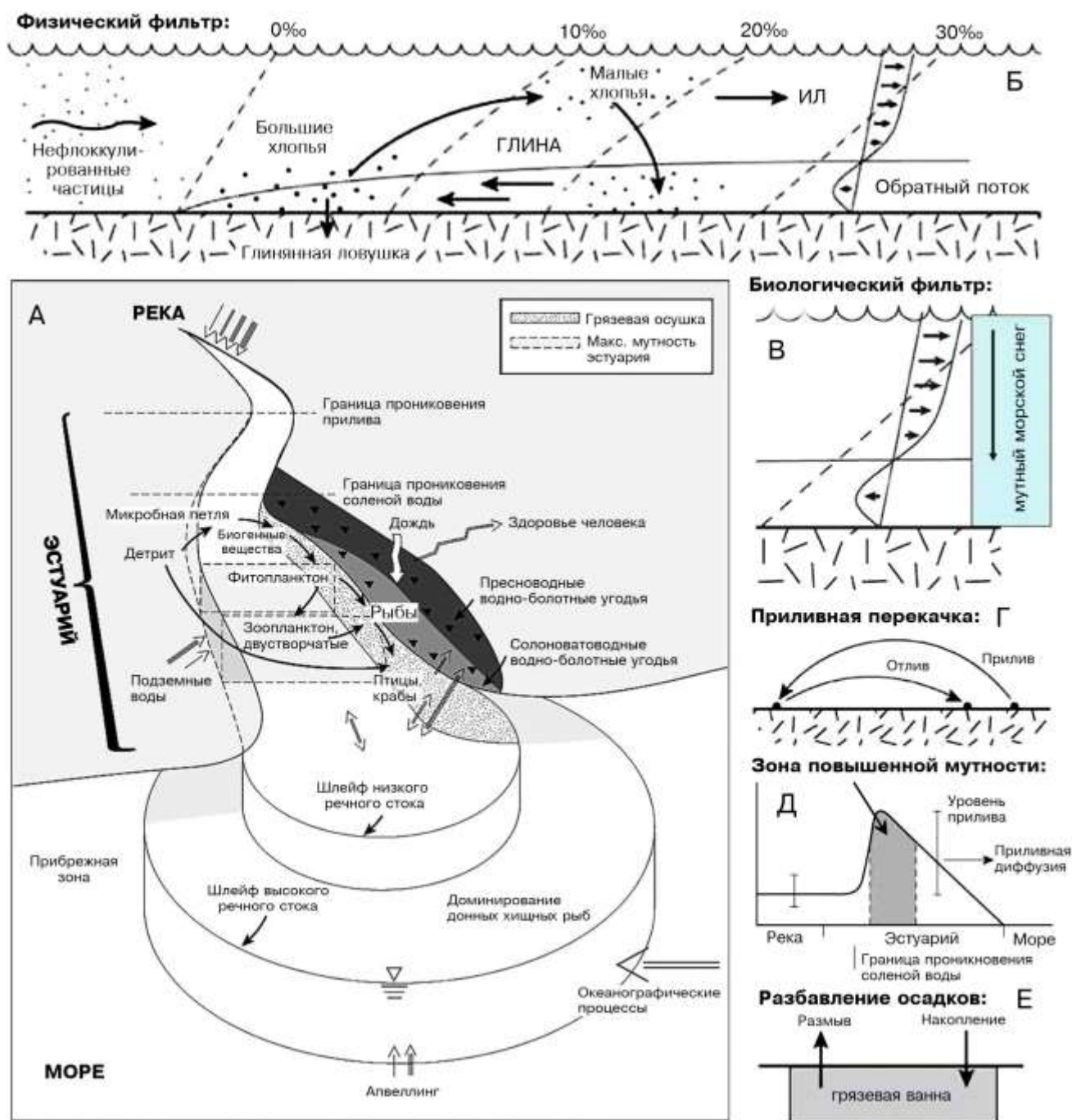


Рис. 1.8. Генерализованная схема основных путей движения воды, мелкодисперсных отложений, биогенных веществ и пищевая сеть в умеренно мутном эстуарии и возможное воздействие на здоровье человека (А), а также схемы отдельных элементов «маргинального фильтра» (Б–Е). Объяснения к рисункам: Б – при достижении морской воды (соленость показана в ‰) взвешенная речная грязь встречает физический фильтр; частицы грязи флокулируются и образуют большие хлопья вблизи границы проникновения соленой воды; мелкие хлопья уносятся в сторону моря, разрастаются, оседают в придонном слое и переносятся обратно в устье реки в зону максимальной мутности за счет вторичной циркуляции осолоненной воды; иловые хлопья более слабые, легко разрушаются под действием турбулентности и легче экспортируются; В – при достижении более чистой воды, ниже зоны максимальной мутности, образуются большие хлопья илистого морского снега, которые оседают и уносятся обратно в устье реки вторичной циркуляцией осолоненной воды; Г – приливная перекачка преимущественно перемещает осадок обратно на сушу; Д – эти процессы приводят к образованию зоны максимальной мутности; некоторое количество отложений выносятся в море за счет приливной диффузии. Е – основная масса мелких отложений остается в устье, образуя «грязевую ванну», где «новые» речные отложения разбавляются «старыми» осадками. (по материалам Syvitski et al, 2005; Wolanski, Elliott, 2016; рисунок выполнен на основании иллюстраций из Wolanski, 2019).

(Сафьянов, 1987). Разнообразные химические превращения осуществляются не только в пределах водной толщи эстуариев, но и в растворах донных осадков, где имеется значительный диапазон самой основы химической среды – от аэробных до анаэробных условий (Estuarine Ecology, 2012; Wolanski, Elliott, 2016, 2024) (рис. 1.8).

Несмотря на обильное поступление терригенного материала и химической седиментации, эстуарии обладают механизмами компенсации избыточного осадконакопления, поэтому им удается поддерживать собственную стабильность (Wolanski, Elliott, 2016, 2024). Все эти условия определяют благоприятную среду для существования и развития разнообразных аэробных и анаэробных микроорганизмов, участвующих в формировании исключительной первичной продукции эстуарных экосистем, на которую приходится более 30% продукции океана (Лисицын, 1994; Wolanski, Elliott, 2016; и др.) (рис. 1.6).

Крайне интересны и сами по себе биологические сообщества эстуариев. Именно биологи первыми обратили внимание (на основе анализа фаунистического состава) на то обстоятельство, что по мере разбавления в водоеме пресной воды морской некоторые характеристики экосистемы меняются нелинейно (Паули, 1954). Так, А. Ренаме (Rename, 1934, 1940, 1971) на основании данных по бентосным беспозвоночным Балтийского моря выяснил, что основная масса пресноводных животных не встречается при солености выше 5–8‰, тогда как морские виды не проникают, как правило, ниже этих соленостей («Закон минимума видов Ренаме», «Правило Ренаме» или «диаграмма Ренаме») (рис. 1.9–А). Впоследствии «диаграмма Ренаме» была принята в качестве одной из основных «парадигм» эстуарной экологии, и включена во многие монографии и справочные пособия по экологии эстуариев (например, Reid, 1961; Hedgpeth, 1967; Beadle, 1972; McLusky, Elliott, 2004; цит. по Whitfield et al., 2012).

Позже В.В. Хлебовичем (1962, 1965, 1974, 1986, 1989, Khlebovich, 1990; и др.) было показано (рис. 1.9–Б), что этот узкий соленостный диапазон («солевой барьер») является фаунистической границей в тех водоемах, где происходит смешение пресных и морских вод, а также оказывается граничным для самых различных физиологических процессов, включая клеточные и биохимические реакции (Хлебович, 1974). Это представление о барьере «критической солености», послужило основанием О. Кинне (Kinne, 1971) для выделения в водоемах с градиентом соленостей особой *хорогалинной* зоны (или *хорогалиникума*), с уникальным и в высшей степени адаптированным сообществом солоноватоводных гидробионтов, которая разделяет два главных типа водной фауны – пресноводную и морскую (*хорео*, греч. – разделяю). Он же предложил считать хорогалинную зону «ядром» эстуария, что должно было быть включено в определение этой экосистемы (Хлебович, 1974, 1989; Андреева, Андреев, 1990; Kinne, 1971). Исходя из этой концепции, хорогалиникум представляет собой *эктон*, т.е. зону относительно резких изменений окружающей среды, которая создает узкий экологический континуум между двумя

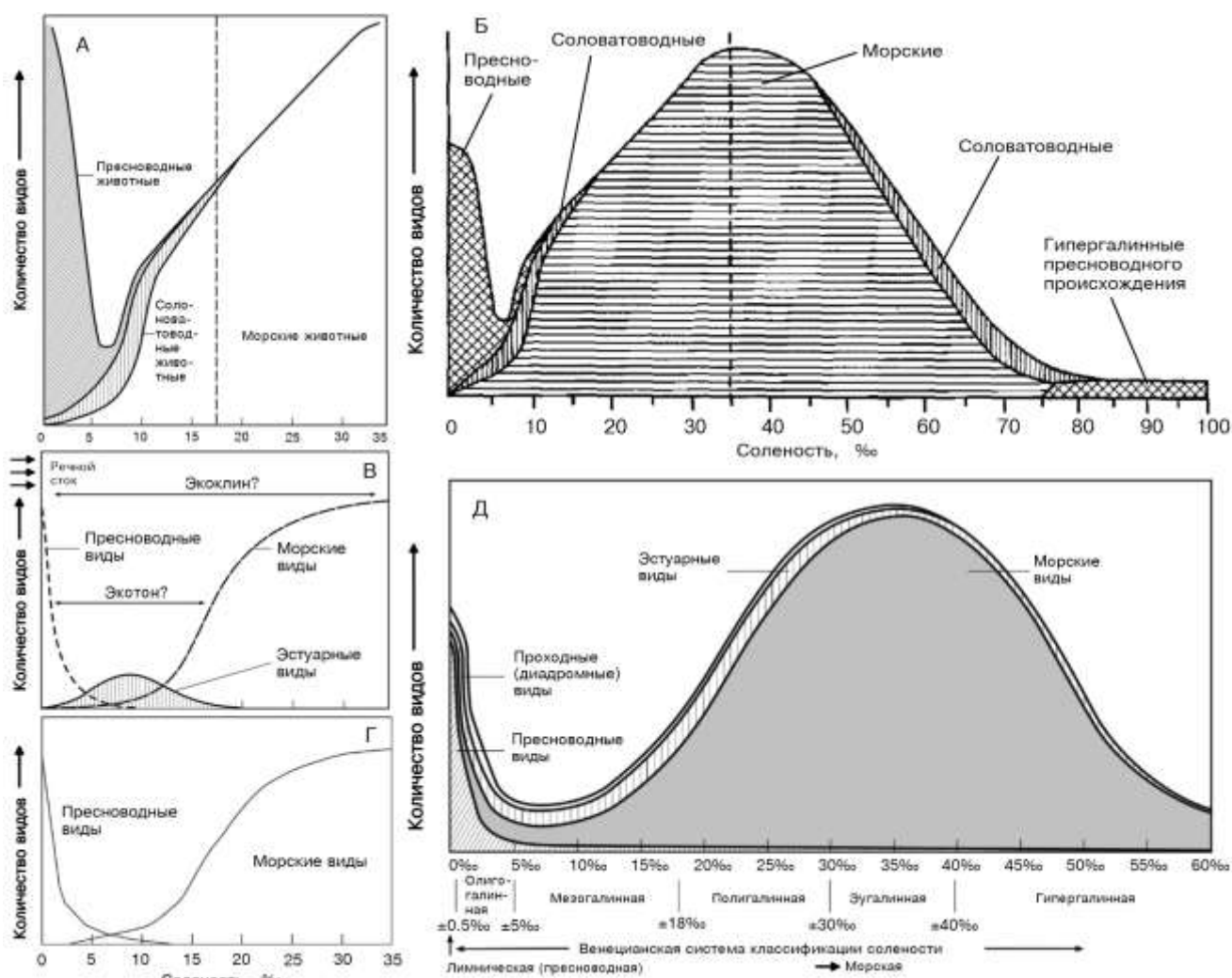


Рис. 1.9. Примеры некоторых концептуальных моделей изменения биологического разнообразия вдоль градиента солености: А – диаграмма Ремане (Renate, 1934) (левая наклонная заштрихованная зона представляет пресноводные виды; вертикально заштрихованная зона соответствует солоноватоводным видам, а белая зона ниже кривой соответствует морским видам; вертикальная пунктирная линия отражает соленость приблизительно равную 50‰ морской воды); Б – состав водной фауны в зависимости от солености (по: Хлебович, 1962) (левая часть графика взята из Renate, 1934, правая составлена на основе списка видов Hedgpeth, 1959); В – отредактированная версия диаграммы Ремане (перерисована из Barnes, 1974) с концепциями экотона и эоклина (из Attrill, Rundle, 2002) («солоноватоводные» виды на этой диаграмме заменены на «эстуарные»); Г – перерисованный вариант предыдущей диаграммы, на которой были удалены эстуарные виды (на основе данных Attrill, Rundle, 2002); Д – концептуальная модель изменения биологического разнообразия вдоль градиента солености в соответствии с Венецианской системой классификации соленостей (The Venice system ..., 1959) от пресноводных до гипергалинных условий (по материалам из Whitfield et al., 2012, 2022a).

различными и относительно однородными типами сообществ (Зданович, Криксунов, 2004). Экотоны высокодинамичны и, как правило, нестабильны, в результате чего образуется экологически стохастическая зона напряжения (*tonus* = напряженность, вызывающий напряжение) (Одум, 1986; Van der Maarel, 1990).

Дальнейшее развитие теории Хлебовича–Кинне, а также новые данные, полученные в последние десятилетия в различных регионах мира показали, что «правило Ренане» не может быть распространено на все эстуарии и все компоненты биоты (например, планктон, макрофи-

ты, или рыб) (Telesh, Khlebovich, 2010; Attrill, Rundle, 2002; Whitfield et al., 2012; и др.). Среди экологов начались дебаты относительно того, как правильно следует рассматривать биологические сообщества эстуариев: как «экотоны», либо как «экоклины». В частности, М. Аттрилл и С. Рандл (Attrill, Rundle 2002), на основании исследований бентосных сообществ эстуария р. Темза, предложили перейти от определения эстуариев как экотонов, и рассматривать их как модель с двумя *экоклинами* (или *экоклиналь*) (рис. 1.9–В). Данная концептуальная модель характеризует экоклиналь как градиентную зону, содержащую относительно разнородные сообщества, которые более экологически устойчивы, чем экотоны. В целом, экоклиналь представляет собой динамическую границу (как пространственную, так и экологическую) между двумя экосистемами и является ответом на постепенные изменения, по крайней мере, одного из основных экологических факторов (например, солености или температуры) (Van der Maarel, 1990). Эстуарий р. Темза очень близко подошел к модели экоклинали, с динамическим изменением экологического континуума вдоль градиента солености от пресной воды до морской. Он имел два перекрывающихся между собой градиента, вызванных основным стрессовым фактором (соленость/речной сток): по направлению от реки к средней части эстуария (для пресноводных видов), и от моря к средней части эстуария (для морских видов). В концептуальной модели эстуария с двумя экоклинами, в зоне смешения пресной и соленой морской воды встречаются пресноводные или морские виды, находящиеся на границах своего ареала, а не собственно эстуарные организмы (Attrill, Rundle, 2002). Это побудило авторов пересмотреть «диаграмму Ремане», удалив оттуда собственно эстуарные виды, аргументируя это тем, что настоящих эстуарных/солонатоводных видов в эстуарии может и не существовать (Barnes, 1989) (рис. 1.9–Г). С тех пор некоторые исследователи начали рассматривать эстуарии как экоклины, и распространять эту концепцию также на другие биологические компоненты эстуариев, в том числе рыбные сообщества (Greenwood, 2007; Muylaert et al., 2009; Vasconcelos et al., 2011).

Параллельно с моделями экотонов и экоклинов, среди эстуарных экологов получила также развитие и концепция относительности и множественности зон барьерных соленостей (Аладин, 1988). Множественный характер барьеров говорит о разграничении ими отдельных водных масс со специфическими физико-химическими свойствами. В пределах водной массы происходит количественное изменение параметров, например, солености, подготавливающее качественный скачок в пределах экологического барьера (Андреева, Андреев, 1990, 2003).

Схожие теоретические положения легли в основу новой концептуальной модели изменения биологического разнообразия вдоль градиента солености, которая впервые была представлена в работе (Whitfield et al., 2012) (рис. 1.9–Д). Эта концепция разработана на основании критического анализа всех имеющихся в настоящее время представлений об изменениях биологического разнообразия в эстуариях, а также на очень большом фактическом материале, полученном в водоемах с различной соленостью на разных континентах, в разных биогеографических

районах, и по многим компонентам фауны (планктон, макрофиты и водоросли, зообентос, рыбы, насекомые и т.п.). Основная ее суть заключается в следующем. В пределах градиента солености можно выделить не одну хорогалинную зону (исходя из «Правил Ренаме»), а несколько зон, которые в соответствии с Венецианской системой классификации соленостей (The Venice system..., 1959), могут быть дифференцированы как: *лимническая* (пресная вода, соленость: $<\pm 0,5\%$), *олигогалинная* (смешанная вода, $\pm 0,5\text{--}\pm 5\%$), *мезогалинная* (смешанная вода, $\pm 5\text{--}\pm 18\%$), *полигалинная* (смешанная вода, $\pm 18\text{--}\pm 30\%$), *эугалинная* (морская вода, $\pm 30\text{--}\pm 40\%$) и *гипергалинная* (гиперсоленая вода, $>\pm 40\%$). Каждую водную массу населяют специфические флора и фауна в соответствии с осморегуляторными возможностями составляющих их видов (Bulger et al., 1993; Attrill, Rundle, 2002; Greenwood, 2007). Поскольку в эстуариях речные условия сложно переплетаются с морскими, состав биологических сообществ отличается крайним экологическим разнообразием (Smith et al., 2008; Elliott, Whitfield, 2011; Whitfield et al., 2012). Так, пресноводные виды обычно распространены в лимнической зоне, но некоторые из них могут выдерживать относительное осолонение до 3–5% (олигогалинная зона). Солоноватоводные виды, к которым относятся большинство живых организмов, сходных с морскими, предпочитают зону смешения водных масс с соленостью от 2–5% до 16–18% (мезогалинная зона). Морские эвригалинные виды, которые во многих приливных эстуариях составляют большинство организмов, распространены в полигалинной зоне. При этом, многие из них исчезают при солености меньше 16–18%, но некоторые переносят соленость $<5\%$. Стеногалинные морские организмы встречаются в основном в эугалинной зоне при соленостях не ниже 25–30% (Наумов, Оленев, 1981; Кафанов, Печенева, 2002; Столяров, 2011; Лабай и др., 2014; Green, 1968; McLusky, 1981; Sconfiatti, Marino, 1989; и др.). Таким образом, для большинства истинно пресноводных и морских видов, зона с резкими градиентами солености («эстуарный барьер») является временным местом обитания, или они попадают туда случайно – например, в результате выноса из рек стоковыми течениями, или поступления из моря с приливами. В то же время некоторые истинно солоноватоводные виды могут постоянно обитать в пределах этой зоны. Общее количество таких видов обычно достигает максимума при солености воды в пределах 5–8%, в то время как видовое богатство организмов пресноводного или морского происхождения в этом диапазоне солености, наоборот, стремится к минимуму (Паули, 1954; Хлебович, 1974, 1986; Telesh, Khlebovich, 2010; Elliott, McLusky, 2002; Whitfield et al., 2012). Поэтому именно солоноватоводные эвригалинные виды живых организмов и следует считать основой собственно эстуарного сообщества гидробионтов (Паули, 1954; Хлебович, 1974, 1986)³. В настоящее

³ – В данном случае следует учитывать, что указанные закономерности характерны, прежде всего, для прикрепленных или малоподвижных бентосных форм (водные растения и водоросли, черви, моллюски, ракообразные, личинки многих насекомых, и т.п.), которые не способны противостоять резким изменениям внешних условий. Из них только виды, имеющие раковину, могут прикрывать ее створки, а роющие формы способны зарываться глубже в грунт и на какое-то время сохранять постоянство внутренней среды (Столяров, 2011). Планктонные орга-

время считается, что эта концепция в наибольшей степени, нежели любые другие, отражает закономерности формирования биологического разнообразия вдоль градиента солености, и может быть использована для эстуариев во всем мире (Wolanski, Elliott, 2016; Fish..., 2022).

Выше в общих чертах были рассмотрены некоторые средообразующие факторы и биологические особенности эстуарных экосистем, теперь следует кратко остановиться на социальном значении этих водных объектов. Общеизвестно, что эстуарии (и устьевые области рек в целом) всегда имели важнейшее значение для человеческого общества (Одум, 1975, 1985; Сафьянов, 1987; McLusky, Elliott, 2004; *Estuarine Ecology*, 2012). На протяжении всего голоцена люди селились у морского побережья и всегда интенсивно использовали богатые природные ресурсы устьев рек, эстуариев и прибрежных районов моря. Сейчас такие районы являются значимыми источниками продовольствия, а реки обеспечивают важные маршруты судоходства. В устьевых долинах многих рек расположены богатые сельскохозяйственные угодья, а в эстуариях – морские порты. Достаточно сказать, что многие крупнейшие городские агломерации мира, в том числе столицы некоторых государств, расположены непосредственно в устьях крупных рек, вблизи речных дельт и эстуариев, или на морском побережье (Токио, Нью-Йорк, Шанхай, Стамбул, Мумбаи, Бангкок, Лондон, Александрия, Рио-де-Жанейро, Калькутта, Амстердам, Санкт-Петербург, и мн. др.).

С самого начала деятельность человека приводила к изменению естественного состояния эстуариев. Так, в доиндустриальную эпоху это было осушение большей части дельты р. Рейн голландцами, а также снижение речного стока, поступающего в Венецианскую лагуну в XII–XVI вв.; трансформация устья р. Нева во время строительства г. Санкт-Петербурга в начале XVIII в., и нек. др. (*Экосистема...*, 2008; McLusky, Elliott, 2004; *Estuarine Ecology*, 2012).

Однако самые радикальные изменения устьев рек и прибрежных морских районов начали происходить в XX в., когда численность населения в прибрежной зоне резко возросла (UNWOA..., 2017). Человеческая деятельность физически изменила прибрежные экосистемы путем осушения и засыпки территорий, строительства дамб, плотин и других сооружений, а также в результате выемки каналов для судоходства, дренирования и доступа к полезным ископаемым (например, нефти), или добычи других природных ресурсов (вода, грунт, минеральное сырье и т.п.) (*Экосистема...*, 2008; Odum et al., 1974; Costanza, 1994; McLusky, Elliott, 2004; *Coasts and Estuaries...*, 2019) (рис. 1.10).

Промышленный, сельскохозяйственный и городской рост привнес в эстуарии большое количество разнообразных техногенных загрязняющих веществ (тяжелые металлы, пестициды,

низмы также максимально зависят от внешних условий, поскольку их постоянной зоной обитания являются отдельные водные массы, которые активно взаимодействуют в эстуариях (Хлебович, 1974; Telesh, Khlebovich, 2010). В отличие от бентоса и планктона, представители nekтона (в основном рыбы), при неблагоприятных условиях могут легко покидать соответствующий участок эстуария. В результате динамического взаимодействия вышеперечисленных экологических группировок на отдельном участке (биотопе) эстуария формируется некое сообщество, а из общей совокупности таких сообществ образуется уже биоценоз эстуария в целом.

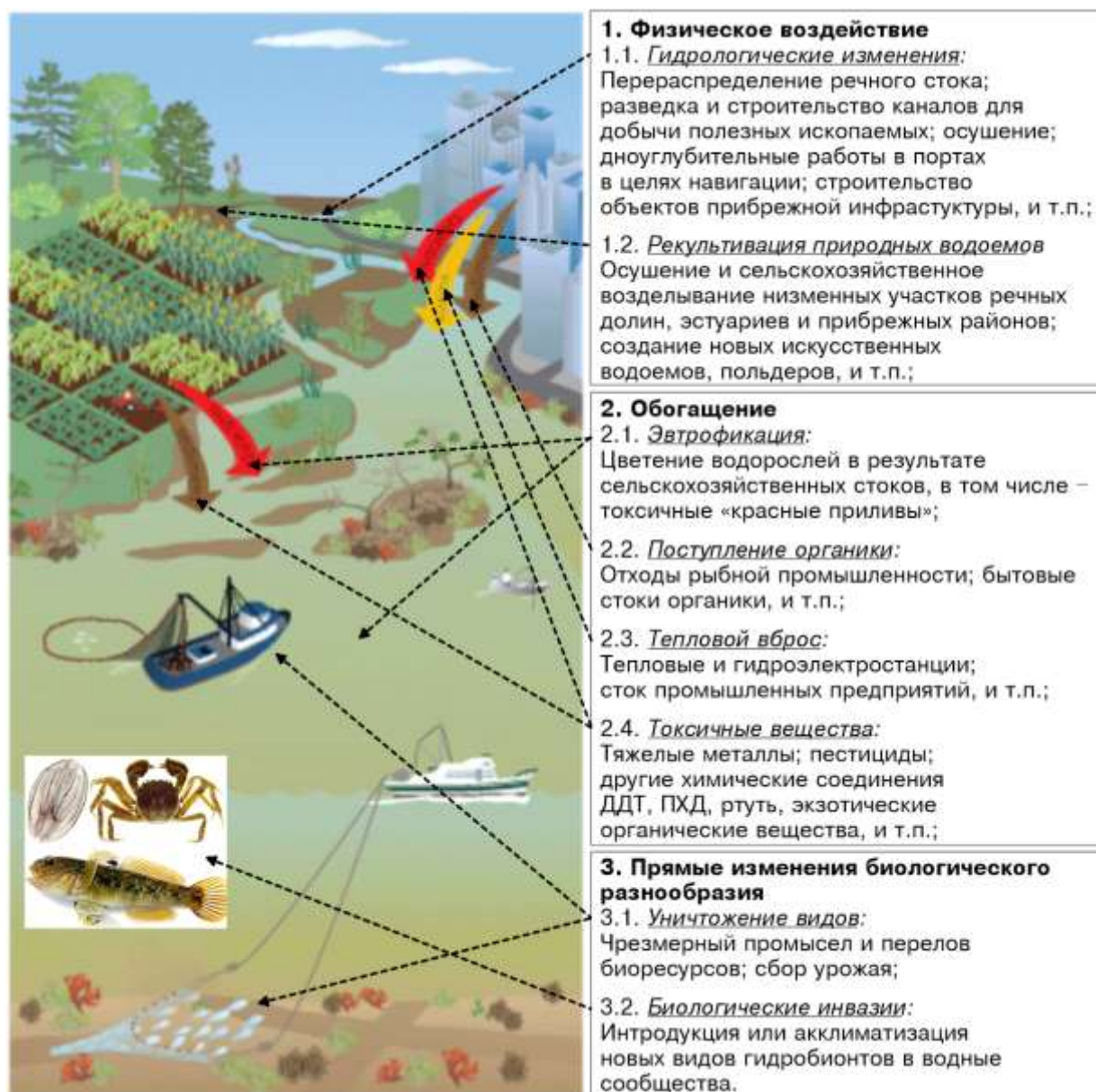


Рис. 1.10. Классификация различных типов антропогенного воздействия, а также некоторые примеры влияния антропогенных факторов на прибрежные экосистемы (рисунок выполнен на основании данных, представленных в монографии Estuarine Ecology, 2012).

поверхностно-активные вещества, нефтяные углеводороды, синтетические материалы, например, пластик и т.п.), которые способны оказывать негативное воздействие на живые организмы (Olsen, Burgess, 1967; Gerlach, 1981; Wolanski, Elliott, 2016; Coasts and Estuaries..., 2019). Интенсивное земледелие в долинах рек, сброс городских бытовых отходов и продуктов рыбопереработки обеспечили поступление в водоемы разнообразных биогенных веществ и органических соединений, которые приводили к эвтрофикации (Состояние..., 2005; Neilson, Cronin, 1981; Coasts and Estuaries..., 2019). Чрезмерный промысел различных водных биоресурсов (водоросли, беспозвоночные, рыбы, водоплавающие птицы и морские млекопитающие и др.), а также интродукция или акклиматизация новых чужеродных видов (рис. 1.10), привели к изменению биологических сообществ эстуариев и прибрежной зоны морей (Матишов и др., 2006; McLusky,

Elliott, 2004; Kennish, 2005; Orth et al., 2006; Withers, Nipper, 2007; Fanning et al., 2011; Yáñez-Arancibia, Day, 2012; Wolanski, Elliott, 2016; Coasts and Estuaries..., 2019; Fish..., 2022; и мн. др.).

Поскольку эффект различных видов антропогенного воздействий на экосистемы устьевых областей рек может постепенно нарастать и быть синергетическим, Ю. Одум охарактеризовал такие последствия человеческой деятельности как: «*коварное изменение окружающей среды эстуариев*» (цит. по Odum, 1970). При этом, существует высокая вероятность того, что в ближайшем будущем все возрастающее давление со стороны экономического развития в прибрежных районах может достигнуть своего предела, в результате чего произойдет драматический кризис экологической устойчивости (Estuarine Ecology, 2012).

Понимая эту проблему, в последние десятилетия ведущие мировые специалисты, изучающие экологию эстуарных и прибрежных экосистем, все чаще высказывают мнение о необходимости разработки и внедрения комплексного экосистемного подхода к изучению и управлению прибрежными районами (Телеш и др., 2009; Harwell et al., 1996, 1999; Twilley et al., 1998; Mitsch et al., 2001; Gentile et al., al., 2001; Reyes et al., 2004; Ko, Day, 2004; Day et al., 2005; 2013; Yáñez-Arancibia et al., 2012; и др.). За рубежом концепция такого подхода получила специальное название «*Комплексное Управление Прибрежной Зоной*» («*Integrated Coastal Zone Management*», ICZM) (Thia-Eng, 1993; Crooks, Turner, 1999; Krishnamurthy et al., 2008; Frank, 2018; и др.) (рис. 1.11). Согласно этой концепции, ICZM представляет собой междисциплинарный, многофункциональный и динамический процесс, посредством которого решения об использовании, развитии и защите прибрежных территорий и их природных ресурсов, должны быть основаны на балансе между хозяйственной деятельностью, климатом и ландшафтом с возможностью регулирования стратегии природопользования в отдельных районах. Проект на базе ICZM должен иметь научную основу и быть направлен на решение различных экологических проблем, а также на оценку экологических рисков и принятие адаптивных управленческих решений и конкретных социальных действий по сохранению или восстановлению окружающей среды (Christensen et al., 1996; Yáñez-Arancibia, 1999, 2004, 2012; Boesch, 2006; Batker et al., 2010; Hinrichsen, 2011; Glaeser, 2019; и др.).

Перспектива устойчивого развития и экономической выгоды в концепции ICZM, рассматриваются как функция экологической целостности, в том числе, в результате поддержания хорошего качества среды обитания, качества воды, биоразнообразия, естественного воспроизводства диких популяций и т.п. Таким образом, обеспечение стабильного состояния экосистем и экологических функций, должны быть неотъемлемой частью любой модели управления с целью интеграции здоровой экологии со здоровой экономикой (рис. 1.12). Этот процесс должен объединять множество структурных компонентов этой системы и вариантов их использования, и координироваться на всех уровнях государственной власти при содействии научных и

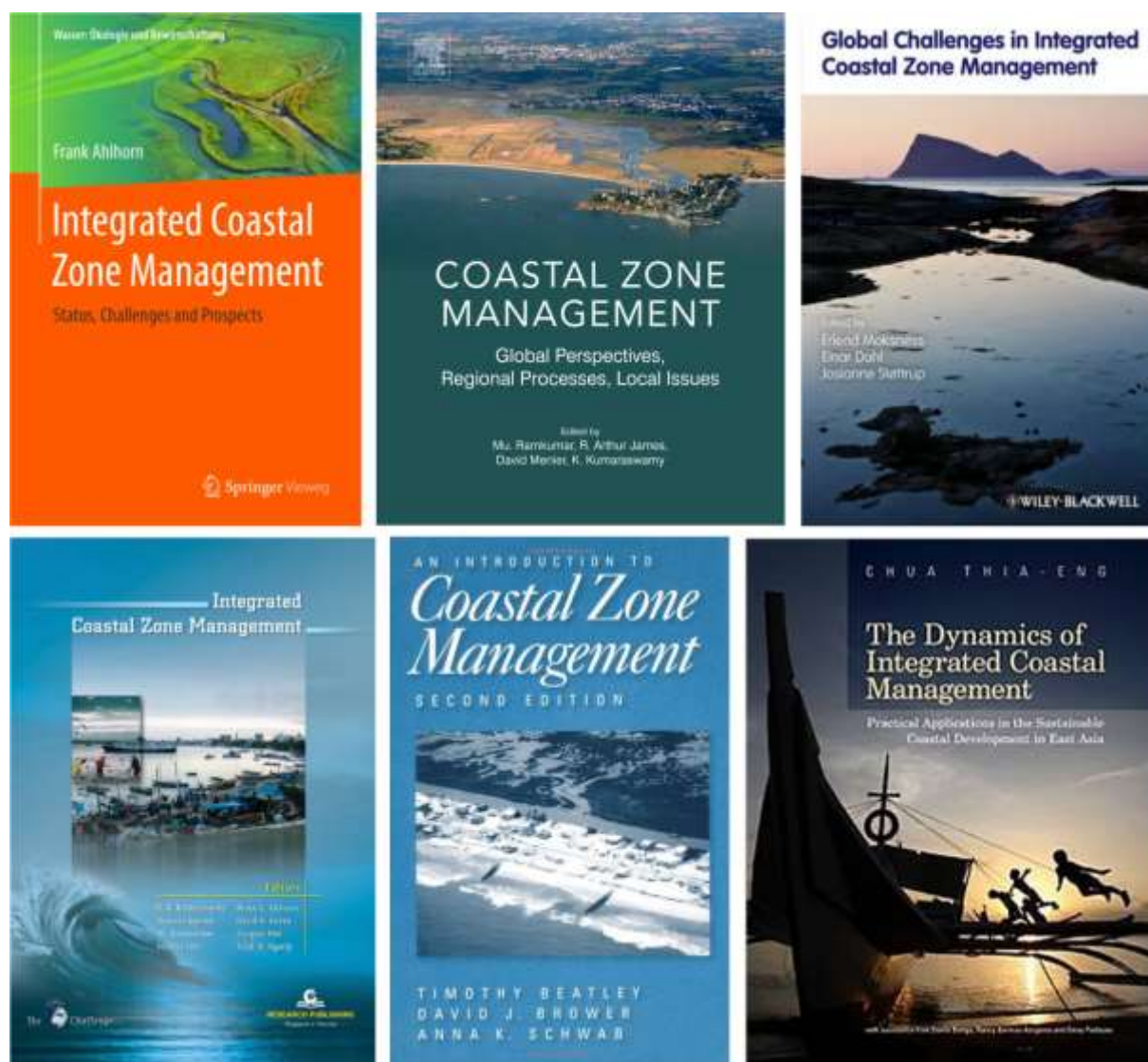


Рис. 1.11. Обложки некоторых монографий, посвященных концепции «Комплексного Управления Прибрежной Зоной» («Integrated Coastal Zone Management», ICZM), изданных ведущими мировыми издательствами в последние годы.

неправительственных организаций и сообществ, и осуществляться в рамках специальных программ по защите, сохранению и устойчивому развитию прибрежных территорий (Costanza et al., 1997; Yáñez-Arancibia et al., 2009, 2011). Поскольку экологическая устойчивость и стабильность экономического развития прибрежной зоны тесно связаны с экономической ценностью природных экосистем и ресурсов (стоимость которых, может быть огромной) – это обстоятельство является ключом к принятию правильных управленческих решений (Yáñez-Arancibia, Day, 2012; Day et al., 2005; Estuarine Ecology, 2012).

Следует отметить, что реализация проектов на базе концепции ICZM уже была начата во многих регионах и государствах мира (Billé, 2008; Krishnamurthy et al., 2008; Moksness et al., 2013; Kosyan, Velikova, 2016; Frank, 2018; Coastal..., 2019; и др.). Основная цель таких проектов – устойчивое управление и защита природных территорий для обеспечения баланса между экологическими, социальными и экономическими факторами и поддержания целостности



Рис. 1.12. Обобщенная схема обратной связи между экологической целостностью и устойчивостью и экономическим развитием прибрежной зоны (Yáñez-Arancibia et al., 2009).

функционирования и сохранения биологического разнообразия прибрежных экосистем, в особенности в условиях глобальных климатических изменений и растущего дефицита энергоресурсов (Wolanski et al., 2019). Вместе с тем реализация проектов ICZM в некоторых странах уже показала, что многие из них могут оказаться неудачными, т.к. они обычно касаются только местных, прибрежных районов, и не учитывают вклад речных водосборных бассейнов в качестве фундаментальной единицы планирования (Wolanski et al., 2006; Estuarine Ecology, 2012).

С учетом этого, совсем недавно организацией ЮНЕСКО был предложен новый подход, основанный на концепции экогидрологии, которая представляет собой междисциплинарную научную область, изучающую взаимодействие между водой и экологическими системами (Chícharo, Chícharo, 2006; Wolanski, Elliott, 2016). Данная концептуальная модель предполагает, что поддержание и устойчивое развитие водных экосистем возможно только в том случае, если эволюционно установившиеся процессы циркуляции воды, питательных веществ и энергетических потоков в водных объектах будут регулироваться и поддерживаться в общесейном масштабе (Zalewsk, Bednarek, 2018).

Резюмируя представленный выше краткий обзор современных концептуальных представлений об экологии эстуарных экосистем, можно отметить следующее. Эстуарии – это, своего рода, уникальные природные лаборатории, в которых происходят непрерывные экологические взаимодействия и превращения. Их функционирование, как и любых других экосистем в современных условиях, определяется взаимодействием множества как естественных, так и антропогенных факторов. С одной стороны, природные фоновые условия во многом определяют

жизнь водной биоты (см. рис. 1.2), но с другой, органическая жизнь (за счет биологических и биохимических процессов), а также человеческая деятельность (за счет трансформации естественного состояния водных объектов), активно воздействует на абиотические свойства экосистемы в целом (Одум, 1976, 1985; Михайлов, 1998; *Estuarine Ecology*, 2012; Wolanski, Elliott, 2016; и др.). При этом эстуарии и устьевые области рек являются районами наибольшей биологической продуктивности и играют исключительную роль в глобальных процессах трансформации вещества и энергии в водных экосистемах. Для населения прибрежных районов эстуарии – это важные районы рыболовства и аквакультуры, а также удобные места для размещения береговой инфраструктуры. Таким образом, благодаря таким уникальным свойствам, эстуарии представляют огромный интерес для специалистов различных отраслей науки, как прекрасные объекты для комплексного изучения механизмов влияния разнообразных экологических факторов на функционирование водных экосистем.

1.4. Состояние изученности ихтиофауны эстуариев

Сообщества рыб – важнейшие компоненты эстуарных экосистем, которые являются неотъемлемой частью их биологического разнообразия, трофических сетей и общей продуктивности, а рыбные запасы и рыболовство в устьях рек всегда имели важнейшее значение для местного населения (Vasconcelos et al., 2011; *Estuarine Ecology*, 2012; Fish..., 2022).

В связи с этим, в рамках комплексных экологических исследований были проведены и специальные работы по изучению ихтиофауны эстуариев. Результаты этих исследований также были представлены во множестве обобщающих публикаций, в том числе в виде больших сводных монографий (Blaber, 1997, 2000; Able, Fahay, 1998, 2010; Whitfield, 1998, 2019; Fishes..., 2002; Fish..., 2022). Однако количество таких работ и объем имеющихся знаний об эстуарной ихтиофауне значительно различаются в отдельных странах и регионах мира (*Estuarine Ecology*, 2012; Harrison, Whitfield, 2022).

Наиболее детальные исследования ихтиофауны эстуариев выполнены в Южной Африке (Whitfield, 1998, 1999, 2019; Harrison, 2005); Австралии (Potter et al., 1986, 1990; Blaber et al., 1995; Blaber, 2000, 2013); США (McHugh, 1967, 1976; Ray, 1997; Ray et al., 1997; Able, Fahay, 1998, 2010); Канаде (Levy, Levings, 1978; Levings, 2016); во многих странах Европы (Великобритания, Португалия, Бельгия, Франция, Нидерланды, Германия, Норвегия, Испания) (Haedrich, 1983; Elliott, Dewailly, 1995; Vasconcelos et al., 2011; Fishes..., 2002; Nicolas et al., 2010). Несколько меньше были охвачены подобными наблюдениями отдельные районы в умеренных водах Южной Америки (Chao et al., 1982; Blaber, Barletta, 2016; Barletta, Lima, 2019); в тропических эстуариях Филиппин, Малайзии, Индии, Бангладеш, Колумбии, Венесуэлы, Бразилии, Мексики (Pauly, 1982; Fish Community..., 1985; Ecology of..., 1987; Pauly, Yáñez-Arancibia,

1985, 1994, 2013; Fauna..., 1998; Blaber, 1997, 2000; Khan, 2003; Evaluation..., 2009; Kannappan, Karthikeyan, 2013), а также в некоторых других регионах мира (Coasts and Estuaries, 2019; Harrison, Whitfield, 2022; Fish..., 2022).

В России исследования эстуарной ихтиофауны выполнялись в значительно меньшем масштабе и охватили преимущественно европейскую часть страны (главным образом, в береговой зоне Черного, Азовского, Балтийского, Баренцева и Белого морей) (Кузнецов, 1960; Ивченко, Носкова, 1985; Экология..., 2001; Пономарев, 2004; Кудерский и др., 2008; Матишов и др., 2017). В эстуариях, расположенных на арктическом побережье Сибири и на Дальнем Востоке (в том числе на Камчатке), подобные исследования проводили только в некоторых районах и лишь эпизодически (Карпенко, 1983, 1998; Иванков и др., 1999; Барабанщиков, Магомедов, 2002; Матковский, 2006; Максименков, 2007; Земнухов, 2008; Колпаков, Милованкин, 2010; Бушуев, Барабанщиков, 2012; Кузнецов, 2014; Лабай и др., 2014; Федорец, 2014; Дылдин, Орлов, 2016; Колпаков, 2018; Барабанщиков, Большаков, 2023; и нек. др.). Причем у нас в стране такие работы практически всегда выполнялись попутно, в рамках крупных комплексных научных проектов (Кузнецов, 1960; Биота..., 1988; Семенов, 1988а, б; Кафанов, Печенева, 2002; Матишов и др., 2006, 2017; Матковский, 2006; Кудерский и др., 2008; Колпаков и др., 2010; Лабай и др., 2014; Экосистема..., 2015; Колпаков, 2018), или были направлены в основном на решение узкоспециальных или прикладных рыбохозяйственных задач (Ивченко, Носкова, 1985; Бирман, 1985; Варнавский, 1990; Замбриборщ, 1990; Экологические..., 1992; Карпенко, 1983, 1998; Андриевская, 1998; Экология..., 2001; Мухаметова, 2008; Волобуев, Марченко, 2011; Кузнецов и др., 2011; Гущин, Шаврина, 2018; Дылдин и др., 2018, 2020, 2022, 2023а, б). Поэтому в российской литературе все еще отсутствуют специализированные сводки по эстуарной биологии и экологии рыб, подобные опубликованным за рубежом.

В этой связи очень показательным является такой факт. В 2022 г. за рубежом была издана коллективная двухтомная монография *«Рыбы и рыболовство в эстуариях: глобальные перспективы»* (Fish and Fisheries in Estuaries: A Global Perspective) (Fish..., 2022). Этот уникальный труд включает более 1000 страниц и содержит все современные знания об ихтиофауне и рыболовстве в огромном количестве эстуариев по всему миру. Авторами данной монографии являются 52 ученых из 14 разных стран мира, а основными редакторами – четыре ведущих мировых специалиста в этой области (А. Whitfield, Южная Африка; К. Able, США; S. Blaber, Австралия; М. Elliott, Великобритания). Российские ученые в этой работе, к сожалению, участия не принимали.

В процессе многолетних исследований зарубежными ихтиологами и экологами были разработаны основные концептуальные подходы, а также выработана специальная терминология, которая сейчас в основном используется за рубежом для описания эстуарной экологии рыб

(Whitfield, 1998, 2019; Fishes..., 2002; Whitfield et al., 2012; Potter et al., 2015; Wolanski, Elliott, 2016; Fish..., 2022). Данные подходы и терминология не всегда согласуются с ее российскими «аналогами», поскольку у нас в стране сам термин «эстуарий» начал широко применяться значительно позже, чем в зарубежной литературе – только в 1970–1980-е гг. (Шубников, 1977; Сафьянов, 1987; Михайлов, 1997, 1998; Михайлов, Горин, 2012). Поэтому ниже представлены основные современные научные представления об условиях формирования сообществ рыб в эстуариях, а также рассмотрена специальная терминология, которая будет использована в нашей работе.

1.5. Условия формирования сообществ рыб в эстуариях

Поскольку эстуарии – это очень динамичные природные системы, нередко находящиеся под повышенной антропогенной нагрузкой, основная задача, возникающая при изучении эстуарной ихтиофауны любого региона, – оценка ключевых факторов, которые могут влиять на формирование и условия существования сообщества рыб в этих водных объектах (Vasconcelos et al., 2011; Whitfield et al., 2022a).

На основании результатов изучения эстуарной ихтиофауны в разных регионах мира было показано, что ее состав может включать рыб различных экологических групп (пресноводных, проходных, морских, собственно эстуарных и т.п.), а его формирование определяется главным образом экологическими причинами: спецификой среды обитания в этих водных объектах, индивидуальными адаптациями каждого вида к этим условиям, а также их внутривидовыми жизненными стратегиями (Wallace et al., 1984a, b; Wootton, 1990; Able, Fahay, 1998, 2010; Fishes..., 2002; Potter et al., 2015; Whitfield, 1998, 2019; Fish..., 2022).

Так, С. Блабер (Blaber, 1997, 2000) на примере эстуариев тропической зоны показал, что состав эстуарной ихтиофауны может зависеть от взаимодействия целого ряда факторов, среди которых наиболее важными являются размеры эстуария, его форма, глубина, конфигурация устья и основные элементы гидрологического режима (прежде всего, приливы, соленость и мутность), а также характер и глубина прилегающей прибрежной зоны. В несколько меньшей степени на состав эстуарной ихтиофауны влияют величина речного стока и географическое положение эстуария, как по широте, так и по отношению к основным океанографическим особенностям района, например, таким как морские течения, каньоны и рифы и т.п. (Blaber, 1997, 2000). При сравнении состава ихтиофауны 135 европейских эстуариев (от Португалии до Шотландии) Д. Николас с соавторами (Nicolas et al., 2010) также пришли к аналогичному выводу, что основной абиотической переменной, определяющей видовое богатство рыб в эстуариях (среди переменных, в основном связанных с их физико-географическими условиями), является размер водного объекта. Однако результаты некоторых других исследований показали, что на

общие оценки разнообразия эстуарной фауны и положительную взаимосвязь между масштабами эстуария и общим числом видов рыб могут влиять и другие факторы. Например, методический аспект, связанный с тем, что обследование больших площадей подразумевает большее количество собранных проб, лучшую изученность и, соответственно, большую репрезентативность данных (Колпаков, 2018; Pihl et al., 2002). Или экологический эффект, когда многообразие внешних условий в пределах эстуария (от типично пресноводных до типично морских) создает большое разнообразие мест обитания и экологических ниш, которые могут быть использованы рыбами разных экологических группировок (Wootton, 1990; Blaber, 2000; Vasconcelos et al., 2011; Whitfield, 2019; Whitfield et al., 2022a) (рис. 1.13).

Несмотря на большое значение внешних условий, формирование эстуарного сообщества рыб (как и других эстуарных организмов) в значительной степени зависит также от экологической пластичности и жизненных стратегий отдельных видов. Поскольку эстуариям присуща очень высокая пространственно-временная динамика всех физико-химических характеристик, такие условия считаются критическими для многих видов живых организмов, в том числе рыб (например, типично пресноводных или морских), и служат естественным препятствием для возможности использования эстуариев в качестве основных мест обитания (Паули, 1954; Хлебович, 1974, 1986; Haedrich, 1983; Cowan et al., 2013). Хотя экологический переход от реки к морю через эстуарий может казаться постепенным (Basset et al., 2013), изменения между этими различными водными средами представляют для многих видов рыб серьезные физиологические барьеры (Хлебович, 1974; Beadle, 1972; Blaber, 1991; Martino, Able, 2003). Поэтому большинство видов рыб, особенно те, жизненные циклы которых тесно связаны с реками или морем, обычно обитают в своей водной среде и редко заходят в эстуарии. Однако те виды, которые освоили эстуарии, получили существенные жизненные преимущества, заселив эти высокопродуктивные водные экосистемы (Whitfield, 2020; Whitfield et al., 2022b, c).

Важнейшим из адаптационных свойств, которые позволяют водным организмам использовать эстуарии в качестве мест обитания, является их толерантность к изменениям солености воды (Паули, 1954; Привольнев, 1967; Никольский, 1974a; Хлебович, 1974, 1986; Fishes..., 2002; Elliott, Whitfield, 2011; Whitfield et al., 2012; Euryhaline Fishes, 2013; Whitfield, 2015, 2019; Fish..., 2022). Организмы с широкой устойчивостью к вариациям солености называются *эвригалинными*, поэтому они могут обитать на большей части эстуарного континуума и легче переносят существенные изменения гидрофизических условий (Euryhaline Fishes, 2013). Такие виды, как правило, обладают повышенной резистентностью к изменениям естественных и антропогенных факторов в эстуариях, а также повышенной устойчивостью и способностью быстро восстанавливаться после экологических стрессов (Леванидов, 1952; Elliott, Quintino, 2007; Shulte, 2007; Euryhaline Fishes, 2013; Whitfield, 2015, 2019). Эта способность противостоять экстремальным

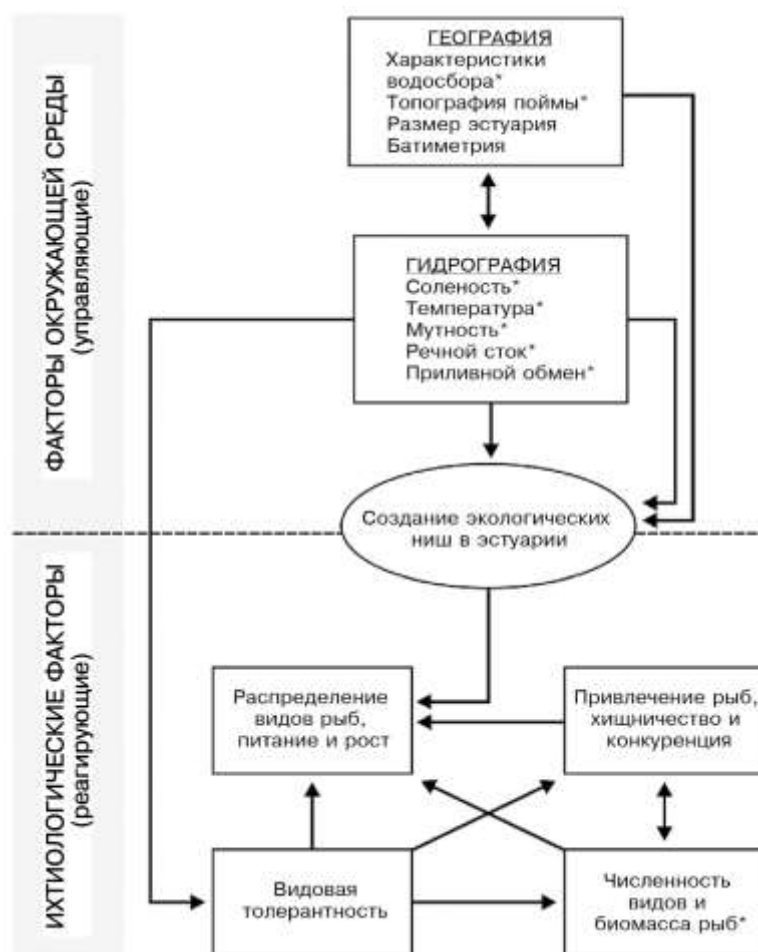


Рис. 1.13. Схема взаимодействий между отдельными факторами окружающей среды и рыбами в эстуариях (звездочками отмечены переменные, на которые часто влияет антропогенная деятельность) (по данным из Whitfield, Elliott, 2002; Whitfield et al., 2022a)

условиям среды и поддерживать стабильность сообщества, особенно в очень изменчивых экосистемах, получила название экологического *гомеостаза* (или *гомеостазиса*) (Wolanski, Elliott, 2016). Напротив, *стеногалинные* организмы с узким диапазоном толерантности к солености, встречающиеся в эстуариях (например, типично морские или пресноводные виды), более восприимчивы к влиянию речного стока или приливов, взаимодействие которых создают в устьях рек солоноватоводные условия (Паули, 1954; Хлебович, 1974; Fishes..., 2002; Fish..., 2022).

Специфика адаптаций рыб, как и других гидробионтов, к солоноватоводным условиям в эстуариях напрямую связана с различиями осморегуляции у пресноводных и морских видов. Пресноводные рыбы должны постоянно поддерживать в организме уровень солей (в основном ионов Na^+ и Cl^-) в более высокой концентрации, чем внешняя пресная среда (Аминева, Яржомбек, 1984; Gonzalez et al., 2006) (рис. 1.14). При этом, диффузионные потери солей необходимо уравнивать активным поглощением. Жабры являются основным органом этого процесса, а почки и желудочно-кишечный тракт играют вторичную роль (McDonald, Wood, 1981; Smith et al., 1989). В то же время почки пресноводных рыб вырабатывают большие объемы чрезвычайно

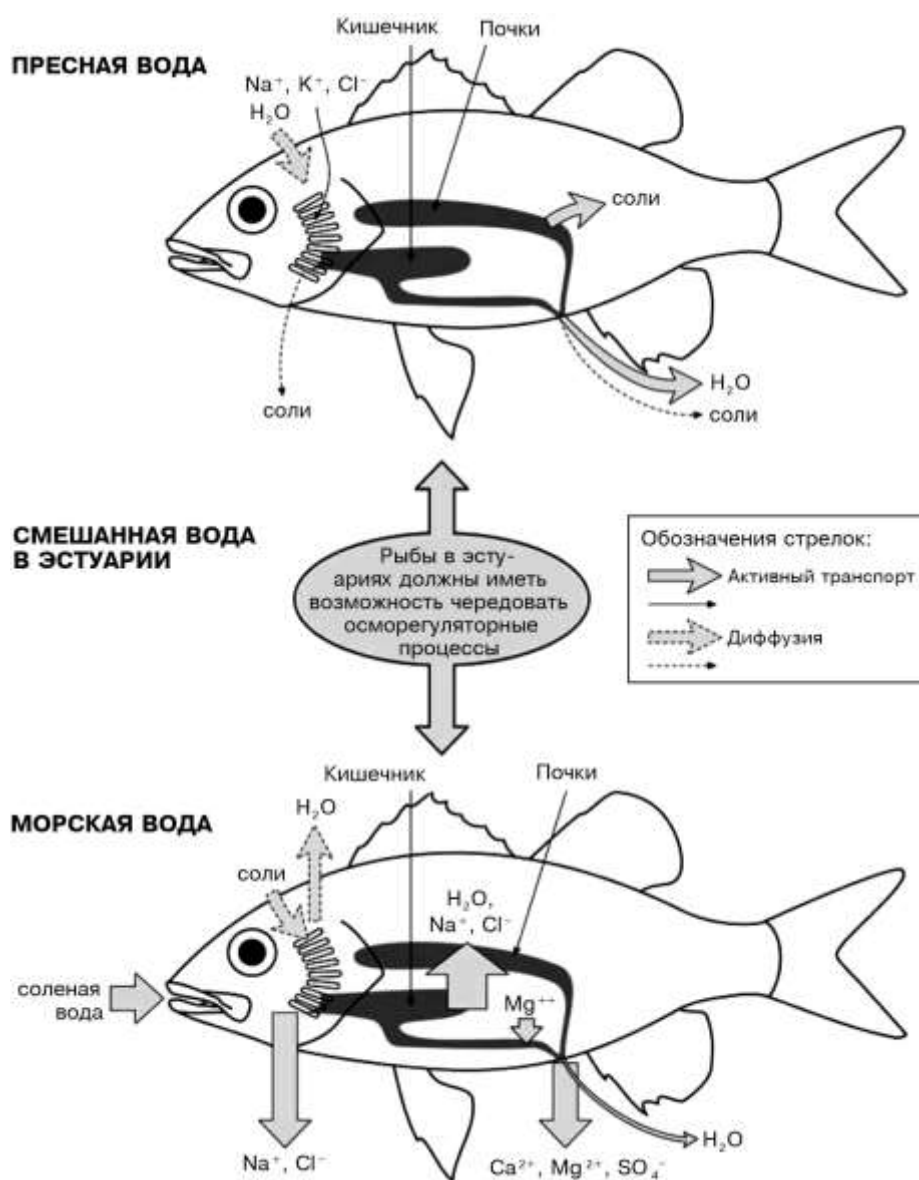


Рис. 1.14. Обобщенная схема процесса осморегуляции у пресноводных и морских костистых рыб. На каждой рыбе показано является ли транспорт солей и воды активным или происходит в результате диффузии, а размеры стрелок на легенде дают приблизительное представление о количественных показателях. Пунктирные линии и стрелки обозначают диффузионный процесс, сплошные линии и стрелки – активный транспорт (основано на данных из Smith, 1982; рисунок адаптирован из Whitfield, 2019).

разбавленной мочи, чтобы избавиться от излишков влаги, которые постоянно диффундируют через проницаемые мембраны в организм (например, через жабры) (Marshall, Grosell, 2006).

При почти полном отказе от описанной выше схемы осморегуляции, морские виды рыб теряют воду в основном через жабры и поэтому должны потреблять ее из внешней среды, чтобы компенсировать эти потери. Вода поступает в организм рыб в основном через кишечник, при этом соли Na^+ и Cl^- также переносятся в их тело и затем должны активно выделяться через жабры и эпителий кожи (рис. 1.14). Одновременно почки морских рыб вырабатывают минимальный объем мочи, который содержит большое количество двухвалентных катионов Ca^{2+} и

Mg^{2+} (Аминева, Яржомбек, 1984; Marshall, Grosell, 2006). Причем мочевые пузыри эвригалинных, пресноводных и морских видов рыб также различаются по некоторым фундаментальным признакам. Например, мочевой пузырь стено- и эвригалинных пресноводных рыб практически непроницаем для воды независимо от солености окружающей среды, в то время как морские виды эвригалинной группы, способны изменять проницаемость своего мочевого пузыря в морской воде на непроницаемость в пресной (Hirano et al., 1973).

В процессе перемещения из среды с одной соленостью воды в другую (т.е. при пересечении изоосмотической линии для данного вида), у рыб происходит переход от активного выделения солей через жабры в условиях повышенной солености к активному поглощению Na^+ и Cl^- в условиях пониженной солености. Первый процесс называется *гипоосморегуляцией*, а второй – *гиперосморегуляцией* (Marshall, Grosell, 2006; Marshall, 2013). Эти изменения осморегуляторной реакции могут происходить в течение нескольких минут после того, как рыба переходит из одного состояния солености в другое, что требует от них дополнительных физиологических и энергетических затрат (House, 1963). По некоторым оценкам, около 10% общего энергетического бюджета рыб затрачивается на осмотические расходы (Биоэнергетика..., 1983; Plaut, 1999; Voeuf, Payan, 2001). Поэтому соленость воды может оказывать значительное влияние на поведение, метаболизм, рост и развитие рыб, т.к. для компенсации высоких энергозатрат на осморегуляцию, рыбам необходимо увеличивать потребление пищи – в случае, если они находятся в неоптимальных солевых условиях в течение достаточно длительного периода времени (Marshall, 2013; Whitfield, 2015, 2019). Причем это относится как к морским, так и к пресноводным рыбам, попавшим в эстуарии. Однако вполне вероятно, что для эвригалинных видов рыб, высокий уровень состояния кормовой базы в эстуариях (который связан с их высокой биологической продуктивностью), компенсирует дополнительные расходы на осморегуляцию (Биоэнергетика..., 1983; Marshall, 2013; Whitfield, 2015, 2019). Также, существуют интересные свидетельства того, что некоторые эвригалинные (т.е., по-настоящему солоноватоводные) виды рыб могут адаптироваться к пресной воде в течение определенных периодов времени (Marshall, 2013; Whitfield, 2015).

Таким образом, соленость воды является самым важным параметром для формирования сообществ рыб в эстуариях (Хлебович, 1974; Raseira et al., 2002), поскольку кроме физиологического значения, этот фактор определяет также и кормовую обеспеченность рыб в эстуариях (Forbes, Cyrus, 1993; Silva et al., 2012). Причем тип и количество доступной пищи очевидно будут иметь пространственные и временные изменения в пределах каждого эстуария в зависимости от его морфологического строения и гидрологического режима (West et al., 2003) и, по всей видимости, будут значительно отличаться от видов кормов, доступных для рыб, обитающих в близлежащих пресноводных или морских водах (Hampel et al., 2009).

Помимо солевого режима, на сезонную и межгодовую динамику сообщества рыб в эстуариях могут влиять и другие экологические факторы (как природного, так и антропогенного происхождения), которые способны оказывать влияние на отдельных особей, популяции, виды или сообщества в водных экосистемах (и не только в эстуариях) (рис. 1.15). Так, например, для некоторых видов рыб процесс осморегуляции усложняется тем, что является результатом комплексного взаимодействия нескольких абиотических факторов (García et al., 2010; Euryhaline Fishes, 2013). Например, устойчивость некоторых рыб к солоноватоводной среде в значительной степени связана со взаимодействием температуры и солености, причем осморегуляторные способности даже эвригалинных видов рыб могут нарушаться при экстремально низких и высоких температурах (Биоэнергетика..., 1983; Blaber, 1974a; Whitfield, Blaber, 1976). Из других экологических факторов наиболее значимыми для рыб обычно являются: мутность, содержание растворенного кислорода или наличие сероводорода в воде, гидродинамические условия, наличие подходящего субстрата для размножения, пищевые и конкурентные внутри- и межвидовые отношения, взаимоотношения хищник–жертва, паразит–хозяин, антропогенное загрязнение или уничтожение естественных мест обитания, рыболовство и т.п. (Никольский, 1974a; Карпенко, 1998; Максименков, 2007; Яржомбек, Козлов, 2010; Fishes..., 2002; Estuarine Ecology, 2012; Levings, 2016; Fish..., 2022).



Рис. 1.15. Концептуальная модель воздействия основных экологических факторов на сообщества рыб в эстуариях (по материалам из Elliott et al., 2007; Whitfield et al., 2022a).

В целом можно отметить, что ихтиофауна эстуариев имеет сходство как с морской, так и с пресноводной фауной, но может иметь и собственный состав рыбного населения (Blaber, 1985). Несмотря на существенную вариабельность условий среды в эстуариях, состав эстуарных сообществ рыб в разных биогеографических регионах относительно стабилен и имеет более или менее предсказуемый видовой состав и характер распределения (Whitfield, 1998, 2019; Harrison, Whitfield, 2022). Такое постоянство можно объяснить широкой встречаемостью и распространением отдельных видов рыб, которые формируют конкретные экологические группировки вдоль экологических градиентов (например, солёности и температуры); общим преобладанием в эстуариях относительно небольшого числа физиологически адаптированных видов рыб (Shulte, 2007); сезонными миграциями в эстуарии пресноводных и морских видов, а также транзитными миграциями проходных рыб; относительно стабильными кормовыми условиями для рыб в эстуариях и т.п. (Хлебович, 1986; Moyle, Cech, 1988; Kennish, 1990; Whitfield, 1998, 2019; Greenwood, 2007).

1.6. Классификация жизненных стратегий эстуарных рыб и определение понятия «эстуарная ихтиофауна»

Весьма важная задача, которая возникает при изучении ихтиофауны любого географического региона (в том числе и эстуарных рыб) – выделение в ее составе отдельных экологических группировок. Считается, что такой подход полезен для изучения ихтиоценов, поскольку позволяет сфокусироваться на общих экологических характеристиках рыб и проводить сравнительный анализ их сообществ без учета конкретного видового состава ихтиофауны, которая, конечно же, будет различаться в различных биогеографических регионах (Vasconcelos et al., 2011; Potter et al., 2015; Whitfield, 2019). В качестве основы для такой классификации могут быть использованы разные базовые биологические и экологические свойства рыб: например, их отношение к разным абиотическим факторам среды (глубина, солёность, температура, растворенный кислород, освещенность, загрязнение и др.); принадлежность к отдельному ихтиоценоу или биотопу обитания; тип питания или размножения; специфика миграционной активности и т.п. (Никольский, 1974а; Черешнев, 1996а; Земнухов, 2008; Яржомбек, Козлов, 2010; Федорец, 2014; Колпаков, 2018; Wallace, 1975; Wallace, Van der Elst, 1975; Wootton, 1990, 1992; Whitfield, 1994, 1998, 1999, 2019, 2020; Matthews, 1998; Elliott et al., 2007; Tyus, 2012; Potter et al., 2015; Whitfield et al., 2022b; и др.).

В настоящее время в мировой литературе существует множество классификаций эстуарных рыб. Однако считается, что все эти классификации в той или иной степени являются ограниченными (Земнухов, 2008; Vasconcelos et al., 2011; Potter et al., 2015; Whitfield et al., 2022b). Например, в предыдущем разделе было показано, что такой фактор, как солёность, может иг-

рать ведущую роль в распределении отдельных видов рыб в пределах эстуариев, однако в целом широкая устойчивость к изменениям этого фактора является основополагающим преимуществом для любых живых организмов, населяющих эстуарные экосистемы (Паули, 1954; Хлебович, 1974, 1986; Elliott et al., 2007; Whitfield et al., 2022b). Поэтому сам по себе уровень солености еще не является основным фактором, определяющим способность рыб обитать в эстуариях, т.к. они в случае необходимости легко могут избегать осолоняемые участки и мигрировать в места с более подходящими для них условиями среды (Blaber, 2000; Franco et al., 2008).

Поскольку эстуарии можно рассматривать и как переходные зоны между пресноводными и морскими биотопами, а их ихтиофауна может формироваться рыбами разных биотопических группировок, все большую популярность среди специалистов во всем мире приобретает разделение эстуарных видов рыб на так называемые «функциональные экологические группы», которые также известны под названиями «экологические гильдии»⁴, или «фенологические группы» (Whitfield, 1998, 2019; Elliott et al., 2007; Земнухов, 2008; Potter et al., 2015; Wolanski, Elliott, 2016). В целом, подход на основе «гильдий» является очень важным инструментом для понимания функциональных и структурных особенностей эстуарных ихтиоценов, поскольку может также учитывать изменения в экологических нишах в связи с общими физико-географическими и гидролого-морфологическими различиями отдельных регионов и эстуариев (Земнухов, 2008; Elliott, Dewailly, 1995; Franco et al., 2008).

Следует подчеркнуть, что в российской ихтиологии до сих пор не существует общепринятой специальной терминологии для описания эстуарных рыб. Чаще всего отечественные ихтиологи для характеристики приуроченности всех рыб к отдельным биотопам выделяют следующие базовые экологические группы: *морские, проходные, пресноводные и солоноватоводные* рыбы (Шмидт, 1904; Владимиров, 1957; Подлесных, 1968; Никольский, 1974а; Шубников, 1976; 1977; Гриценко, 2002; Кудерский и др., 2008; Кузнецов, 2014; Федорец, 2014; Колпаков, 2018; Дылдин и др., 2022, 2023а; и др.). В зарубежной практике всех рыб, встречающихся в эстуариях, обычно также относят к четырем базовым экологическим группам: *морские, диадромные, пресноводные и эстуарные* (Whitfield, 1998, 2019; Able, Fahay, 1998, 2010; Fishes..., 2002; Elliott et al., 2007; Franco et al., 2008; Whitfield et al., 2012; Potter et al., 2015; Wolanski, Elliott, 2016; Fish..., 2022). Таким образом, русские термины «проходные» и «солоноватоводные» рыбы, по сути, являются синонимами англоязычных терминов «диадромные» и «эстуарные» рыбы, с той

⁴ – По определению П. Джиллера (1988), *гильдия* – это группа видов, использующих определенный ресурс или совокупность ресурсов функционально сходным образом. Исследования на уровне гильдий имеют большое значение в экологии, т.к. гильдии, по-видимому, служат аренами наиболее интенсивных межвидовых взаимодействий. Также следует сказать, что *функциональные группы* и *гильдии* имеют много общего, и многие авторы используют эти два термина более или менее синонимично (такое синонимичное использование наглядно демонстрирует термин *функциональная гильдия*, который, например, применяется в работе Franco et al., 2008). Однако, согласно Д. Блонделю (Blondel, 2003), процессы или функции, как правило, являются атрибутом функциональной группы, в то время как отношения между группами видов подпадают под понятие гильдии (Whitfield et al., 2022b).

лишь разницей, что к группе солоноватоводных рыб отечественные ихтиологи относят также виды, населяющие опресненные участки морей, а также внутренние моря с пониженной соленостью (например, Каспийское, Азовское, Аральское или Балтийское) (Никольский, 1974а; Дылдин и др., 2022, 2023а). Многие российские ихтиологи очень часто также используют термин *полупроходные* рыбы (Владимиров, 1957; Подлесных, 1968; Шубников, 1976, 1977; Гриценко, 2002; Матковский, 2006; Федорец, 2014; и др.). Это группа рыб, которая занимает промежуточное положение между пресноводными и проходными формами. Полупроходные рыбы заходят для размножения в низовья рек (причем это может происходить как со стороны реки, так и моря), а кормятся в пресной или солоноватой воде (Никольский, 1974а; Шубников, 1976). В отдельных случаях российские специалисты могут использовать и другие общепринятые термины: например, *амфидромные* рыбы (определение см. ниже) (Колпаков, Милованкин, 2010; Колпаков, 2018; Дылдин и др., 2023б), или даже собственную терминологию – например, «морские-солоноватоводные», «пресноводные-солоноватоводные» рыбы (Дылдин и др., 2022; 2023а; Dyldin et al., 2024).

Ниже представлена экологическая классификация (рис. 1.16), разработанная в последние годы ведущими зарубежными специалистами по эстуарной ихтиофауне и основанная на типах жизненных стратегий рыб (Whitfield, 1998, 2019; Elliott et al., 2007; Vasconcelos et al., 2011; Franco et al., 2008; Potter et al., 2015; Wolanski, Elliott, 2016; Fish..., 2022; Whitfield et al., 2022b). Данная классификация была использована в качестве основы для описания отдельных экологических группировок рыб в нашей работе (см. разд. 4.4. ниже), поскольку для нее пока нет отечественных аналогов. При этом в тексте работы данная классификация, где это было возможно, соотнесена с терминологией, принятой у нас в стране (Никольский, 1974а; Яржомбек, Козлов, 2010). Сейчас данная классификация состоит из четырех базовых экологических групп и включает 14 подгрупп (=группировок, жизненных стратегий или гильдий) (рис. 1.16):

1. *Морские рыбы* (англ. *marine*). Живут в соленой морской воде и размножаются в море. По приуроченности к эстуариям, эта группа обычно состоит из следующих группировок:

– *собственно морские (marine straggler)*: иногда посещают эстуарии в небольшом количестве и чаще всего встречаются на нижней «морской» границе, там, где соленость обычно не снижается существенно менее $\approx 34\text{--}35\text{‰}$ (часто – стеногалинные);

– *морские эстуарно-адаптированные (marine estuarine-opportunist)*: регулярно заходят в устья рек в значительном количестве, особенно в молодом возрасте, но также используют в той или иной степени и прибрежные морские воды в качестве альтернативных районов нагула;

– *морские эстуарно-зависимые (marine estuarine-dependent)*: молодь этих рыб использует устьевые области рек как убежища, но по мере роста взрослые особи мигрируют на открытые участки морского побережья, где и проводят остаток жизни.

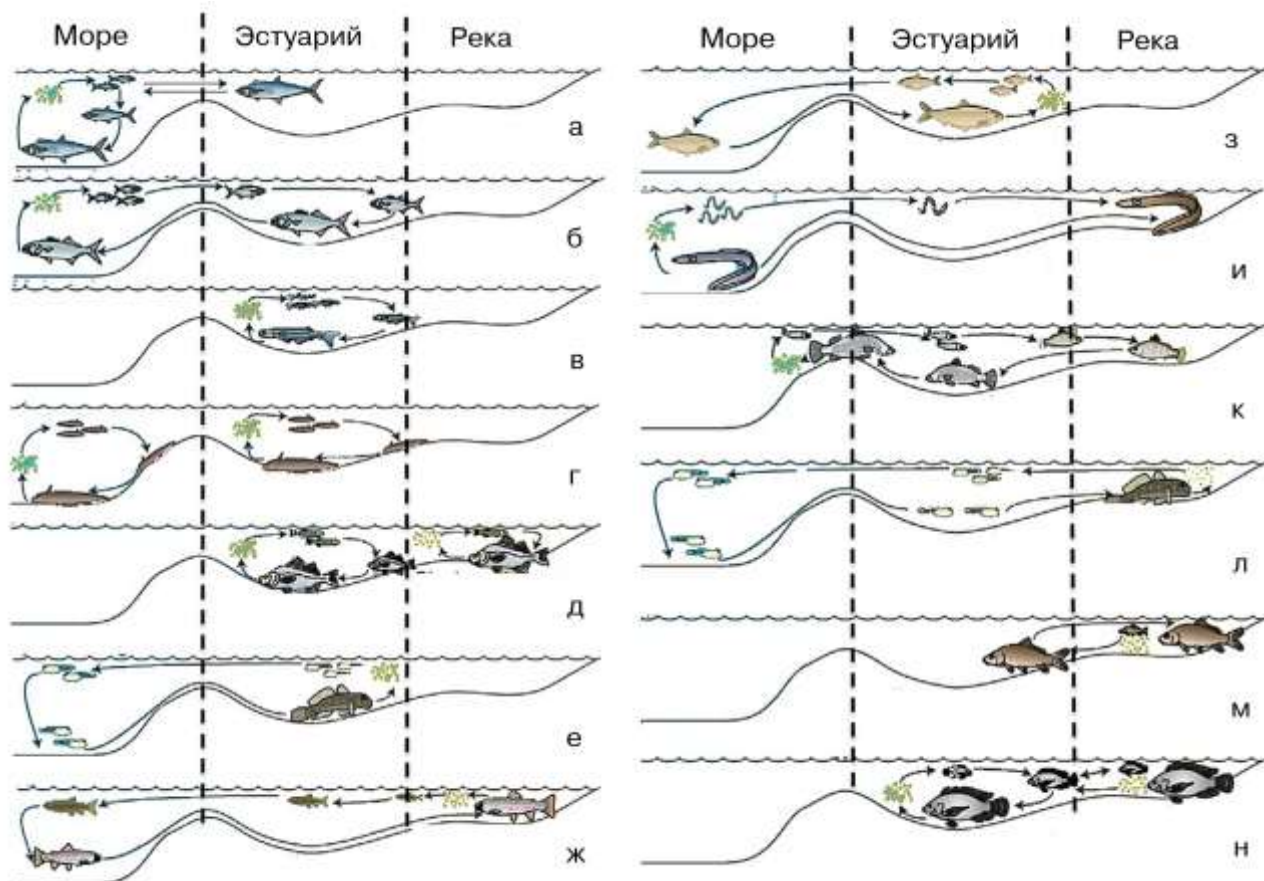


Рис. 1.16. Экологические группировки (жизненные стратегии) различных видов эстуарных рыб: а – собственно морские; б – морские эстуарно-адаптированные/морские эстуарно-зависимые; в – собственно эстуарные; г – эстуарно-морские; д – эстуарно-пресноводные; е – эстуарные мигранты; ж – анадромные; з – полуанадромные; и – катадромные; к – полукатадромные; л – амфидромные; м – собственно пресноводные; н – пресноводные эстуарно-адаптированные (основано на данных Potter et al., 2015; Wolanski, Elliott, 2016).

2. *Диадромные (=проходные) рыбы (diadromous)* (рис. 1.17). Часть жизни проводят в пресноводной среде, а часть – в морской. Данная группа включает несколько группировок:

- *анадромные (anadromous)*: нагуливаются в море, а для размножения мигрируют в пресноводные водоемы;
- *полуанадромные (semi-anadromous)*: нагуливаются в море и совершают нерестовые миграции из моря только до верхней «пресноводной» границы эстуариев, но далеко в пресную воду не заходят;
- *катадромные (catadromous)*: живут в пресных водах и мигрируют в море для размножения;
- *полукатадромные (semi-catadromous)*: совершают нерестовые миграции только до нижней «морской» границы эстуариев, но не заходят в морскую воду;
- *амфидромные (amphidromous)*: нерестятся в пресной воде, личинками мигрируют в море для нагула, с последующей миграцией обратно в пресную воду, где уже происходит наибольший соматический рост, а также нерест.

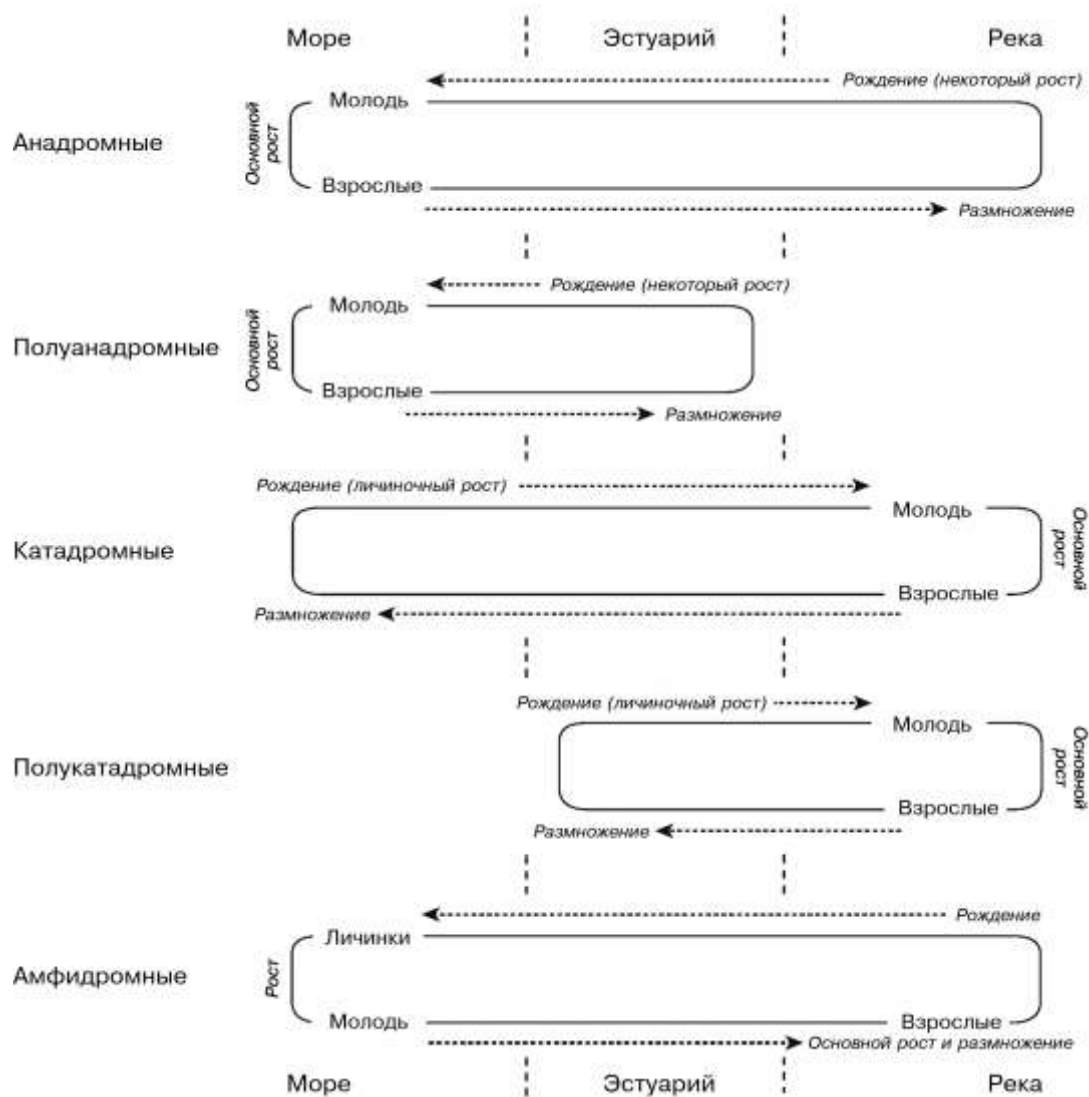


Рис. 1.17. Миграционные перемещения, характерные для основных группировок диадромных/проходных рыб с различными жизненными стратегиями (с акцентом на те места, где в основном происходит их рост и нерест; разработано частично по данным из McDowall, 1988; по материалам из Potter et al., 2015).

3. *Пресноводные рыбы (freshwater)*. Постоянно живут и размножаются в пресноводных водоемах. В группу входят:

– *собственно пресноводные (freshwater straggler)*: могут встречаться в небольших количествах в эстуариях, но обычно только на верхней «пресноводной» границе в воде с низкой соленостью;

– *пресноводные эстуарно-адаптированные (freshwater estuarine-opportunist)*: регулярно и в умеренных количествах встречаются в эстуариях и могут распространяться далеко за пределы их олигогалинных участков.

4. *Эстуарные (=солонатоводные) рыбы (estuarine)*. Проводят полный жизненный цикл в пределах эстуариев. Группа включает следующие группировки:

– *собственно эстуарные (solely estuarine)*: встречаются только в эстуариях;

– *эстуарно-морские (estuarine&marine)*: проводят в эстуариях полный жизненный цикл, но имеют также и морские популяции;

– *эстуарно-пресноводные (estuarine&freshwater)*: проводят в эстуариях полный жизненный цикл, но представлены также пресноводными популяциями;

– *эстуарные мигранты (estuarine migrant)*: нерестятся в эстуариях, но могут быть вынесены в море на стадии личинки, и позднее, на определенном этапе, снова вернуться в эстуарий.

Из представленной выше классификации следует, что разные виды и экологические группы рыб могут использовать эстуарии по-разному. Морские и пресноводные эвригалинные виды рыб периодически посещают эстуарии для нагула или размножения. Молодь многих рыб может использовать устья рек в качестве убежищ от хищников. Для всех диадромных/проходных рыб, эстуарии служат районами миграций на пути из пресноводных вод в морские и обратно. Поэтому в одном и том же эстуарии одновременно могут встречаться особи одного вида, но на разных стадиях индивидуального развития или миграционного цикла. Следовательно, под *эстуарной ихтиофауной* (по аналогии с собственно *морской* или *пресноводной*) необходимо понимать – *комплекс видов круглоротых и рыб, которые могут использовать эстуарии в качестве местобитаний как в течении всей жизни, так и на отдельных ее этапах, и формируют основу рыбных сообществ в этих водных объектах. К ним могут относиться как типично морские, так и типично пресноводные виды, а также диадромные/проходные или резидентные виды.*

1.7. Классификация стадий индивидуального развития, периодов жизни и типов миграций эстуарных рыб

Как было показано выше, в эстуариях могут встречаться рыбы на различных стадиях индивидуального развития или миграционного цикла. Для их описания специалисты могут часто использовать различную и не всегда единообразную терминологию, поэтому необходимо также уточнить эти термины. Поскольку, объектом нашего исследования является эстуарная ихтиофауна Камчатского края, ниже будут представлены определения, которые необходимы для обозначения различных стадий жизненного цикла рыб только камчатских эстуариев, с учетом их биологических особенностей (рис. 1.18; см. табл. 4.3 ниже):

– *икра (=икринка, эмбрион, зародыш)* (размеры $\approx 0,5\text{--}10,0$ мм): развитие организма идет в оболочке; питание эмбриона происходит за счет желтка (т.е. запаса пищи, полученного от матери). В нашем случае, у большинства видов рыб икра мелкая и ее диаметр не превышает $\approx 1\text{--}3$ мм; самые крупные икринки характерны для лососевых рыб сем. Salmonidae ($\approx 4\text{--}10$ мм).

– *предличинка (=свободный эмбрион, свободный зародыш)* (длина тела $\approx 2\text{--}30$ мм): развитие особи идет после выхода из оболочки; основным морфологическим признаком является

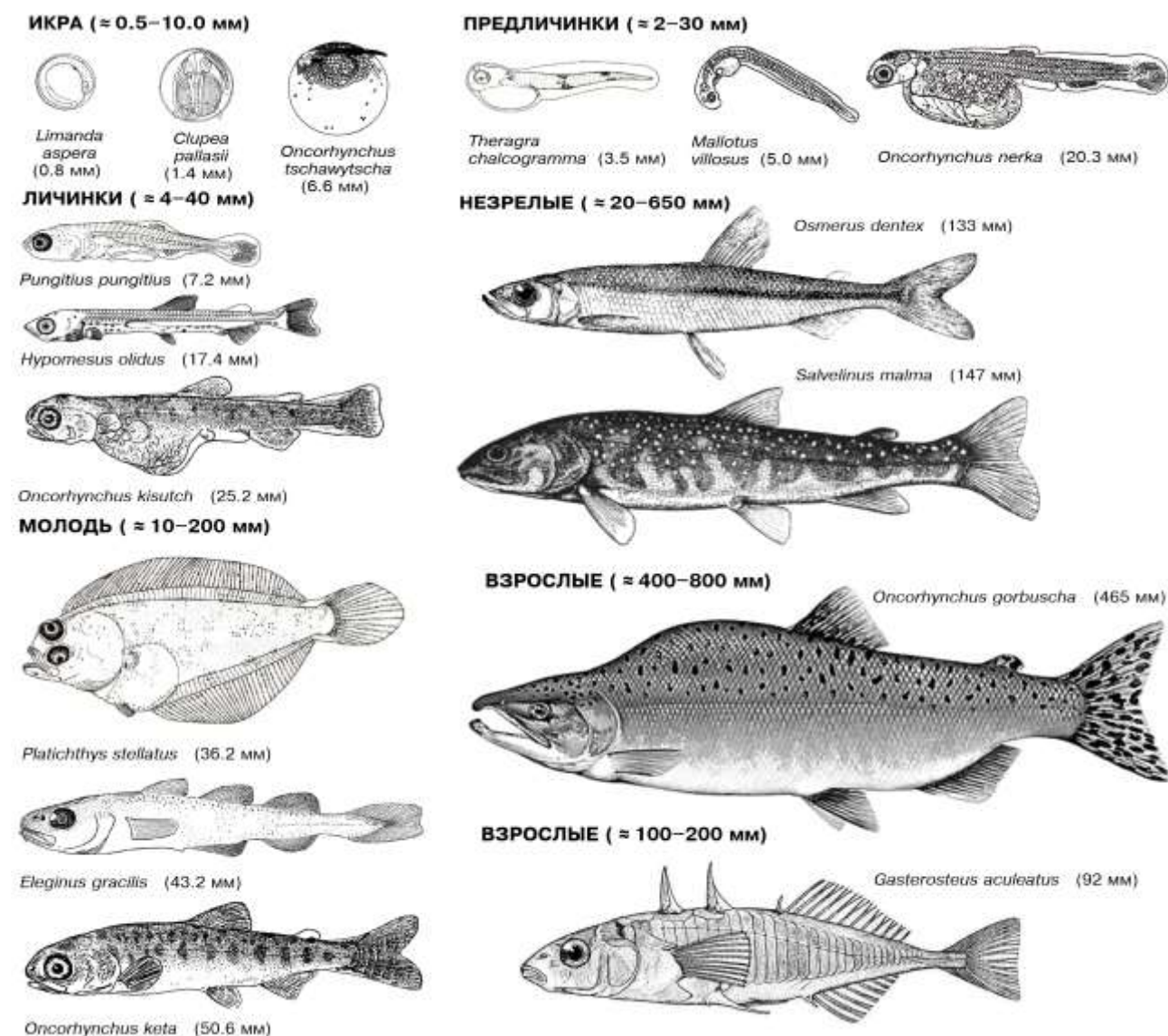


Рис. 1.18. Примеры некоторых массовых видов рыб камчатских эстуариев на различных стадиях индивидуального развития/жизненного цикла.

наличие плавниковой каймы и желточного мешка, за счет которого происходит питание; после того, как желточный мешок рассасывается, начинается личиночный период (рис. 1.18).

– *личинка* ($\approx 4\text{--}40$ мм): внешний облик рыбы и внутреннее строение еще не приняли характер взрослой особи; питание организма происходит за счет внешнего корма, но у рыб все еще могут сохраняться эмбриональные органы (плавниковая кайма и остатки желточного мешка); после метаморфоза личинка превращается в малька (рис. 1.18).

– *молодь* (=малек, младшая молодь) ($\approx 10\text{--}200$ мм): сеголетки и рыбы младших возрастных групп на ранних стадиях зрелости; облик рыбы близок к взрослой особи; питание за счет внешнего корма. В нашем случае, длина тела молоди рыб большинства семейств обычно не превышает $\approx 10\text{--}120$ мм. Исключение составляют виды, у которых мальки могут иметь и более крупные размеры (до $\approx 150\text{--}200$ мм), например, представители сем. Petromyzontidae, Cyprinidae, Esocidae, Lotidae, Gadidae, Pleuronectidae и Cottidae (см. табл. 4.3 ниже). Молодь анадромных

лососевых рыб сем. Salmonidae (тихоокеанские лососи, гольцы, тихоокеанские форели) в пресноводный период жизни может иметь пеструю окраску, за которую ее часто называют *пестятками* (англ. *parr*) (Ricker, 1973). Непосредственно перед миграцией в море (после *смолтификации*), такая молодь приобретает серебристую окраску, а ее тело становится прогонистым и округлым. Такую молодь называют *смолтами* (англ. *smolt*) или *покатниками* (рис. 1.19).

– *незрелые* (=неполовозрелые, старшая молодь) ($\approx 20\text{--}650$ мм): особи средних возрастных групп, у которых организм еще не способен к размножению. У большинства исследуемых видов рыб, размеры особей этой группы обычно составляют $\approx 100\text{--}250$ мм. Однако у мелких рыб из сем. Leuciscidae, Osmeridae, Gasterosteidae, Cottidae, Agonidae, Liparidae, Stichaeidae и, Opisthocentridae, длина тела незрелых особей, как правило, не превышает $\approx 100\text{--}120$ мм (см. табл. 4.3 ниже). У крупноразмерных и медленно созревающих видов из сем. Cyprinidae, Esocidae, Salmonidae, Lotidae, Gadidae, Pleuronectidae, Cottidae и Lumpenidae, незрелые особи могут иметь длину тела, в среднем, до $\approx 300\text{--}500$ мм.

– *взрослые* (=половозрелые) ($\approx 35\text{--}800$ мм): особи старших возрастных групп, готовые к нересту или уже отнерестившиеся в текущем году. У мелкоразмерных видов из указанных выше семейств, размеры тела половозрелых рыб обычно не превышают $\approx 100\text{--}200$ мм, а у крупноразмерных видов они могут достигать $\approx 400\text{--}800$ мм и выше.

Как и в случае с индивидуальными стадиями развития, в жизненном и миграционном циклах рыб обычно принято выделять отдельные периоды (этапы), а также типы миграций, которые могут называться в литературе по-разному (например, *ранний морской/эстуарный* период жизни; *нагульная/кормовая* миграция и т.п.) (Никольский, 1974а; Бирман, 1985; Карпенко, 1998; Коваль, 2007; Ерохин, 2002; Атлас..., 2003; 2009; Карпенко и др, 2013; Шунтов, Темных, 2008; 2011; и др.). Поэтому следует также уточнить данную терминологию.

В соответствии с региональными особенностями таксономического состава ихтиофауны эстуариев Камчатки, жизненный цикл рыб их населяющих, можно разделить на следующие основные периоды/этапы (рис. 1.19):

- *пресноводный*: период обитания рыб во внутренних пресноводных водоемах;
- *эстуарный*: период обитания рыб в устьевой области рек и эстуариях;
- *ранний морской*: для рыб с широким морским ареалом (тихоокеанские лососи) – период обитания в прибрежной зоне моря до начала откочевки от побережья в открытые морские воды;
- *морской*: для рыб с узким морским ареалом (например, сельдь, тихоокеанские форели, гольцы, корюшки, тресковые, камбалы, колюшки и др.) – период обитания в прибрежной зоне моря и на шельфе прилегающих морей, а для рыб с широким морским ареалом (тихоокеанские лососи) – период обитания в открытых водах морей и океана (=океанический период).

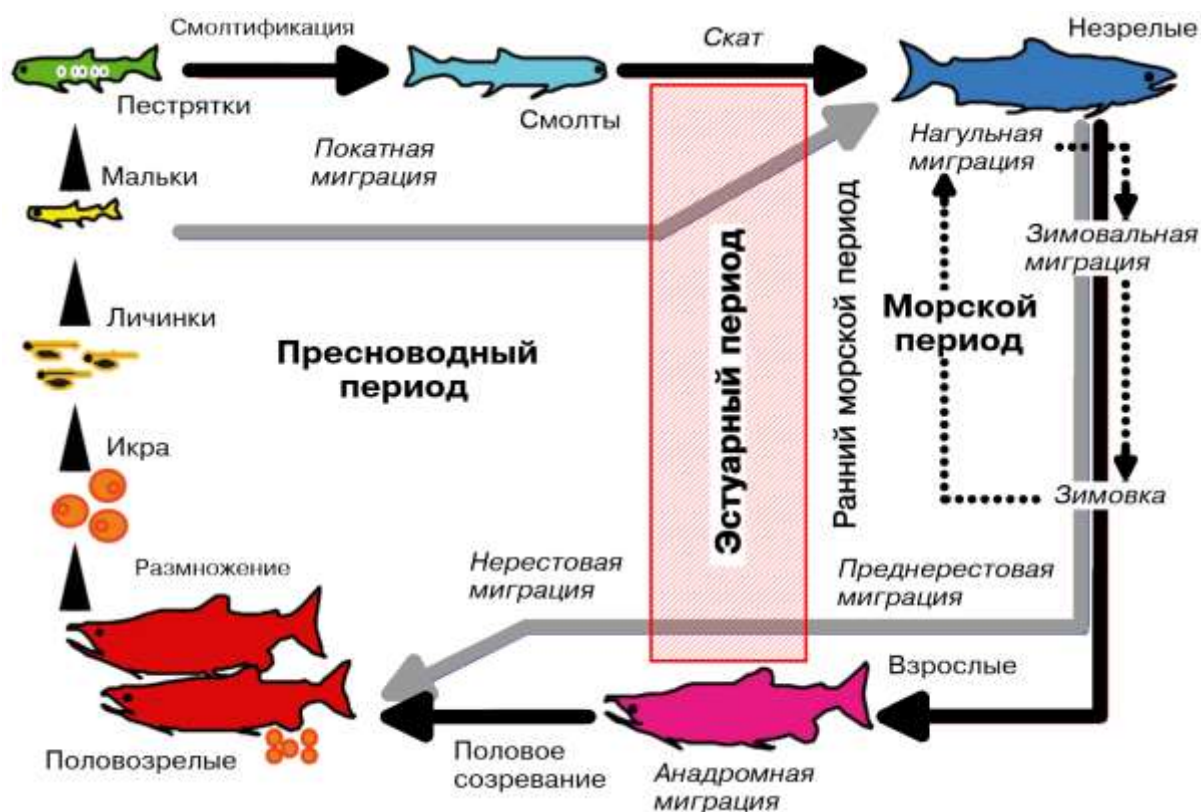


Рис. 1.19. Схематическое изображение жизненного цикла анадромных видов рыб на примере тихоокеанских лососей р. *Oncorhynchus*: сплошная серая линия – *Oncorhynchus gorbusha* и *O. keta* (скатываются в море год рождения); сплошная черная линия – *O. nerka*, *O. kisutch*, *O. tschawytscha*, *O. masou* (перед скатом в море могут обитать в пресной воде несколько лет); прерывистая черная линия – *O. keta*, *O. nerka*, *O. tschawytscha* и *O. masou* (нагуливаются в море более одного года) (модифицировано на основании иллюстрации из Hino et al., 2009).

В миграционном цикле рыб можно выделить следующие типы миграций (рис. 1.19):

- *покатная* (=скат; в большинстве российских источников также может ошибочно обозначаться как «катадромная»): миграция молоди рыб от места рождения в реке вниз по течению до эстуария или устья, а также миграция взрослых полициклических рыб от места последнего нереста в реке для очередного нагула в море;
- *нагульная* (=кормовая миграция, нагул): любая миграция, которую рыбы совершают с кормовой целью;
- *зимовальная*: миграции рыб к местам зимовки;
- *зимовка*: период обитания рыб в зимнее время года;
- *преднерестовая*: миграция половозрелых рыб в прибрежной зоне моря по направлению к устью нерестовой реки;
- *анадромная*: миграция половозрелых рыб из прибрежной зоны моря в устье нерестовой реки;
- *нерестовая*: миграция половозрелых рыб вверх по течению реки от ее устья к местам нереста.

1.8. Концепция происхождения эстуарной ихтиофауны

Из данных, представленных в разделах 1.5–1.6 следует, что ихтиофауна эстуариев отличается сложной структурой и может состоять из множества таксонов, среди которых есть морские, диадромные/проходные, пресноводные, и собственно эстуарные (см. рис. 1.16). В связи с этим возникает вопрос о происхождении и эволюции этих рыб. Данная проблема имеет очень важное значение для изучения современного географического распространения эстуарной ихтиофауны как в региональных, так и в глобальных масштабах (Harrison, Whitfield, 2008, 2022, 2024; Pasquaud et al., 2015; Vasconcelos et al., 2015; Whitfield, 2015, 2019; Henriques et al., 2017a, 2017b), поэтому следует рассмотреть этот вопрос более подробно.

Результаты исследований ихтиофауны эстуариев в различных регионах мира показали, что ее состав в целом отличается преобладанием относительно небольшого числа видов, которое обычно не превышает 10–15% от всего разнообразия фауны рыб данного биогеографического региона (включая пресноводную и морскую ихтиофауну) (Wallace et al., 1984b; Kennish 1990; Blaber, 2000; Elliott et al., 2007; Whitfield et al., 2012; Potter et al., 2015; Fish..., 2022; Harrison, Whitfield, 2024; и др.) (рис. 1.20). В связи с этим возникают две основные проблемы. Во-первых, почему видообразование рыб в эстуариях было менее масштабным по сравнению с другими водными экосистемами? И во-вторых, почему так мало видов рыб используют эстуарии по сравнению с пресными и морскими водами? (McDowall, 1988; Whitfield, 2015, 2019).

Первую проблему обычно принято объяснять экологическими особенностями эстуариев, которые представляют собой открытые системы и поэтому отличаются очень изменчивой средой обитания, где все основные абиотические факторы могут быстро меняться как в пространстве, так и во времени (см. разд. 1.2–1.3). Кроме того, эстуарии различаются по размеру, форме, степени влияния реки или моря, а также характеристикам речных бассейнов или морского побережья (Ray, 2005; Whitfield, 2019). Основываясь на этой информации, можно охарактеризовать эстуарии как места обитания, где стрессовые условия окружающей среды ярко выражены, а периоды стабильности непродолжительны, особенно в широких геологических масштабах времени, необходимых для эволюции рыб (Hedgpeth, 1982; McLusky, 1989; Ray, 2005). Такие условия создают значительные препятствия для обычных эволюционных процессов и видообразования у рыб в устьях рек и эстуариях (Bilton et al., 2002; Schultz, McCormick, 2013; Whitfield, 2019; Gess, Whitfield, 2020).

Ответ на второй вопрос связан с биологией рыб, прежде всего, с различиями в осморегуляторной системе у морских и пресноводных видов (Euryhaline Fishes, 2013) (см. рис. 1.14). В частности было отмечено, что в составе ихтиофауны в большинстве эстуариев мира преобладают морские рыбы. Пресноводные, а также диадромные/проходные виды рыб встречаются там существенно реже, и могут доминировать только в некоторых эстуарных системах с

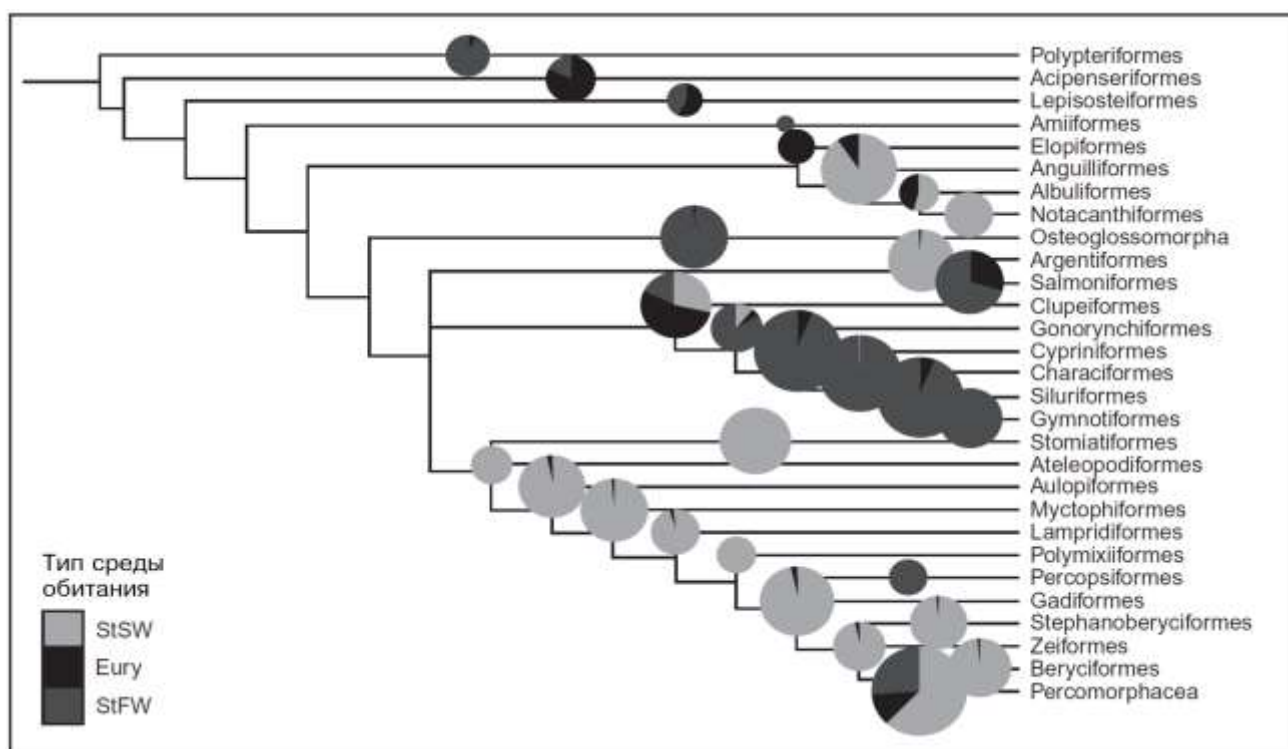


Рис. 1.20. Филогенетические связи и использование лучеперыми рыбами (Actinopterygian) сред обитания с различными типами солености. Круговые диаграммы для каждого терминального таксона в филогении представляет долю видов, которые встречаются только в соленой воде (стеногалинная соленая среда, StSW), только в солоноватой воде (эвригалинная среда, Eury) или только в пресной воде (стеногалинная пресная среда, StFW). Площадь каждой круговой диаграммы масштабируется для представления количества видов в данном таксоне (по шкале $\log_{10}$): самый маленький кружок представляет один вид амиеобразных рыб (Amiiformes), а самый большой – 17020 видов перикопидных рыб (Percomorphacea) (по Schultz, McCormick, 2013).

повышенным речным стоком и олигогалинными условиями (McDowall, 1976, 1988; Blaber, 1997, 2000; Potter et al., 2015, 2016; Whitfield, 2015; Fish..., 2022). Было установлено, что основной причиной низкой встречаемости пресноводных таксонов в солоноватых водах эстуариев является физиологическая неспособность типично пресноводных видов к развитию хлоридных клеток в эпителии жаберных лепестков (Корниенко, 2008), а также отсутствие других осморегуляторных адаптаций, присущих эвригалинным рыбам (Marshall, 2013; Whitfield, 2015). К этому следует добавить и относительно низкое видовое богатство речной ихтиофауны, по сравнению с обычно более высоким разнообразием морских рыб, которые могут колонизировать эстуарии из прибрежной зоны моря (Whitfield, 2015, 2019).

Очевидно, что такие особенности биологии и экологии рыб обусловлены их эволюционной историей. Так, всю современную водную фауну обычно принято разделять на две основные категории: *первичноводные* (виды морского происхождения) и *вторичноводные* (виды пресноводного происхождения) (Дарлингтон, 1966; Дзунино, Дзуллини, 2010). Подобное разделение основано на доминирующей сейчас теории возникновения водной фауны, которая предполагает, что все древнейшие предки современных организмов (включая позвоночных животных) по-

явились в море, а уже потом произошло их расселение в пресноводные водоемы суши (Дзунин, Дзуллини, 2010; Балеева, 2019; Boulenger, 1905; Romer, 1964; Briggs, 1995; Benton, 2015; и др.). Палеонтологические данные свидетельствуют, что одно из первых таких вселений во внутренние водоемы Лавразии и Гондваны могло произойти еще в первой половине палеозойской эры (~450–420 млн л.н.) до начала массового девонского вымирания (~372 млн л.н.) (Gess, 2013; Benton, 2015; Gess, Whitfield, 2020). При этом, колонизация пресных вод на этих континентах должна была осуществляться через устья рек и эстуарии (рис. 1.21), что потребовало от первых поселенцев выработки адаптивных механизмов, необходимых для смены среды обитания с морской на пресную (Schultz, McCormick, 2013; Gess, Whitfield, 2020). Наиболее вероятно, что подобный процесс не был однократным, а происходил многочисленными волнами после каждого массового вымирания видов (девонского, пермского, триасового, мел-палеогенового, эоцен-олигоценового и др.), которые были обусловлены глобальными изменениями климата или широкомасштабными катастрофическими событиями и, в наибольшей степени затрагивали, как правило, наземные экосистемы и внутренние водоемы планеты (Benton, 2015). Океан, и

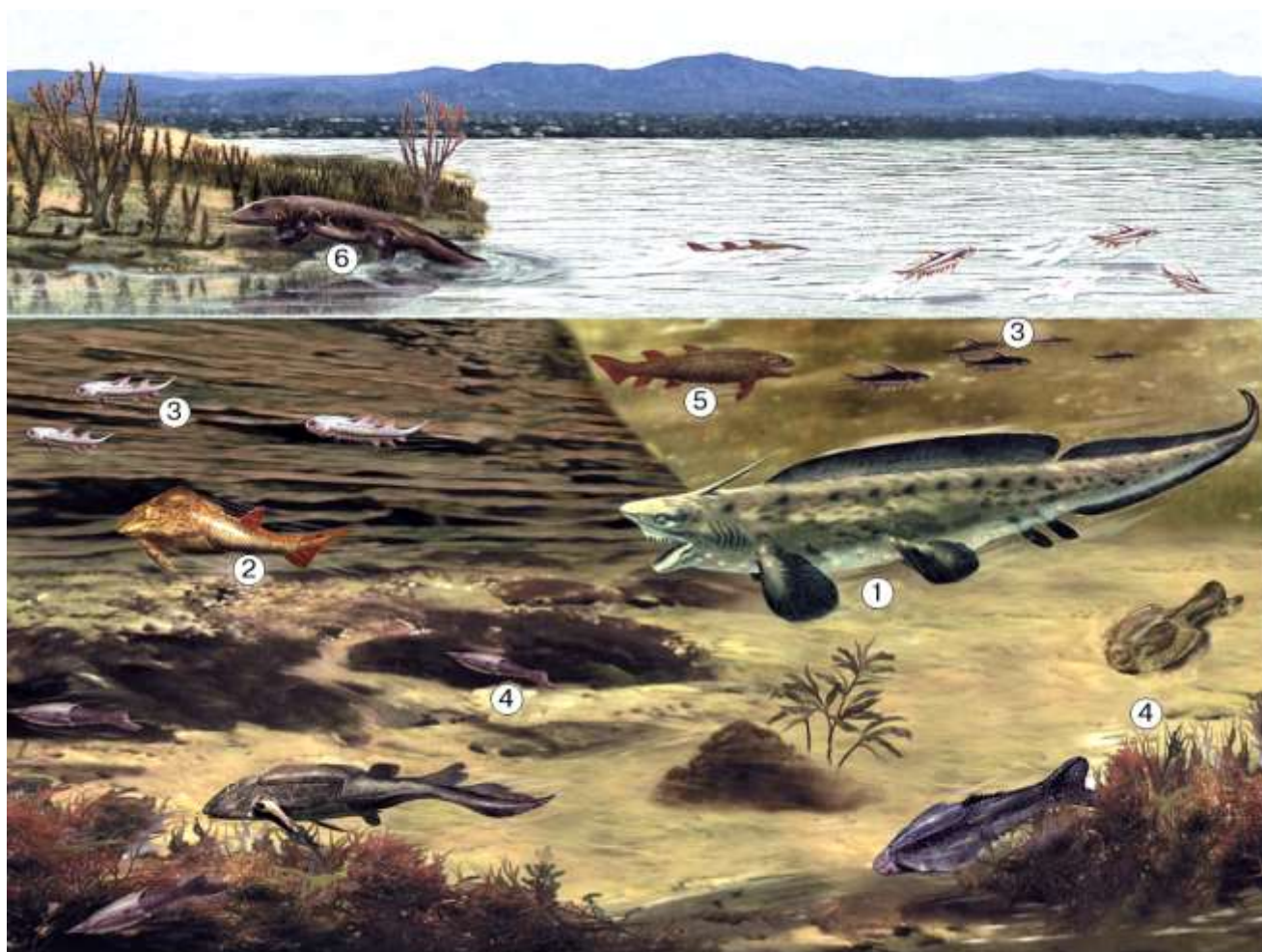


Рис. 1.21. Ландшафты суши и морского дна девонского периода (реконструкция). Рыбы: 1 – акула (*Pleuracanthus*); 2 – панцирные (*Placodermi*); 3 – акантодовые (*Acanthodii*); 4 – бесчелюстные (*Ostracodermi*), 5 – кистеперые (*Crossopterygii*). Земноводные: 6 – стегоцефал (*Tetrapoda*) (по Ёлкин, 2007)

особенно его глубоководные районы, в такие геологические эпохи оставался основным рефугиумом для всех водных организмов, включая рыб, и источником нового видообразования (Briggs, 1995; Benton, 2015).

Данное предположение, отчасти подтверждается находками ископаемых рыб и других позвоночных животных на различных континентах (включая территорию России), которые свидетельствуют, что в силуре и девоне в прибрежных опресненных лагунах преобладали бесчелюстные (Ostracodermi), панцирные (Placodermi) и кистеперые (Crossopterygii) рыбы, а также первые примитивные амфибии (Tetrapoda) (Обручева, 1962, 1981; Кальо и др., 1983; Новицкая и др., 1983; Сорокин, 1983; Лебедев 2002; Ископаемые позвоночные..., 2004; Krupina, Reisz, 1999; Ahlberg, Clack, 2006; Daeschler et al., 2006; Clement, Lebedev, 2014; Daeschler, Downs, 2018; и др.) (рис. 1.22). В последующих отложениях в тех же местах обитания уже полностью доминируют лучеперые рыбы (Actinopterygii) (Ископаемые костистые..., 1980; Gess, Whitfield, 2020).

Дальнейшая эволюция рыб, но уже в пресной среде (происходившая параллельно с видообразованием в море), в итоге привела к диверсификации их эвригалинных предков и образованию обширной группы пресноводных жилых рыб, которые полностью утратили свою связь с морем (Matthews, 1998; Schultz, McCormick, 2013). Однако часть рыб (особенно самых молодых в эволюционном отношении таксонов) из последней волны колонизации (вероятно произошедшей уже в кайнозое), все же сохранили возможность смены среды обитания, и поэтому могут существовать сейчас как в пресной воде, так и в солоноватоводных условиях эстуариев, или даже в типично морской воде с океанической соленостью (как, например, это происходит у диадромных/проходных видов) (McDowall, 1988, 2008, 2010; Matthews, 1998; Schultz, McCormick, 2013; Gess, Whitfield, 2020). Кроме того, считается, что часть пресноводных рыб из водоемов суши снова вернулась в морскую среду и дала начало новым морским таксонам (Дарлингтон, 1966; Benton, 2015; Vermeij et al., 2019). В частности, недавние филогенетические исследования подтверждают, что эвригалинность неоднократно возникала как у пресноводных, так и морских рыб, и в отдельные периоды была широко распространена, если не обычна, среди базальной группы лучеперых рыб Actinopterygii (рис. 1.20). Набор данных по физиологической толерантности также подтвердил модель множественного происхождения эвригалинности у рыб. Однако все последующие филогенетические линии лучеперых рыб оказывались уже менее толерантными к колебаниям солености (Schultz, McCormick, 2013).

Таким образом, несмотря на то, что эвригалинные рыбы, составляют меньшую часть от общего числа всех видов рыб (McDowall, 1988, 2008; Euryhaline Fishes, 2013), они являются мощными источниками эволюционных процессов и видообразования, а их эвригалинность можно считать, своего рода, ключевым «инновационным» признаком и генератором биологиче-

ского разнообразия, который позволяет рыбам осваивать новые территории и адаптивные зоны, вызывая кладогенез (Bamber, Henderson, 1988; Lee, Bell, 1999; Galis, 2001; Schultz, McCormick, 2013). Особые физиологические и/или экологические характеристики делают некоторые эвригалинные таксоны особенно восприимчивыми к изменениям условий среды в местах обитания и определяют последующую адаптивную радиацию, которая возникает при переходе от одного местообитания, к другому. Именно поэтому у таких видов рыб обычно наблюдается самый высокий уровень фенотипической пластичности, который выражается в образовании большого числа адаптивных форм и популяций с разнообразными жизненными стратегиями⁵ (Potter et al., 1986; Bamber, Henderson, 1988; Beheregaray et al., 2002; Bloom et al., 2009; Fluker et al., 2011).

1.9. Проблемы зоогеографии и эколого-эволюционная классификация рыб

Высокая биологическая изменчивость и сложная эволюционная история рыб, которая сопровождалась радикальной сменой сред обитания, образа жизни и всех связей с окружающей средой, привели к тому, что современная ихтиофауна отличается огромным таксономическим и экологическим многообразием. Рыбы распространены практически во всех водоемах планеты, от пещер, до наиболее глубоководных океанических впадин. Усилия специалистов ихтиологов как-то осмыслить и систематизировать это многообразие, а также понять общие закономерности географического распространения рыб на планете, не прекращаются с момента возникновения самой ихтиологии (Никольский, 1950, 1974а, 1980; Nelson et al., 2016; Cuvier, 2020; Ichthyology in context 1500–1880, 2024) (рис. 1.22).

Что касается морских рыб, то изучение их зоогеографии обычно не представляет особых сложностей, поскольку они могут практически беспрепятственно расселяться по морским акваториям в пределах своих биогеографических районов (Микулин, 2003; Дзунино, Дзуллини, 2010). Иная ситуация наблюдается у пресноводных видов. Если не учитывать антропогенные факторы, тогда принято считать, что пресноводные рыбы неизбежно привязаны к своим речным системам и могут попадать из одного изолированного речного бассейна в другой только при медленном изменении самой поверхности Земли или чисто случайно (Линдберг, 1972; Черешнев, 1998). Поэтому пресноводные виды рыб расселялись на земном шаре медленно и в какой-то мере сохранили древние черты своего распространения. Если в географическом распределении фауны существуют общие закономерности, то пресноводные рыбы должны демонстрировать их лучше, чем любые другие животные. В связи с этим, данная группа позвоночных всегда играла исключительно важную роль в широких биогеографических исследованиях (Дарлингтон, 1966; Микулин, 2003; Brown, Gibson, 1983; Briggs, 1995; Cox et al., 2020; и др.).

⁵ – Именно такие биологические и экологические особенности рыб являются важнейшими отличительными признаками ихтиофауны внутренних водоемов и эстуариев Камчатки, которые будут рассмотрены ниже (см. главу 4).



Рис. 1.22. Соотношение известных рыб, населяющих различные места обитания (из работы Cohen, 1970: «How many recent fishes are there?»).

В то же время давно известно, что существует достаточно большая группа пресноводных эвригалинных рыб, которые не так жестко привязаны к своим речным системам, и способны свободно расселяться между ними через устья рек, эстуарии и морские акватории. Еще Ч. Дарвин в одной из своих последних работ (Darwin, 1873) отмечал, что несмотря на кажущуюся ограниченность пресноводных рыб своими речными местообитаниями, некоторые из заметных особенностей в их распространении в водоемах суши могут являться результатом трансокеанского расселения морских таксонов, толерантных к изменениям солености воды. В частности, он писал «...рыбы, обитающие в соленой воде, могут быть осторожно и медленно приучены к жизни в пресной воде; и, по мнению Валансьена, едва ли найдется хоть одна группа рыб, все члены которой были бы приурочены к пресной воде, так что морской вид, принадлежащий к пресноводной группе, может путешествовать далеко вдоль берегов моря и, вероятно, без особого труда приспособиться к пресным водам далекой земли». Таким образом, присутствие эвригалинных рыб в пресноводной и морской ихтиофауне всегда создавало значительные трудности для прямых зоогеографических построений (Черешнев, 1986б; Myers, 1938, 1949а, 1951; Matthews, 1998; McDowall, 1988, 2010; Schultz, McCormick, 2013).

Первые попытки систематизации фауны пресноводных рыб по их происхождению и толерантности к изменениям солености воды (т.е. степени эвригалинности), а также использования этих классификаций в целях зоогеографии, появились еще на рубеже XIX–XX вв. в работах российских, британских и американских ихтиологов (Кесслер, 1877; Варпаховский, 1898; Гра-

цианов, 1907; Смирнов, 1912; Киселевич, 1926; Boulenger, 1905; Nichols, 1928). Однако на том уровне знаний, эти построения были весьма ограничены и малоэффективны (McDowall, 2010).

Затем, в серии своих работ американский ихтиолог Д. Майерс (Myers, 1938, 1949a, 1951, 1963, 1966) изучил этот вопрос более подробно и признал, что существуют отдельные группы рыб, которые различаются по способности выживать в условиях морской солености. Он показал, что некоторые рыбы, включая самую большую таксономическую группу костистых рыб из надотряда Ostariophysi (карповые, харациновые, сомовые и родственные им виды), обладают весьма ограниченной способностью выживать при солености, превышающей ту, что наблюдается в условиях обычной пресной воды. Этих рыб, а также множество других, более мелких групп, он называл «*первичнопресноводными*», подразумевая, что их предки появились в пресноводной среде (рис. 1.23). Другую часть рыб, демонстрирующих более высокую эвригалинность, и которые, вероятно, произошли от морских таксонов, он отнес к группе «*вторичнопресноводных*» (Myers, 1938, 1949a, 1951, 1966). Такие идеи в итоге позволили Д. Майерсу разработать эколого-эволюционную классификацию рыб, которые могут использовать пресноводные водоемы в качестве местообитаний (Myers, 1949a, 1951), и в которой он выделил шесть основных категорий⁶:

1. *Первичнопресноводные* – не переносят соленую воду, т.к. произошли от пресноводных предков много миллионов лет назад (рис. 1.23). Эта группа включает двоякодышащих (Dipnoi), многоперовых (Polypterus), шуковых (Esocidae), сомовых (Siluridae), харациновых (Characidae), выюновых (Cobitidae), подавляющее большинство видов карповых (Cyprinidae) и др. Имеют распространение континентального типа, которое связано с геологическими и палеогеографическими процессами на той территории, которую они занимают. Считается, что в отличие от других, эти рыбы не могут заселять новые территории, распространяясь морским путем.

2. *Вторичнопресноводные* – тесно связаны с пресными водами, но могут также пересекать небольшие участки моря, обладая способностью переносить пребывание в соленой воде. Многие из этих рыб населяют сейчас внутренние водоемы суши, поскольку они вторично приспособились к пресной воде. К этой группе можно отнести панцирниковых (Lepisosteidae), карпозубовых (Cyprinodontidae), гамбузиных (Poeciliidae), некоторые виды лососевых (Salmonidae) и окуневых (Percidae) и др. Многие вторичные рыбы имеют географическое распространение периферического типа.

3. *Диадромные* (проходные) – регулярно мигрируют между пресной водой и морем во время определенных фаз биологического цикла (см. разд. 1.6). В эту категорию входят многие виды осетровых (Acipenseridae), угревых (Anguillidae), сельдевых (Clupeidae), анчоусовых

⁶ – Примеры таксономических групп рыб, относящихся к каждой эколого-эволюционной категории, приведены из работ Д. Майерса (Myers, 1951) и Ф. Дарлингтона (1966) с небольшими дополнениями, с учетом современных знаний об экологии этих рыб.

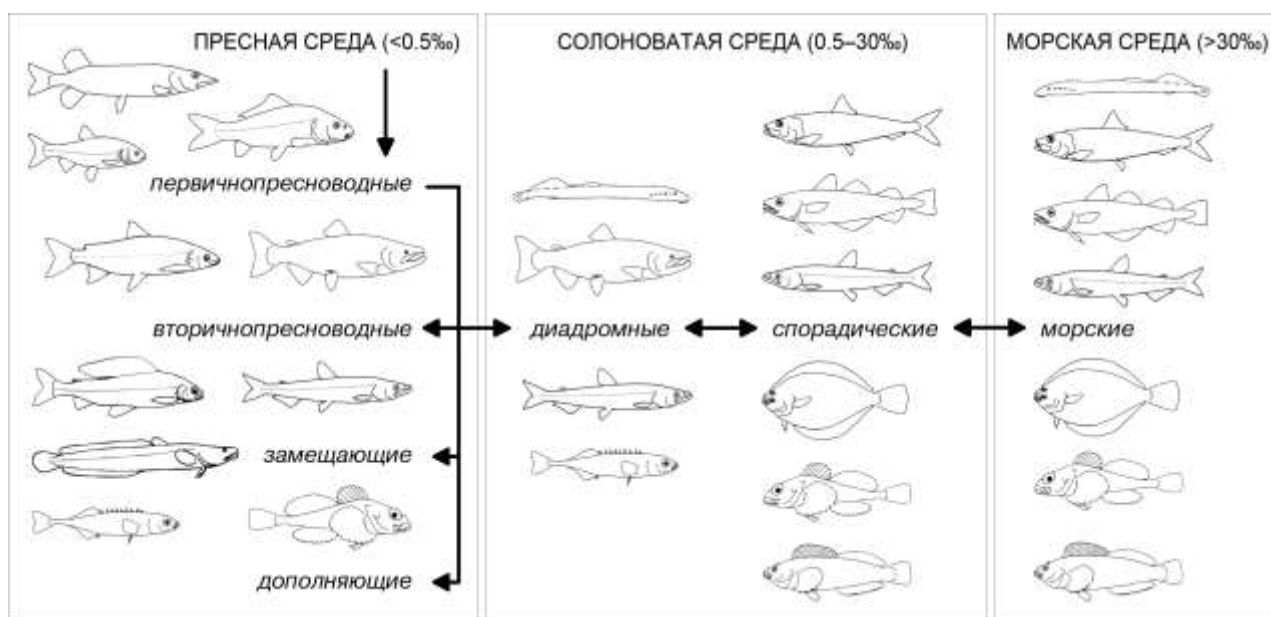


Рис. 1.23. Схематическое изображение возможных эволюционных путей образования отдельных категорий пресноводных рыб в соответствии с классификацией Д. Майерса (Myers, 1949a, 1951, 1966) и концепцией множественного происхождения эвригалинности (Schultz, McCormick, 2013) (с учетом видового состава рыб камчатских эстуариев; см. разд. 4.2 ниже).

(Engraulidae), лососевых (Salmonidae), корюшковых (Osmeridae), галаксиевых (Galaxiidae), тарпоновых (Megalopidae) и др. Имеют распространение периферического типа.

4. *Замещающие* – пресноводные виды (не диадромные), но принадлежащие, по существу, к морским группам. Например, налимы (*Lota*), атерины (*Atherina*) и подкаменщики (*Cottus*). Как и первичнопресноводные рыбы, имеют распространение континентального типа.

5. *Дополняющие (комплиментарные)* – относятся к морским таксонам, и проникают во внутренние воды только при отсутствии рыб, более узко пресноводных (т.е. первичных, вторичных и замещающих). Например, некоторые американские виды колбнещуковых (Gobiesocidae). Часто также являются диадромными и имеют географическое распространение периферического типа.

6. *Спорадические* – могут жить и размножаться как в пресной, так и в соленой воде. Попадают во внутренние водоемы суши из моря через устья рек и иногда могут проводить в пресной воде достаточно много времени вдали от моря. К таким видам относятся колюшки (Gasterosteidae), некоторые виды акул (например, бычья акула *Carcharhinus leucas*), кефалей (Mugilidae), камбал (Pleuronectidae) и др. Распространены периферически.

В дальнейшем отталкиваясь от представленной выше классификации, известный американский биогеограф и эволюционист Ф. Дарлингтон (Дарлингтон, 1966; Darlington, 1957), модифицировал и существенно ее упростил, оставив в ней только три базовые эколого-эволюционные категории, исходя из степени толерантности рыб к солености: 1) *первичнопресноводные* – строго ограничены пресной водой; 2) *вторичнопресноводные* – обитают в основном

в пресной воде, но имеют небольшую толерантность к солености; 3) *периферические* – обитают в основном в морской среде, но имеют большую степень эвригалинности, и поэтому могут заходить в пресную воду и проводить в ней достаточно длительное время (Дарлингтон, 1966).

Следует сказать, что классификация, предложенная Д. Майерсом, и модифицированная Ф. Дарлингтоном, сейчас широко используется ихтиологами и биогеографами во всем мире и уже нашла свое подтверждение и применение во множестве более поздних исследований, посвященных зоогеографии рыб, выполненных как в рамках глобальных обобщений (Follett, 1960; Rosen, 1988; McDowall, 1988; Banarescu, 1995; Matthews, 1998; Lucas et al., 2001; Berra, 2007; Historical Biogeography..., 2011; Euryhaline Fishes, 2013; Freshwater Fishes..., 2014, 2020), так и в менее масштабных региональных работах (Gunter, 1942; Miller, 1959, 1966; Bussing, 1986; Hendrickson, 1986; и др.), в том числе основанных уже на современных молекулярно-генетических методах (Sparks, Smith, 2005; McDowall, 2010; Matamoros et al., 2014; и др.). Вместе с тем некоторые новые данные показали, что применение этой классификации обычно ограничивается уровнем крупных таксонов, например, семейств рыб, поскольку все виды внутри семейства стремятся попасть или рассматриваются как попадающие в один из классов эвригалинности. Но даже на таком уровне иногда наблюдается довольно широкая вариабельность внутри некоторых семейств (McDowall, 2010; Euryhaline Fishes, 2013). Так, например, отдельные виды из «первичнопресноводных» семейств могут демонстрировать значительную эвригалинность, и это может отражать ситуацию, когда рыбы долгое время подвергались воздействию повышенного уровня солености, как, например, это происходило с некоторыми карпообразными рыбами, обитающими сейчас в Каспийском, Черном морях или Балтийском морях (Атлас..., 2003). Более того, в «периферических» семействах Ф. Дарлингтона, некоторые или даже многие виды не имеют или не считаются имеющими высокую эвригалинность, в основном потому, что такие виды долгое время не подвергались воздействию морской воды, но, как правило, они произошли от диадромных предков, у которых такая устойчивость имела. В некоторых «периферических» семействах способность переносить повышенную соленость может быть ограничена довольно узким, физиологически опосредованным периодом толерантности и не проявляться на протяжении всей жизни рыбы (Fontaine, 1975; McDowall, 1988, 2010; Euryhaline Fishes, 2013).

Таким образом, несмотря на то, что отдельные категории представленной выше эколого-эволюционной классификации не имеют четких границ, и существуют также некоторые дополнительные внутривидовые сложности, связанные с временными или жизненными стадиями рыб (Rosen, 1974), следует признать, что этот подход получил широкое признание среди зарубежных ихтиологов, и уже неоднократно был эффективно использован в целях изучения зоогеографии рыб (Дзунино, Дзуллини, 2010; Rosen, 1988; McDowall, 1988, 2010; Matthews, 1998; Historical Biogeography..., 2011; Matamoros et al., 2014; Freshwater Fishes..., 2014, 2020; и др.).

1.10. Проблема происхождения анадромных рыб: пресноводное или морское?

Поскольку предметом нашего изучения является ихтиофауна эстуариев Камчатского края, для которого наиболее важное значение имеют анадромные виды рыб, следует отдельно остановиться на существующих сейчас представлениях о происхождении именно этой экологической группы.

Понятие «анадромный» (от греч. «*anadromos*» – «*идущий вверх*»), используется ихтиологами уже более 100 лет (Смирнов, 1912, 1924; Чернавин, 1921; Бурмакин, Тюрин, 1959; Никольский, 1974а; Nichols, 1928; Tchernavin, 1939; McDowall, 1988, 2008), однако впервые в современном виде этот термин, по-видимому, был сформулирован в работе Д. Майерса 1949 г. (Myers, 1949b). Это определение предназначалось для обозначения отдельной подгруппы диандромных/проходных рыб, которые *размножаются в пресной воде, затем в виде только что вылупившихся личинок или уже хорошо подросшей молоди мигрируют в море, где проводят от нескольких месяцев до нескольких лет, достигают половой зрелости, и затем зрелыми особями снова возвращаются в пресную воду для размножения* (Myers, 1949b).

В настоящее время известно порядка 120 анадромных видов рыб, относящихся к 18 семействам, большая часть из которых обитает в умеренных и полярных водах Северного полушария (McDowall, 1988, 1997, 1999, 2008) (рис. 1.24). Такие особенности географического распространения этих рыб обычно принято объяснять экологическими причинами, а именно: существенно более высокой продуктивностью бореальных морей, по сравнению с пресноводными

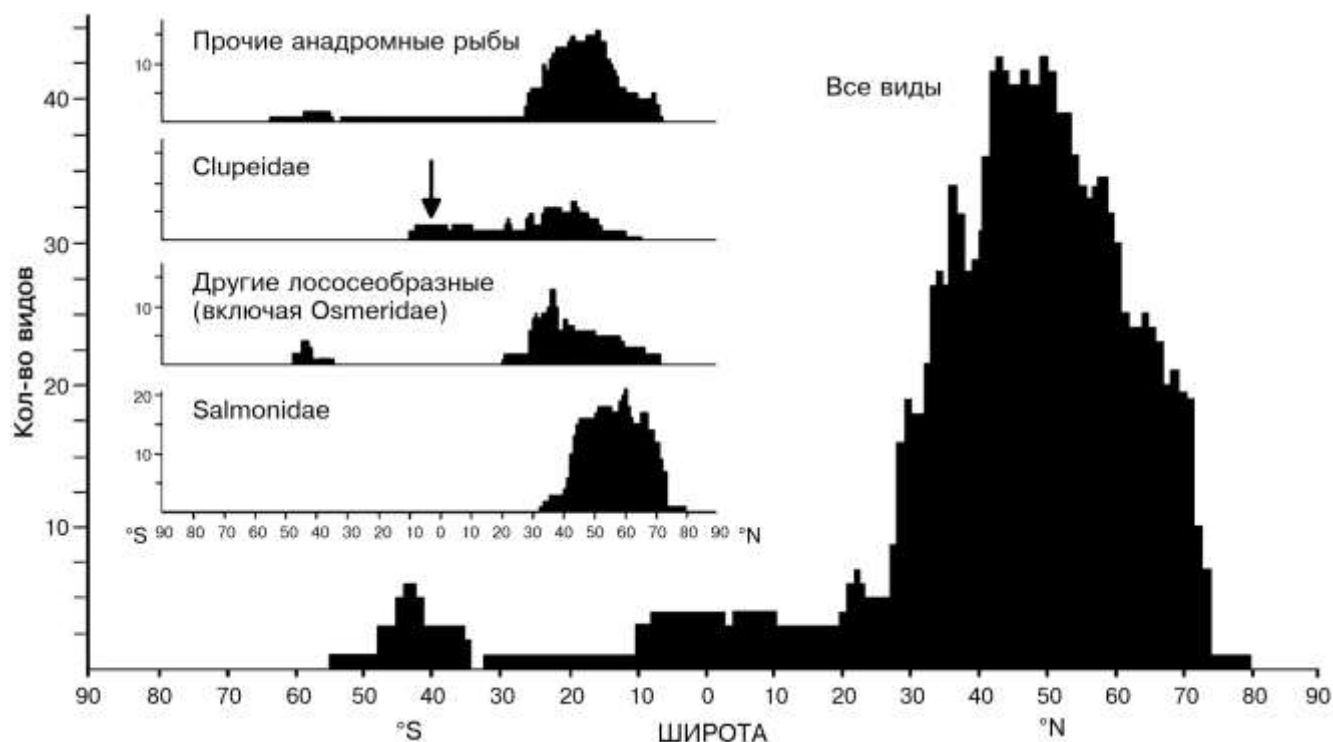


Рис. 1.24. Количество видов анадромных рыб в разных широтах (стрелкой показаны анадромные сельдеобразные рыбы в тропиках) (по McDowall, 2008).

водоемами, а также в сравнении с тропическими морями (Gross, 1987; Gross et al., 1988). Поэтому относительная пищевая обеспеченность рыб в северных широтах существенно выше в море, чем в пресных водах. Это благоприятно для анадромных рыб (Pacific Salmon..., 1991; Edeline, 2007; Levings, 2016). В тропиках, наоборот, пресноводные водоемы обычно более продуктивны, чем морские и океанические экосистемы, поэтому там больше катадромных видов (McDowall, 1988, 1997, 2008). В то же время существует и ряд других концепций, объясняющих высокое биологическое разнообразие анадромных рыб в Северном полушарии (Hendry et al., 2004; McDowall, 2008; Dodson et al., 2009). Например, предполагается, что это может быть связано с эволюцией и зоогеографией этих рыб (Глубоковский, 1995; Животовский, 2015; Долганов, 2024; Briggs, 1995). В частности, с их важнейшей ролью при заселении бореальных водоемов по мере повышения температуры в плейстоцене (см. разд. 5.1 ниже).

Существует также мнение, что высокая продуктивность приарктических вод все же не может служить достаточным фактором анадромности. Так, высокая смертность молоди анадромных рыб при смене сред обитания в бореальных и субарктических морях может свести на нет адаптивное преимущество в кормовой обеспеченности. Поэтому большинство из них, например, лососевые рыбы сем. Salmonidae (рис. 1.25), корюшки Osmeridae и колюшки Gasterosteidae, смогли эволюционировать так, чтобы обеспечить как необходимый уровень выживаемости в обеих средах, так и репродуктивный успех (воспроизводство и выживаемость молоди). Такой стратегии, связанной со значительной физиологической перестройкой организма и приобретением новых функций при переходе из одной среды в другую, эволюционно достичь непросто, поэтому анадромных видов в целом не так уж и много – менее 0,4% среди всех костистых рыб (Животовский, 2015a; McDowall, 1988, 1997, 1999, 2008).

Если коснуться вопроса о происхождении анадромных рыб, то эта проблема обсуждается очень давно, но до сих пор не существует единого мнения – было ли оно изначально пресноводным или морским (Микулин, 2003; Шедько и др., 2012; Животовский, 2015, 2015a; Долганов, 2022; McDowall, 2002. Crespi, Fulton, 2004; Hendry et al., 2004; Dodson et al., 2009; Crête-Lafrenière et al., 2012; Alexandrou et al., 2013; и др.). Так, еще в начале XX в. В.В. Чернавин (Чернавин, 1921, Tchernavin, 1939) высказал предположение о пресноводном происхождении анадромии у лососевых рыб. Впоследствии это предположение было подкреплено экологической гипотезой о роли продуктивности морских экосистем в формировании анадромных видов (Gross, 1987; Gross et al., 1988; McDowall, 1988). Вместе с тем некоторые факты указывают на то, что анадромные виды могли иметь морское происхождение (Бурмакин, Тюрин, 1959; Подлесный, 1968; Долганов, 2022, 2022a); или даже, что их предки уже изначально были анадромными (Берг, 1948a; McDowall, 2002). Например, относительно недавно был предложен новый взгляд на происхождение анадромности, названный гипотезой «безопасного места» (safesite):

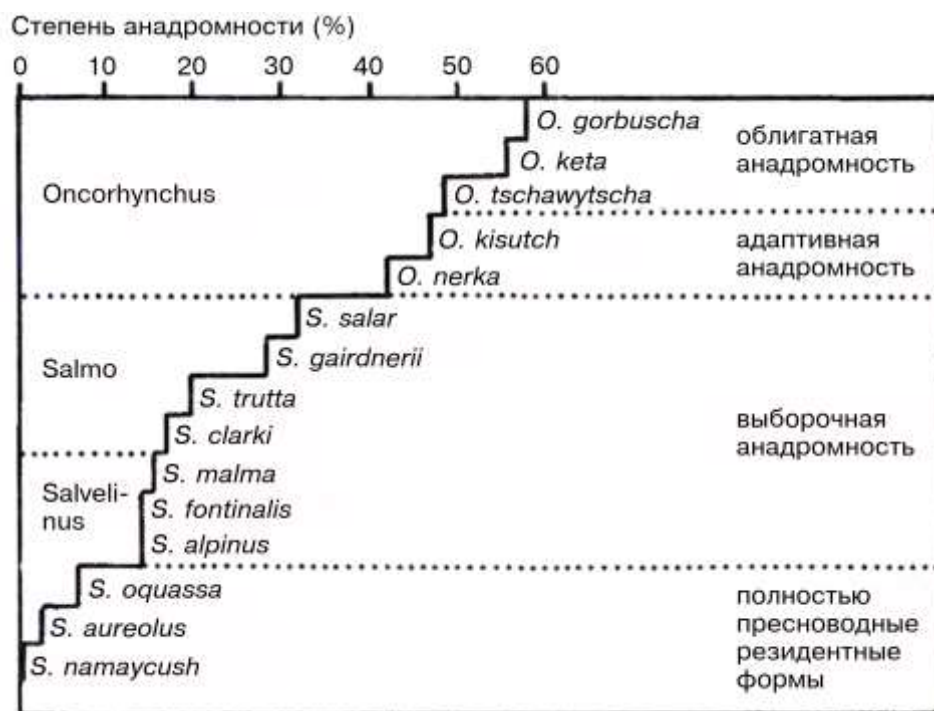


Рис. 1.25. Степень анадромности у различных видов североамериканских лососевых рыб подсем. Salmoninae, оцененная на основе шести различных критериев (по материалам из Rounsefell, 1958; и McDowall, 1988).

рыбы морского происхождения становятся анадромными в поисках более безопасного места для развития икры (Dodson et al., 2009; Alexandrou et al., 2013).

В целом следует сказать, что все сторонники различных концепций происхождения анадромии у рыб обосновывают свои теории пока только с помощью логических рассуждений и вероятностного подхода (например, филогенетических или биогеографических реконструкций), поскольку выполнить какие-либо количественные оценки в данном случае очень трудно (Животовский, 2015, 2015a; Долганов, 2022, 2022a, 2024; McDowall, 1997, 2002, 2008; Dodson et al., 2009; Alexandrou et al., 2013; и др.). Поэтому вопрос об эволюционном происхождении анадромии у рыб можно считать все еще до конца не решенным, и эта интереснейшая научная проблема несомненно требует дальнейшего изучения.

1.11. Концепция зависимости рыб от эстуариев

В рамках обсуждения основных теоретических проблем эстуарной экологии рыб необходимо рассмотреть также следующий вопрос: для каких видов рыб эстуарии являются местобитаниями, которые могут определять выживание вида в целом? Следует отметить, что данная проблема начала широко обсуждаться среди ихтиологов совсем недавно, когда стало понятно, что разделение рыб на экологические группировки зачастую не дает ответа на вопрос – насколько эти рыбы зависимы от эстуариев в плане выживания (Ray, 2005; Potter et al., 2015; Whitfield, 2019, 2020; Fish..., 2022; Whitfield et al., 2023).

Так, ранние исследования ихтиофауны эстуариев были нацелены главным образом на те виды рыб, которые либо имеют промысловое значение, либо доминируют в этих экосистемах по численности или биомассе (Карпенко, 1982, 1983; Ивченко, Носкова, 1985; McNHugh, 1967, 1976; Blaber, 1973, 1974a, b; Mehl, 1973; Newell, Barber, 1975; Hedgpeth, 1982; и др.). Кроме того, все эти оценки состава эстуарных ихтиоценов были основаны на результатах исследований, выполненных преимущественно в отдельных водных объектах (Токранов, 1994; Blaber et al., 1989; Potter et al., 1986). В большинстве таких исследований рыбы, связанные с эстуариями, назывались «эстуарными» или «видами, зависимиыми от эстуариев», без учета того, какие из них проводят в эстуариях полный жизненный цикл или имеют высокую степень зависимости от эстуариев в качестве мест обитания. Лишь в более поздних работах было проведено различие между видами, которые могут проводить всю жизнь в пределах эстуариев, и видами, которые используют их только на отдельных этапах своего жизненного цикла (Земнухов, 2008; Wallace et al., 1984a, b; Potter et al., 1990).

В последние десятилетия, когда стали доступны результаты комплексного изучения ихтиофауны эстуариев во многих биогеографических районах (Potter et al., 1990; Blaber, 2000; Ray, 2005; Harrison, Whitfield, 2008, 2022; Nicolas et al., 2010; Whitfield, 1998, 2019; Fish..., 2022), стало понятно, что термин «рыбы, связанные с эстуариями» теоретически можно использовать как для видов, которые регулярно встречаются в устьях рек в небольших количествах, так и для тех, которые многочисленны и могут быть даже классифицированы некоторыми авторами как «виды, зависимиые от эстуариев» (Whitfield, 2020; Fish..., 2022). В результате в первых обобщающих работах по этой теме было указано на отсутствие сравнительных данных относительно использования эстуариев и морских местообитаний разными эстуарными рыбами (Able, 2005; Ray, 2005). Позднее также было показано, что группировки, которые используются для обозначения «эстуарно-зависимых» и «эстуарных» видов рыб, весьма обширны и могут включать как морские, так и собственно эстуарные или диадромные таксоны (Potter et al., 2015).

В итоге многие исследователи пришли к мнению, что всех рыб, которые могут использовать эстуарии в качестве местообитаний, следует рассматривать либо как *облигатных* (обязательных), либо как *факультативных* (не обязательных) пользователей этих биотопов (Able, 2005; Ray, 2005; Potter et al., 2015; Whitfield, 2020; Fish..., 2022) (рис. 1.26). Те таксоны, которые используют только морскую или только пресноводную среду в течение большей части их жизненного цикла, это виды, в меньшей степени зависящие от эстуариев. И наоборот: таксоны, большая часть жизненного цикла которых связана с устьями рек или которые вынуждены использовать их в качестве каналов связи между пресноводными и морскими экосистемами (например, анадромные рыбы), будут наиболее зависимиыми от эстуариев (Ray, 2005; Whitfield, 2020; Whitfield et al., 2023). Таким образом, рыбы из категорий *анадромные*, *полуанадромные*,



Рис. 1.26. Диаграмма, представляющая постепенное изменение степени зависимости от эстуариев у рыб разных экологических групп (слева внизу – полностью независимые; справа вверху – полностью зависимые) (по Whitfield, 2020).

морские эстуарно-зависимые, собственно эстуарные и эстуарные мигранты могут быть отнесены к облигатным пользователям эстуариев. Виды, которые принадлежат к группировкам *эстуарно-морских* и *эстуарно-пресноводных*, и для которых эстуарии необходимы для завершения их жизненного цикла, также необходимо относить к числу облигатных. Напротив, виды рыб, относящиеся к *собственно морским, морским эстуарно-адаптированным, собственно пресноводным и пресноводным эстуарно-адаптированным*, можно рассматривать в качестве факультативных пользователей эстуариев (Potter et al., 2015; Whitfield et al., 2023).

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Район наших исследований включает территорию Камчатского края, который состоит из п-ова Камчатка, а также прилегающей части материка. Сейчас Камчатский край – это субъект Российской Федерации, расположенный на экологически и экономически обособленной, целостной территории, и в рамках эколого-экономических проблем должен рассматриваться как единый регион (Моисеев и др., 2003). Поэтому в тексте диссертации мы также будем именовать эту территорию сложившемся названием – *Камчатка*.

Основными материалами для настоящей работы послужили результаты собственных полевых исследований ихтиофауны, выполненные в рамках комплексных экспедиционных работ по изучению эстуариев Камчатского края с 2010 по 2024 г. (Горин, Коваль, 2015а, б; Коваль, Горин, 2016, 2024; Коваль и др., 2023; Коваль, 2024а). 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. 2.1; табл. 2.1–2.2).

Основная цель полевых экспедиционных исследований имела прикладное рыбохозяйственное значение и заключалась в изучении воздействия различных экологических факторов на формирование численности популяций и состояние ресурсов анадромных рыб Камчатского края (прежде всего, тихоокеанских лососей) (Комплексная..., 2012; Коваль, Горин, 2020; Коваль и др., 2023; Koval, Gorin, 2019, 2021). В то же время в результате этих работ был собран обширный материал, который позволяет выполнить комплексную оценку условий обитания рыб, а также оценить биологическое разнообразие эстуарной ихтиофауны Камчатки в масштабах всего региона (Коваль, Горин, 2016, 2021б; Коваль, 2024а).

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); сопутствующие экологические исследования (изучение условий среды обитания рыб, исследования планктона и бентоса, наблюдения за птицами и морскими млекопитающими, оценку интенсивности хозяйственной деятельности в устьях рек и др.) (Коваль и др., 2010а, 2012, 2015а, 2017, 2020; Горин, 2013а; Горин, Коваль, 2014, 2019а; Горин и др., 2015, 2019а, б; Коваль, 2024а).

Полевые работы в эстуариях и в нижнем течении рек (а также отдельные съемки на устьевом взморье) в период открытой воды выполняли на надувных лодках с подвесными моторами. В период ледостава работали 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).

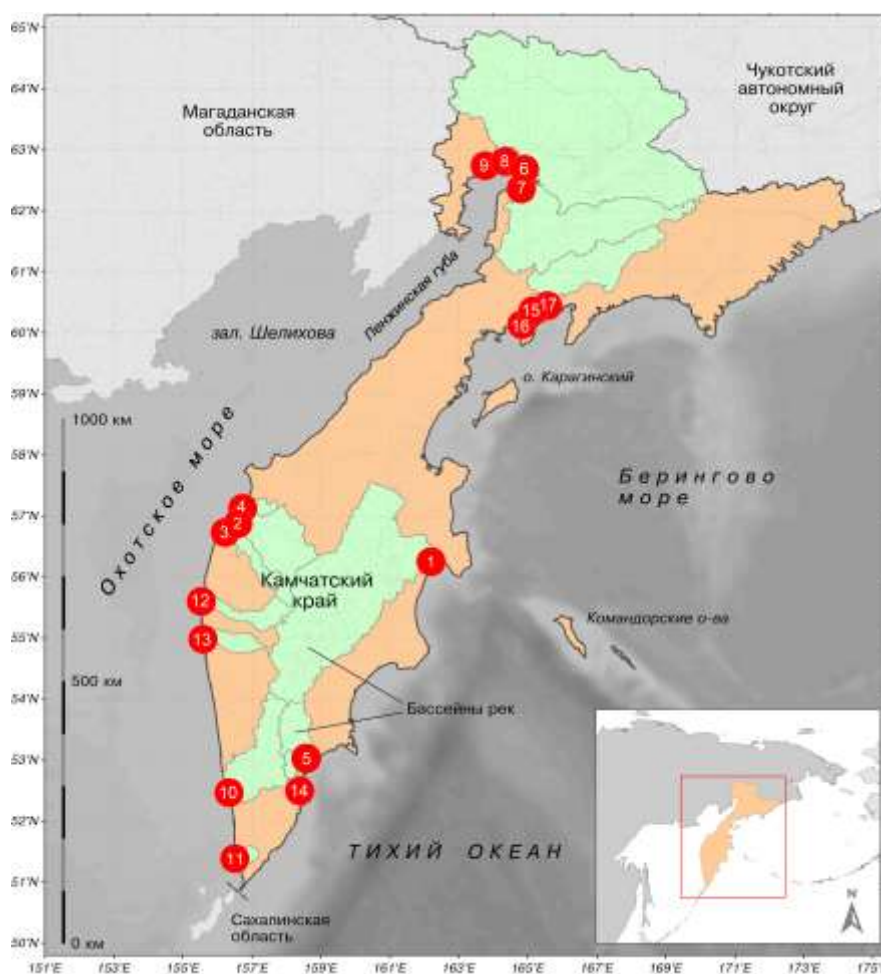


Рис. 2.1. Расположение эстуариев Камчатского края, охваченных собственными исследованиями в 2010–2024 гг. (1 – р. Камчатка, 2010, 2018–2020; 2 – р. Хайрюзова, 2012–2013; 3 – р. Белоголовая, 2012–2013; 4 – р. Ковран, 2012; 5 – Авачинская губа, 2013, 2016; 6 – р. Пенжина, 2014–2016; 7 – р. Таловка, 2014–2015; 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. Лингинмываям, 2024; 17 – р. Вивнитунваям, 2024; номера на рисунке соответствуют номерам водных объектов в таблицах 2.1–2.2).

Все исследования выполнены в основном стандартными методами, принятыми в соответствующих разделах географических и биологических наук (гидрология суши, океанология, промысловая гидроакустика, гидробиология, ихтиология, трофология, физиология животных, паразитология, экология). 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). Исходя из основных задач, поставленных в рамках диссертационной работы, ниже будет представлено описание только тех материалов и методов, которые имеют прямое отношение к предмету нашего исследования.

2.1. Исследования среды обитания рыб

Полевые исследования условий среды обитания рыб проведены в нижнем течении и устьевой области рек, а также на прилегающих участках прибрежной зоны моря. Работы вклю-

чали выполнение комплекса географических наблюдений для оценки морфологического строения и пространственно-временной изменчивости основных абиотических параметров среды в исследуемых водных объектах (рис. 2.2). Основная часть полевых гидролого–морфологических исследований выполнена под руководством ведущего научного сотрудника лаборатории воспроизводства лососевых рыб ВНИРО (г. Москва), канд. геогр. наук С.Л. Горина, стандартными методами, принятыми в гидрологии устьев рек (Руководство..., 1973; 2011; 2012; Гидрологические..., 1993). В этих работах автор принимал непосредственное участие, начиная с 2010 г. (Горин, 2009; 2012; 2013а; б; Горин, Коваль, 2015а; Коваль, Горин, 2016; 2021а, б). Большая часть гидрологических наблюдений в прибрежной зоне моря, была организована и выполнена непосредственно автором (Коваль и др., 2018а; 2020; Коваль, 2024а).

Морфологические исследования включали промеры глубин водных объектов, а также профилирование отдельных их частей (например, береговой линии или устьевых кос).

Для промеров глубин использовали эхолоты GPSmap Sounder (Garmin Lmt., США) и DT-X (BioSonics Inc., США), а также глубиномеры Fisherman 130 (JJ-Connect Ltd., Китай) и Практик (ООО «Практик», Россия) (рис. 2.2). Промеры выполняли по косым галсам или поперечникам, конфигурация которых (а также среднее расстояние между ними) зависело от размеров и морфологии отдельного водного объекта. Точность промеров составляла, как правило, 1–5 см.

Для профилирования береговой линии устьевых водоемов и устьевых кос использовали различное геодезическое оборудование (нивелиры Н–ЗКЛУ1, GST Berger SAL-32, тахеометр Leica TS и др.), а также портативные GPS–навигаторы серии GPSmap (производитель Garmin Ltd., США). Точность измерений GPS–навигаторов (согласно данным, указанным в их настройках) в зависимости от конкретных погодных условий, могла составлять ~3–5 м. Аэровизуальные наблюдения, а также аэрофото- и видеосъемку водных объектов выполняли с помощью квадрокоптеров серий Spark, Mavic и Phantom (DJI, Китай) (рис. 2.2).

Гидрологические наблюдения выполняли с использованием различных комбинаций традиционных методов, принятых в гидрологии устьев рек: измерения расходов воды, суточные станции и постановка приборов на автономную работу (в буйковых, донных и береговых вариантах), а также продольные и площадные гидрологические съемки (Руководство..., 1973; 2011; 2012; Гидрологические..., 1993). Места автономных наблюдений и сетку гидрологических станций на каждом водном объекте устанавливали в соответствии с особенностями их морфологического строения и расположением границ основных гидрологических зон эстуария (прежде всего, на участке опреснения на устьевом взморье, а также в местах проникновения осолоненных вод, обратных течений и приливных колебаний уровня в русле реки) (см. рис. 1.3). Время и периодичность гидрологических наблюдений определяли с учетом характерных для данного водного объекта сочетаний речного стока и морских приливов (высокий – низкий

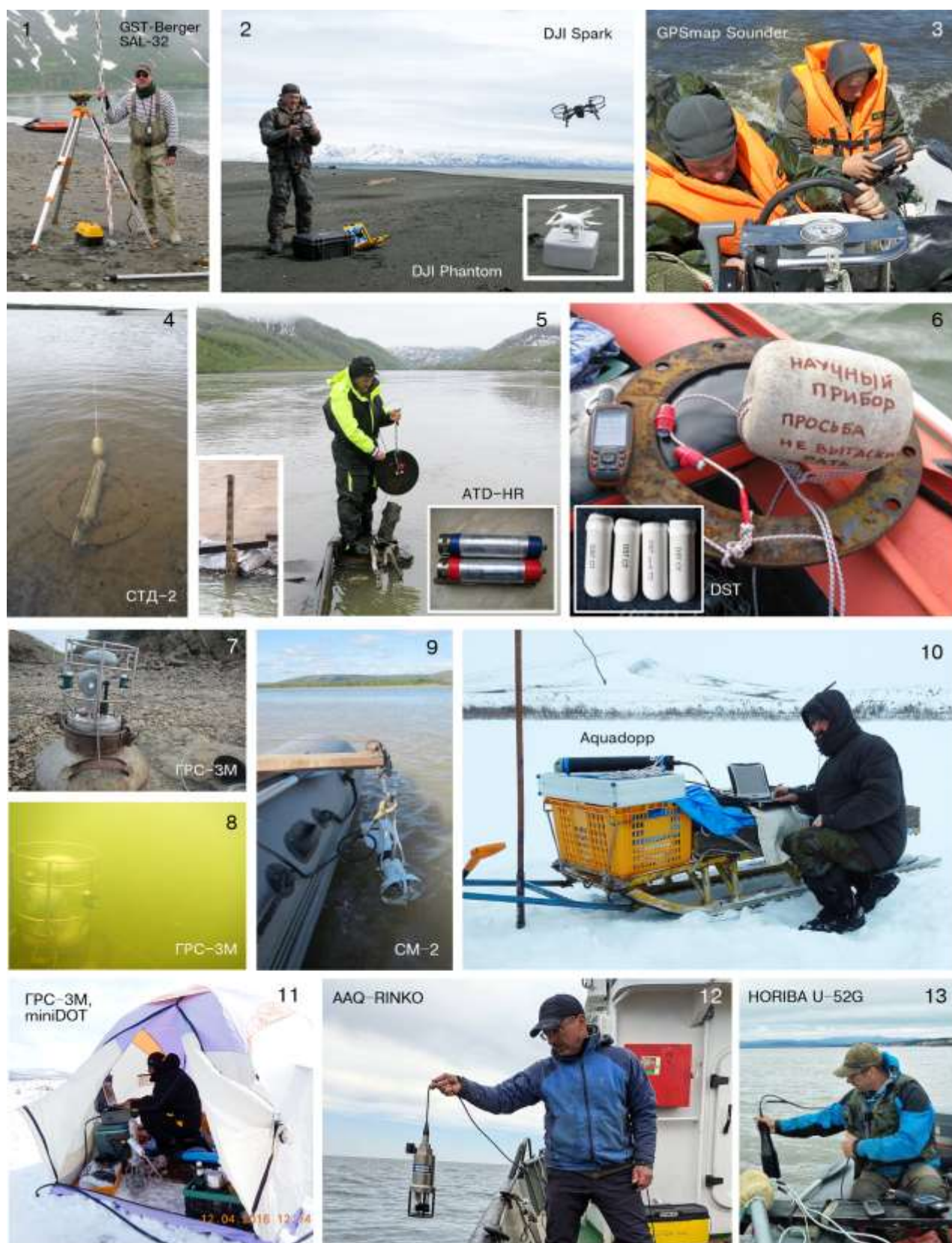


Рис. 2.2. Примеры оборудования и полевых гидролого-морфологических работ в эстуариях Камчатки в 2010–2022 гг. (1 – картографические работы, бух. Вилучинская, июнь 2019 г.; 2 – аэровизуальные наблюдения, р. Камчатка, июнь 2020 г.; 3 – промеры глубин, р. Хайрюзова, июль 2012 г.; установка автономных гидрологических постов: 4 – р. Пенжина, июль 2014 г.; 5 – р. Камчатка, июнь 2019 г.; 6 – р. Вывенка, июль 2021 г.; измерения скорости течений и расходов воды: 7–9 – р. Пенжина, июль 2015 г.; 10 – р. Пенжина, апрель 2016 г.; 11 – суточная гидрологическая станция, р. Пенжина, апрель 2016 г.; гидрологические съемки: 12 – зал. Корфа, июнь 2019 г.; 13 – Пенжинская губа, июль 2015 г.)

речной сток; тропические – равноденственные, сизигийные – квадратурные приливы). Наблюдения, по возможности, были организованы таким образом, чтобы по ним можно было выявить сезонную (связанную с внутригодовой неравномерностью речного стока) и полумесячную (обусловленную чередованием сизигийных и квадратурных приливов) изменчивость гидрологических характеристик. Перечень и объем основных материалов, собранных во время полевых гидролого–морфологических исследований представлены в таблице 2.1.

Для получения сравнимых данных о глубинах в зоне действия приливов, все измеренные величины приводили к единой системе отсчета по показаниям автоматических уровнемеров. Для этого в отдельных частях водоемов выполняли длительные измерения уровня воды (а в некоторых случаях в комбинации с регистрацией солености, температуры и растворенного

Таблица 2.1. Сроки и перечень основных видов гидролого–морфологических работ, выполненных в различных эстуариях Камчатского края в 2010–2024 гг. (включая прилегающую прибрежную зону).

№	Водный объект	Год	Сроки работ	ПРГ	АВП	РСВ	СУТ	ГЛС	ВРЗ
1	р. Камчатка	2010	25.06–22.08	250	7	3	5	18	380
		2018	01.08–02.08	–	–	–	–	1	54
		2019	01.06–30.08	252	3	3	–	10	209
		2020	15.05–20.08	533	1	1	–	11	194
2	р. Хайрюзова	2012	13.06–08.08	110	4	2	1	8	97
		2013*	16.03–10.04	–	5	1	2	3	28
3	р. Белоголовая	2012	13.06–08.08	30	3	1	1	7	87
		2013*	16.03–10.04	–	4	–	2	3	31
4	р. Ковран	2012	31.07–02.08	5	4	1	1	2	10
5	Авачинская губа	2013	27.04–24.10	–	–	–	–	7	130
		2016	26.07–23.10	–	–	–	–	4	40
6	р. Пенжина	2014	04.07–07.09	822	10	2	2	5	63
		2015	12.06–10.09	150	7	2	4	14	452
		2016*	19.03–19.04	–	9	1	1	5	43
7	р. Таловка	2014	01.08–05.09	45	1	1	–	2	20
		2015	01.07–20.08	130	2	1	–	2	38
8	р. Шестакова	2015	28.08–29.08	–	–	–	–	1	5
9	р. Микина	2015	29.08–30.08	–	–	–	–	1	7
10	р. Большая	2016	10.06–05.07	30	–	–	3	5	108
11	р. Озерная	2017	16.06–25.07	15	7	3	–	12	360
		2019*	21.03–31.03	–	–	–	–	7	64
12	р. Ича	2018	22.06–02.07	92	6	1	–	5	100
13	р. Крутогорова	2018	04.07–09.07	9	3	1	–	3	101
14	бух. Вилучинская	2019	15.06–22.06	–	5	2	–	5	149
15	р. Вывенка	2021	26.06–19.07	58	5	2	–	5	432
		2022	19.06–23.07	14	3	2	–	15	802
		2023	04.06–20.07	27	5	2	–	21	380
		2024	06.06–27.07	3	2	2	–	16	730
16	лаг. Легунмун/ р. Лингинмываям	2024	12.07–13.07	–	–	–	–	1	25
17	р. Вивнитунваям	2024	20.07–21.07	–	–	–	–	1	5
Всего, 2010–2024 гг.:				2575	96	34	22	200	5144

Примечания: ПРГ – промеры глубин, км; АВП – количество автономных постов; РСВ – количество измерений расходов воды в реках; ГЛС – количество гидрологических съемок; СУТ – количество суточных станций; ВРЗ – общее количество вертикальных зондирований; * – работы, выполненные в период ледостава.

кислорода) с помощью автономных гидрологических логгеров СТД–2, ГРС–3М, ГМУ–2 (ЦКБ ГМП, Россия), термо-глубомеров Гидрометрика–501 (ООО Пэстр–Групп, Россия), DST centi–TD, DST tilt (Star–Oddi Ltd., Исландия), ATD–HR (JFE Advantech Ltd., Япония), а также термо–солемеров DST СТ и кислородных датчиков miniDOT (PME Inc., США) (рис. 2.2). Длительные гидрологические наблюдения на всех стационарных гидрологических постах проводили в автоматическом режиме с интервалом 10–15 мин в течение всего периода работы приборов. Измерения уровня воды выполняли в придонном горизонте, а температуры, солености и кислорода, в большинстве случаев, – как у дна, так и у поверхности воды. Отдельные автоматические посты были оборудованы водомерными рейками для контроля за смещением нуля поста. Относительная точность измерений на постах составляла ± 1 –10 см для уровня, $\pm 0,1$ –0,5‰ для солености, $\pm 0,05$ –0,10°C для температуры, и $\pm 0,01$ –0,05 мг/л для растворенного кислорода.

Измерения скорости и направления течений (в том числе для оценки расходов воды) проводили с помощью речных гидрологических вертушек ГР–21 и ИСП (российского производства), морской вертушкой СМ–2 (Toho Dentan Co., Ltd., Япония), а также автономных акустических приборов ГРС–3М (ЦКБ ГМП, Россия) и Aquadopp (Nortek Inc., Норвегия) (рис. 2.2). В отдельных случаях измерения выполняли также ручным GPS–навигатором, помещенным в поплавки, нижний груз которого был заглублен на 0,5 м от поверхности воды. Измерения расходов воды в реках выполняли в различные фазы водного режима на постоянных створах, расположенных выше места выклинивания приливных колебаний уровня воды. Промеры глубин в створах измерения расходов выполняли эхолотами и приводили к показаниям автоматических уровнемеров.

Для изучения основных гидрологических характеристик водной среды в эстуариях, в нижнем течении рек и на прилегающих участках прибрежной зоны моря (например, на акватории Пенжинской губы; в прибрежных водах Западной и Северо–Восточной Камчатки; в Камчатском заливе и зал. Корфа; рис. 2.3), проводили отдельные продольные и площадные съемки, на которых выполняли вертикальные зондирования водной толщи от поверхности до дна или в слое с четко выраженной вертикальной стратификацией вод (в пределах гало– и термоклина – обычно до слоя с фоновыми значениями солености ≥ 30 –31‰). Для этого использовали различные мультипараметрические гидрологические зонды: Minisonde 4a (Hydrolab Inc., США), 600 XLM и CastAway–CTD (YSI Inc., США), U–50 (Horiba Ltd., Япония), COMPACT–CTD и AAQ–RINKO Profiler (JFE Advantech Ltd., Япония). Зондирования выполняли в режиме единичных измерений, площадных гидрологических съемок или суточных станций. Каждое отдельное измерение (гидрологическая станция) обязательно включало определение трех основных параметров водной среды: давление (глубина; с точностью ± 1 см), температура ($\pm 0,05$ °C) и электропроводность (соленость; $\pm 0,1$ ‰). На значительном количестве станций были также измерены

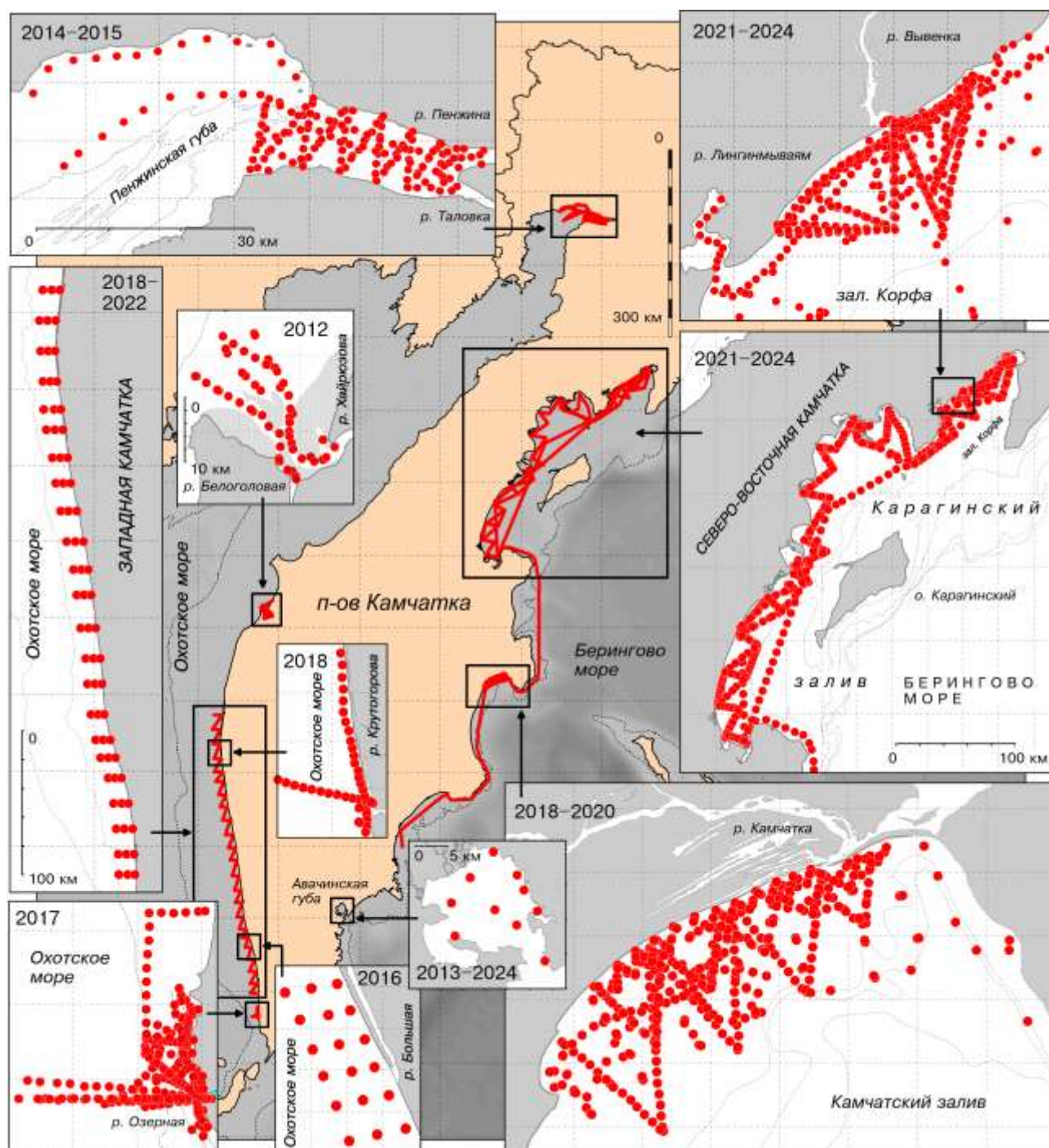


Рис. 2.3. Схема расположения станций гидрологических съемок, выполненных в прибрежной зоне Камчатки в июне–августе 2012–2024 гг. (цифрами на рисунке указаны годы наблюдений).

водородный показатель pH (кислотность; $\pm 0,2$ pH), содержание растворенного кислорода ($\pm 0,1$ мг/л), мутность ($\pm 0,1$ Nephelometric Turbidity Unit, NTU или Fofrmazin Turbidity Unit, FTU), освещенность ($\pm 0,1$ миллилюкс) и концентрация хлорофилла- α ($\pm 1\%$). Все первичные данные усредняли по глубине с интервалом в 0,1 м.

Все инструментальные измерения гидрологических параметров сопровождали общими географическими наблюдениями с описанием локальных условий окружающей среды в месте исследований, например, таких как: особенности рельефа берегов, погодные условия, облач-

ность, сила и направление ветра, температура воздуха, волнение, прозрачность воды, толщина льда и ледовые явления, типы грунтов и т.п. (Руководство..., 1973; 2011; 2012; Гидрологические..., 1993). В отдельных случаях, выполняли также отбор проб воды для проведения специальных лабораторных исследований (например, для оценки химического состава и качества вод) (Коваль и др., 2020).

2.2. Орудия и методы контрольного лова рыб

Для отлова рыб в экспедициях применяли разнообразные активные (бим-трал, закидной невод) и пассивные (ставные жаберные сети, учебные снасти, вентера) орудия лова (табл. 2.2). В период открытой воды использовали трал, невод и сети. Во время ледостава (когда не было возможности использовать активные орудия), рыб ловили удочками или вентерями, иногда сетями.

Контрольный лов рыб выполняли как в режиме ихтиологических съемок, так и в виде суточных станций или единичных обловов (рис. 2.4–2.5). Схему станций для съемок разрабатывали, исходя из результатов рекогносцировочных гидролого-морфологических работ. При этом учитывали морфологическое строение и гидрологические особенности, характерные для каждого водного объекта. В частности, контрольный лов, по возможности, должен был охватывать все участки эстуариев – от их верхней («пресноводной») до нижней («морской») границы. Если была возможность, обловы рыб проводили также в нижнем течении главных рек (или основных их притоков), в пойменных водоемах, а также на прилегающих участках прибрежной зоны моря (рис. 2.4–2.5). Время проведения съемок обычно старались приурочить к приливу или отливу. Основными активными орудиями лова в период работ были трал и невод.

Для отлова рыб в пелагиали применяли бим-трал (2,0×8,2 м) (рис.2.6), который был разработан в лаборатории промышленного рыболовства КамчатНИРО специально для наших исследований (Адамов, Субботин, 2010). Вертикальное и горизонтальное раскрытие этого трала составляет по 1,8 м, ячея в кутке – 4 мм. Основные конструктивные преимущества такого трала заключаются в том, что его горизонтальное раскрытие задает «бим» (деревянный шест длиной 2,6 м), а буксировка трала осуществляется за один ваер с моторной лодки (т.е. при работе с данным орудием лова применяется одноботная схема траления). За счет положительной плавучести бим-трал всегда остается на поверхности воды, поэтому его постановку и выборку можно осуществлять вручную с моторной лодки без вспомогательного грузового оборудования.

На начальном этапе работ экспериментально было установлено, что оптимальная скорость тралений на контрольных станциях должна составлять 3,0–4,0 узла ($\approx 1,5$ –2,0 м/с) (Коваль и др., 2010а, в). При такой скорости буксировки бим и верхняя подбора трала всегда находятся на поверхности воды, а его горизонтальное раскрытие (независимо от глубины в месте лова)

Таблица 2.2. Сроки и общее количество контрольных обловов, выполненных различными орудиями лова в эстуариях Камчатского края в 2010–2024 гг. (включая прилегающую прибрежную зону).

№	Водный объект	Год	Сроки	ТР	НВ	ЖС	УД	ВН	СУТ
1	Камчатка	2010	02.07–15.08	36	9	2	–	–	–
2	Хайрюзова	2012	14.07–04.08	21	17	12	–	–	1
		2013*	15.03–10.04	–	–	1	11	10	–
3	Белоголовая	2012	07.07–03.08	19	13	–	–	–	1
4	Ковран	2012	01.08–02.08	1	8	–	–	–	–
5	Авачинская губа	2013	24.08–25.08	10	–	–	2	–	–
		2016	27.07–28.07	–	6	–	5	–	–
6	Пенжина	2014	01.07–05.09	49	32	76	–	–	2
		2015	28.06–16.08	51	82	31	–	–	4
		2016*	07.03–13.04	–	–	–	5	2	–
7	Таловка	2014	08.08–25.08	22	11	–	–	–	–
		2015	15.07–12.08	17	26	1	–	–	–
8	Шестакова	2015	29.07–30.07	–	6	2	–	–	–
9	Микина	2015	30.07–01.08	–	5	2	–	–	–
10	Большая	2016	10.06–05.07	48	61	–	–	–	2
11	Озерная	2017	16.06–25.07	20	24	–	–	–	–
		2019*	21.03–31.03	–	–	–	5	–	–
12	Ича	2018	24.06–29.06	–	20	–	–	–	–
13	Крутогорова	2018	06.07–09.07	6	17	–	–	–	–
14	бух. Вилучинская	2019	15.06–22.06	–	12	5	–	–	–
		2021	06.07–17.07	–	32	–	–	–	–
15	Вывенка	2022	26.06–20.07	30	20	–	–	–	–
		2023	05.06–19.06	15	10	–	–	–	–
		2024	08.06–27.07	25	–	2	–	–	–
16	лаг. Легунмун/ р. Лингинмываям	2024	12.07–13.07	–	10	–	–	–	–
17	Вивнитунваям	2024	20.07–21.07	–	5	–	–	–	–
Всего, 2010–2024 гг.			970	370	426	134	28	12	10

Примечания: ТР – траловые станции; НВ – неводной лов; ЖС – постановки жаберных сетей; УД – удебный лов; ВН – постановка вентерей; СУТ – суточные ихтиологические станции; * – работы, выполненные в период ледостава.

остается неизменным, поскольку определяется длиной бима. Вертикальное раскрытие трала уменьшается в соответствии с глубиной в месте траления. На небольших глубинах нижняя подбора трала лишь слегка касается грунта, поэтому вероятность повреждения самого трала (а также грунта) в месте траления минимальна. Впоследствии при работе во всех водных объектах старались придерживаться указанных оптимальных характеристик тралений. Продолжительность лова на станциях составляла, как правило, 15–30 мин. Траловые съемки проводили в основном в дневное время, что было связано с техническими сложностями работы в ночные часы в условиях мелководий и сильных течений, которые характерны для устьевых областей рек Камчатки. На суточных станциях траления вели круглосуточно.

В целом, результаты работы с бим–тралом показали, что его можно эффективно использовать для лова молоди рыб, а также нектобентоса (размерами <100 мм), в макро- и гиперприливных устьях рек, для которых характерны обширные мелководья (с глубинами, близкими к вертикальному раскрытию трала), а также высокие скорости течений и повышенная мутность

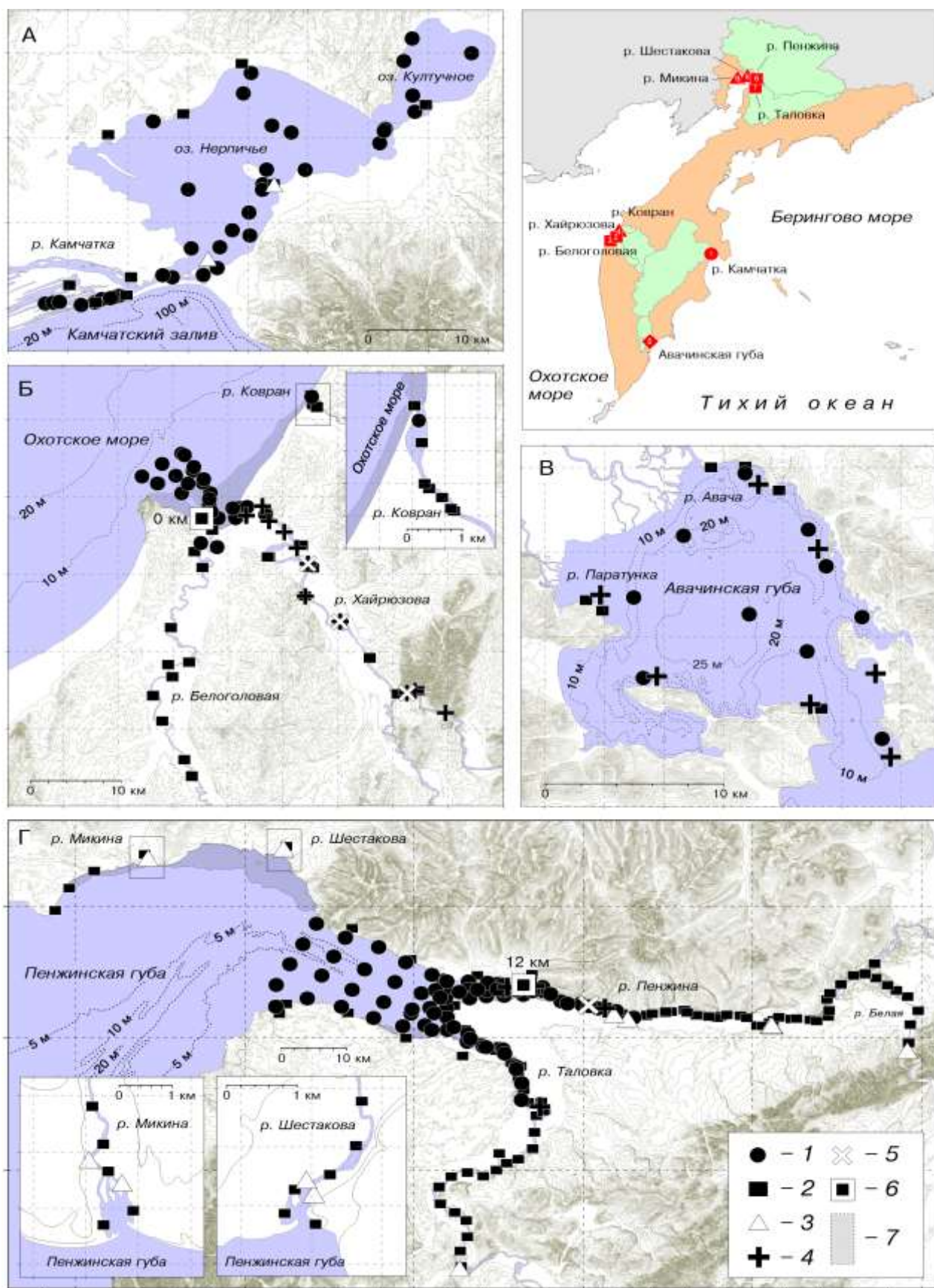


Рис. 2.4. Схема расположения станций контрольного лова в отдельных эстуариях Камчатского края в 2010–2016 гг. (А – Камчатка; Б – Хайрюзова, Белоголовая, Ковран; В – Авачинская губа; Г – Пенжина, Таловка, Шестакова, Микина; сроки работ указаны в табл. 2.2). Условные обозначения в легенде: 1 – траловые станции; 2 – неводной лов; 3 – места сетепостановок; 4 – удебный лов; 5 – места постановки вентерей; 6 – суточные станции; 7 – приливные осушки.

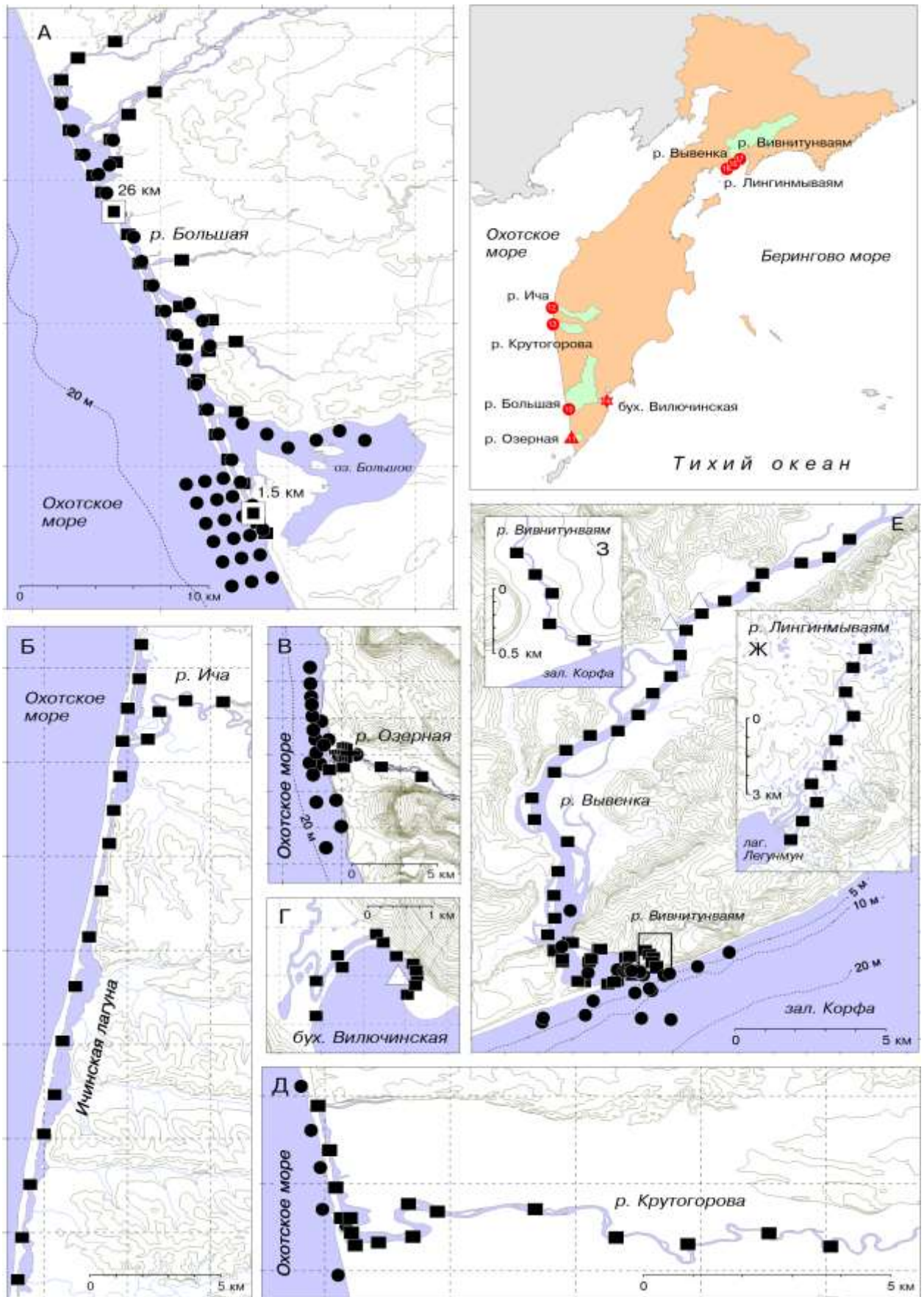


Рис. 2.5. Схема расположения станций контрольного лова в отдельных эстуариях Камчатского края в 2016–2024 гг. (А – Большая; Б – Ича; В – Озерная; Г – Вилучинская; Д – Крутогорова; Е – Вивенка; Ж – Лингинмываям; Ж – Вивнитунваям; сроки работ указаны в таблице 2.2; условные обозначения те же, что и на рис. 2.4).

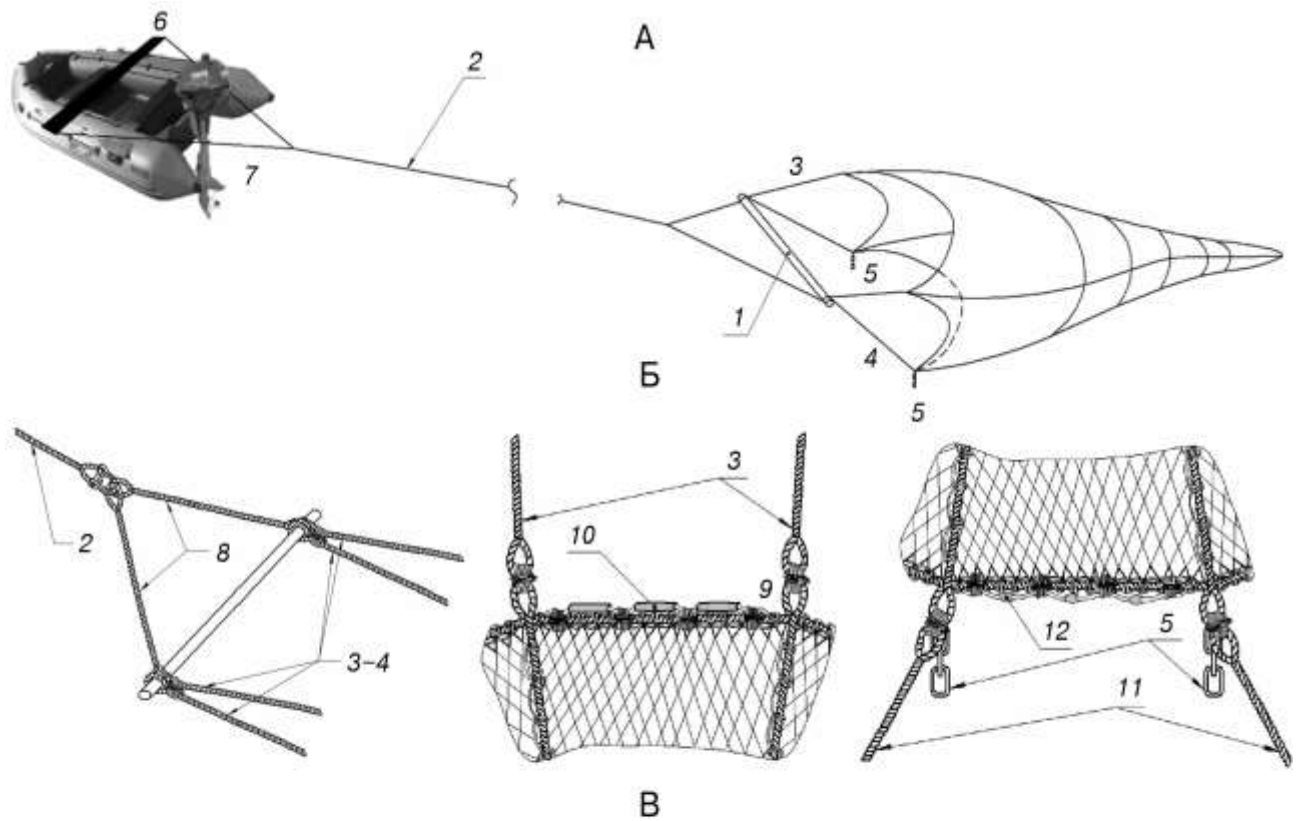


Рис. 2.6. Бим-трал 2,0×8,2 м для контрольного лова молоди рыб в пелагиали (А – схема траловой системы. Б – основные элементы оснастки трала: 1 – бим; 2 – ваер; 3 – верхний кабель; 4 – нижний кабель; 5 – груз-углубитель; 6 – буксировочная доска; 7 – буксировочные оттяжки; 8 – уздечки; 9 – верхняя подбора; 10 – наплава; 11 – нижняя подбора; 12 – грузила. В – примеры работы с тралом: 13 – р. Камчатка, июль 2010 г.; 14 – прибрежные воды Охотского моря в районе устья р. Хайрюзова, август 2012 г.; 15 – устьевая область р. Пенжины, август 2014 г.; 16 – Пенжинская губа, август 2015 г.).

воды (Коваль и др., 2012; 2015а; 2017). В таких условиях, молодь рыб в трале присутствовала в 80–90% случаев, а нектобентос или макропланктон (например, медузы) встречался в улове практически всегда. На больших глубинах, а также в прозрачной и стоячей воде, уловистость бим-трала резко снижалась (встречаемость молоди рыб уменьшалась до 20–50%), что очевидно было связано с возможностью активного избегания рыбами зоны его действия. Этому, по-видимому, во многом способствовало и отпугивающее воздействие на рыб самой траловой системы (прежде всего, турбулентности воды от двигателя) (рис. 2.6).

Для лова рыб на литорали эстуариев и в нижнем течении рек (существенно реже – в прибрежной зоне моря) использовали закидной невод 8,0×2,6 м (рис. 2.7), который был спроектирован на базе стандартной конструкции закидного равнокрылого безмотенного невода 12,0×3,0 м (пр. НЗ.006, лаб. промысловства КамчатНИРО; Коваленко и др., 2008). Ячея в крыльях этого невода составляет 10 мм, а в сливной части – 4 мм. Следует отметить, что невод пр. НЗ.006 ранее был рекомендован как одно из наиболее эффективных орудий лова рыб на литорали водоемов, поскольку из-за небольших размеров он обеспечивает высокую скорость замета и выборки (Карпенко и др., 1997). Заметы неводом проводили как в светлое, так и в темное время суток, с моторной лодки или пешком вдоль берега. Длина замета (по берегу) составляла по большей части 30–60 м, а вертикальная зона облова была ограничена, как правило, горизонтом от уреза воды до глубины 1,3–1,5 м.

В качестве дополнительных орудий контрольного лова рыб были использованы жаберные сети, удочки и вентера, обловы которыми проводили в различных частях водоемов (рис. 2.8). Сетями и удочками ловили главным образом крупных рыб с размерами тела, превышающими 10–15 см. Длина жаберных сетей варьировала от 30 до 50 м, высота стенки – от 1,0 до 2,0 м, шаг ячеи составлял 20, 25, 40, 50 и 55 мм. Постановку сетей выполняли в основном от берега (согласно схеме, представленной на рис. 2.8), реже – в открытой части водоемов. Ставили сети преимущественно в вечернее время, выборку проводили в утренние часы, поэтому их застой обычно варьировал от 8 до 12 ч. Для учебного лова рыб в период ледостава (табл. 2.2) использовали рыболовные удочки с различной оснасткой и наживкой, в зависимости от основного объекта, на которого был нацелен лов (лососи, гольцы, корюшки, камбалы, навага и др.). Для вентерных постановок в бассейне р. Хайрюзова в марте–апреле 2013 г. (табл. 2.2, рис. 2.4) использовали ставные ловушки (верши) заводского производства диаметром 60 см, длиной 110 см и ячеей 10 мм (рис. 2.8). Средний застой ловушек колебался от 1 до 2 сут. В бассейне р. Пенжины в марте–апреле 2016 г. (табл. 2.2, рис. 2.4) для лова рыб применяли самодельные ставные вентера, которые используются местными жителями при потребительском промысле зубастой корюшки в устьевой области реки (рис. 2.8). Размеры рамы этих вентерей составляли 1,5×1,5 м, ячея сетного мешка – 15–20 мм.



Рис. 2.7. Закидной невод 8,0×2,6 м для контрольного лова рыб на литорали (А – сборочный чертеж с основными элементами невода: 1 – верхняя подборка с наплавами; 2 – нижняя подборка с грузами; 3 – крылья; 4 – сливная часть; 5 – кляч; 6 – уздечка; 7 – урез. Б – примеры работы с неводом: 8 – р. Таловка, август 2014 г.; 9 – р. Белоголовая, июль 2012 г., 10 – р. Ловаты, северная часть Пенжинской губы, июль 2015 г.; 11 – устье р. Ича, июнь, 2018 г.; 12 – бух. Вилучинская, июнь 2019 г.; 13–14 – р. Вывенка, июль 2021 и 2022 г.).

В таблицах 2.2 и 2.3 представлены сроки работ и перечислено количество контрольных обловов (табл. 2.2), а также указаны общее количество различных видов круглоротых и рыб, выловленных в эстуариях Камчатского края в 2010–2024 гг. (табл. 2.3). Как следует из этих таблиц, за весь период исследований было выполнено порядка 970 контрольных обловов и выловлено ≈ 127 тыс. экз. различных таксонов, относящихся к 49 видам (1 вид круглоротых и 48 видов рыб) (табл. 2.3).

Все видовые названия, а также названия семейств рыб, используемые в тексте и таблицах, обновлены в соответствии с принятой сейчас международной номенклатурой (если было использовано иное название, в каждом отдельном случае это специально оговорено в разделе



Рис. 2.8. Примеры сетного (1–4), удебного (5–7) и вентерного (8–10) лова в отдельных эстуариях Камчатки в 2010–2016 гг. (1 – схема установки сетей от берега; 2 – р. Камчатка, оз. Нерпичье, июль 2010 г.; 3 – р. Белая, левый приток р. Пенжины, июль 2015 г.; 4 – р. Шестакова, август 2015 г.; 5–9 – р. Хайрюзова, март–апрель 2013 г.; 10 – р. Пенжина, март 2016 г.).

4.5). Основными источниками латинских названий послужили последние издания: электронный «Каталог рыб Эшмайера» (Fricke, Eschmeyer, 2024), каталог «Список пресноводных рыб» (Van Der Laan, 2024), а также интернет-ресурс [www. fishbase.org](http://www.fishbase.org).

Таблица 2.3. Общее количество круглоротых и рыб (экз.), выловленных в результате контрольного лова за весь период экспедиционных работ в эстуариях Камчатского края в 2010–2024 гг.

№	Вид	Водный объект									
		КА	ХР	БГ	КВ	АГ	ПЖ	ТЛ	ШЕ	МИ	ПГ
1	<i>Lethenteron camtschaticum</i>	–	–	4	1	–	3	1	–	–	–
2	<i>Clupea pallasii</i>	239	–	–	–	–	–	–	–	–	1
3	<i>Carassius gibelio</i>	12	–	–	–	–	–	–	–	–	–
4	<i>Phoxinus phoxinus</i>	–	–	–	–	–	6112	3387	–	–	–
5	<i>Esox lucius</i>	–	–	–	–	–	79	25	–	–	–
6	<i>Coregonus pidschian</i>	–	–	–	–	–	186	76	–	–	–
7	<i>C. nasus</i>	–	–	–	–	–	1	1	–	–	–
8	<i>C. subautumnalis</i>	–	–	–	–	–	396	158	–	–	–
9	<i>C. sardinella</i>	–	–	–	–	–	131	112	–	–	2
10	<i>Prosopium cylindraceum</i>	–	–	–	–	–	769	384	–	–	–
11	<i>Thymallus mertensii</i>	–	–	–	–	–	1135	696	4	2	–
12	<i>Oncorhynchus gorbuscha</i>	–	152	–	1	–	11	14	15	1	–
13	<i>O. keta</i>	9	484	94	123	15	1255	57	3	12	93
14	<i>O. nerka</i>	14	106	1	–	–	–	–	–	–	–
15	<i>O. kisutch</i>	22	57	28	5	3	1	–	–	–	–
16	<i>O. tschawytsha</i>	1	9	3	–	–	–	–	–	–	–
17	<i>O. masou</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
18	<i>Parasalmo mykiss</i>	–	75	12	35	–	–	–	–	–	–
19	<i>Salvelinus malma</i>	107	301	322	827	4	44	5	33	8	2
20	<i>S. leucomaenis</i>	157	9	5	23	1	21	14	1	–	–
21	<i>S. levanidovi</i>	–	–	–	–	–	3	1	–	3	–
22	<i>Hypomesus olidus</i>	614	372	187	7	35	2165	679	13	16	1465
23	<i>H. japonicus</i>	–	–	–	–	2	–	–	–	–	–
24	<i>Mallotus catervarius</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
25	<i>Osmerus dentex</i>	806	1219	901	22	77	3224	1098	2	16	2126
26	<i>Osmeridae</i> gen. sp. (молодь)	–	45	17	10	–	112	52	–	–	24
27	<i>Lota lota</i>	–	–	–	–	–	30	32	–	–	–
28	<i>Eleginus gracilis</i>	75	23	11	2	22	836	523	–	–	1146
29	<i>Gadus macrocephalus</i>	–	–	–	–	2	–	–	–	–	–
30	<i>G. chalcogrammus</i>	–	–	–	–	13	–	–	–	–	–
31	<i>Hippoglossus stenolepis</i>	–	–	–	–	12	–	–	–	–	–
32	<i>Limanda aspera</i>	–	3	–	–	5	7	53	–	–	412
33	<i>Liopsetta glacialis</i>	–	25	34	51	–	–	–	–	–	–
34	<i>Platichthys stellatus</i>	389	331	152	339	82	–	–	–	–	–
35	<i>Gasterosteus aculeatus</i>	1893	260	173	246	14	6	4	–	–	1
36	<i>Pungitius pungitius</i>	218	554	534	308	26	1128	2867	1	10	1501
37	<i>Hexagrammos lagocephalus</i>	–	–	–	–	7	–	–	–	–	–
38	<i>H. octogrammus</i>	–	–	–	–	3	–	–	–	–	–
39	<i>H. stelleri</i>	–	2	–	–	1	–	–	–	–	–
40	<i>Cottus</i> cf. <i>poecilopus</i>	–	–	–	–	–	565	251	–	28	–
41	<i>Megalocottus platycephalus</i>	–	5	5	4	3	227	66	–	–	37
42	<i>Microcottus sellaris</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
43	<i>Myoxocephalus polyacanthocephalus</i>	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–
44	<i>Occella dodecaedron</i>	–	–	1	–	–	–	–	–	–	44
45	<i>Zoarces elongatus</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	3
46	<i>Alectrias alectrolophus</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
47	<i>Stichaeus punctatus</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
48	<i>Acantholumpenus mackayi</i>	–	5	3	–	–	–	–	–	–	–
49	<i>Trichodon trichodon</i>	–	–	–	–	3	–	–	–	–	–
50	<i>Ammodytes hexapterus</i>	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–
Всего, экз.:		4 556	4 037	2 487	2 004	332	18 447	10 556	72	96	6 857
Кол-во контрольных обловов:		47	72	32	9	23	228	38	8	7	139

Условные обозначения: КА – р. Камчатка; ХР – р. Хайрюзова; БГ – р. Белоголовая; КВ – р. Ковран; АГ – Авачинская губа; ПЖ – р. Пенжина; ТЛ – р. Таловка; ШЕ – р. Шестакова; МИ – р. Микина. ПГ – Пенжинская губа.

Окончание таблицы 2.3

№	Вид	Водный объект								Всего:
		БО	ОЗ	ИЧ	КР	БВ	ВВ	ЛГ	ВИ	
1	<i>Lethenteron camtschaticum</i>	5	—	1	—	—	4	4	—	23
2	<i>Clupea pallasii</i>	—	—	—	—	6	—	—	—	246
3	<i>Carassius gibelio</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	12
4	<i>Phoxinus phoxinus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	9499
5	<i>Esox lucius</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	104
6	<i>Coregonus pidschian</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	262
7	<i>C. nasus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	2
8	<i>C. subautumnalis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	554
9	<i>C. sardinella</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	245
10	<i>Prosopium cylindraceum</i>	—	—	—	—	—	49	—	—	1202
11	<i>Thymallus mertensii</i>	—	—	—	—	—	49	176	—	2062
12	<i>Oncorhynchus gorboscha</i>	2	4	1	3	13	296	—	—	513
13	<i>O. keta</i>	570	8170	130	417	370	447	81	—	12330
14	<i>O. nerka</i>	59	213	1	16	2	14	—	—	426
15	<i>O. kisutch</i>	562	87	430	28	3	75	2	—	1303
16	<i>O. tschawytscha</i>	26	—	3	1	1	14	—	—	58
17	<i>O. masou</i>	30	—	—	—	—	—	—	—	30
18	<i>Parasalmo mykiss</i>	—	—	2	7	—	—	—	—	131
19	<i>Salvelinus malma</i>	351	71	1	1	122	42	—	66	2307
20	<i>S. leucomaenis</i>	54	—	41	1	7	1	—	—	335
21	<i>S. levanidovi</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	7
22	<i>Hypomesus olidus</i>	412	—	110	3	2	1	1	—	6082
23	<i>H. japonicus</i>	—	—	5	—	—	—	—	—	7
24	<i>Mallotus catervarius</i>	12	—	—	—	13	17	—	—	42
25	<i>Osmerus dentex</i>	22	—	49	10	17	14	—	—	9603
26	<i>Osmeridae</i> gen. sp. (молодь)	—	—	—	—	—	—	—	—	260
27	<i>Lota lota</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	62
28	<i>Eleginus gracilis</i>	1	—	35	—	13	66	—	—	2753
29	<i>Gadus macrocephalus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	2
30	<i>G. chalcogrammus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	13
31	<i>Hippoglossus stenolepis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	12
32	<i>Limanda aspera</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	480
33	<i>Liopsetta glacialis</i>	1	—	13	2	7	10	1	—	144
34	<i>Platichthys stellatus</i>	1522	22	397	258	5	740	49	—	4286
35	<i>Gasterosteus aculeatus</i>	40902	11	76	7	53	12006	561	—	56213
36	<i>Pungitius pungitius</i>	6357	—	385	3	—	10	10	—	13912
37	<i>Hexagrammos lagocephalus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	7
38	<i>H. octogrammus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	3
39	<i>H. stelleri</i>	—	—	—	—	—	2	—	—	5
40	<i>Cottus</i> cf. <i>poecilopus</i>	—	—	—	—	—	63	16	—	923
41	<i>Megalocottus platycephalus</i>	15	—	24	19	3	16	—	—	424
42	<i>Microcottus sellaris</i>	—	—	—	—	4	—	—	—	4
43	<i>Myoxocephalus polyacanthocephalus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	1
44	<i>Ocella dodecaedron</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	45
45	<i>Zoarces elongatus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	3
46	<i>Alectrias alectrolophus</i>	—	—	—	—	5	—	—	—	5
47	<i>Stichaeus punctatus</i>	—	—	—	—	2	—	—	—	2
48	<i>Acantholumpenus mackayi</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	8
49	<i>Trichodon trichodon</i>	—	—	—	—	8	—	—	—	11
50	<i>Ammodytes hexapterus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Всего, экз.:		50 903	8 578	1 704	776	656	13936	901	66	126 964
Кол-во контрольных обловов:		109	49	20	23	17	134	10	5	970

Условные обозначения: БО – р. Большая; ОЗ – р. Озерная; ИЧ – р. Ича; КР – р. Крутогорова; БВ – бух. Вилочинская; ВВ – р. Вывенка; ЛГ – Лингинмывая; ВИ – Вивнитунвая.

2.3. 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 (рис. 2.9, табл. 2.4). У неполовозрелых и мелкоразмерных особей рыб (длиной $<100\text{--}150$ мм), численность которых в улове составляла менее 100 экз., измеряли индивидуальную длину и массу тела с точностью до 1 мм и 0,01 г. Если численность вида в улове превышала 100 экз., тогда индивидуальные размерно-массовые показатели определяли у 50–100 экз. особей. Крупных рыб (размером $>150\text{--}200$ мм) подвергали полному биологическому анализу (ПБА) по общепринятым методикам (Правдин, 1966).

В процессе биологического анализа отбирали также желудки для определения состава пищи рыб. Каждая проба на питание обычно включала 5–10 экз. (иногда меньшее или большее количество) (рис. 2.9). Основная часть трофологических проб была обработана непосредственно в полевых условиях на свежем материале классическим количественно-весовым методом (Руководство..., 1961; Методическое пособие..., 1974).

Помимо указанных выше стандартных работ, непосредственно в полевых экспедициях выполняли также сбор дополнительных биологических материалов для проведения специальных лабораторных исследований. В процессе ПБА у рыб собирали регистрирующие структуры (чешуя, отоциты) для последующего определения возраста. В отдельных случаях отбирали генетические, паразитологические и биохимические пробы, а также пробы на изотопный анализ. Все полученные таким образом материалы доставляли в КамчатНИРО для последующей камеральной обработки, которая была выполнена специалистами института (а также других научных организаций) по соответствующим методикам (Кальченко и др., 2020; Пильганчук и др., 2019; Буторина и др., 2018, 2023; Буторина, Коваль, 2018а, б, 2019, 2020; Бусарова, Коваль, 2017, 2018а, б; Бусарова и др., 2019; Гаврюсева, Рязанова, 2018).

В результате за весь период исследований проанализировано 23 экз. круглоротых 1 вида и 26 958 экз. рыб 48 видов (табл. 2.4). 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.

2.4. 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



Рис. 2.9. Примеры контрольных уловов (1–3) и сбора ихтиологических материалов (4–12) во время экспедиционных работ в эстуариях Камчатки в 2010–2022 гг. (1 – улов бим-трала, р. Камчатка, оз. Нерпичье, июль 2010 г.; 2 – уловы закидного невода, р. Ича, июнь, 2018 г.; 3 – удобные уловы, р. Пенжина, апрель 2016 г.; 4 – обработка уловов траловых и неводных съемок, р. Пенжина, июль 2015 г.; 5 – биологический анализ взрослых рыб из сетных уловов, р. Шестакова, август 2015 г.; 6–7 – биологический анализ молоди рыб, р. Пенжина, июль 2015 г.; 8–9 – биологический анализ и отбор биохимических и генетических проб, р. Пенжина, август 2014 г.; 10 – анализ содержимого желудков рыб, р. Таловка, июль 2015 г.; 11–12 – обработка проб на питание, р. Вывенка, июль 2022 г.).

рыболовства; выясняли современное состояние ресурсов промысловых рыб; анализировали видовой состав и биологические показатели рыб в промысловых уловах; оценивали соотношение

Таблица 2.4. Количество собранных биологических материалов и размерные характеристики круглоротых и рыб из контрольных уловов, выполненных в эстуариях Камчатского края в 2010–2024 гг.

№	Вид	Виды анализа, экз.								Длина тела, мм		
		ПРВ	ПБА	ЖЛ	ВЗ	ГН	ПЗ	БХ	ИЗ	Min-Max	$\bar{x}$	s_x
1	<i>Lethenteron camtschaticum</i>	23	–	3	–	–	–	–	–	52–218	134,4	43,6
2	<i>Clupea pallasii</i>	5	37	7	–	–	–	–	–	98–205	181,4	37,8
3	<i>Carassius gibelio</i>	–	12	5	12	–	–	–	–	160–350	215,0	5,4
4	<i>Phoxinus phoxinus</i>	2365	–	412	–	–	30	–	–	19–81	40,9	9,4
5	<i>Esox lucius</i>	4	89	62	88	–	–	–	–	104–970	479,9	119,2
6	<i>Coregonus pidschian</i>	62	179	146	175	30	19	–	6	31–430	152,4	105,2
7	<i>C. nasus</i>	1	–	1	–	1	–	–	–	57–57	57,0	–
8	<i>C. subautumnalis</i>	518	34	292	34	25	23	–	6	23–192	50,2	17,0
9	<i>C. sardinella</i>	222	18	135	18	30	10	–	6	27–360	50,5	31,1
10	<i>Prosopium cylindraceum</i>	527	594	439	585	25	25	–	6	25–435	121,4	85,8
11	<i>Thymallus mertensii</i>	1221	777	646	522	10	27	–	6	26–415	118,2	86,9
12	<i>Oncorhynchus gorbuscha</i>	231	184	104	–	130	–	95	–	20–590	137,3	195,5
13	<i>O. keta</i>	3236	1555	948	1550	344	125	204	–	25–700	97,3	149,6
14	<i>O. nerka</i>	245	170	105	171	225	22	132	–	28–680	177,4	208,9
15	<i>O. kisutch</i>	362	569	246	113	–	–	33	–	25–146	78,4	30,5
16	<i>O. tschawytscha</i>	19	25	38	25	–	–	22	–	32–128	83,9	21,0
17	<i>O. masou</i>	–	30	1	30	–	–	–	–	62–129	87,1	21,6
18	<i>Parasalmo mykiss</i>	127	2	129	2	–	–	–	–	44–375	148,4	120,0
19	<i>Salvelinus malma</i>	808	644	320	125	43	–	–	–	25–610	154,1	53,8
20	<i>S. leucomaenis</i>	113	103	213	45	21	–	–	–	77–710	235,2	138,5
21	<i>S. levanidovi</i>	–	3	3	3	3	–	–	–	505–535	523,3	16,1
22	<i>Hypomesus olidus</i>	1574	113	615	110	–	–	–	–	17–172	68,6	29,1
23	<i>H. japonicus</i>	5	–	5	–	–	–	–	–	86–104	94,8	7,2
24	<i>Mallotus catervarius</i>	39	3	22	–	–	–	–	–	130–160	149,8	8,0
25	<i>Osmerus dentex</i>	831	166	787	161	–	–	–	–	20–310	110,4	71,3
26	Osmeridae gen. sp. (молодь)	62	–	62	–	–	–	–	–	25–43	32,5	4,9
27	<i>Lota lota</i>	6	49	41	46	–	–	–	–	115–665	274,4	155,3
28	<i>Eleginus gracilis</i>	649	64	253	64	–	–	–	–	21–442	90,7	96,3
29	<i>Gadus macrocephalus</i>	–	2	2	–	–	–	–	–	113–138	126,0	17,7
30	<i>G. chalcogrammus</i>	–	13	10	10	–	–	–	–	45–67	53,0	5,7
31	<i>Hippoglossus stenolepis</i>	–	12	10	12	–	–	–	–	259–351	290,0	28,0
32	<i>Limanda aspera</i>	284	–	27	–	–	–	–	–	28–262	90,5	76,7
33	<i>Liopsetta glacialis</i>	135	7	29	7	–	–	–	–	30–292	151,7	44,1
34	<i>Platichthys stellatus</i>	2527	3	936	–	–	–	–	–	25–354	112,0	49,4
35	<i>Gasterosteus aculeatus</i>	2598	55	521	–	–	–	–	–	23–103	83,6	13,8
36	<i>Pungitius pungitius</i>	1354	–	517	–	–	20	–	–	20–85	47,2	13,1
37	<i>Hexagrammos lagocephalus</i>	–	7	5	7	–	–	–	–	162–270	230,0	33,1
38	<i>H. octogrammus</i>	–	3	3	3	–	–	–	–	117–135	126,0	9,0
39	<i>H. stelleri</i>	4	3	7	3	–	–	–	–	55–91	71,8	16,7
40	<i>Cottus cf. poecilopus</i>	843	–	339	–	–	32	–	–	10–117	48,1	14,4
41	<i>Megalocottus platycephalus</i>	376	3	166	3	–	–	–	–	20–357	95,3	69,0
42	<i>Microcottus sellaris</i>	4	–	4	–	–	–	–	–	21–27	24,0	2,4
43	<i>Myoxocephalus polyacanthocephalus</i>	1	–	1	–	–	–	–	–	25–25	25,0	–
44	<i>Occella dodecaedron</i>	27	–	18	–	–	–	–	–	36–118	44,0	15,1
45	<i>Zoarces elongatus</i>	3	–	2	–	–	–	–	–	185–200	190,0	8,7
46	<i>Alectrias alectrolophus</i>	5	–	5	–	–	–	–	–	88–101	91,0	7,6
47	<i>Stichaeus punctatus</i>	2	–	2	–	–	–	–	–	85–133	109,0	33,9
48	<i>Acantholumpenus mackayi</i>	8	–	8	–	–	–	–	–	80–160	126,6	22,3
49	<i>Trichodon trichodon</i>	5	3	8	–	–	–	–	–	125–148	136,8	6,4
50	<i>Ammodytes hexapterus</i>	–	1	1	–	–	–	–	–	71–71	71,0	–
Всего/Ср.:		21431	5532	8661	3924	887	333	486	30	10–970	136,2	49,8

Условные обозначения: ПРВ – промер со взвешиванием; ПБА – полный биологический анализ; ЖЛ – анализ содержимого желудков; ВЗ – определение возраста; ГН – генетический анализ; ПЗ – паразитологический анализ; БХ – биохимический анализ; ИЗ – определение изотопного состава химических элементов в мышечной ткани; Min-Max – минимум–максимум; $\bar{x}$ – среднее; s_x – стандартное отклонение.

объемов промышленного, любительского и браконьерского промысла; изучали влияние различных экологических факторов на состояние запасов и промысел; анализировали правовые проблемы организации рационального рыболовства в прибрежной зоне, эстуариях и бассейнах рек; а также нек. др. аспекты (Коваль и др., 2012, 2015б, в, 2018а, 2020; Горин, Шевляков, 2013; Горин, Коваль, 2014, 2018а; Коваль, Горин, 2021а, 2024; Koval, Gorin, 2013, 2019, 2021, 2022; Коваль, 2024а).

Межгодовую динамику запасов промысловых рыб, а также их освоение, в отдельных районах исследований оценивали, главным образом, на основании многолетних статистических данных КамчатНИРО, Камчатрыбвода и Северо-Восточного территориального управления Федерального агентства по рыболовству (СВТУ ФАР) о состоянии запасов и вылове промысловых видов рыб в Камчатском крае (Оценка..., 2020; Состояние..., 2020; Лососи–2023, 2022; и др.).

2.5. Дополнительные экологические исследования

Для изучения особенностей экологии обитания рыб в эстуариях Камчатки, во всех исследуемых водных объектах проводили также дополнительные экологические исследования. Так, все контрольные обловы сопровождали общим описанием характерных условий в месте лова (состояние погоды, особенности морфологии и рельефа берегов, глубины, волнение, прозрачность воды, типы грунтов, характер водной растительности, наличие речных заломов или других убежищ, толщина и характер ледового покрова и т.п.). На каждой станции контрольного лова рыб дополнительно проводили инструментальные измерения основных гидрологических параметров водной среды мультипараметрическими гидрологическими зондами AQ-RINKO или HORIBA U-52G (см. рис. 2.2).

Во всех контрольных уловах, помимо рыб, анализировали прилов других гидробионтов, в частности: оценивали видовой состав, численность и биомассу отдельных организмов в прилове, измеряли размерно-массовые показатели беспозвоночных животных и т.п. (Коваль и др., 2015а; 2017; Максименков, 2013, 2016) (рис. 2.10). В отдельных случаях отбирали количественные пробы массовых видов беспозвоночных различных экологических групп (в основном, кормовых организмов рыб) для анализа их биохимического состава.

Для изучения планктона и бентоса в различных частях водоемов выполняли отбор гидробиологических проб. Пробы фитопланктона брали в поверхностном слое воды. Зоопланктон собирали в слое от дна до поверхности. В первом случае использовали различные пробоотборники или батометры, а во втором – малую сеть Джели (МСД) стандартной конструкции с диаметром входного отверстия 12 см и ячейей 0,145 мм (Киселев, 1956; Инструкция..., 1971). Бентосные пробы в открытой части эстуарных водоемов собирали дночерпателем ДАК–250 с площадью захвата 0,026 м² (Власов, 2012). На литорали бентос брали ловушкой Леванидова с

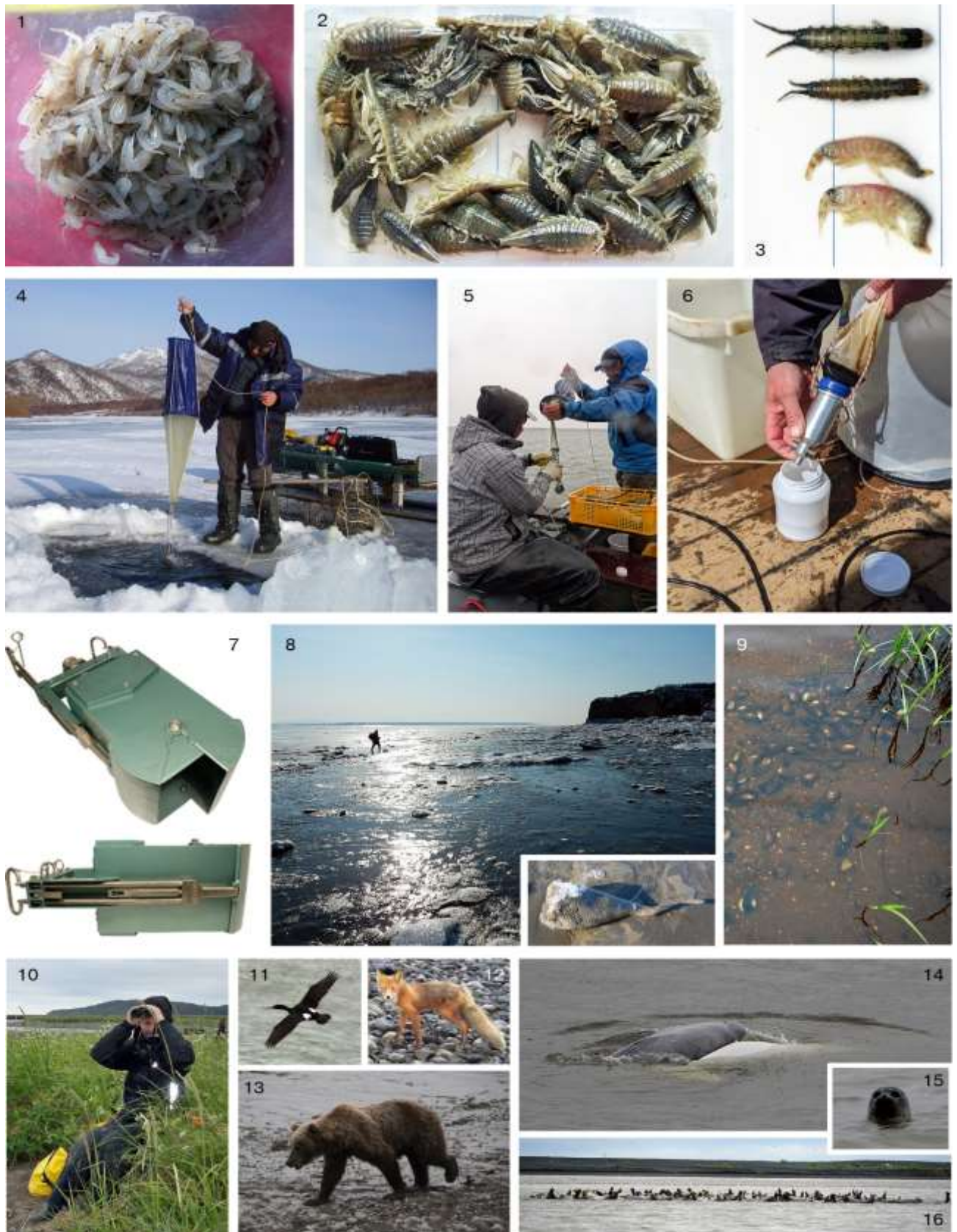


Рис. 2.10. Примеры оборудования и дополнительных биологических исследований, выполненных в эстуариях Камчатки в 2010–2022 гг. (1–3 – биологический анализ и отбор проб на биохимический состав беспозвоночных животных из контрольных уловов; 4–6 – сбор планктона; 7–9 – исследования бентоса; 10–16 – наблюдения за птицами и млекопитающими; 1–3, 5, 11, 13, 14 – Пенжинская губа, июль–август 2014–2015 гг.; 4 – р. Хайрюзова, март 2013 г.; 6 – р. Вывенка, июль 2021 г.; 7 – дночерпатель ДАК–250; 8 – устье р. Пенжина, апрель 2016 г.; 9 – эстуарий р. Ича, июнь 2018 г.; 10, 12 – эстуарий рек Хайрюзова и Белоголовая, июль 2012 г.; 15–16 – эстуарий р. Камчатка, июль 2019 г.).

площадью облова 0,09 м². Кроме этого, в местах контрольного лова рыб выполняли визуальный анализ состояния макрофитов и макрозообентоса на литорали и в прибрежной части водоемов.

Все гидробиологические пробы в экспедициях фиксировали 4% раствором формальдегида и доставляли в КамчатНИРО. Камеральную обработку проб и анализ полученных данных проводили специалисты–гидробиологи КамчатНИРО и ВНИРО по стандартным методикам (Максименков, 2013; Генкал, Лепская, 2013; Чебанова, 2013; Лепская, 2014; Лепская и др., 2014; Френкель, 2013; Коваль и др., 2017; и др.). Всего за период исследований в 2010–2024 гг. в различных эстуариях Камчатки было собрано и обработано порядка 285 планктонных и 54 бентосные пробы.

Для изучения высших хищников, во всех экспедициях попутно проводили наблюдения за птицами и млекопитающими, встречающимися в устьевой области рек и в прибрежной зоне моря. Оценку численности животных выполняли методом визуальных учетов, а также фотоидентификации на основе анализа экспедиционных фотоматериалов (Тарасян и др., 2013). Особенности поведения и пищевых предпочтений морских птиц и крупных млекопитающих оценивали визуально, а также на основе опросных или литературных сведений (Шулежко и др., 2011; 2018; Коваль и др., 2012; 2015а; 2017; 2020).

2.6. Характеристика прочих материалов

Помимо полевых материалов, полученных в экспедициях в 2010–2024 гг., в настоящей работе также использованы и другие, доступные в настоящий момент источники информации. Ссылки на эти источники приведены по мере необходимости. Здесь же следует остановиться только на тех материалах и методах их анализа, которые, на наш взгляд, требуют особых замечаний или разъяснений.

Раздел 3.1 («Физико-географические условия») выполнен в основном по литературным или архивным данным. Раздел 3.2 («Речная сеть») основан главным образом на материалах многолетних наблюдений Камчатского Управления гидрометслужбы (УГМС) на специализированных «речных» гидрологических постах. Схемы расположения вышеуказанных постов по территории Камчатского края, а также часть данных о гидрологическом режиме рек Камчатки (с начала наблюдений до 1988 г.) опубликованы в справочных изданиях Гидрометслужбы СССР (Ресурсы..., 1973; Многолетние..., 1987) и в гидрологических ежегодниках за 1981–1988 гг. Первичная информация по отдельным постам (после 1989 г.) была предоставлена непосредственно Камчатским УГМС. Результаты «речных» гидрологических наблюдений последнего времени (начиная с 2008 г.) размещены в автоматизированной информационной системе государственного мониторинга водных объектов (АИС ГМВО, <https://gmvo.skniivh.ru>). Данные в этой системе размещаются с запаздыванием на два года, а сведения о температуре воды в ней

отсутствуют. Для характеристики сезонных изменений температуры и солености воды в прибрежной зоне Камчатки использованы сведения из Водного кадастра, где содержится информация УГМС по «морским постам» (Ежегодные..., 2018а, б). Все гидрологические расчеты водного режима рек (включая среднегодовые расходы воды), а также предвычисленных приливных колебаний уровня воды выполнены С.Л. Гориным по стандартным методикам (Горин, 2013а; Горин и др., 2015; Горин, Коваль, 2019а).

Раздел 3.4 («Морфологическое строение и гидрологический режим эстуариев») выполнен на основании результатов многолетних комплексных географических исследований, которые проводятся на Камчатке под руководством С.Л. Горина, начиная с 2002 г. (Горин, 2007, 2009, 2012, 2013а, б; Михайлов, Горин, 2012; Горин и др., 2012, 2014а, 2015, 2018а, б, в, 2019а, б; Горин, Коваль, 2015а, б, 2019а, б; Коваль, Горин, 2016; Коваль и др., 2015а, 2017, 2020). Гидрологический режим прибрежной зоны моря в этом разделе охарактеризован по результатам собственных наблюдений, выполненных в прибрежной зоне Камчатки в отдельные годы исследований (см. рис. 2.3).

Для характеристики видового состава рыб в прибрежной зоне моря использованы результаты многолетних исследований КамчатНИРО, а также данные, полученные на морских траловых съемках, выполненных в прибрежных водах Камчатки в 2004–2020 гг. В этих исследованиях автор принимал непосредственное участие как организатор или основной исполнитель в период с 2007 по 2020 гг. (Коваль, 2007, 2008; Коваль и др., 2010а, б; Коваль, Морозова, 2013; Лозовой и др., 2018; Koval et al., 2011).

В Главах 4 и 5 кроме собственных и опубликованных данных использованы также архивные материалы КамчатНИРО, полученные в результате многолетнего изучения раннего морского периода жизни тихоокеанских лососей в эстуариях и прибрежной зоне Корфо-Карагинского района Берингова моря в 1974–1993 гг. Основные итоги этих исследований обобщены в монографии В.И. Карпенко (1998). За время этих работ, в частности, были получены материалы по видовому составу ихтиофауны эстуариев 23 рек, расположенных на побережье Камчатки, и трех рек на о. Карагинском (рис. 2.11). Эти данные также обобщенно представлены в нескольких публикациях (Василец и др., 1999; Максименков и др., 2000; Максименков, 2007). Кроме того, все первичные материалы, полученные в этих экспедициях, были любезно предоставлены нам В.И. Карпенко, В.В. Максименковым и П.М. Васильцом и также задействованы в работе⁷.

⁷ – Следует отметить, что во время этих экспедиций контрольные обловы рыб в отдельных эстуариях проводили лишь от случая к случаю и зачастую без учета локальных гидролого-морфологических условий в месте лова (прежде всего, фазы прилива). Поэтому в контексте нашего исследования данные материалы очень сложно интерпретировать, и мы будем их рассматривать интегрированно для всего этого района и за весь период наблюдений.

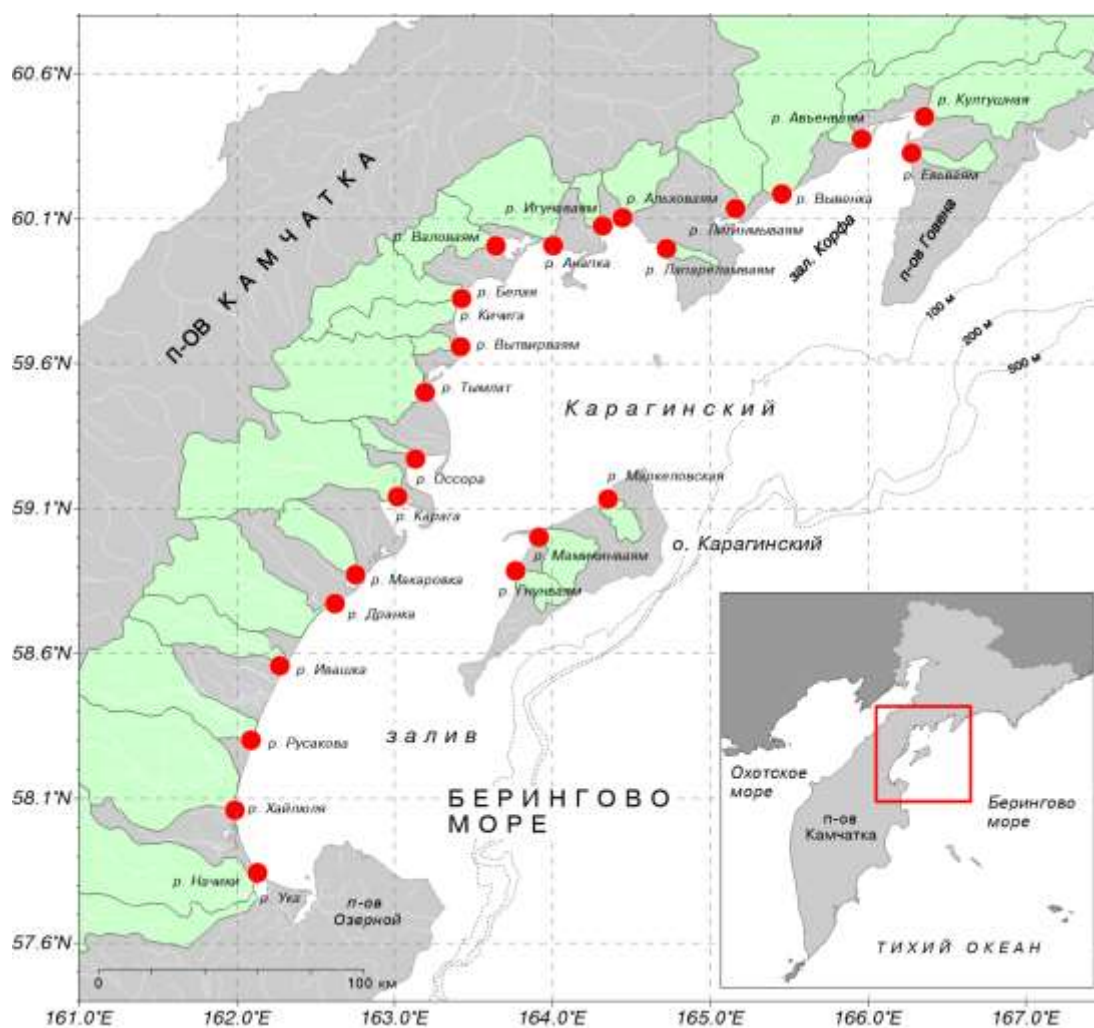


Рис. 2.11. Эстуарии рек Северо-Восточной Камчатки, исследованные в 1974–1993 гг.

В качестве еще одного очень важного дополнительного источника информации о распространении отдельных видов пресноводных и проходных рыб по территории Камчатского края были использованы также многочисленные архивные данные. Большая часть из них получена еще в советский период (в 1950–1980-е гг.) сотрудниками Камчатрыбвода и КамчатНИРО. В эти годы в бассейнах практически всех крупных рек Камчатки специалистами указанных организаций было проведено множество масштабных комплексных экспедиций, основная цель которых заключалась в рыбохозяйственном обследовании региона. Следует подчеркнуть, что только отдельные результаты этих экспедиций опубликованы, а основные их итоги до сих пор недоступны большинству специалистов, поскольку были представлены только в ведомственных научных отчетах (Разумовский, 1928; Семко, 1936; Спасский, 1940; Отчет..., 1949, 1950, 1954а, б, 1955а, б, в, 1959, 1960а, б, 1964, 1967, 1968, 1969, 1970а, б, 1972а, б, 1973, 1974, 1976, 1978, 1980, 1981, 1984, 1987; Царик и др., 1975; Войтович, 1981; Войтович В.В., Войтович Н.В., 1981; Челноков, 1990, 1992; Упрямов, 1991, 1992; Челноков и др., 1991). В настоящее время большинство оригиналов перечисленных отчетов можно найти в Государственном архиве Камчатского края (КГКУ), некоторые из них сохранились в архивах Камчатского УГМС и КамчатНИРО.

2.7. Компьютерное обеспечение, статистическая обработка данных, анализ и интерпретация результатов исследований

Все первичные данные, собранные в экспедициях (включая параметры среды обитания, результаты контрольного лова рыб и беспозвоночных, данные биологических анализов, состав пищи рыб, т.д.), а также результаты, полученные в ходе специальных лабораторных исследований, вносили в единую электронную реляционную базу данных (БД) ©RDBaseMIL (Коваль, 2004; Koval, 2004). Данный программный продукт изначально был разработан автором для морских экспедиционных исследований. Однако в процессе работы в эстуариях Камчатки (начиная с 2010 г.) эта БД была существенно усовершенствована и модифицирована с учетом специфики полевых работ в устьевых областях рек. В настоящее время серверная часть БД, предназначенная для хранения всех таблиц с первичными данными, реализована на базе программы MS SQL Server. Клиентское приложение для работы с данными разработано автором в программе Borland Delphi (рис. 2.12). Сейчас БД RDBaseMIL содержит все основные массивы первичных данных и обеспечивает оперативный доступ и обработку результатов исследований.

Для анализа и визуализации результатов (кроме специализированных компьютерных программ, применяемых для работы с конкретным оборудованием) использовано также разнообразное доступное программное обеспечение. Так, для работы с данными GPS-навигаторов применяли программы Garmin MapSource и BaseCamp; для построения различных картографических материалов и геоинформационных расчетов использованы программы Golden Software Surfer, ArcView, ArcGIS, Ocean Data View, Google Earth, SASPlanet и нек. др.; графики и диаграммы, а также основные статистические расчеты, выполнены в приложениях GS Grapher, MS Excel, StatSoft STASTICA; фотографии и рисунки редактировали в программе Adobe Photoshop; текстовый материал и рукопись диссертации подготовлена в программе MS Word.

При анализе материалов полевых гидролого-морфологических наблюдений использованы различные картографические, аэрокосмические, геоинформационные, статистические и эмпирические методы, принятые в гидрологии устьев рек (Руководство..., 1973; 2011; 2012; Гидрологические..., 1993). Статистическая обработка и анализ первичных биологических данных выполнены общепринятыми классическими биометрическими методами (Правдин, 1966; Аксютин, 1968; Лакин, 1990), а также методами, принятыми в фаунистических и экологических исследованиях (Песенко, 1982; Розенберг, Рянский, 2005; Мэггаран, 1992). Кроме этого, были использованы также новейшие методы, рекомендованные для анализа результатов изучения ихтиофауны в устьях рек и эстуариях (Nicolas et al., 2010; Elliott et al., 2022)⁸.

В качестве основного аналитического подхода для изучения условий среды обитания и биологических сообществ эстуариев Камчатки использован сравнительный метод, который незаменим при анализе сложных природных объектов, находящихся под влиянием множества взаимосвязанных факторов, какими, собственно, и являются устьевые области рек, эстуарии, а также прибрежные морские участки (Михайлов, 1998; Estuarine Ecology, 2012).

⁸ – Методы, использованные для расчетов в каждом конкретном случае будут указаны по мере необходимости.

Рис. 2.12. Примеры некоторых форм для работы с данными (формы «Экспедиция», «Контрольный лов», «Состав уловов», «Промер со вскрытием», «Полный биологический анализ» и «Состав пищи») в окне клиентского приложения базы данных RDBaseMIL.

ГЛАВА 3. ОСНОВНЫЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ ФОРМИРОВАНИЯ ИХТИОФАУНЫ В ЭСТУАРИЯХ КАМЧАТКИ

Биологические сообщества эстуариев Камчатки, как и любого другого географического региона, формируются под воздействием комплекса разнообразных экологических факторов (см. разд. 1.3). Из них основополагающими для структурно-функциональной организации любых эстуарных экосистем (включая такие их компоненты, как ихтиоцены) являются: 1) региональные природные условия, непосредственно влияющие на абиотические характеристики среды обитания в эстуариях (см. рис. 1.2); 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; McLusky, Elliott, 2004; Estuarine Ecology, 2012; Fish..., 2022).

Следует сказать, что благодаря слабой заселенности территории, эстуарные экосистемы Камчатского края в целом еще очень мало затронуты хозяйственной деятельностью (Горин, 2012; Горин, Коваль, 2015а; Коваль, Горин, 2016). Заметное прямое антропогенное воздействие сейчас могут испытывать лишь некоторые эстуарии этого региона, расположенные в локальных и самых густонаселенных районах (например, Авачинская губа) (Матюшин, 1989; Транбенкова, 1999; Лепская и др., 2014; Токранов, Мурашева, 2018б) или на берегах которых существует развитая инфраструктура рыбопромышленного комплекса (например, устья рек Камчатка, Большая, Озерная и нек. др.) (Коваль, Горин, 2021а; Коваль и др., 2023, 2024; Koval et al., 2018; Koval, Gorin, 2019). При этом такой антропогенный фактор, как рыболовство, также может служить одной из ключевых причин, определяющих биологическую структуру сообществ рыб и общее состояние ресурсов промысловых видов в отдельных речных бассейнах или эстуариях Камчатки (Коваль и др., 2015б, в, 2018а, 2020, 2023, 2024; Коваль, Горин, 2020; Koval, Gorin, 2013, 2019, 2021). Однако если оценивать состояние эстуарных экосистем Камчатки в региональном масштабе, то можно заключить, что основополагающую роль в экосистемных процессах во всех эстуариях этого региона все еще играют природные факторы (Горин, 2009, 2012).

Среди естественных факторов ведущими физическими процессами в формировании природных комплексов устьев рек Камчатки являются гидролого-морфологические устьевые процессы, под действием которых формируются, существуют и трансформируются гидрологический режим и рельеф эстуариев и создаются гидролого-экологические условия, необходимые для существования биологических сообществ (в том числе эстуарной ихтиофауны) (Полонский и др., 1992; Михайлов, 1997, 1998; Горин, 2009, 2012) (см. рис. 1.5).

Если рассматривать биологическое разнообразие Камчатского края, то благодаря обширной территории биогеографическая зональность наземных сообществ этого региона насчитывает 20 геоботанических (Нешатаева, 2009, 2011) и 8 зоогеографических округов (Куренцов, 1963; Сметанин, 2011, 2022). Морскую альгофлору прикамчатских вод принято относить к единой высоко-бореальной фитогеографической зоне (Кафанов, Кудряшов, 2000), а в ее распределении по камчатскому побережью выделяются 10 флористических районов, 7 из которых расположены на Восточной, а 3 – на Западной Камчатке (Клочкова, 1998; Березовская и др., 2004). Фауна морских вод Камчатки относится к северотихоокеанской бореальной зоогеографической области (Кафанов, Кудряшов, 2000; Golikov et al., 1990). Устьевые области рек и опресненные участки морской прибрежной зоны Камчатки по видовому составу флоры и фауны следует считать частью голарктической солоноватоводной области (Хлебович, 1986; Иванова, 2005, 2009; Иванова, Цурпало, 2015; Golikov et al., 1990). Таким образом, основу флористических и фаунистических комплексов Камчатского региона составляют в основном бореальные виды растений и животных (Куренцов, 1963; Каталог..., 2000; Якубов, Чернягина, 2004; Якубов, 2007; Нешатаева, 2009, 2011; Сметанин, 2022). Однако на юге п-ова Камчатка в составе сообществ могут встречаться некоторые субтропические (южные), а на севере – субарктические и арктические (высокоширотные) виды (Каталог..., 2000).

Обширность территории и разнообразие природных условий, а также зональность биологических сообществ (главным образом пресноводных и прибрежных экосистем) определяют видовой состав и структурную организацию эстуарных биоценозов в разных частях Камчатского края. 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. (Potter et al., 2016). 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. (Estuarine Ecology, 2012; Wolanski, Elliott, 2016). От этого, в свою очередь, 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 (Whitfield et al., 2022a).

Следует отметить, что отдельные аспекты влияния внешних условий на рыб в эстуариях Камчатки прямо или косвенно уже рассматривались некоторыми исследователями, изучавшими

эстуарную ихтиофауну этого региона (например, Виноградов, 1949а; Матюшин, 1989; Карманов, 1990; Токранов, 1994; Карпенко, 1998; Транбенкова, 1999; Максименков и др., 2000; Максименков, 2007; Павлов и др., 2009, 2016; Токранов, Шейко, 2015; Токранов, Мурашева, 2018б). Вместе с тем такие исследования по большей части были направлены на изучение собственно ихтиофауны (или отдельных ее компонентов) или решали различные прикладные рыбохозяйственные задачи⁹. Результаты наших комплексных исследований позволили получить новую информацию по этой проблеме, и теперь есть возможность рассмотреть этот вопрос более детально с учетом тех факторов, которые, на наш взгляд, имеют важнейшее значение для формирования эстуарной ихтиофауны Камчатского края в масштабах всего региона.

3.1. Физико-географические условия

Общая площадь Камчатского края составляет ≈ 464 тыс. км². Основную часть его территории (≈ 270 тыс. км²) занимает п-ов Камчатка, который вытянут с севера на юг на 1200 км и соединяется с материком узким перешейком (шириной до 93 км) (рис. 3.1). Южнее п-ова Камчатка расположена гряда Курильских о-вов, от которой он отделен Первым Курильским проливом. К материковой части края (≈ 194 тыс. км²) относится территория, которая включает бассейны рек (или некоторую их часть), впадающих в Пенжинскую губу Охотского моря на северо-западе, а также в Берингово море на северо-востоке. К западу от северной границы края расположен бассейн р. Гижига, а к северу – бассейны рек Колыма, Анадырь, Великая и Хатырка (Ресурсы..., 1973; Самойлова и др., 2016). Длина береговой линии западного (охотоморского) побережья края составляет ≈ 2000 км, а восточного (тихоокеанского и беринговоморского) – ≈ 2500 км.

3.1.1. Заселенность территории. Численность населения региона (по данным на начало 2023 г.) составляет ≈ 288 тыс. чел. ($\approx 0,2\%$ от численности населения Российской Федерации) (Камчатский край, 2023), основная часть которого проживает в пределах агломерации, расположенной в районе Авачинской губы и включающей три крупных населенных пункта: г. Петропавловск-Камчатский (административный центр Камчатского края, ≈ 180 тыс. чел.) (рис. 3.1), г. Елизово (≈ 40 тыс. чел.) и г. Вилючинск (≈ 20 тыс. чел.). Остальное население (≈ 50 тыс. чел.) проживает в бассейнах рек Авача и Паратунка, Большая и Камчатка, а также в прибрежных поселках. Большая часть территории края не заселена (средняя плотность населения – $0,62$ чел./км²).

3.1.2. Рельеф. Основные элементы орографии п-ова Камчатка вытянуты в северо-северо-восточном направлении, вдоль его продольной оси (рис. 3.1). На территории края обычно выделяют несколько основных орографических районов: Срединный хребет, Восточный хребет,

⁹ – В процессе предыдущих ихтиологических исследований фоновые наблюдения в эстуариях Камчатки или не проводили вообще, или их выполняли попутно, и они ограничивались эпизодическим измерением лишь одной или двух гидрологических характеристик (обычно это были температура и крайне редко – соленость воды).



Рис. 3.1. Географическое положение и физико-географическая карта Камчатского края (Самойлова и др., 2016).

Центральная Камчатская равнина, Восточный вулканический район, Восточный приморский район. Западная Камчатская равнина, Паралольский дол, Корякское нагорье, Пенжинский хребет, Пенжинская низменность и Ичигемская горная система (Ресурсы..., 1973). Для северной (материковой) части Камчатского края характерно более сложное распределение горных хреб-

тов и межгорных впадин. Западная часть полуострова занята преимущественно холмисто-увалистой равниной и прибрежной низменностью, а юго-восточная его часть представляет собой сильно расчлененное вулканическое нагорье, где сосредоточены почти все действующие вулканы Камчатки (Вулканы..., 2015). Здесь широко распространены выходы горячих и термальных источников, а также гейзеров. Восточная часть п-ова Камчатка и материковая часть края заняты в основном горными системами, где отчетливо прослеживается вертикальная зональность климата, почв и растительного покрова (Комаров, 1950; Захарихина, 2009; Нешатаева, 2009, 2011).

3.1.3. Геологическое строение. П-ов Камчатка является наиболее молодой складчатой областью северо-западного сектора Тихоокеанского пояса. Формирование ее поверхности происходило главным образом в верхнемеловое и неогеновое время, однако горообразовательные процессы продолжают до настоящего времени и выражаются в активной вулканической и тектонической деятельности (Геология СССР, 1964). На севере п-ов Камчатка сочленяется с геологическими структурами материковой части, а на востоке непосредственно примыкает к современной геосинклинальной области. В строении полуострова принимают участие различные терригенные, вулканогенно-осадочные, интрузивные и эффузивные образования; главное значение имеют вулканогенноосадочные и эффузивные породы, занимающие большую часть территории (Камчатка..., 1974).

3.1.4. Климат. Климатические условия Камчатского края определяются рельефом местности, близостью морей и океана, а также активной циклонической деятельностью (Ресурсы..., 1973; Кондратюк, 1974). На территории края обычно выделяют несколько крупных климатических подобластей (Кацыка, 1966; Кондратюк, 1974) или районов (Шкаберда, Василевская, 2013; Шкаберда, 2014): северный, западный, восточный, долина р. Камчатка, горные районы Срединного и Восточного хребтов (Кондратюк, 1974; Шкаберда, 2014), а также южный район (Шкаберда, 2014) (рис. 3.2). На побережье центральной и южной части региона климат главным образом умеренный муссонный, во внутренних районах – умеренный континентальный, а на севере – субарктический. Средняя температура января на полуострове – минус 15,5°C, на прилегающей части материка – минус 25°C. Средняя температура июля – +13,2°C. Количество атмосферных осадков сильно различается по территории: от 300 мм в год на крайнем северо-западе края до 2500 мм в год на юго-востоке п-ова Камчатка. На севере края преобладает многолетняя мерзлота (Кацыка, 1966; Кондратюк, 1974; Шкаберда, 2014; Камчатский край..., 2023).

3.1.5. Растительность. Растительный покров Камчатки в целом носит бореальный характер, но различные его районы значительно отличаются по соотношению преобладающих формаций и типов растительности (Национальный..., 2007). Зональная дифференциация растительного покрова проявляется в смещении границ высотных поясов с севера на юг и при

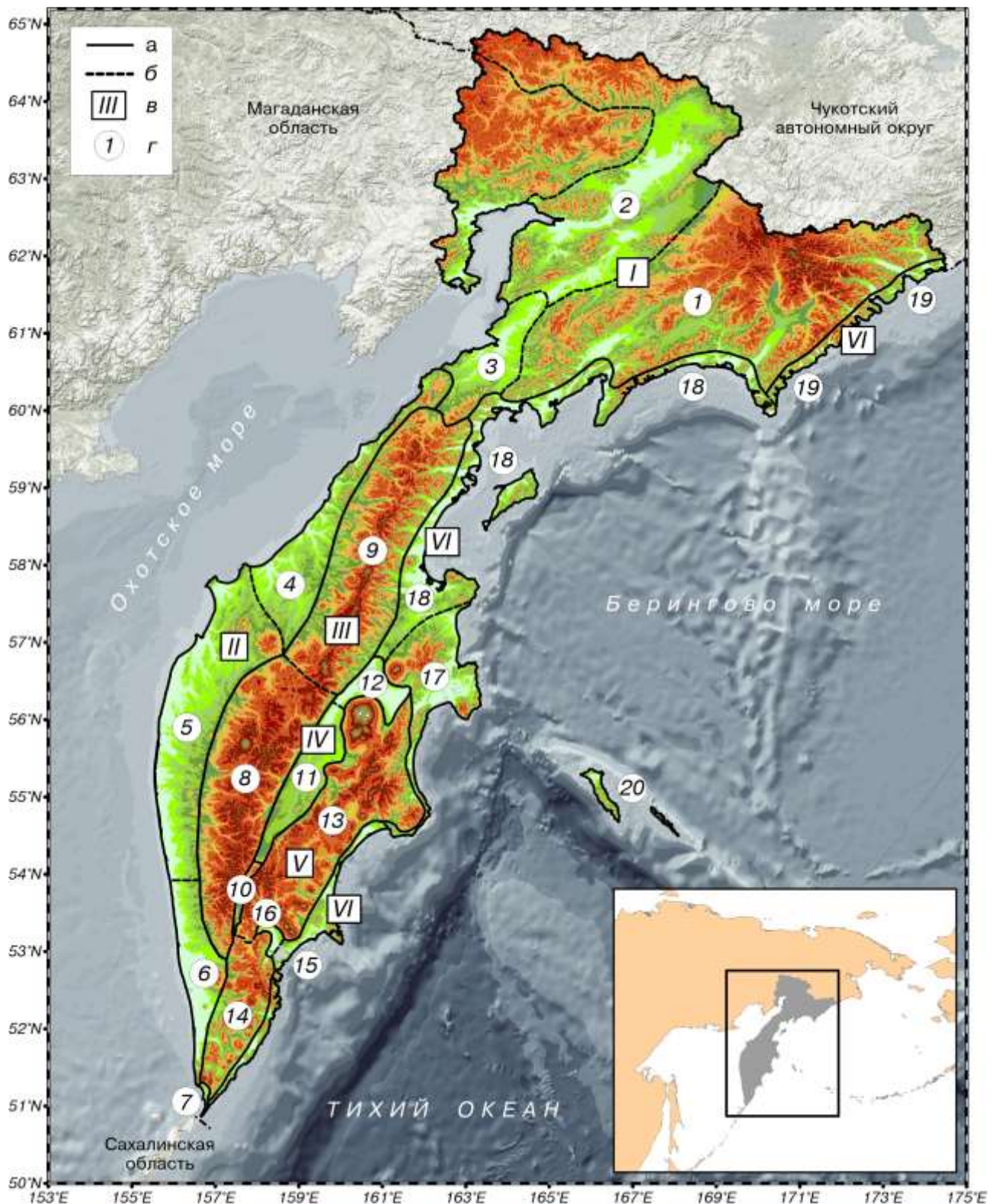


Рис. 3.2. Климатические районы Камчатки (по данным из Кондратюк, 1974) (условные обозначения: *а* – границы подобластей; *б* – границы районов; *в* – подобласти: I – северная, II – западная, III – Срединный хребет, IV – Центрально-Камчатская межгорная депрессия, V – восточная горно-вулканическая, VI – восточная приморская; *г* – районы: 1 – Корякское нагорье, 2 – Пенжинская низменность, 3 – Рекинижская низменность, 4 – северо-западное побережье, 5 – западное побережье, 6 – юго-западное побережье, 7 – крайний юго-запад, 8 – южный район, 9 – северный район, 10 – верхне-камчатский (ганальский) район, 11 – средне-камчатский район, 12 – нижне-камчатский район, 13 – восточный горно-вулканический район, 14 – южный вулканический район, 15 – юго-восточное побережье, 16 – Авачинская низменность, 17 – камчатский район, 18 – северо-восточное побережье, 19 – Корякское побережье, 20 – Командорские о-ва).

удалении от морского побережья: в континентальных районах границы поясов повышаются. На севере региона и в высокогорной зоне распространена растительность арктических тундр (рис. 3.3). Склоны гор и хребтов покрыты зарослями кедрово-ольховых стлаников и редкостойными лесами каменной березы (Комаров, 1950). В Центральной Камчатской депрессии преобладают елово-лиственничные леса, а вдоль побережья Охотского моря широкое распространение получили сфагновые болота. В поймах рек и на нижних (надпойменных) террасах растут ольхово-тополевые и осиново-белоберезовые леса с зарослями гигантских однолетних трав, достигающих высоты 4 м. В соответствии с разработанным в последние десятилетия геоботаническим районированием территория п-ова Камчатка была отнесена к Камчатской лиственничнолесной подобласти Евразийской таежной (хвойнолесной) области (Нешатаева, 2011, 2024).

3.1.6. Почвы. Почвенный покров камчатского региона весьма специфичен для Евразии (Национальный..., 2011). Его особенности обусловлены сочетанием ряда факторов почвообразования, не встречающихся в других частях материка: холодным избыточно влажным в приморских районах климатом, разнообразием рельефа, особенностями растительности, особыми почвообразующими породами вулканического происхождения (Нешатаева, 2009). Общим для всех почв п-ова Камчатка является: наличие процесса выщелачивания, обуславливающего кислую реакцию и ненасыщенность почв основаниями; наличие иллювиально-гумусовых горизонтов при формировании почв в условиях хорошего дренажа и наличие глеевых горизонтов – в условиях затрудненного дренажа; вертикальная поясность почв, соответствующая изменению растительных формаций. В настоящее время для Камчатки известно 26 типов почв. Из них только 11 связаны со спецификой вулканического почвообразования, что косвенно отражает слабую изученность почвенного покрова региона (Захарихина, 2009; Иваненко, 2016).

3.2. Речная сеть

По территории Камчатского края протекает более 140 000 рек общей протяженностью $\approx 350\,000$ км, большая часть которых относится к малым рекам и ручьям (95% приходится на реки длиной менее 10 км) (Ресурсы..., 1973) (табл. 3.1, рис. 3.4). Средний коэффициент густоты речной сети равен $0,78\text{--}0,94$ км/км², при этом, речная сеть по территории края распределена неравномерно (Ресурсы..., 1973; Куksина, Алексеевский, 2016; Вода России, 2024). Наиболее густая сеть отмечается в северной части региона, где коэффициент густоты равен $0,8\text{--}1,0$ км/км², а в южной части Корякского нагорья этот показатель может достигать $1,1\text{--}1,4$ км/км², чему, очевидно, способствует, широкое распространение многолетнемерзлых пород в данном районе. На п-ове Камчатка густота речной сети меняется от $0,5$ до $0,7$ км/км² на западном, до $0,9\text{--}1,0$ км/км² на восточном его побережье. В бассейнах ряда рек центральной части полуострова густота сети снижается до $0,3$ км/км² (Ресурсы..., 1973; Куksина, Алексеевский, 2016).

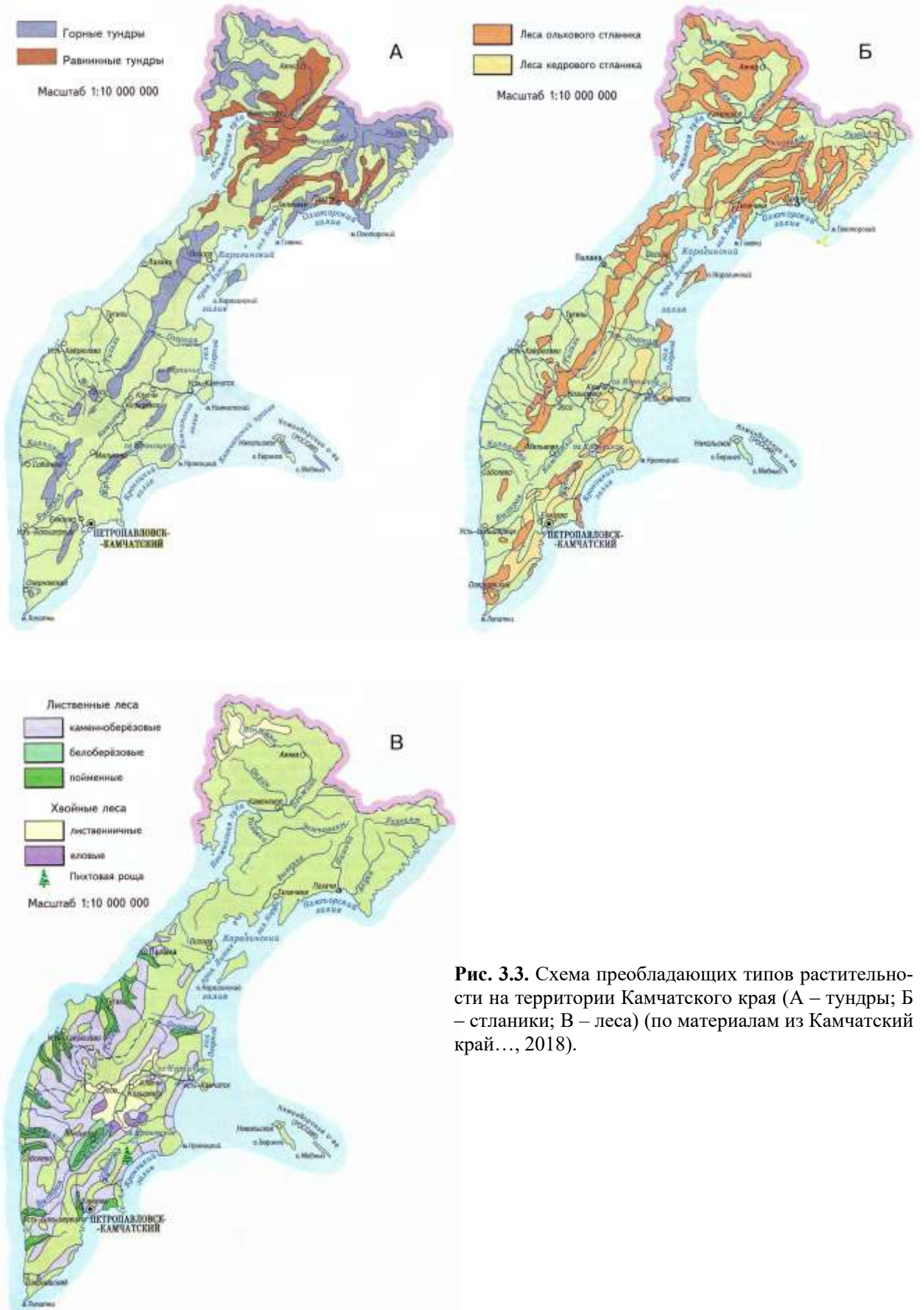


Рис. 3.3. Схема преобладающих типов растительности на территории Камчатского края (А – тундры; Б – стланики; В – леса) (по материалам из Камчатский край..., 2018).

Таблица 3.1. Основные гидролого-морфологические характеристики крупнейших рек, впадающих в море на западном и восточном побережье Камчатского края (включая нек. средние и малые водотоки).

№	Название реки	T	L, км	F, км ²	Q, м ³ /с	№	Название реки	T	L, км	F, км ²	Q, м ³ /с
Западное побережье						Восточное побережье					
1	Парень	ПГ	310	13200	212,0	41	Большая Ходутка*	ПГ	95	1850	40,1
2	Тылхой	ПГ	180	5950	82,5	42	Асача*	ПГ	78	970	–
3	Микина*	ПГ	82	808	–	43	Мутная*	ПГ	54	721	–
4	Шесткакова*	ПГ	40	–	–	44	Вилюча*	ГР	26	–	–
5	Пенжина	ПГ	713	73500	682,0	45	Большой Вилюй*	ГР	23	65	2,1
6	Таловка	РВ	458	24100	230,0	46	Паратунка*	ПГ	81	1500	55,8
7	Куйнвиваям	ПГ	187	2420	28,4	47	Авача	РВ	122	5090	138,0
8	Рекинники	ПГ	146	5090	71,1	48	Налычева*	ПГ	80	1460	–
9	Пустая	ПГ	205	5620	104,0	49	Вахиль*	ПГ	72	1040	–
10	Шаманка	ПГ	109	2250	51,5	50	Жупанова	ПГ	242	6980	–
11	Лесная	ПГ	119	3560	–	51	Семлячик****	ПГ	53	688	–
12	Кинкиль*	ПГ	80	1070	–	52	Кроноцкая*	ПГ	40	2980	44,8
13	Палана	РВ	141	2500	63,3	53	Сторож	ПГ	110	2040	–
14	Кахтана	ПГ	125	2290	58,0	54	Камчатка	РВ	758	55900	1030,0
15	Воямполка	ПГ	167	7950	200,0	55	Столбовая*	РВ	93	1110	–
16	Аманина	РВ	181	1960	33,0	56	Озерная Восточная	РВ	145	8480	–
17	Тигиль	РВ	300	17800	295,0	57	Ука	РВ	149	4480	–
18	Утхолок	РВ	128	1350	22,0	58	Начики	РВ	140	1800	–
19	Ковран*	ПГ	86	1220	24,0	59	Хайлюля	РВ	112	2220	–
20	Хайрюзова	РВ	265	11600	181,0	60	Русакова*	РВ	93	1820	–
21	Белоголовая	РВ	226	4000	63,3	61	Ивашка*	ПГ	84	770	–
22	Морощечная	РВ	270	5450	90,0	62	Дранка*	ПГ	94	2070	–
23	Сопочная	РВ	176	4060	93,0	63	Макаровка*	ПГ	48	316	–
24	Саичик	РВ	131	928	21,0	64	Карага	ПГ	109	2190	71,1
25	Ича	РВ	233	4530	112,0	65	Тымлат*	ПГ	84	1670	–
26	Облуковина	РВ	213	3110	71,7	66	Кичига*	ПГ	69	502	–
27	Крутогорова	ПГ	169	2650	69,2	67	Белая*	ПГ	80	804	–
28	Колпакова	ПГ	185	2730	71,2	68	Валоваям*	ПГ	50	428	–
29	Брюмка*	ПГ	86	810	16,9	69	Анапка*	РВ	89	1860	–
30	Большая Воровская	ПГ	167	3660	103,0	70	Лигинываям*	РВ	60	1380	–
31	Удова	ПГ	103	1590	40,5	71	Вывенка	РВ	395	13000	–
32	Коль	ПГ	122	1580	48,0	72	Авъянваям	РВ	155	1330	–
33	Пымта	ПГ	115	1050	31,0	73	Култушная*	ПГ	92	1260	–
34	Кихчик	ПГ	103	1950	58,0	74	Пахача	ПГ	293	11700	300,0
35	Утка*	РВ	96	788	23,0	75	Апука	ПГ	296	13600	340,0
36	Большая (с Удочкой)	ПГ	275	12700	360,0	76	Ватыка*	ГР	86	1700	–
37	Опала	РВ	112	2100	180,0**	77	Ильпи	ГР	113	1790	–
38	Голыгина	ПГ	161	4070		78	Линлинваям*	ГР	75	1100	–
39	Кошегочек*	ПГ	63	578		79	Укэлят	ГР	188	6820	–
40	Озерная*	ПГ	48	1030	24,7	80	Опуха	ГР	175	5180	–

Примечание: Т – тип реки в среднем течении (ГР – горный; ПГ – полугорный; РВ – равнинный); L – длина реки, F – площадь водосбора (по данным из Гидрологическая изученность, 1964); Q – среднегодовой расход воды (фактические и ориентировочные расчеты с использованием метода гидрологической аналогии на основе многолетних данных Камчатского УГМС); прочерк – нет данных; * – средние и малые водотоки длиной менее 100 км; ** – общее значение для двух рек; *** – в различных источниках существует два варианта топонима этой реки и ее устьевой области (Семлячик и Семлячик), в нашей работе мы придерживаемся написания Семлячик, поскольку именно такое название указано в последнем издании картографического атласа Камчатского края (Картографический атлас..., 2015).

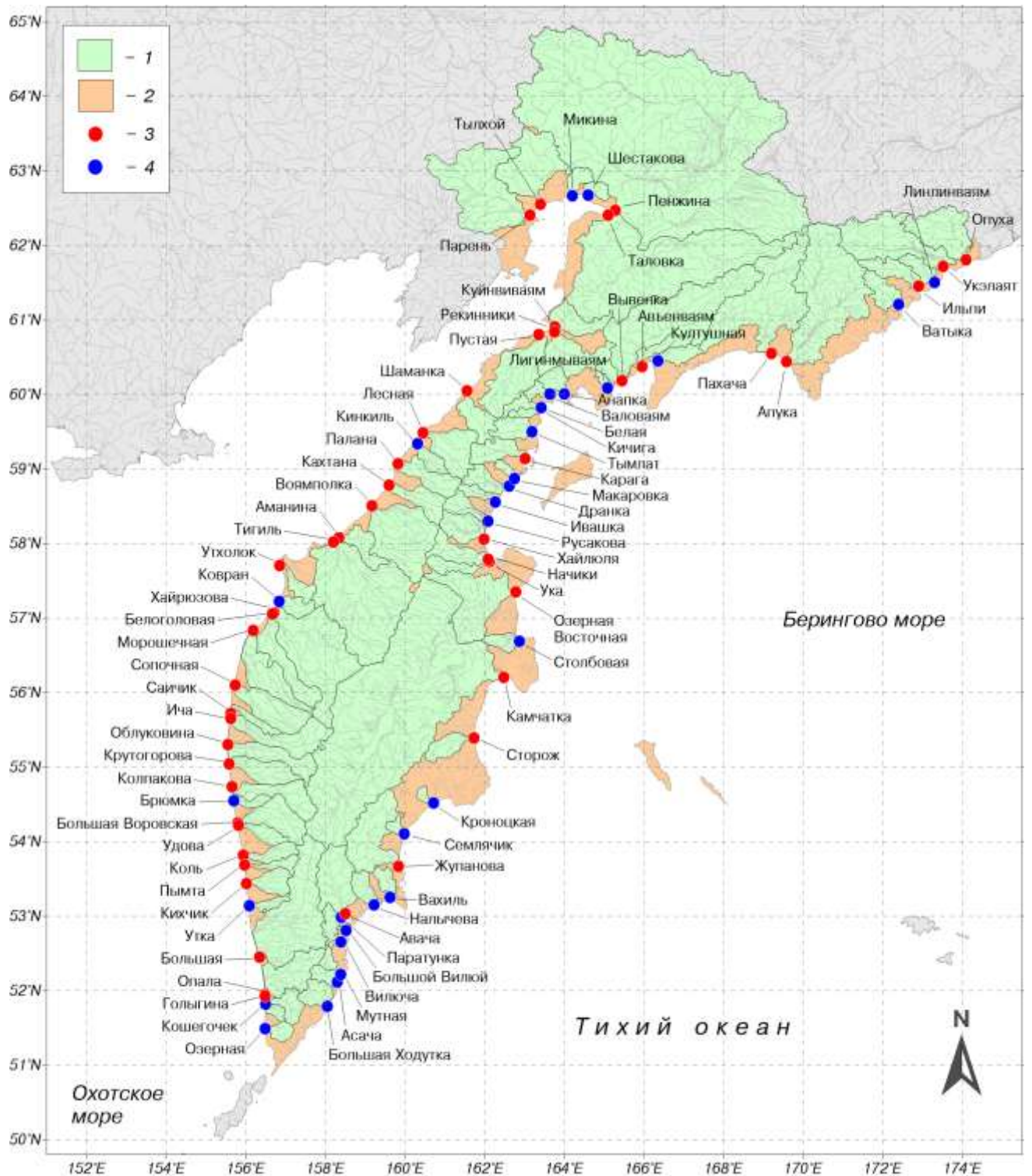


Рис. 3.4. Карта-схема расположения бассейнов и устьев основных рек Камчатского края: 1 – бассейны крупнейших рек; 2 – бассейны прочих малых рек; 3 – устья крупнейших рек; 4 – устья некоторых средних и малых рек (см. табл. 3.1).

Даже самые крупные реки Камчатки имеют относительно небольшую длину, что объясняется близким расположением основных речных водоразделов от морского побережья (Васьковский, 1960). Крупнейшими реками края являются: Камчатка (длина 758 км), Пенжина (713 км), Таловка (458 км), Вывенка (395 км), Парень (310 км), Тигиль (300 км), Апука (296 км), Пахача (293 км), Большая (275 км), Морошечная (270 км), Хайрюзова (265 км) (табл. 3.1, рис. 3.4).

3.2.1. Типы рек. Совокупность природных факторов в различных районах Камчатки обуславливает сложное чередование типов русловых процессов, условий развития речных русел и смену одних морфодинамических типов русел другими. Важнейшими из этих факторов являются контрастный рельеф территории края и значительный сток воды рек (Опасные..., 2014). По различным проявлениям русловых процессов и условиям развития русловых деформаций на Камчатке выделяется 3 основных типа и 20 подтипов речных русел, 10 из которых формируется в горных районах, а 10 – в равнинных (Ермакова, 2009) (табл. 3.2).

Почти половина всех рек Камчатки (~49%) – горные, что соответствует преобладанию горного рельефа на полуострове (рис. 3.5). На долю равнинных русел приходится немного более 10%. Причем большинство крупных рек Камчатки в своем верхнем течении могут иметь горный, а в нижнем – равнинный характер. В среднем течении эти реки чаще всего можно отнести к полугорному типу (см. табл. 3.1).

Наиболее распространены на полуострове реки с меандрирующим подтипом русла, что свойственно для рек всех типов. В горных районах значительна также доля прямолинейных русел, что объясняется ограниченными условиями развития русловых деформаций. На полугорных реках помимо меандрирующих русел широко распространены пойменно-русловые разветвления, которые формируются на крупных реках полуострова в предгорных и равнинных

Таблица 3.2. Распространенность (%) морфодинамических типов и подтипов русел в пределах геоморфологических районов и в целом по п-ову Камчатка (Ермакова, 2009).

Морфодинамический тип русла	Геоморфологический район*				В целом по полуострову
	1	2	3	4	
Горные реки					
Прямолинейные русла, чередующиеся с врезанными, вынужденными и адаптированными излучинами	27,3	24,7	1,50	15,1	18,3
Меандрирующие русла	33,7	30,8	3,11	19,0	23,1
Пойменные и русловые разветвления	6,79	6,55	1,86	4,42	5,11
Осередковые разветвления (блуждающие русла лахаровых долин)	0,33	12,3	0,71	–	2,28
Полугорные реки					
Меандрирующие русла	19,8	12,0	37,3	32,5	24,9
Прямолинейные русла, чередующиеся с вынужденными и адаптированными излучинами и одиночными русловыми разветвлениями	2,23	1,65	2,34	2,18	2,16
Пойменные и русловые разветвления	9,07	9,94	18,6	12,4	12,2
Осередковые разветвления (блуждающие русла вулканических рек)	–	0,23	0,13	–	0,07
Равнинные реки					
Меандрирующие русла	0,60	1,75	31,7	12,6	10,8
Пойменные и русловые разветвления	0,01	0,15	2,34	1,08	0,80
Прямолинейные русла, чередующиеся с вынужденными и адаптированными излучинами и одиночными русловыми разветвлениями	0,13	–	0,48	0,68	0,27

*Районы: 1 – Горный (Срединный и Восточный хребты); 2 – Вулканический (Восточный вулканический район); 3 – Равнинный (Западно-Камчатская и Центрально-Камчатская равнины); 4 – Восточный Приморский район.



Рис. 3.5. Примеры рек, протекающих в различных районах Камчатского края: 1 – среднее течение р. Пенжина; 2 – верхнее течение р. Пустая; 3 – среднее течение р. Хайрюзова; 4 – нижнее течение р. Белоголовая; 5 – руч. Тройной (в месте впадения в р. Хайрюзова); 6 – среднее течение р. Озерная; 7 – р. Вилюча (в месте впадения в бух. Вилючинскую); 8 – нижнее течение р. Авача (в районе пригородов г. Елизово); 9 – р. Камчатка (в районе ур. р. Большие Щеки); 10 – среднее течение р. Сухой Ильчинец (в районе подножия влк. Шивелуч); 11 – пр. Азабачья (в истоке оз. Азабачье); 12 – р. Мутная (в месте впадения в Камчатский залив); 13 – нижнее течение р. Озерная Восточная; 14 – нижнее течение р. Вывенка; 15 – нижнее течение р. Апука.

районах. Равнинные русла, характеризующиеся спокойным течением во все фазы водного режима, встречаются преимущественно на малых реках, либо в низовьях крупных рек, которые на значительном протяжении протекают по равнинам. На долю блуждающих русел лахаровых долин приходится менее 2,5%, поскольку такие долины формируются исключительно в пределах конусов и подножий действующих вулканов, которые по отношению к площади всего полуострова имеют ограниченное распространение (Опасные..., 2014).

Закономерная смена типов русел прослеживается также по высотным зонам: от 0 до 200 м преобладают полугорные и равнинные меандрирующие русла, от 200 до 500 м – горные меандрирующие, от 500 до 1500 м – горные прямолинейные и меандрирующие, выше 1500 м – горные прямолинейные русла (Ермакова, 2009; Опасные..., 2014).

3.2.2. Сток воды и водный режим рек. Реки Камчатки – одни из наиболее полноводных на территории России. Средний многолетний сток рек Камчатского края составляет $\approx 235 \text{ км}^3$, или $\approx 6\%$ суммарного стока рек РФ (Кукулина, Алексеевский, 2016). Однако для них характерна высокая пространственная изменчивость стока, которая обусловлена, помимо климатических факторов, рельефом и геологическим строением местности (Ресурсы..., 1973).

Основной фазой внутригодового водного режима всех камчатских рек является весенне-летнее половодье, во время которого проходит 50–80% годового стока (Ресурсы..., 1973; Опасные..., 2014; Кукулина, Алексеевский, 2016) (рис. 3.6). На спад половодья для многих рек (в основном, западного и восточного побережья п-ова Камчатка) накладываются дождевые паводки, определяющие большую продолжительность периода повышенной водности. Минимальный сток речной воды во всех камчатских реках наблюдается в зимнюю межень.

В зависимости от преобладающего источника питания и характера водного режима рек на территории камчатского региона было выделено несколько отдельных гидрологических районов (их расположение представлено на рис. 3.7). Основные различия между этими районами связаны с соотношением долей питания рек (снегового, дождевого и подземного), а также с соотношением объемов стока воды по отдельным сезонам года. На континентальном севере Камчатского края почти весь сток проходит в теплую часть года. Зимой здесь сток очень низкий, а летом напротив – очень высокий. На п-ове Камчатка различия в водности рек между сезонами существенно меньше. И чем южнее, тем эта закономерность заметнее (Ресурсы..., 1973; Кукулина, 2013, 2018; Кукулина, Алексеевский, 2016).

3.2.3. Термический и ледовый режим. Температура воды в реках Камчатского края зависит в основном от климатических условий, изменяющихся при переходе от южных районов к северным и от равнинных участков к горным. В северных районах Камчатки распространены многолетнемерзлые породы, понижающие температуру подземных и поверхностных вод. В горных реках вода более холодная, чем в равнинных, что объясняется наличием в их верховьях

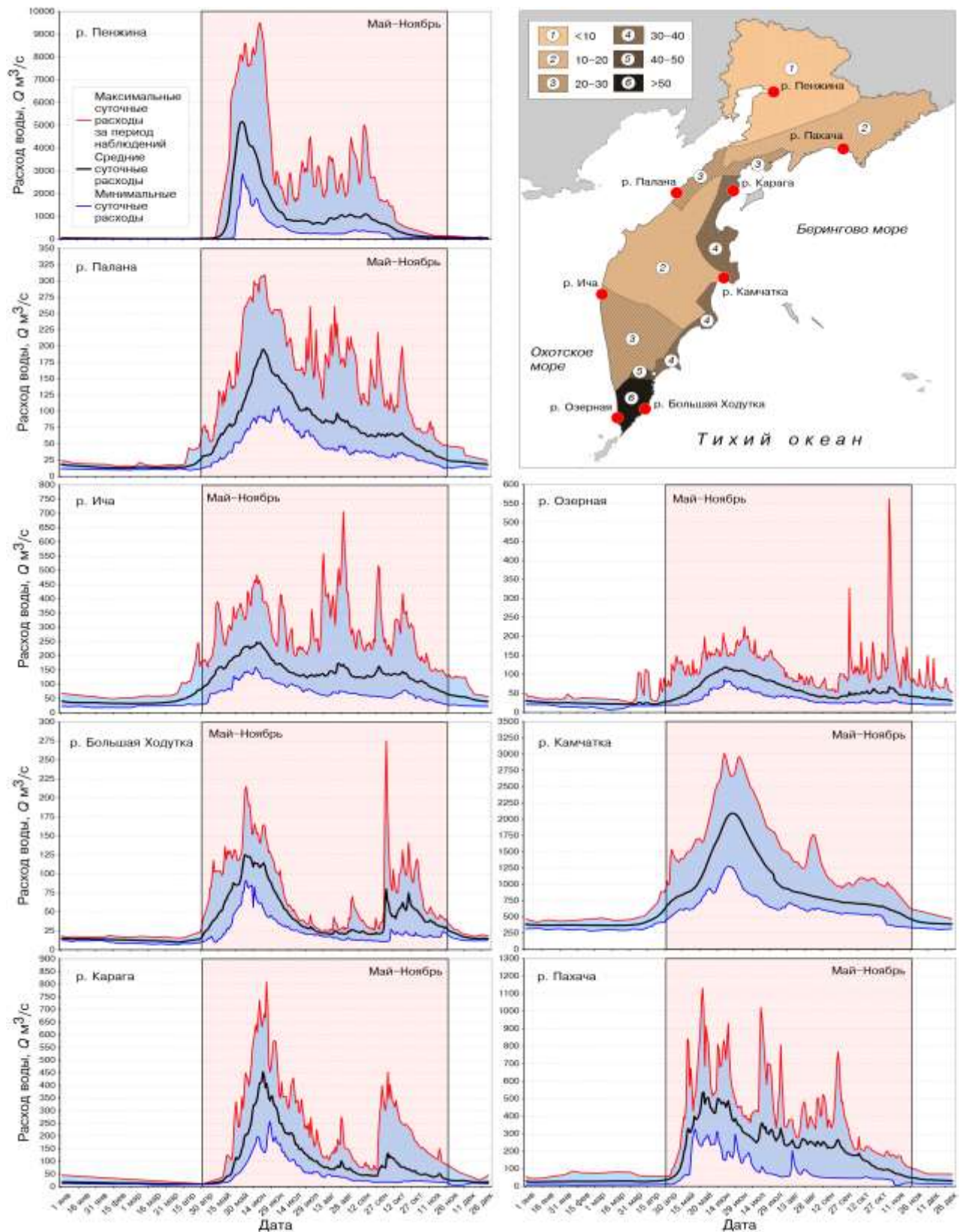


Рис. 3.6. Районирование территории Камчатского края по величине среднего годового стока рек (верх. прав. рис.; в легенде обозначены величины модуля стока воды $\text{л/с} \times \text{км}^2$; по данным из Куксина, Алексеевский, 2016); а также примеры сезонных изменений средних и экстремальных суточных расходов воды (Q , $\text{м}^3/\text{с}$) в некоторых реках западного и восточного побережья (по данным многолетних наблюдений на гидрологических постах Камчатского УГМС: р. Пенжина, «п. Каменское» – 1989–2012 гг.; р. Палана, «п. Палана» – 1981–1998 гг.; р. Ича, «п. Ича» – 1981–2001 гг.; р. Озерная, «п. Шумный» – 1981–2014 гг.; р. Большая Ходутка, «п. Левая Ходутка» – 1981–1988 гг.; р. Камчатка, «п. Ключи» – 1989–2019 гг.; р. Карага, «п. Карага» – 1980–1988 гг.; р. Пахача, «п. Средние Пахачи» – 1979–1988 гг.).

значительных снежников, таяние которых продолжается в течение всего теплого периода года. Кроме того, температура воды в камчатских реках связана с выходом грунтовых и термальных вод, выклинивающихся в их русла, а также с интенсивностью прогревания речной воды (или ее охлаждения) по мере движения в русле от верховья к устью. В результате, при прочих равных условиях, температурный режим в реках зависит также и от их длины или площади водосбора.

В зимний период на большинстве рек Камчатки наблюдается ледяной покров, причем сроки его формирования, продолжительность и мощность могут колебаться в широких пределах (рис. 3.7). Большое влияние на процесс образования речного льда оказывают локальные климатические условия, водность реки и морфометрические характеристики русла, а также местные аazonальные факторы, особенно выходы подземных и термальных вод в руслах многих рек полуострова (Ресурсы..., 1973; Опасные..., 2014).

По многолетним наблюдениям на различных гидрологических постах Камчатского УГМС, замерзание камчатских рек обычно начинается в ноябре или даже в декабре и лишь на севере – несколько раньше (Ресурсы..., 1973; Многолетние..., 1987) (рис. 3.7). К рекам с устойчивым ледоставом можно отнести водотоки, на которых ежегодно (или в преобладающем числе лет) ледяной покров отмечается в течение 20 суток и более. На большинстве таких рек толщина льда зимой составляет 60–70 см. В реках с интенсивным подземным питанием (например, р. Авача, Паратунка и др.), толщина льда не превышает 25 см. На севере и северо–западе края, где климат более суров, речной лед на отдельных участках может достигать 150–160 см и более (например, в нижнем течении р. Пенжина), а средние и малые реки на перекатах способны промерзнуть до дна, образуя наледи. Вместе с тем на большинстве рек п-ова Камчатка ледостав неустойчив, встречаются большие незамерзающие участки и полыньи. Причина подобного явления – обильное грунтовое питание и быстрое течение. Зимой на отдельных участках рек лед часто появляется только у берегов, а места с быстрым течением и середина реки обычно свободны ото льда. Некоторые реки (например, р. Озерная и ее притоки) из-за выходов в их русла термальных вод, зимой вообще могут не замерзать (рис. 3.7).

Вскрытие рек ото льда происходит в апреле – начале мая, на севере несколько позднее – в середине и конце мая, а иногда и в начале июня. Оно сопровождается весенним ледоходом, что особенно характерно для рек северо-западной части региона (например, рр. Пенжина, Таловка, Парень). Период с температурой воды выше 0,2°C продолжается около шести месяцев (май–октябрь), на отдельных реках – около семи (с середины апреля до середины ноября), а на реках северной части края – около пяти месяцев. Средняя температура воды за этот период для преобладающего числа рек Камчатки не превышает 6–9°C (для небольших горных рек, питающихся водами от таяния снежников, она составляет лишь 4–5°C) (Ресурсы..., 1973). В зимний период температура воды подо льдом в большинстве рек Камчатки близка к 0°C. На участках с

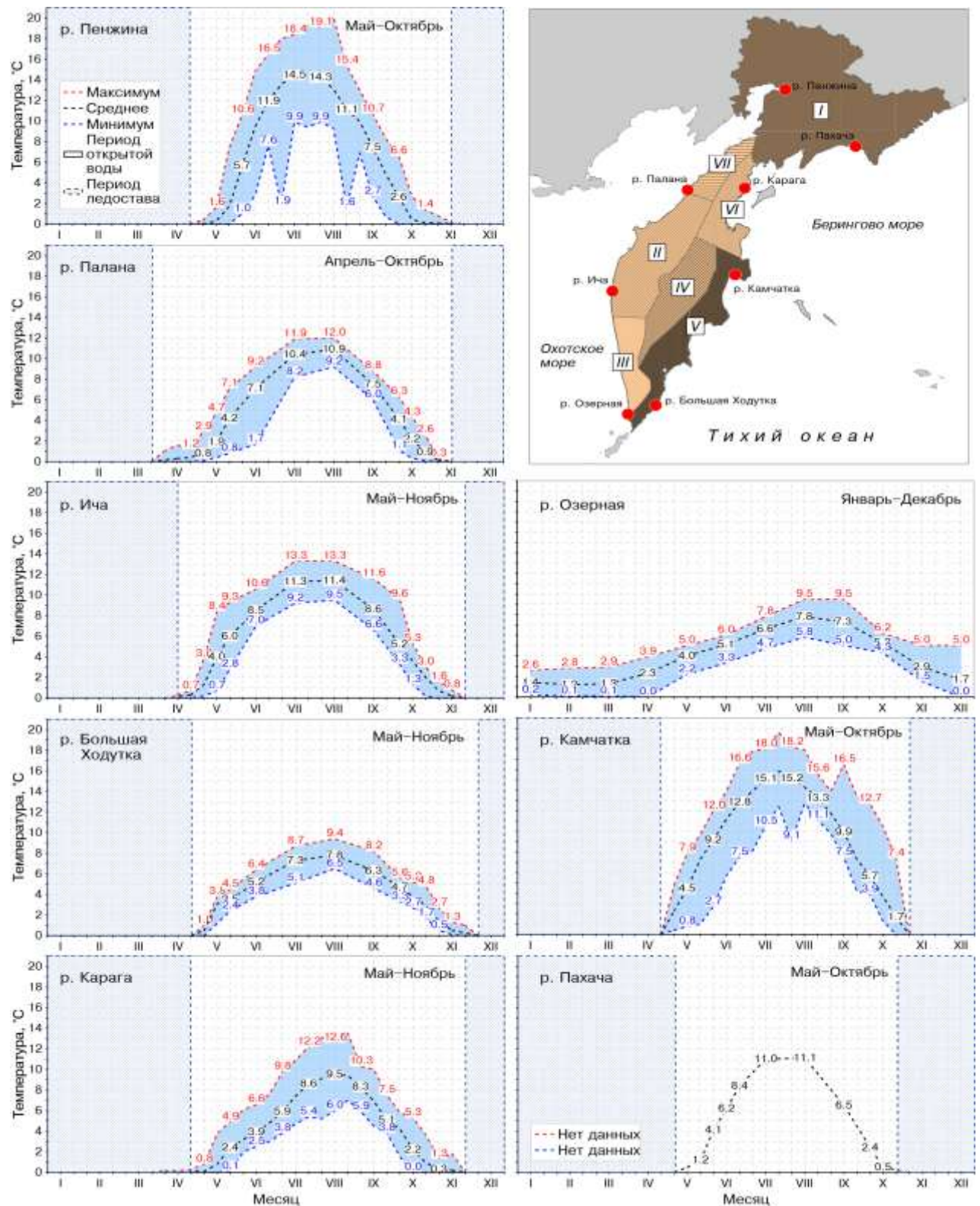


Рис. 3.7. Карта-схема гидрологических районов Камчатского края (верх. прав. рис.; в легенде обозначены районы: I – Северный; II – Западный; III – Юго-западный; IV – Центральный; V – Восточный; VI – Северо-восточный; VII – неизученный район; по данным из Кукунина, Алексеевский, 2016); а также примеры сезонных изменений средних и экстремальных значений температуры воды (°C) и периода ледостава в нижнем течении некоторых рек (по данным многолетних наблюдений на гидрологических постах Камчатского УГМС: р. Пенжина, «п. Каменское» – 1990–2012 гг.; р. Палана, «п. Палана» – 1961–1980 гг.; р. Ича, «п. Ича» – 1958–1960, 1964–1980 гг.; р. Озерная, «п. Шумный» – 1960–1980 гг.; р. Большая Ходутка, «п. Левая Ходутка» – 1967–1968; 1970–1978; 1980 г.; р. Камчатка, «п. ур. Большие Щеки» – 1979–2017 гг.; р. Карага, «п. Карага» – 1980–1988, 1990–1997 гг.; р. Пахача, «п. Средние Пахачи» – 1973–1980 гг.).

обильным подземным питанием (с постоянной температурой воды 4,0–4,5°C) реки имеют повышенную температуру в течение всего зимнего периода и пониженную – в течение летнего. В местах выхода термальных вод температура речной воды зимой на отдельных участках может составлять 3,0–4,0°C (Ресурсы..., 1973).

Наиболее высокая температура воды наблюдается в июле или августе. Среднемесячное ее значение изменяется по территории Камчатского края от 8–9°C в малых и некоторых средних реках северной и южной его частей (рр. Карага, Бол. Ходутка и Озерная) до 10–11°C в большинстве средних рек (рр. Палана, Ича и Пахача) и до 14–15°C в нижнем течении крупных рек (рр. Камчатка и Пенжина) (рис. 3.7). Пониженные значения температуры воды в реках южной части п-ова Камчатка объясняются сравнительно холодным морским климатом и горным характером водотоков с постоянным снеговым питанием, а также интенсивной разгрузкой подземных вод, понижающих среднюю температуру воды в теплый период года. Максимальная температура воды за весь период срочных наблюдений Камчатского УГМС (начиная с 1950-х гг.) была отмечена в нижнем течении следующих рек: Палана, Белоголовая и Тигиль (24–26°C), Крутогорова и Хайрюзова (22–24°C) (Ресурсы..., 1973; Многолетние..., 1987), а также Пенжина и Камчатка (19–21°C) (Горин и др., 2015; Коваль и др., 2020).

С началом осеннего охлаждения воздуха температура речной воды начинает постепенно понижаться, а ее переход через 0,2°C происходит в среднем в октябре–ноябре на 10–20 дней раньше замерзания рек (Ресурсы..., 1973; Многолетние..., 1987). В этот период на реках начинают наблюдаться первые ледовые явления (образование заберегов и шуги, осенний шугоход и др.). Устойчивый ледостав начинается с образования отдельных ледяных перемычек на участках со спокойным течением. Позднее замерзают перекаты и порожистые участки.

3.2.4. Мутность речной воды. Камчатский край относится к регионам с крайне неоднородной мутностью воды рек (Ресурсы..., 1973; Опасные..., 2014). Ввиду слабой заселенности территории, пространственно-временную изменчивость мутности воды и стока взвешенных наносов в реках Камчатки определяют в основном природные (фоновые) факторы: подстилающая поверхность (рельеф, литология грунтов, почвенно-растительный покров, степень заболоченности и промерзания почв и др.), а также климатические условия местности (прежде всего, количество и интенсивность атмосферных осадков) и модуль водного стока (рис. 3.6). Сочетание указанных условий определяет эрозионную деятельность поверхностных вод, и, соответственно, количество и гранулометрический состав взвешенных наносов, поступающих в реки (Ресурсы..., 1973; Куксина, 2013, 2018, 2019).

Повышенная мутность речных вод (со средними показателями более 50 мг/л) отмечается, главным образом, в центральной и восточной части п-ова Камчатка (рис. 3.8). Именно на этой территории расположены наиболее крупные массивы действующих вулканов, являющихся

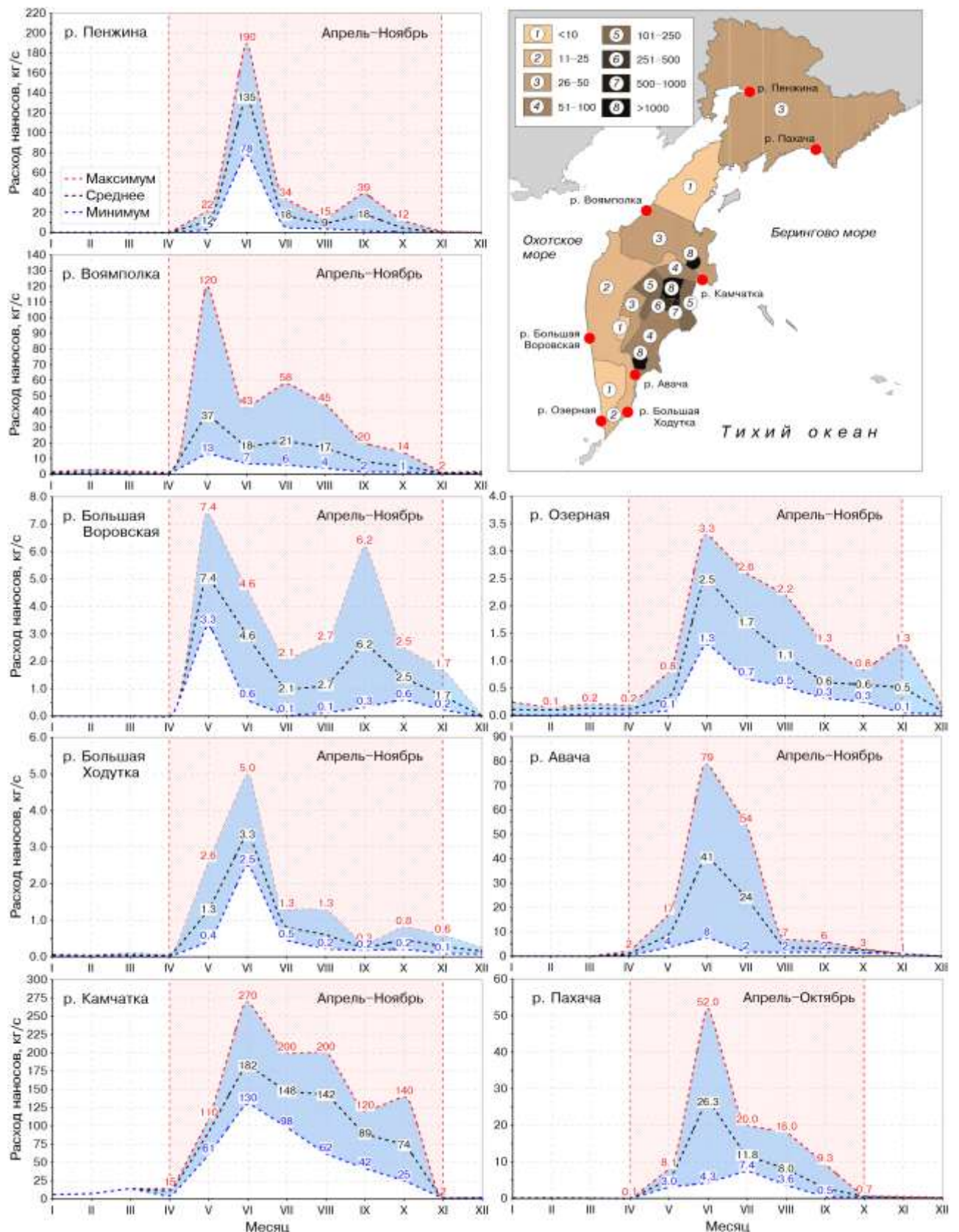


Рис. 3.8. Генерализованная карта-схема средней многолетней мутности воды рек Камчатского края (верх. прав. рис.; по данным из Куксина, 2019; в легенде обозначены значения мутности воды, мг/л), а также примеры сезонных изменений среднемесячных показателей расхода наносов (кг/с) в нижнем течении некоторых рек (по данным срочных наблюдений на гидрологических постах Камчатского УГМС в 1976–1980 гг.: р. Пенжина «п. Каменское»; р. Воямполка «п. село Воямполка»; р. Бол. Воровская «п. Соболево»; р. Озерная «п. Шумный»; р. Большая Ходутка «п. Левая Ходутка»; р. Авача «п. Елизово»; р. Камчатка, «п. ур. Большие Щеки»; р. Пахача, «п. Средние Пахачи»).

постоянным источником поступления минеральных частиц в реки. Так, в непосредственной близости от действующих вулканов средняя годовая мутность речных вод может превышать 100 мг/л (например, в правобережных притоках среднего течения р. Камчатки, левобережных притоках р. Авача), а в отдельных случаях (например, в реках, протекающих по склонам вулканов в зонах деятельности лахаров) достигать экстремальных значений – 500–1000 мг/л и выше (Опасные..., 2014; Куксина, 2019) (рис. 3.8).

В то же время содержание взвешенных частиц в воде существенно убывает по мере удаления речных бассейнов от наиболее активных вулканов. В составе вулканогенной взвеси преобладают фракции мелкого и среднего песка и пыли, которые частично осаждаются уже при выходе рек на равнины – Центрально-Камчатскую и Западно-Камчатскую, а также в Восточный приморский район (Ермакова, 2009; Куксина 2019). Поэтому большинство рек Камчатского края (в особенности, расположенные на западном побережье Камчатки и в материковой области, а также некоторые водотоки вулканических территорий), в своем нижнем течении характеризуются среднегодовой мутностью воды, как правило, не превышающей 50 мг/л (рис. 3.8). Такие значения мутности обычно характерны для рек, протекающих в горных районах, сложенных твердыми кристаллическими породами (базальты, гнейсы), а также для водотоков, расположенных в пределах болотно-тундровых равнин с травянистым растительным покровом и в зоне многолетней мерзлоты, которые имеют повышенную устойчивость к размыву и существенно снижающих процессы почвенной эрозии и поступление взвешенных наносов в реки (Ресурсы..., 1973; Куксина, 2013; Опасные..., 2014). На Камчатке к таким рекам можно отнести большинство водотоков, протекающих на западном склоне Срединного хребта и Западно-Камчатской низменности (в том числе такие крупные реки как Большая, Тигиль, Хайрюзова, Удова, Бол. Воровская, Ича, Воямполка и др.), на материковой части Камчатского края (рр. Пенжина, Таловка, Вывенка, Пахача, Апука и др.), в южной части полуострова (рр. Авача, Паратунка, Бол. Ходутка, Озерная), а также р. Камчатка в верхнем течении (Ресурсы..., 1973; Опасные..., 2014).

Внутригодовые изменения мутности воды в реках Камчатки происходят в основном синхронно с колебаниями водности, а основную часть взвешенных наносов (до 90% и более) реки этого региона переносят в периоды половодья и наиболее крупных паводков (рис. 3.8). При этом соотношение относительной мутности и расходов воды может зависеть от водности конкретного года, а сроки прохождения пика мутности и водности в некоторых случаях не совпадают. Так, в период весенне-летнего половодья в большинстве случаев пик мутности наступает раньше даты максимального расхода воды, что объясняется более интенсивными размывами русла, берегов реки и поверхности водосбора на подъеме половодья. Кроме того, в это время отмечается разрушение берегов ледоходом. Разница между среднегодовым и

максимальными значениями мутности наиболее высока для рек вулканических и прилегающих к ним территорий. Например, в нижнем течении р. Камчатка (в районе ур. Большие Щеки, рис. 3.5–3.8) максимальная мутность воды по срочным наблюдениям Камчатского УГМС может достигать в отдельные моменты времени 1000–1100 мг/л, тогда как средний многолетний показатель мутности находится в пределах 80–100 мг/л (Ресурсы..., 1973; Куксина, 2013). С другой стороны, в реках с минимальными значениями мутности воды наблюдаются и наименьшие ее колебания в течение года. Так, в нижнем течении крупных рек, стекающих со склонов горных хребтов (Срединный, Пенжинский, Корякское нагорье и др.) эта разница в течение года может составлять в пределах 300 мг/л, а в средних и малых водотоках – менее 50 мг/л (Ресурсы..., 1973; Многолетние..., 1987; Опасные..., 2014; Куксина, 2013, 2018).

3.2.5. Химический состав воды. Формирование химического состава воды (также как и мутности) в большинстве рек Камчатского края происходит под воздействием фоновых процессов, обусловленных географическими особенностями этого региона. Роль антропогенных факторов в целом по региону, все еще, относительно невелика и они могут оказывать заметное влияние на гидрохимический состав речной воды только в отдельных локальных наиболее густонаселенных районах (см. разд. 3.1.1).

Наличие хорошо промытых почв и грунтов, распространение на материковой части края многолетнемерзлых пород, замедленный процесс химического выветривания из-за продолжительных низких температур воздуха, обилие выпадающих осадков – все эти факторы определяют очень малую минерализацию речных вод Камчатки. Поэтому фоновый солевой состав речных вод региона довольно однообразен (табл. 3.3). Исключение составляют лишь районы активной вулканической деятельности, где происходит поступление огромного количества рыхлого вулканогенного материала на поверхность речных водосборов, а поверхностные воды имеют повышенную минерализацию и своеобразный химический состав вследствие выхода минеральных и термальных источников (например, реки Авача, Паратунка, Озерная, Камчатка, а также нек. др.) (Агафонова, 1964; Ресурсы..., 1973).

Химический состав и величина общей минерализации воды в реках Камчатки изменяются как в пространстве, так и во времени. Например, большинство рек западного побережья полуострова отличаются очень низкой минерализацией (<40 мг/л). Это связано с тем, что эти реки протекают по территории, изобилующей болотами со сплошным торфяным покровом (табл. 3.3). В реках, бассейны которых расположены на вулканических территориях, общая минерализация существенно повышается вниз по течению за счет размыва водным потоком почвенно-пирокластического основания. Так, в верховьях р. Камчатка этот показатель составляет по среднемноголетним данным 60 мг/л, тогда как в нижнем течении этой реки он увеличивается до 115 мг/л (Сметанин, 1993).

Таблица 3.3. Гидрохимический состав воды (мг/л) в некоторых реках Камчатского края в 1988–1990 гг. (осредненные значения для всех гидрологических фаз на основании срочных наблюдений на гидрологических постах Камчатского УГМС; по данным из Сметанин, 1993).

Реки	M _n	Главные ионы (макрокомпоненты)						Биогенные вещества				O ₂	pH
		HCO ₃ ⁻	SO ₄ ²⁻	Cl ⁻	Ca ²⁺	Mg ²⁺	Na ⁺ +K ⁺	PO ₄ ³⁻	(N)	Si	Fe		
Бассейн Охотского моря													
Пенжина*	41,5	19,0	10,6	0,7	5,2	1,0	5,1	—	—	—	—	—	6,8
Палана	55,5	32,1	6,8	2,4	7,1	2,0	3,9	0,015	0,08	8,5	0,75	11,7	7,2
Воямполка	46,8	28,8	3,9	2,2	4,2	2,4	5,2	0,056	0,12	12,9	0,71	10,9	6,8
Тигиль	52,1	32,1	3,1	2,7	4,9	2,6	5,6	0,053	0,09	11,9	0,77	11,4	7,0
Напана	67,8	39,5	6,1	4,3	6,3	3,1	8,2	0,067	0,10	12,2	0,73	10,9	6,9
Ковран	54,2	29,2	5,1	4,7	6,0	2,3	6,1	0,038	0,09	8,0	0,43	10,4	6,8
Хайрюзова	49,6	29,8	4,2	2,9	4,6	2,4	5,7	0,027	0,10	11,1	0,55	10,4	6,9
Белоголовая	36,2	16,2	6,4	2,3	4,6	1,9	3,0	0,040	0,09	8,8	1,02	12,8	7,0
Ича	52,4	31,0	5,5	2,4	6,7	2,2	4,5	0,016	0,12	9,7	0,66	13,8	7,0
Крутогорова	63,8	33,5	10,7	2,9	6,2	3,2	7,0	0,025	0,10	9,4	0,37	13,2	6,8
Бол. Воровская	36,8	19,7	4,2	2,8	4,7	1,5	3,6	0,008	0,12	5,3	0,37	12,0	6,9
Удова	41,0	22,5	3,5	4,1	3,8	2,2	4,7	0,015	0,08	9,5	0,91	11,9	6,8
Брюмка	49,1	28,0	3,7	4,5	4,3	2,7	5,8	0,023	0,09	10,6	0,81	11,8	6,8
Большая	51,8	29,5	6,3	2,3	8,0	2,1	3,0	0,006	0,19	6,6	0,46	12,8	7,2
Озерная*	84,1	32,6	16,6	10,4	8,4	2,9	12,9	—	—	—	—	—	7,3
Бассейн Тихого океана													
Авача	65,2	34,4	8,1	5,0	8,6	2,9	5,4	0,090	0,24	11,6	0,37	12,3	7,2
Паратунка	62,9	27,3	13,0	4,4	10,0	1,7	5,5	0,007	0,30	9,6	0,61	12,1	7,0
Камчатка**	82,3	49,2	7,0	5,0	9,1	4,4	7,1	0,060	0,19	12,8	1,03	10,3	7,1
Бассейн Берингова моря													
Кичига	74,0	23,2	16,6	2,8	10,4	1,4	2,9	—	—	16,6	0,30	—	7,0
Пахача	54,9	31,6	6,8	2,7	6,7	3,0	3,8	0,016	0,35	6,3	—	10,3	7,2
Минимум	36,2	16,2	3,1	0,7	3,8	1,0	2,9	0,006	0,08	5,3	0,3	10,3	6,8
Максимум	84,1	49,2	16,6	10,4	10,4	4,4	12,9	0,090	0,35	16,6	1,03	13,8	7,3
Среднее	56,1	29,5	7,4	3,6	6,5	2,4	5,5	0,033	0,14	10,1	0,64	11,7	7,0

Примечание: M_п – общая минерализация воды, мг/л; (N) – азотистые соединения; * – по данным за 1960–1968 гг. (источник: Ресурсы..., 1973); ** – осредненные данные по всем гидрологическим постам.

В период половодья интенсивное поступление в реки слабоминерализованных вод, образующихся на водосборах при таянии снега, влечет за собой значительное снижение общего содержания солей. В это время в большинстве камчатских рек минерализация изменяется от 25 до 60 мг/л (рис. 3.9). В зимнюю межень, когда реки питаются подземными водами, минерализация возрастает до 40–110 мг/л, а в некоторых реках вулканических территорий (в питании которых высока роль минеральных источников), может достигать 200–300 мг/л. В период летнее–осенних паводков минерализация воды большинства рек Камчатки в целом выше, чем во время половодья, но несколько ниже, чем в зимнюю межень и колеблется в пределах 30–90 мг/л (Агафонова, 1964; Ресурсы..., 1973).

По причине хорошей промытости почв Камчатки от легкорастворимых солей (сульфатов и хлоридов), растворению здесь подвергаются, главным образом, карбонатные соединения кальция. Поэтому по общему содержанию макрокомпонентов большинство камчатских рек на протяжении всего года имеют гидрокарбонатно–кальциевый состав воды, а количество анионов

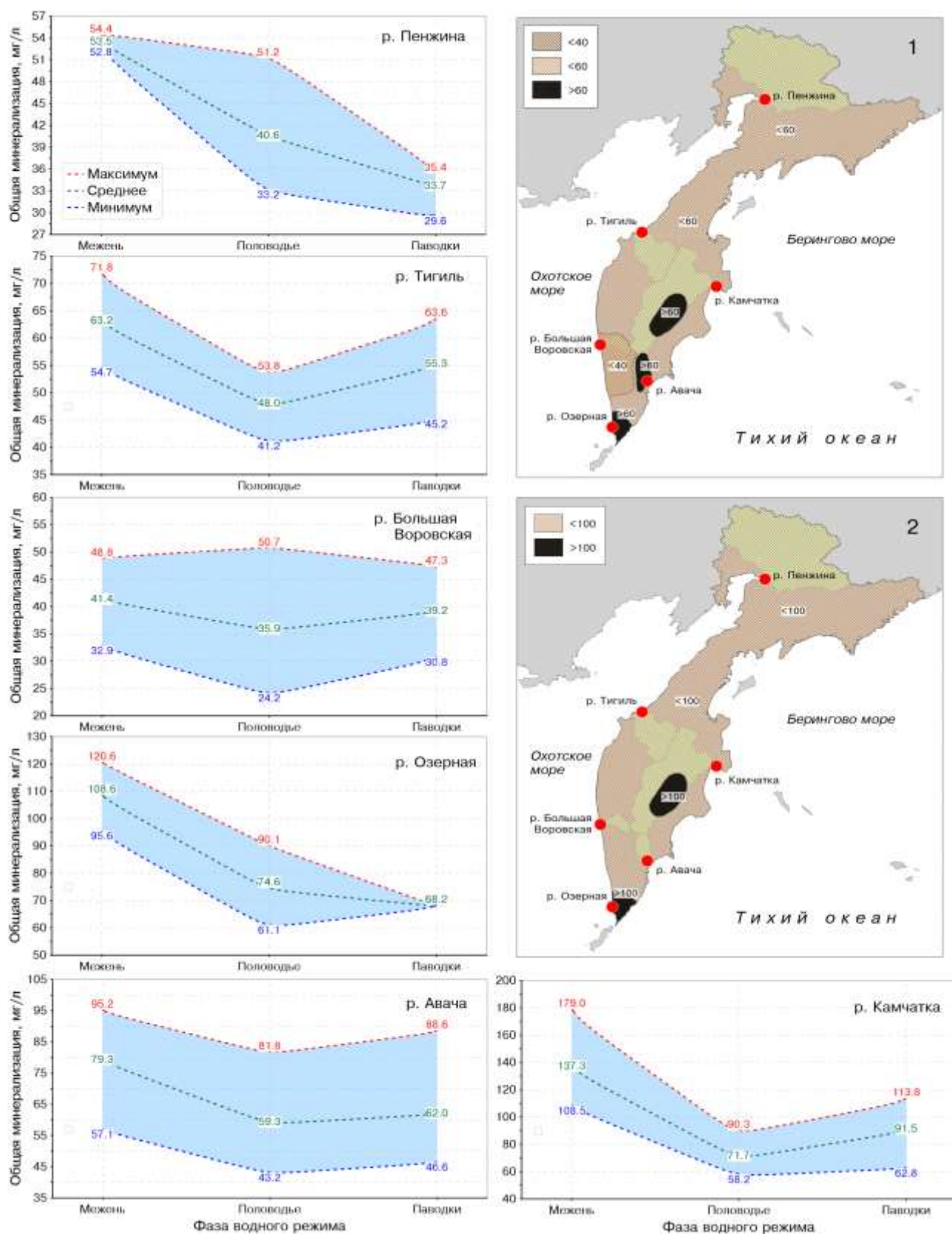


Рис. 3.9. Приближенные карты-схемы среднегогодовых показателей минерализации воды рек Камчатского края в период половодья (1) и межени (2) (верх. прав. рис.; по данным из Ресурсы..., 1973; в легенде обозначены значения суммы ионов, мг/л), а также примеры изменений средней минерализации воды (мг/л) в нижнем течении некоторых рек Камчатки в отдельные фазы водного режима (по данным срочных наблюдений на гидрологических постах Камчатского УГМС в 1952–1968 гг.: р. Пенжина «п. Каменское»; р. Тигиль «п. Тигиль»; р. Большая Воровская «п. Соболево»; р. Озерная «п. Шумный»; р. Авача «п. Елизово»; р. Камчатка «п. Ключи».

HCO_3^- в воде изменяется в пределах 15–50 мг/л (табл. 3.3). Содержание сульфатных (SO_4^{2-}) и хлоридных (Cl^-) анионов в большинстве рек Камчатки в течение года, как правило, не превышает 5–10 мг/л и 2–5 мг/л, соответственно. Среди катионов преобладают ионы кальция (Ca^{2+} , в среднем, 4–10 мг/л); несколько ниже содержание катионов магния (Mg^{2+}), а также натрия (Na^+) и калия (K^+). Азотистые вещества (N) представлены в основном нитратами и аммонием, со следовыми значениями нитритов. Для большинства рек характерно также относительно высокое содержание в воде соединений кремния (Si). Реакция воды (pH) в большинстве случаев приближается к нейтральной (т.е. близкой к 7,0), с незначительными ее колебаниями в отдельные гидрологические фазы (в пределах 6,5–7,5). Во все фазы водного режима вода в большинстве рек Камчатки относится к категории очень мягкой (ее жесткость в основном менее 1,5 мг-экв/л), и достаточно обогащена кислородом (O_2), содержание которого в течение всего года редко снижается менее 10–14 мг/л (табл. 3.6). Сероводород (H_2S) в воде в заметных концентрациях может присутствовать только в местах выхода в русла рек геотермальных источников.

К общей особенности гидрохимического состава речных вод Камчатки можно отнести также и относительно низкое содержание большинства микроэлементов, в сравнении со средними кларками речных вод. Это объясняется в целом бедным геохимическим составом почв и пеплов, слагающих почвенно-пирокластический чехол региона, в отношении этих кларков. Исключением является лишь повышенное содержание в составе воды некоторых районов отдельных химических элементов, типичных для кислых вулканических пород (La, Ce, Pr, Nd, Nb, Hf, Tl, Rb и Th), а также железа (Fe), что может быть обусловлено (наряду с другими факторами) наличием в вулканических почвах Камчатки иллювиально-железистых пепловых охристых горизонтов, где содержание Fe составляет 8–10% (Литвиненко, Захарихина, 2020).

Поступление органических и биогенных веществ в реки Камчатки, очевидно связано с биологическими процессами, поскольку фосфорные и азотистые соединения с грунтовыми водами в реки Камчатки практически не поступают (Сметанин, 1993). Их присутствие в речной воде определяется почти исключительно распадом органики естественного происхождения (торфа, водной растительности, рыбы, и других растительных и животных остатков) (Крохин, 1967; Походина и др., 2017; и др.). В результате, наиболее высокие показатели цветности и окисляемости воды по данным срочных наблюдений Камчатского УГМС, наблюдаются в бассейнах крупных рек, которые наиболее продуктивны в отношении растительного детрита или имеют высокие рыбные запасы. Это, прежде всего, такие реки западного побережья Камчатки как Пенжина, Тигиль, Белоголовая, Большая, Удова, а также р. Камчатка (восточное побережье). В указанных реках, значения цветности и окисляемости воды изменяются во время половодья и летне-осенних паводков в пределах 25°–90° и 10–15 мгО/л, соответственно (в р. Камчатка повышенная окисляемость отмечается также и в зимнюю межень). В то же время в других

камчатских реках, охваченных наблюдениями, средние значения этих показателей в течении всего года колеблются на уровне 0° – 90° , и 0,5–5 мгО/л, соответственно (Сметанин, 1993).

Таким образом, для большинства рек Камчатского края в целом характерны следующие особенности гидрологического режима, обусловленные природными условиями этого региона: 1) большая густота речной сети, широкое развитие многорукавности, старичных водотоков и водоемов; 2) преобладание горного и полугорного типа речных русел с быстрым течением (однако есть и равнинные реки с медленным течением); 3) малые глубины, чередование плесов и перекатов; 4) весенне-летнее половодье и паводки в теплую часть года, определяющие большую продолжительность периода повышенной водности; 5) относительно высокий сток в зимний период (кроме рек материковой части края); 6) неполный ледостав (только северные реки полностью уходят зимой под лед); 7) относительно теплая вода зимой и прохладная летом; 8) малая мутность и относительно слабая минерализация речной воды (за исключением лишь некоторых рек вулканических территорий) (Ресурсы..., 1973; Куксина, 2013, 2018, 2019; Есин, Чалов, 2014; Литвиненко, Захарихина, 2020; Коваль и др., 2020), а также высокое насыщение кислородом (Агафонова, 1964; Сметанин, 1993); 9) широкое распространение древесных заломов и затопленных прибрежных лесных участков во время половодья и паводков (Опасные..., 2014).

3.3. Прибрежная зона моря

Прибрежная зона моря – это зона взаимодействия моря и суши, которая определяется как часть суши, на которую влияет близость к морю (влияние морских процессов), и часть моря, на которую влияет близость к суше (влияние наземных процессов) (Coastal..., 2021). Рельеф прибрежной зоны состоит из морского берега, береговой линии и берегового подводного склона (Морской..., 1987).

Прибрежные участки морей (как и эстуарии) являются одними из самых динамичных зон Мирового океана, а наиболее важными факторами, влияющими на их формирование и динамику, являются климатические условия района, строение берегов и рельеф морского дна, влияние материкового стока, а также гидрологический режим прилегающих морских акваторий (Морской..., 1987; Атлас ..., 2003).

Строение и морфодинамика морских берегов, а также гидрологические условия прибрежной зоны на отдельных участках побережья Камчатки обусловлены значительной меридиональной протяженностью береговой линии и локальными физико-географическими особенностями в отдельных частях этого региона. Кроме этого, гидрологические условия на отдельных участках камчатского побережья формируются под взаимодействием множества разномасштабных гидрометеорологических факторов: колебания стока рек, солнечной радиации, испарения, осадков, волнового перемешивания поверхностного слоя, мощной осенне-зимней кон-

векции, образования и разрушения ледяного покрова, перераспределения океанологических характеристик в пределах морей существующей системой циркуляции вод, а также процессов вертикального и бокового перемешивания вод под влиянием приливных и непериодических течений (Гидрометеорология..., 1998, 1999). В вершинах полузамкнутых крупных морских заливов (например, в северной части Пенжинской губы, в кутовой части Авачинской губы, в Камчатском заливе, в зал. Корфа), а также в небольших бухтах, расположенных в разных районах побережья, возможна существенная трансформация водных масс из-за местных факторов, в первую очередь, под действием речного стока, а также теплообмена с атмосферой и дном в условиях мелководий и относительного замедления водообмена.

3.3.1. Строение берегов и рельеф морского дна. Длина береговой линии западного (охотоморского) побережья края составляет ~2000 км, а восточного (тихоокеанского и беринговоморского) – ок. 2500 км (см. рис. 3.1).

На северо-западе Камчатского края в районе Пенжинской губы и зал. Шелихова побережье сильно изрезано, и на большей части этого района берег обрывистый, а в устьях рек – низменный и частично заболоченный (Давыдов, 1923; Лоция..., 1999) (рис. 3.10). Южнее зал. Шелихова охотоморское побережье п-ова Камчатка практически на всем протяжении имеет вид плавной кривой линии с небольшими и слабовыраженными мысами (Дальний Восток..., 1982; Каплин и др., 1991). В отличие от западного побережья, береговая линия Восточной Камчатки сильно изрезанная, с многочисленными гористыми полуостровами, крупными заливами, а также небольшими морскими бухтами (Давыдов, 1923). Несмотря на то, что юго-восточная часть полуострова относится к побережью Тихого океана, а северная – к Берингову морю (границу принято проводить по линии м. Камчатский – Командорские о-ва), по характеру расчленения, особенностям развития и динамики берега Восточной Камчатки принято рассматривать как единый береговой регион (Ионин, 1959; Берега..., 1967; Каплин и др., 1991).

Рельеф берегового подводного склона вдоль Западной Камчатки обусловлен морфологическим строением Охотского моря, северную часть которого занимает мелководная континентальная отмель (с глубинами <200 м), а в южной части расположена глубоководная Курильская котловина (глубиной >2000 м) (Гидрометеорология..., 1998). Ширина шельфовой зоны у западного берега Камчатки составляет ~50–100 км. Лишь на самом юго-западе полуострова (южнее устья р. Озерная) изобата 200 м прижимается к берегу, и ширина континентальной отмели здесь не превышает 5–10 км. Таким образом, основной особенностью подводного рельефа прибрежной зоны вдоль Западной Камчатки является наличие небольших глубин, которые на дистанции 5–10 км от берега, как правило, не превышают 20–30 м (рис. 3.11).

В отличие от западного побережья Камчатки, одной из характерных черт рельефа дна вдоль ее тихоокеанского побережья является узкий шельф (Канаев, 1959; Ильин, 1961). Здесь

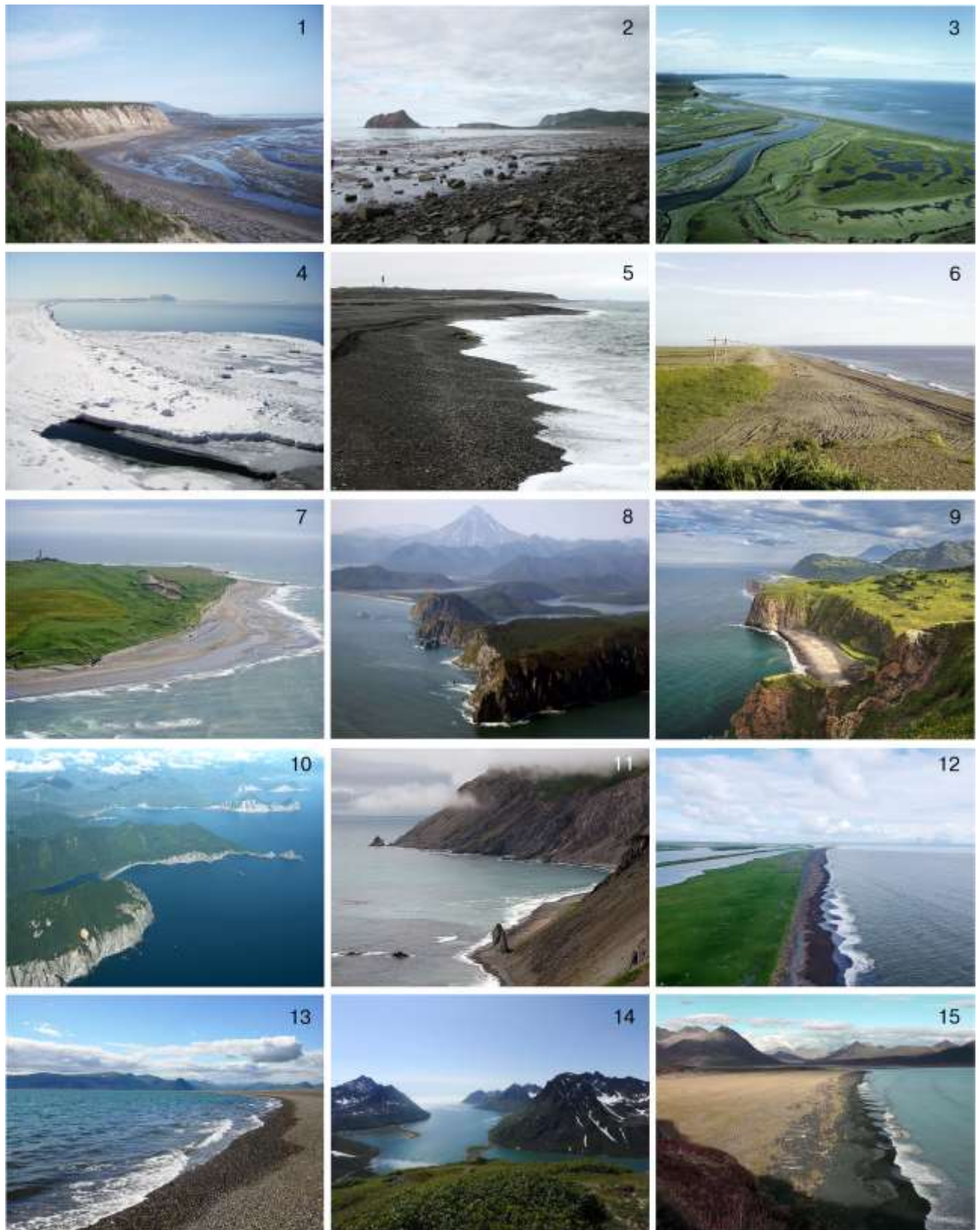


Рис. 3.10. Примеры отдельных участков побережья Камчатского края (Западная Камчатка: 1 – северная часть Пенжинской губы у устья р. Шестакова, 2 – бух. Чемурнаут у устья р. Пустая, 3 – устьевая область р. Палана, 4 – участок побережья между устьем р. Ковран и м. Хайрюзова, 5 – берег в районе устья р. Крутогорова, 6 – Октябрьская коса у м. Левашова, 7 – м. Лопатка; Восточная Камчатка: 8 – м. Безымянный у входа в Авачинскую губу, 9 – берег Авачинского залива у м. Налычева, 10 – северная часть п-ова Шипунского, 11 – п-ов Кроноцкий, 12 – берег Камчатского залива в районе устья р. Камчатки, 13 – берег Карагинского залива у устья р. Хайлюля, 14 – бух. Лаврова, 15 – бух. Сомнения в зал. Олюторском).

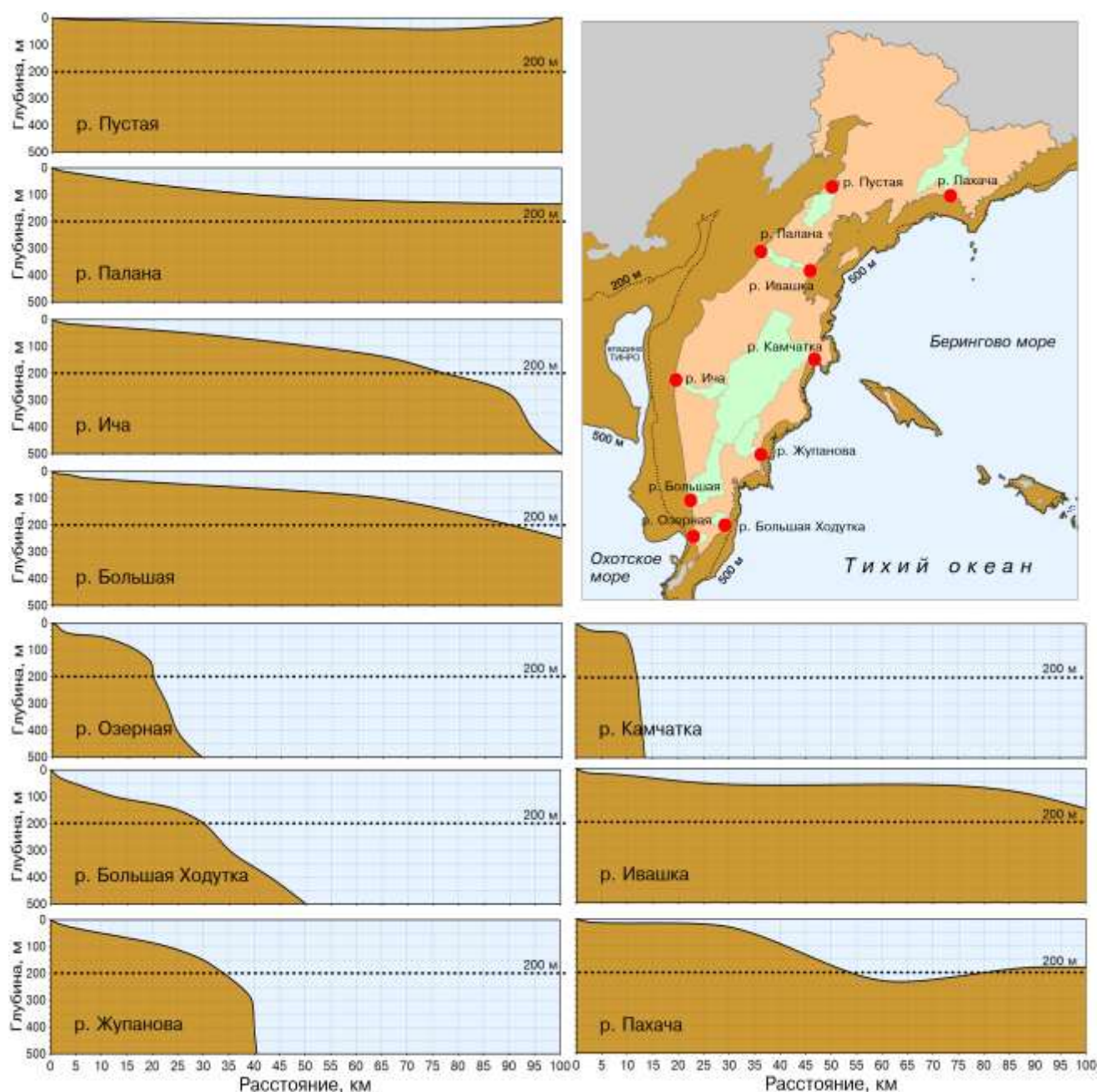


Рис. 3.11. Карта глубин и батиметрические профили подводного берегового склона (до глубины 500 м и на дистанции 100 км от берега) в районе устьев некоторых рек, расположенных на восточном и западном побережье Камчатки.

ширина шельфовой зоны обычно находится в пределах от $\approx 2-5$ до $\approx 20-30$ км. Но в некоторых местах (большие заливы Восточной Камчатки и район к северу от м. Лопатка) она может достигать ≈ 50 и даже ≈ 80 км. У берегов Северо-Восточной Камчатки и Корякского нагорья ширина шельфа составляет $\approx 20-80$ км, и только в Карагинском заливе она увеличивается до 120 км (Бойченко, 1961; Гершанович, 1962) (рис. 3.11).

3.3.2. Приливы. На побережье Камчатского края наибольшая величина изменения уровня моря связана с приливами. Их максимально возможная по астрономическим причинам величина у берегов Западной Камчатки составляет от $\approx 2,8$ м в районе м. Лопатка и >13 м в вершине

Пенжинской губы (Гидрометеорология..., 1998) (рис. 3.12). На восточном побережье максимально возможные приливные колебания уровня моря существенно ниже и, как правило, не превышают $\approx 1,8\text{--}2,5$ м (Богданов и др., 1991; Лоция..., 1999). Величина приливов не постоянна, а ее наибольшие изменения связаны с полумесячным приливным циклом (сизигийные – квадратурные приливы) (рис. 3.12) и сменой сезонов (тропические – равноденственные приливы). Также существуют многолетние циклы изменения величин приливов (Мороз, Богданов, 2007).

Следует отметить, что у берегов Камчатки наблюдаются приливы всех типов (полусуточные и суточные, правильные и неправильные) (Ростов и др., 2001). Так, в Пенжинской губе зарегистрированы самые высокие в мире неправильные суточные приливы. Вдоль западного побережья Камчатки преобладают неправильные полусуточные приливы (Гидрометеорология..., 1998; Лоция..., 1999). На Восточной Камчатке приливы имеют сложный характер, но в целом они смешанные (в сизигии приливы близки к суточным, а в квадратуры к полусуточным) неправильные (высотные отметки соседних полных и малых вод не равны) полусуточные (полусуточная составляющая преобладает над суточной) и т.п. (Мороз, Богданов, 2007).

3.3.3. Циркуляция вод и течения. Главной особенностью циркуляционных систем Охотского и Берингова морей и прилегающей части Тихого океана является преобладание на их акватории циклонической системы течений (против часовой стрелки), обусловленной циркуляцией атмосферы в этом регионе (Власова, Глебова, 2008; Дубина и др., 2012; Файман, 2015; Takenouti, Ohtani, 1974). Однако кроме обширной циклонической циркуляции, в отдельных районах могут наблюдаться также локальные антициклонические круговороты, а также вихревые образования и меандры различного масштаба (Хен, 1988; Гидрометеорология..., 1998, 1999; Храпченков, 2000) (рис. 3.13).

Вдоль западного (охотоморского) побережья Камчатки (в пределах меридиана $151^{\circ}30'$ в. д.) с юга на север идет Западно-Камчатское течение, которое по мере своего движения образует два квазистационарных антициклонических круговорота (Чернявский, 1981). Скорость постоянных течений у побережья Западной Камчатки составляет $0,1\text{--}0,2$ м/с, а в зал. Шелихова – около 1 м/с в центральной его части и $0,2\text{--}0,4$ м/с у берегов (Гидрометеорология..., 1998). В прибрежных районах, узкостях и проливах Охотского моря важнейшее значение для динамики водных масс приобретают приливные течения. Скорость этих течений у этого побережья может колебаться от $0,25$ до $\approx 4,0$ м/с, а наибольшие их скорости (до $4,1$ м/с) отмечаются в районе входа в Пенжинскую губу (Лоция..., 1998).

У восточного (тихоокеанского и беринговоморского) побережья Камчатки крупномасштабная циркуляция вод является составной частью северотихоокеанского субарктического круговорота (Горбанев, Добровольский, 1972; Ростов и др., 2001). Одно из основных его потоков – Камчатское течение, которое берет начало в юго-западной части Берингова моря и

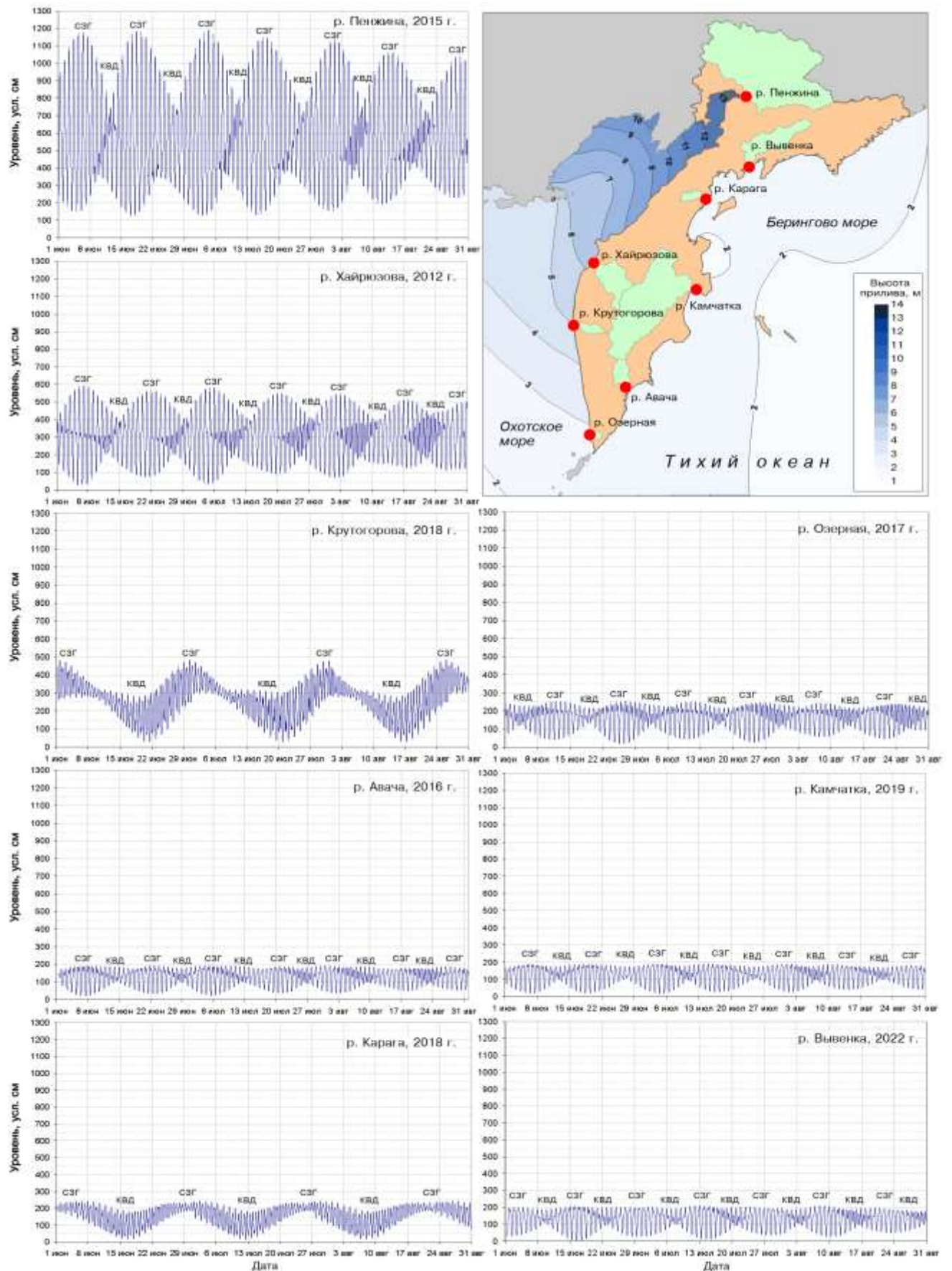


Рис. 3.12. Наибольшие возможные величины приливных колебаний уровня моря (м) на западном и восточном побережье Камчатки (верх. прав. рис.), а также примеры предвычисленных приливных колебаний уровня (усл. см) в районе устьев некоторых рек в июле–августе 2012–2022 гг. Условные обозначения: СЗГ – сизигийный прилив; КВД – квадратурный прилив.

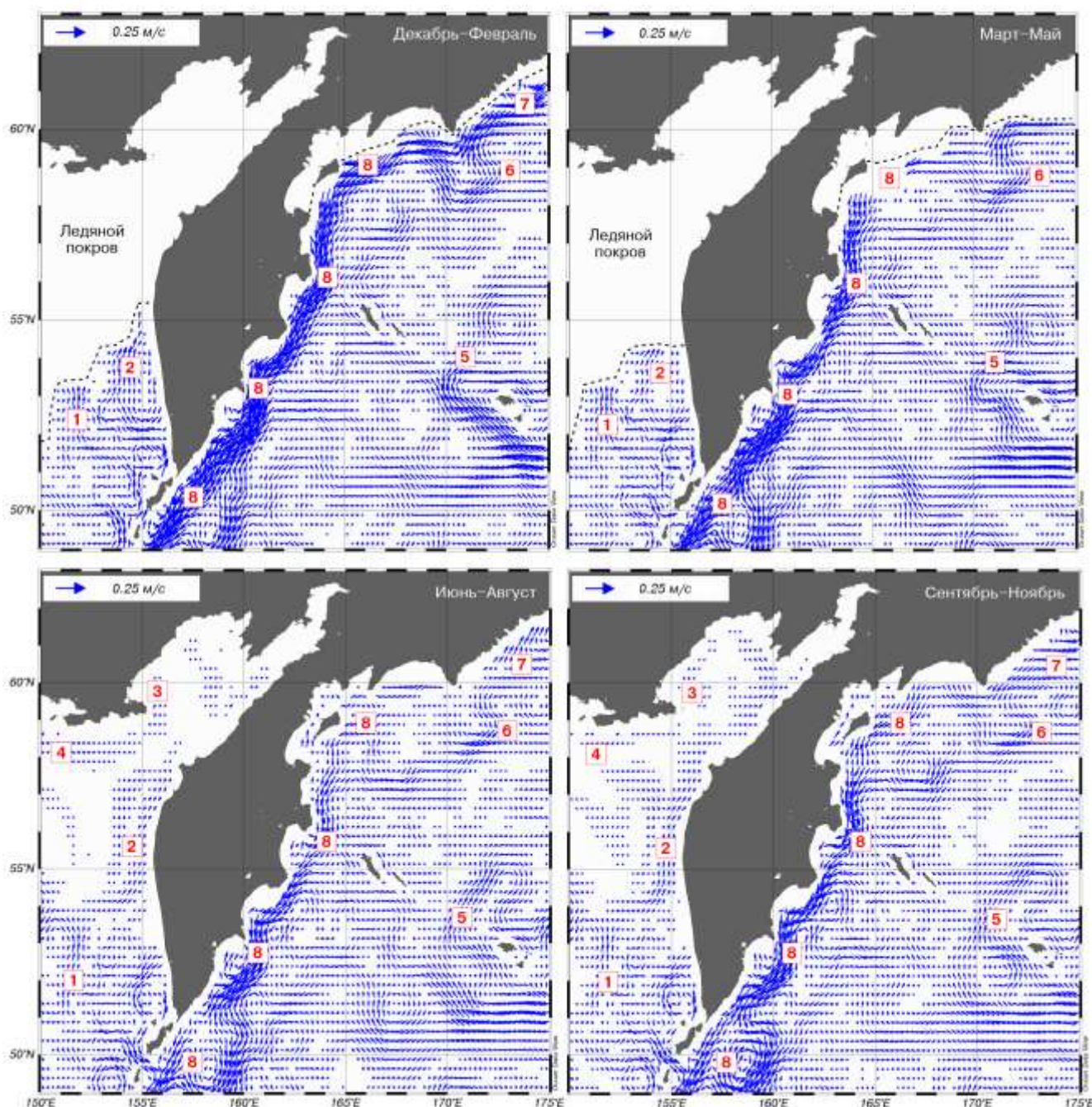


Рис. 3.13. Распределение направления и скорости течений на поверхности у побережья Камчатки в различные сезоны года (по осредненным данным альтиметрических наблюдений за период с января 1993 по декабрь 2019 г.; источник: www.marine.copernicus.eu). Условные обозначения течений: 1 – Срединное, 2 – Западно-Камчатское, 3 – Ямское, 4 – Северо-Охотское, 5 – Атту, 6 – Поперечное, 7 – Наваринское, 8 – Камчатское.

представляет собой трансформированную южную ветвь Поперечного берингоморского течения (рис. 3.13). Камчатское течение следует с севера на юг, сначала вдоль корякского побережья, а затем – п-ова Камчатка. Скорости основного потока этого течения, как правило, невелики и составляют в средней части шельфа и районах глубоководных котловин $\approx 0,05\text{--}0,10$ м/с (рис. 3.13). В периферийных районах этих областей, а также на материковом склоне и у подводных возвышенностей они несколько возрастают (до $0,10\text{--}0,15$ м/с). Максимальные значения

скорости течений наблюдаются в узкостях проливов, у корякского и камчатского побережий (до 0,25–0,50 м/с). В определенных синоптических ситуациях скорость непериодических течений на отдельных участках этого района может достигать 0,80 м/с, а в Камчатском проливе – 0,90–1,20 м/с (Ростов и др., 2001). Заметный вклад в колебания скорости и направления течений Берингова моря вносят также реверсивные приливные течения, которые относительно слабы в открытой части моря, однако в проливах, вблизи островов, у материкового побережья и отмелей их скорость составляет 1–2 м/с, а в отдельных мелководных проливах может достигать 4 м/с (Гидрометеорология..., 1999; Ростов и др., 2001).

3.3.4. Температура и соленость воды. Побережье Камчатского края расположено в области субарктической структуры вод, главной особенностью которой является взаимодействие двух основных водных масс: поверхностной, имеющей в теплое время года (с мая по октябрь) максимальную температуру (в среднем 9–10°C и более) и наиболее низкую соленость (<25–30‰), а также придонной, являющейся здесь холодным слоем с наиболее низкими значениями температуры (5–6°C и ниже) и максимальными значениями солености (>30‰) (рис. 3.14).

Поверхностная водная масса образуется, как правило, под действием радиационного прогрева вод, речного распреснения и атмосферных осадков. Ее распространение на нижележащие горизонты осуществляется в основном за счет ветрового перемешивания, вертикального и бокового приливного обмена характеристик, адвекции из соседних регионов моря и интенсификации обменных процессов на границах отдельных звеньев циркуляции вод (Гидрометеорология..., 1998, 1999; Атлас..., 2003).

Холодная промежуточная водная масса формируется в результате осенне-зимнего охлаждения моря, при котором температура воды понижается до точки замерзания. С появлением ледяного покрова происходит некоторое увеличение солености воды, а также незначительно понижается ее температура. Весной по мере прогрева и распреснения тонкого поверхностного слоя, а также передачи тепла (за счет динамических и термодинамических процессов) на нижележащие горизонты данная водная масса становится промежуточным слоем, ядро которого – это горизонт минимальной температуры воды. В прибрежной зоне Камчатки летний прогрев недостаточен для полного разрушения этого слоя (Гидрометеорология..., 1998, 1999).

На рисунке 3.15 представлены среднемесячные (по многолетним данным Камчатского УГМС), а на рисунке 3.16 пространственные (по данным прямых океанографических наблюдений) изменения температуры воды на поверхности у побережья Камчатки в отдельные сезоны года. Как следует из первого рисунка, кривые годового хода температуры воды на поверхности по всему побережью Камчатки имеют однотипную конфигурацию и различаются значениями в отдельные месяцы, а также незначительными колебаниями средних и экстремальных значений в отдельных районах. Минимум температуры воды у побережья во всех районах наблюдается с

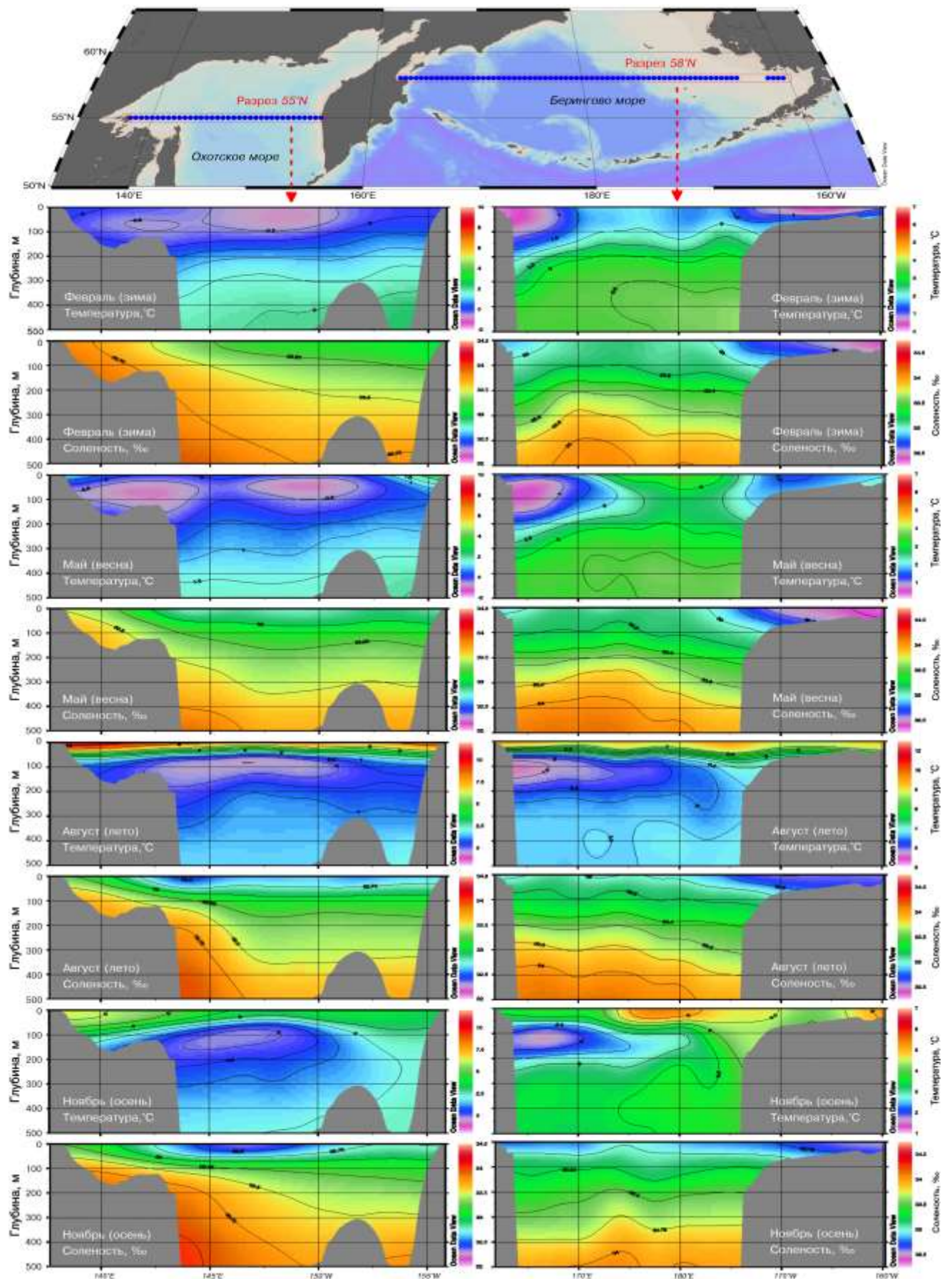


Рис. 3.14. Вертикальное распределение температуры ($^{\circ}\text{C}$) и солености (‰) воды в слое 0–500 м на широтных разрезах в Охотском (левые рисунки) и Беринговом (правые рисунки) морях в различные сезоны года (по материалам из Атлас..., 2003).

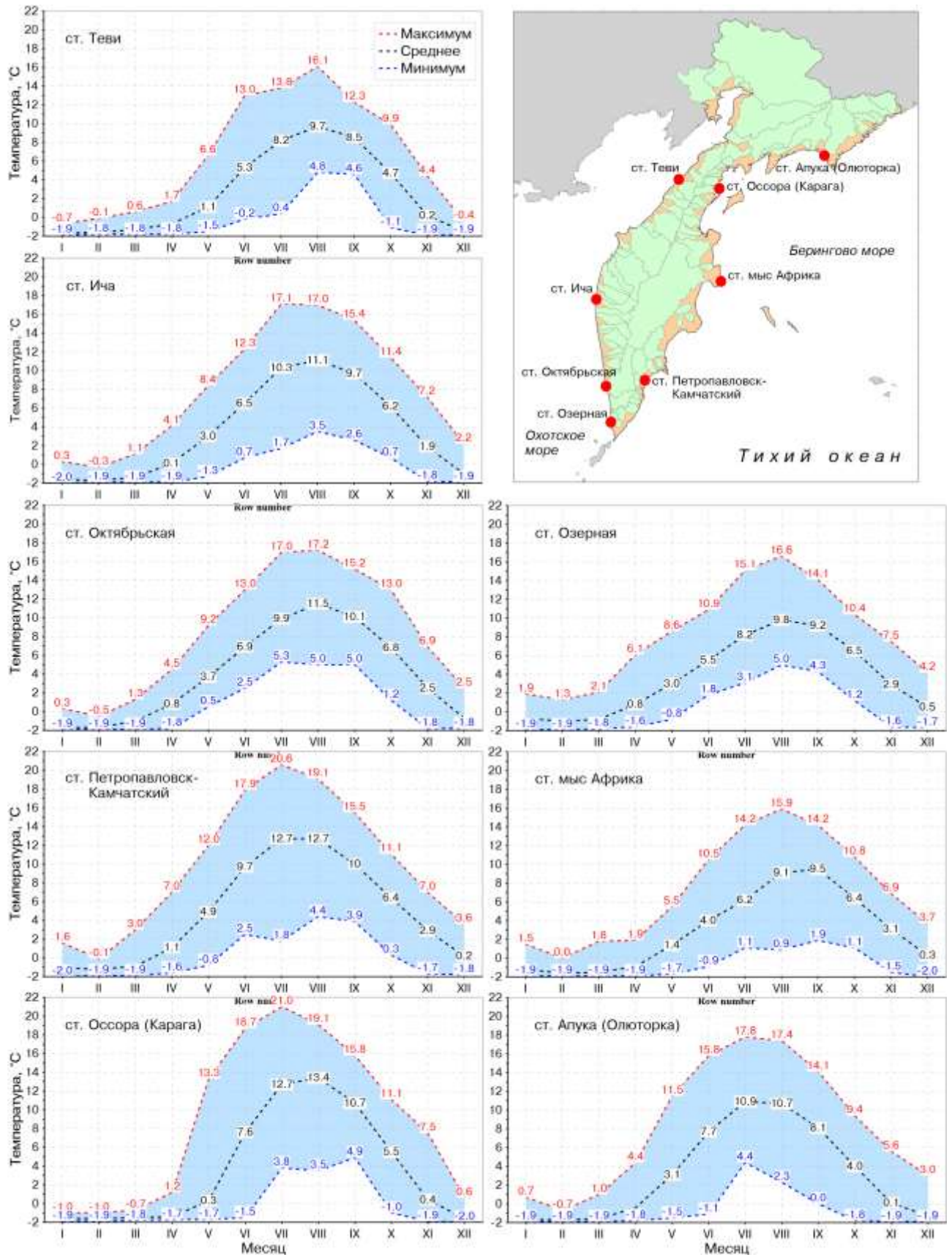


Рис. 3.15. Сезонные изменения средних и экстремальных значений температуры воды (°C) на поверхности в прибрежной зоне в различных районах Западной и Восточной Камчатки (по данным многолетних наблюдений на береговых морских станциях Камчатского УГМС: «ст. Теви» – 1979–2004 гг.; «ст. Ича» – 1977–2017 гг.; «ст. Октябрьская» – 1977–2017 гг.; «ст. Озерная» – 1977–2009 гг.; «ст. Петропавловск–Камчатский» – 1977–2017 гг.; «ст. мыс Африка» – 1977–2017 гг.; «ст. Оссора (Карага)» 1977–2017 гг.; «ст. Алука (Олюторка)» – 1977–2017 гг.) (источник данных: Ежегодные..., 2018; 2018а).

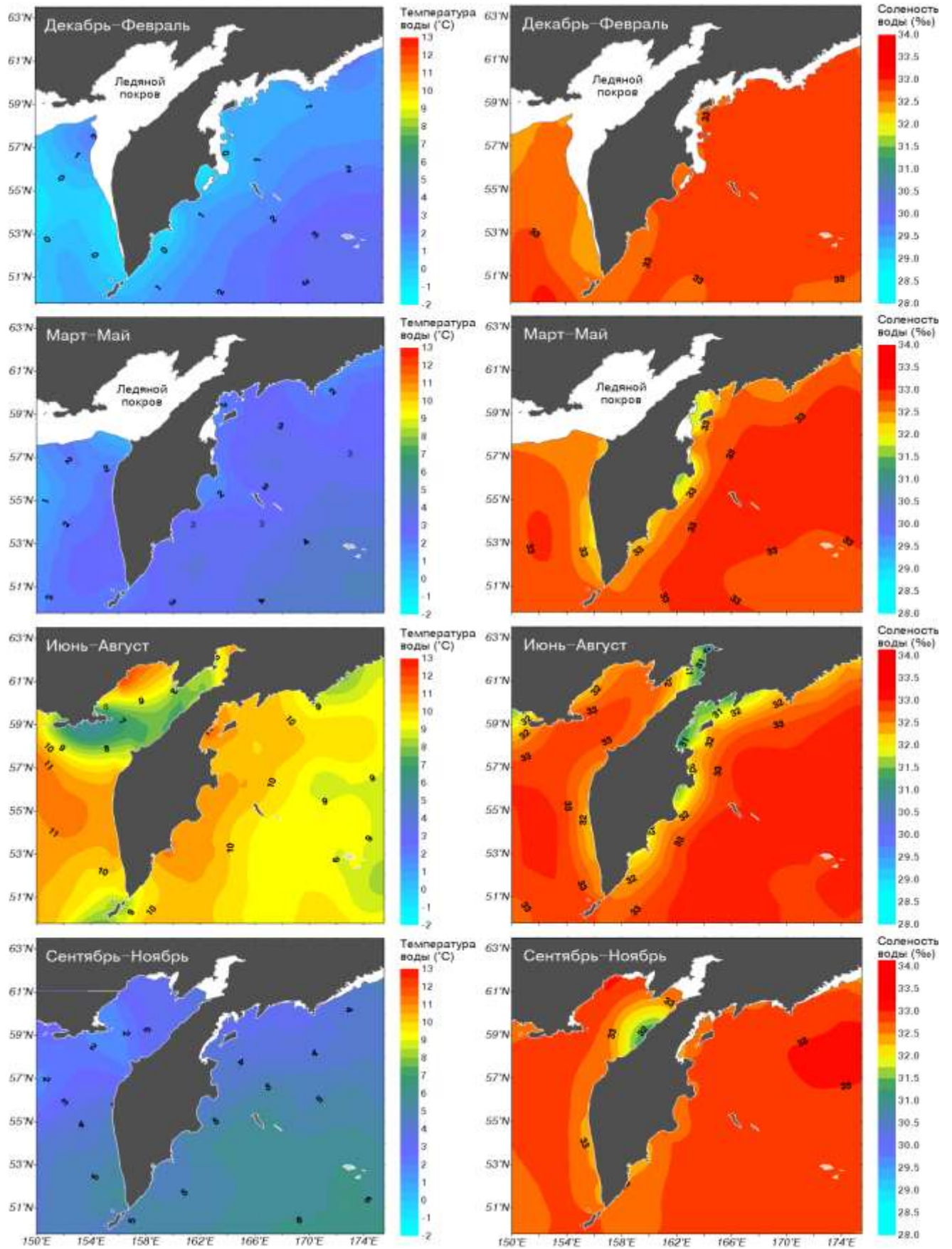


Рис. 3.16. Пространственное распределение температуры (°C, лев. рис.) и солёности (‰, прав. рис.) воды на поверхности у побережья Камчатки в различные сезоны года (по осредненным данным прямых гидрологических наблюдений за период с 1955 по 2013 г.; источник: <https://www.nodc.noaa.gov/OC5/woa13/>). Также приведена средняя площадь акватории, покрытой морским льдом за период с января 2006 по декабрь 2019 г.; источник: <https://nsidc.org/>

января по март (рис. 3.16). Максимум температуры на западном побережье Камчатки наступает с июля по сентябрь, а на восточном – с июня по август (рис. 3.15–3.16). Зимой среднемесячная температура воды во всех районах изменяется от $-1,0$ до $-1,8^{\circ}\text{C}$, а летом – от $+8$ до $+13^{\circ}\text{C}$. Во все сезоны года, кроме летнего, температура воды на поверхности по побережью Камчатки в общем повышается с севера на юг. Максимальные ее значения на побережье Западной Камчатки составляют $\sim +16$ – $+17^{\circ}\text{C}$, а на Восточной Камчатке – $\sim +20$ – $+21^{\circ}\text{C}$ (рис. 3.16). Таким образом, для западного побережья п-ова Камчатка (относящемуся к бассейну холодного Охотского моря) характерны более низкие (в среднем, на 1 – 2°C) летние значения температуры воды, чем на востоке полуострова, где на гидрологический режим прибрежной зоны в значительно большей степени сказывается воздействие относительно теплых тихоокеанских вод.

Соленость воды на большей части акватории Охотского и Берингова морей, а также в северо-западной части Тихого океана составляет 32 – 34‰ (рис. 3.16), а ее сезонные колебания в пределах даже самого верхнего динамически наиболее активного (деятельного) слоя¹⁰, как правило, невелики и не превышают 1 – 2‰ (рис. 3.14). Наиболее значительная изменчивость солености воды наблюдается в прибрежных районах, где она напрямую зависит от колебания стока рек и приливов, наличия ледяного покрова, вариаций соотношения осадков и испарения и других факторов (Атлас..., 2003).

Кривые годового хода солености в ряде пунктов прибрежной зоны Камчатского края, представленные на рисунке 3.17, в различной степени отражают влияние рек, впадающих в море в этих районах¹¹. Согласно этому рисунку, максимум солености на основной части побережья Камчатки наблюдается с декабря по март. Различия во времени связаны с разными сроками появления и наибольшего развития ледяного покрова. Минимум солености в большинстве районов вызван весенне–летним половодьем на камчатских реках и в меньшей степени таянием льда в прибрежной части моря. В зависимости от гидрометеорологических условий отдельных частей побережья, минимум солености может отмечаться в различные сроки, но чаще всего, он наблюдается в период с мая по июль (рис. 3.16). В это время соленость воды на поверхности в прибрежной зоне моря в некоторых районах Камчатки в отдельные дни может снижаться до 1 – 4‰ и ниже (рис. 3.17). Второй минимум солености на кривых годового хода связан с осенним паводком рек, что подтверждается рисунком 3.6, согласно которому второе паводочное увеличение стока многих камчатских рек наблюдается именно в сентябре–ноябре.

¹⁰ – В Охотском и Беринговом моря этот слой на большей части акватории составляет в пределах от 0 до 100 – 250 м (Гидрометеорология..., 1998, 1999), а в тихоокеанских водах Камчатки – до 400 м (Атлас..., 2003).

¹¹ – Следует заметить, что некоторые береговые станции Камчатского УГМС находятся в зоне прямого влияния рек, а некоторые – на ее периферии. Так, например, ст. Ича и ст. Озерная (рис. 3.17) расположены южнее устьев одноименных рек, хотя и близки к ним (на дистанции в несколько километров от устьев). В местах расположения этих станций, струя речных вод уходит на север (см. разд. 3.5.5 ниже). В результате, речной сток практически не влияет на гидрологические измерения на этих постах.

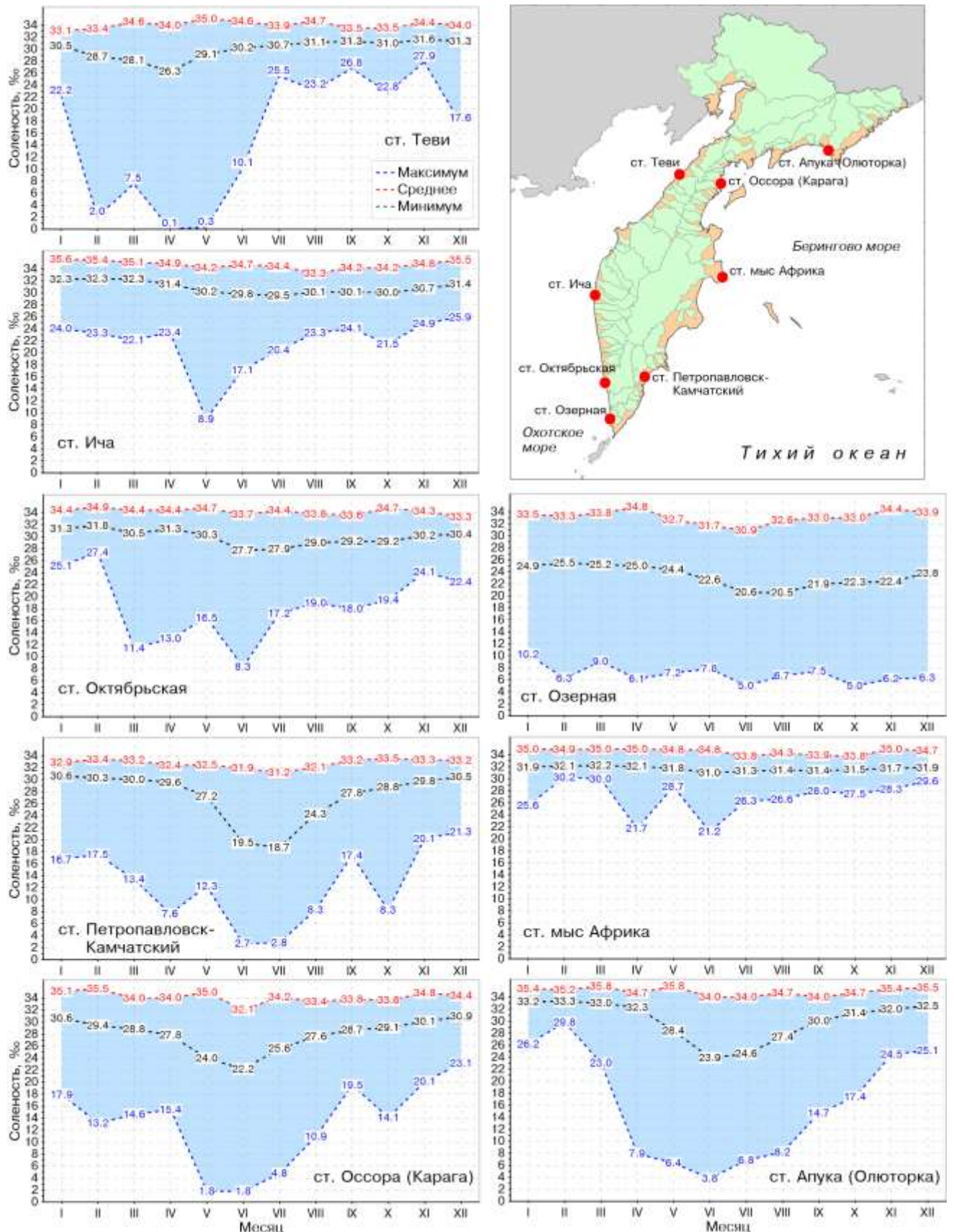


Рис. 3.17. Сезонные изменения средних и экстремальных значений солёности воды (‰) на поверхности в прибрежной зоне в различных районах Западной и Восточной Камчатки (по данным многолетних наблюдений на береговых морских станциях Камчатского УГМС: «ст. Теви» – 1979–1990 гг.; «ст. Ича» – 1977–2017 гг.; «ст. Октябрьская» – 1977–1991 гг.; «ст. Озерная» – 1980–2009 гг.; «ст. Петропавловск–Камчатский» – 1977–2017 гг.; «ст. мыс Африка» – 1977–2017 гг.; «ст. Оссора (Карага)» – 1978–2017 гг.; «ст. Алука (Олюторка)» – 1977–2017 гг.) (источник данных: Ежегодные..., 2018а, б).

3.3.5. Ледовый режим. В связи с суровыми климатическими условиями, значительная часть прибрежной зоны Камчатского края имеет сезонный ледяной покров (рис. 3.18). Ледовый режим в прибрежной зоне Камчатки в значительной степени определяется локальными физико-географическими факторами и напрямую зависит от условий формирования припайного льда и местных орографических условий. В отдельных районах (например, у северо-западного и северо-восточного побережья Камчатки) велико также значение дрейфующих морских льдов, на распределение которых в прибрежной зоне основное влияние оказывают морские течения, а также ветры нагонных и отжимных направлений (Гидрометеорология..., 1998, 1999).

Наиболее суровые ледовые условия наблюдаются на охотоморском побережье Камчатского края. Так, на севере Охотского моря, которое по суровости ледовых условий приближается к арктическим морям, средняя продолжительность ледового периода составляет ≈ 260 сут. Основное льдообразование у западного побережья Камчатки обычно начинается в зал. Шелихова в ноябре, однако вблизи устьев некоторых камчатских рек (т.е. в местах значительного распреснения вод) первый лед может появляться уже в октябре. В течении зимы ледяной покров постепенно распространяется к югу вдоль побережья Камчатки, а наиболее суровые

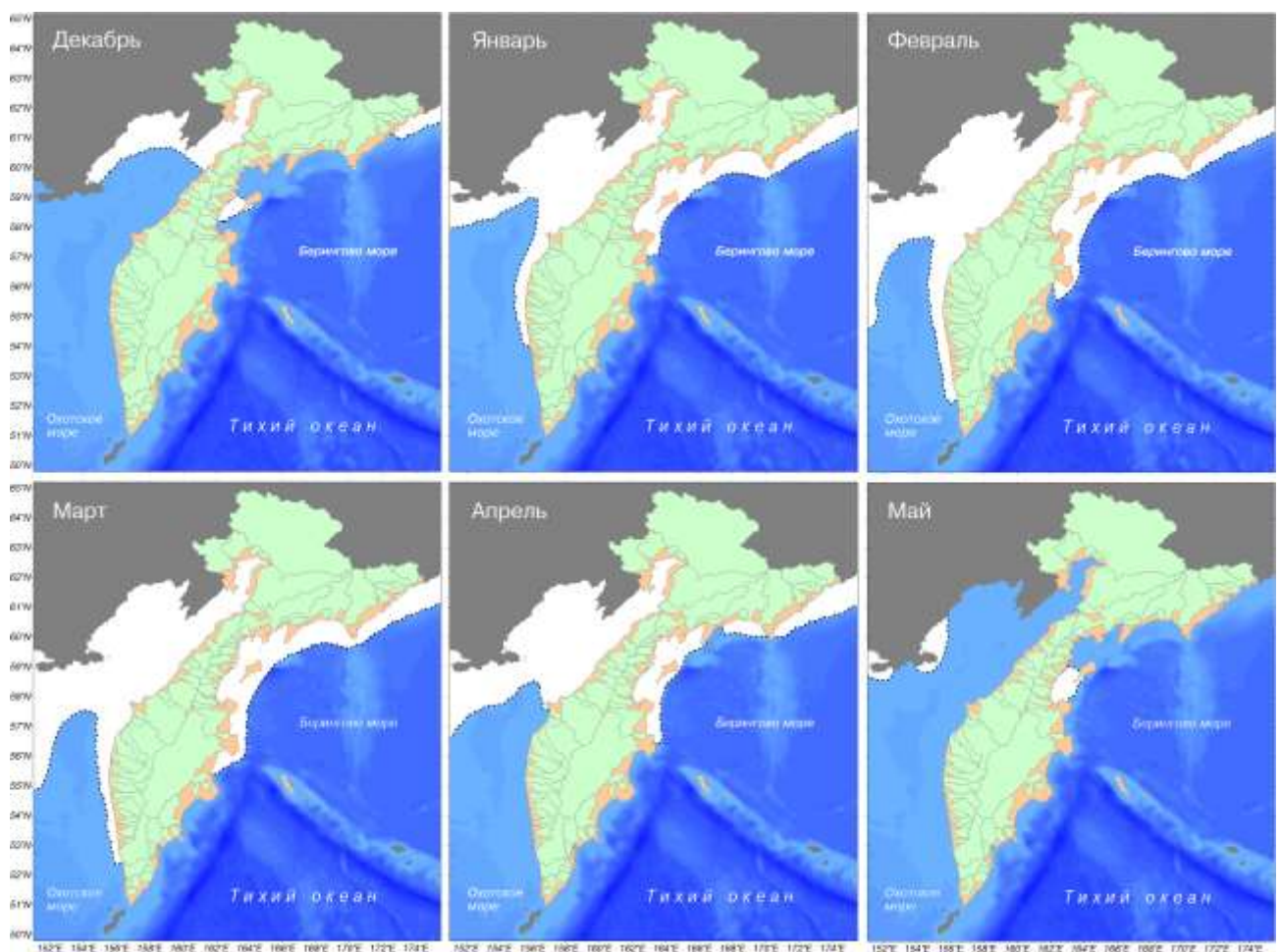


Рис. 3.18. Среднемесячное распределение морских льдов у побережья Камчатки (по данным за декабрь–май 1981–2010 гг.; источник данных: <https://nsidc.org>).

ледовые условия приходится на февраль–апрель. Граница плавучих льдов в Охотском море в целом повторяет очертания изобаты 200 м, смещаясь в наиболее суровые зимние месяцы к югу от нее (рис. 3.18). Разрушение и таяние ледяного покрова в северной части моря происходит в течение длительного периода с апреля по июнь, а в некоторых закрытых бухтах и заливах на северо-западном побережье Камчатского края припайные льды могут сохраняться и с октября по июнь (Гидрометеорология..., 1998).

Прибрежные районы п-ова Камчатка южнее 54° с.ш. отличаются малой ледовитостью и значительно меньшей продолжительностью существования льда. Восточный берег Камчатки (включая берингоморское побережье) находится под сильным влиянием теплых тихоокеанских вод, и поэтому для него характерны значительно менее суровые ледовые условия, по сравнению с Охотским морем (рис. 3.16, 3.18). Припайный лед в данном районе большого распространения не имеет. Устойчивый неподвижный лед образуется сначала в устьях рек и в мелководных, глубоко вдающихся в сушу губах, бухтах и заливах, и устойчив он только в суровые зимы и в отдельных районах (например, в Авачинской губе). С декабря сплошной припай может устанавливаться в северной части Камчатского залива, в зал. Озерной, а также в Корфо–Карагинском и Олюторском районах и у корякского побережья Берингова моря (рис. 3.18). На открытых участках побережья юго–восточной Камчатки припай, как правило, не образуется. Важную роль в формировании ледовых условий в этом районе играют дрейфующие льды, которые распространяются вдоль побережья полуострова Камчатским течением (см. рис. 3.13).

3.4. Морфологическое строение и гидрологический режим эстуариев

В предыдущих разделах было показано, что для Камчатского края характерно большое разнообразие природных условий. В его пределах распространены гористые и равнинные территории, а также множество больших и малых рек с различным гидрологическим режимом (см. табл. 3.1, рис. 3.4–3.5). На побережье встречаются многочисленные заливы и выровненные морские берега (см. рис. 3.10), а приливы в прибрежной зоне изменяются от 1,5–2 м до 13–14 м (см. рис. 3.12). Благодаря этому, а также большой протяженности береговой линии в этом регионе встречаются приливные эстуарии почти всех возможных типов (Горин, Коваль, 2015а).

В результате многолетних гидролого-морфологических исследований в различных эстуариях Камчатки было установлено, что все абиотические условия в этих водных объектах (как и в других приливных эстуариях мира) определяются как внешними географическими условиями, так и внутренними специфическими устьевыми процессами (Горин, 2007, 2009, 2012, 2013а; Михайлов, Горин, 2012; Горин, Коваль, 2015а, 2019а) (см. рис. 1.5). Из внешних факторов основными являются: местные природные условия (рельеф и климат на морском побережье и в речных бассейнах и т.п.); гидрологический (прежде всего, водный и тепловой) режим рек; а

также гидрологический режим прибрежной зоны моря (см. предыдущий раздел). Среди внутренних процессов наиболее важны: морфодинамика устьев эстуариев; трансформация волн речных половодий и паводков, а также морских приливов; динамика зоны смешения (ЗС) речных и морских вод в эстуарии; трансформация водных масс в результате их взаимодействия с атмосферой и дном (Горин, 2009, 2012). Сочетание указанных природных процессов определяет пространственно-временную изменчивость всех абиотических факторов в эстуариях Камчатки, таких как: глубина, освещенность, скорость и направление течений, температура, соленость, мутность, химический состав воды и содержание в ней растворенных газов, типы и строение грунтов и др. (Горин, 2012; Горин, Коваль, 2015а, 2019а; Коваль и др., 2017).

Обычно для описания и сравнительной характеристики гидролого-морфологических условий в устьевых областях рек (УОР) и эстуариях специалисты геоморфологи и гидрологи используют различные виды классификации этих природных объектов, которые зачастую основаны на разных подходах (обзор таких классификаций, например, дан в обобщающих работах: Одум, 1975; Сафьянов, 1987, 1996; Михайлов, 1997, 1998; Михайлов и др., 2009; Михайлов, Горин, 2012; Колпаков, 2018; Officer, 1976; Ketchum, 1983; Day et al., 1989; Ray et al., 1997; McLusky, Elliott, 2004; Treatise..., 2011; Estuarine Ecology, 2012; Levings, 2016; Wolanski, Elliott, 2016; и др.). Чаще всего используют пять основных принципов подразделения эстуариев на классы или типы: 1) по морфологическим признакам – по форме и происхождению эстуария (рис. 3.19); 2) по характеру продольного изменения солености воды (рис. 3.20); 3) по характеру вертикального распределения солености воды; 4) по величине приливных колебаний уровня; 5) по характеру циркуляции вод. Важно отметить, что все эти классификации ограничены и нередко противоречат друг другу, поскольку отражают какое-либо одно из многих свойств эстуариев. Поэтому они мало пригодны для комплексной оценки абиотических условий в эстуарных экосистемах (Михайлов, Горин, 2012).

С учетом этого, в работах (Михайлов и др., 2009; Михайлов, Горин, 2012) была предложена новая гидролого-морфологическая типизация эстуариев, которая в том числе базируется на исследованиях, выполненных на Камчатке, на сведениях из других регионов России, а также учитывает мировой опыт в изучении этих водных объектов. В ее основу положен комплексный подход с выделением отдельных групп эстуариев по нескольким взаимосвязанным признакам или свойствам: по их морфологическому строению и происхождению; месту эстуариев в УОР; характеру циркуляции, вертикального перемешивания и стратификации вод; величине приливных колебаний уровня воды. Таким образом, совокупность сведений об этих признаках дает полное представление об основных особенностях устьевых процессов в каждом конкретном эстуарии и поэтому достаточна для его характеристики как природного объекта (Горин, 2012; Михайлов, Горин, 2012).

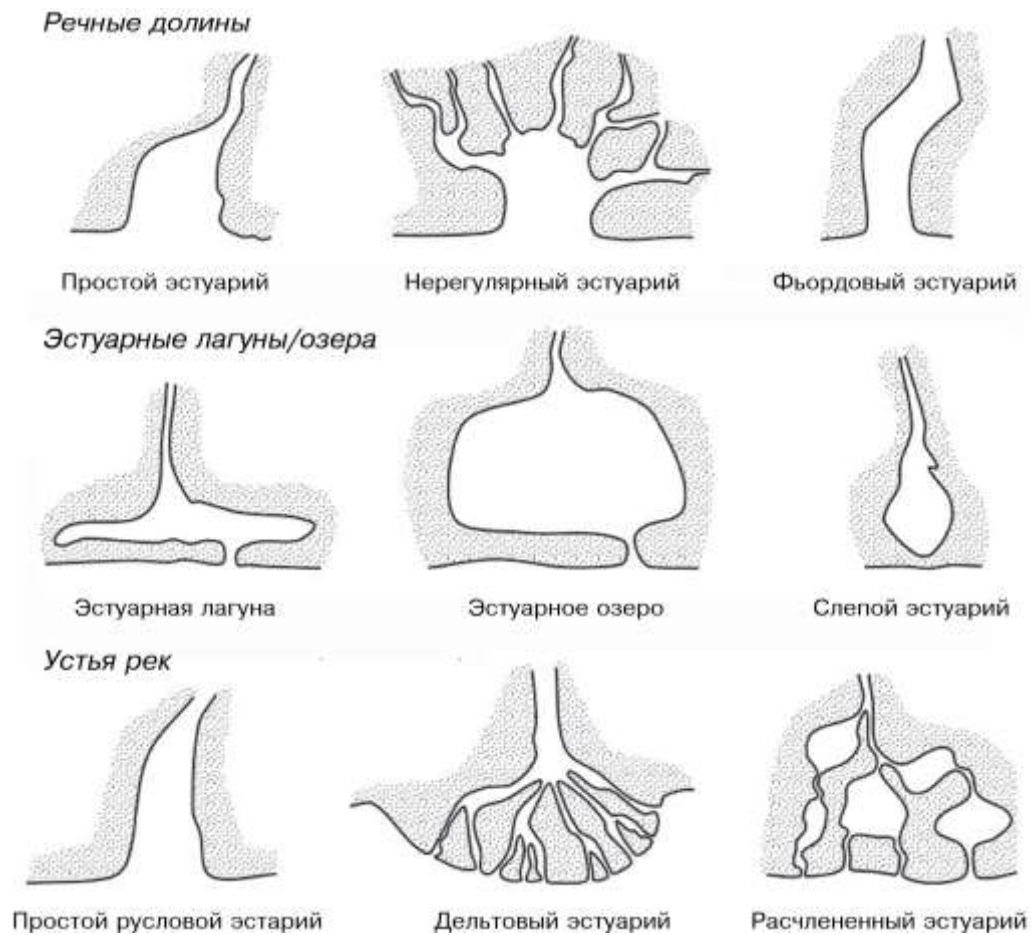


Рис. 3.19. Пример классификации эстуариев по морфологическому строению (по: Fairbridge, 1980; Whitfield, Elliott, 2011; Wolanski, Elliott, 2016).

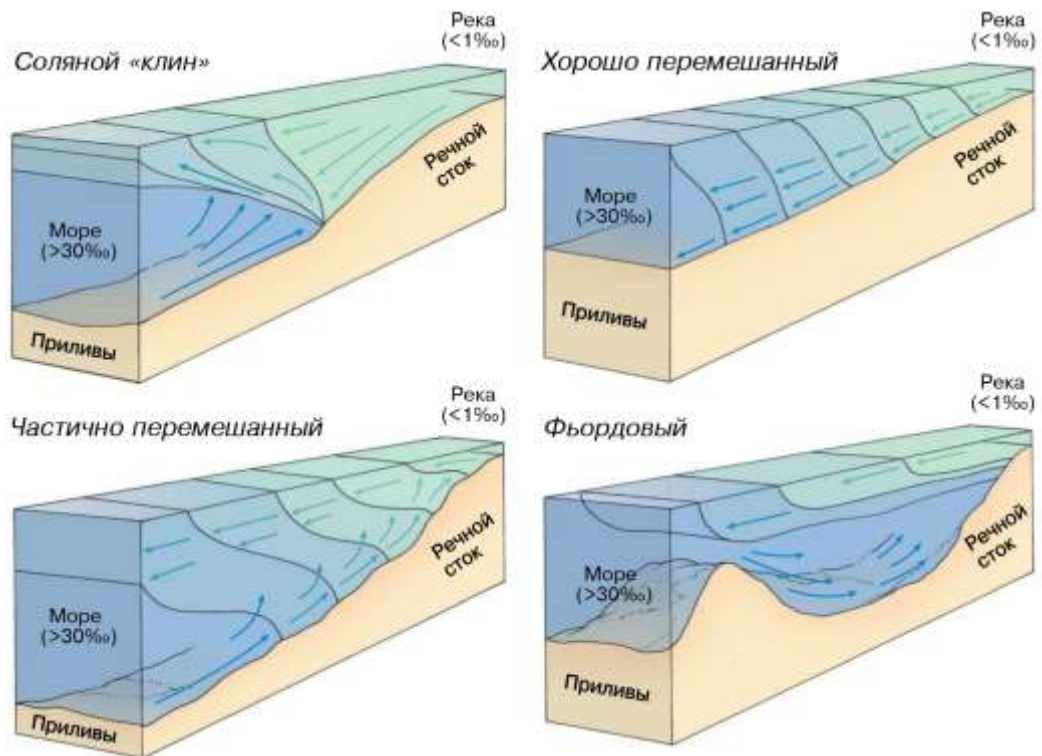


Рис. 3.20. Пример классификации эстуариев по продольному распределению солености воды (по: Cameron, Pritchard, 1963; Valle-Levinson, 2010; Karleskint et al., 2010).

Указанная типизация была использована в нашей работе, но в нее были внесены лишь незначительные изменения, с учетом новых данных, полученных после 2012 г. (Горин и др., 2014а, 2015, 2016, 2018б, в, 2019б; Горин, Коваль, 2014, 2015а, 2018, 2019а; Коваль и др., 2017). В предложенной типизации учитывается выявленная (Dionne, 1963; Davis, 1964; Officer, 1976; Dyer, 1986, 1997) зависимость между величиной приливов в устье реки (ΔH) и характером вертикального перемешивания и стратификации вод в эстуарии (Михайлов, Горин, 2012). В результате все эстуарии Камчатки были разделены на четыре основные разновидности в зависимости от величины прилива ΔH – микроприливы ($\Delta H < 2$ м); мезоприливы ($2 \leq \Delta H < 4$ м); макроприливы ($4 \leq \Delta H < 6$ м) и гиперприливы ($\Delta H \geq 6$ м) – и на соответствующие им три класса вертикального перемешивания вод в эстуарии: слабое перемешивание и сильная стратификация («клин» осолоненных вод у дна или «клин» опресненных вод в поверхностном слое), частичное перемешивание и умеренная стратификация, сильное перемешивание и слабая стратификация (табл. 3.4).

В соответствии с принятыми выше определениями, а также с учетом генезиса и морфологических признаков, все эстуарии Камчатки были подразделены 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)¹². Ниже представлено краткое гидролого-морфологическое описание эстуариев всех типов и подтипов (с примерами конкретных водных объектов и указанием их распределения на территории региона), а также в общих чертах рассмотрены основные гидролого-морфологические процессы в этих эстуариях.

Таблица 3.4. Основные гидродинамические характеристики эстуариев Камчатки различных гидролого-морфологических типов (по материалам: Горин, 2012; Михайлов, Горин, 2012; Горин, Коваль, 2015а).

Типы эстуариев	Микроприливы ($\Delta H < 2$ м)	Мезоприливы ($2 \leq \Delta H < 4$ м)	Макроприливы ($4 \leq \Delta H < 6$ м)	Гиперприливы ($\Delta H \geq 6$ м)
Русловые	–	–	1) сильные течения ($>0,5-1,0$ м/с) 2) сильное перемешивание 3) слабая стратификация	
Лагунные	1) умеренные течения ($0,25-0,5$ м/с) 2) частичное перемешивание 3) умеренная стратификация		–	–
Морские	1) слабые течения ($<0,25$ м/с) 2) слабое перемешивание 3) сильная стратификация	–	–	–

¹² – Различия между эстуариями смежных подтипов также могут быть значительны, но жестких границ между этими подтипами часто не существует. Частично это связано с тем, что в процессе своего развития эстуарии могут переходить из одного подтипа в другой (например, эстуарий лиманного типа может выполняться дельтой и в некотором отдаленном будущем перейти в эстуарий руслового типа; и т.п.). Тем не менее в устьях большинства камчатских рек, в которых есть эстуарии, можно выделить главный элемент, в отношении которого предлагаемая типизация может быть применима. Тем более что подавляющее большинство эстуариев Камчатки до сих пор практически не подвержены антропогенному воздействию и находятся в близком к естественному состоянию (Михайлов, Горин, 2012).

3.4.1. Русловые эстуарии. Образуются в макро- и гиперприливных устьях рек ($\Delta H > 4$ м), расположенных на северо-западном побережье Камчатского края (рис. 3.21–3.22). Имеют длину, как правило, ≈ 10 –20 км. Исключение составляет лишь гиперприливной эстуарий рек Пенжина и Таловка ($\Delta H > 12$ м), который состоит из четырех морфологических элементов общей длиной более 75 км (Горин и др., 2015; Коваль и др., 2017) (рис. 3.23–А). Примеры гипер- и макроприливных воронкообразных эстуариев Камчатки: Рекинники, Пустая, Лесная, Воямполька, Палана, Утхолок, Тигиль, Хайрюзова-Белоголовая, Морошечная (рис. 3.21–3.22). Всего в Камчатском крае около 15 подобных объектов.

Русловые эстуарии Камчатки состоят из двух основных участков: речного (в нижних частях речных русел) и морского (в руслах бороздин, прорезающих поверхность морской литорали) (Горин, 2012; Горин и др., 2014а; Горин, Коваль, 2014) (рис. 3.24–А). Главный морфологический процесс в таких эстуариях – это эрозия дна и берегов стоково-отливными и приливными потоками, интенсивность которой может увеличиваться по направлению от реки к морю. Величина притока морских вод в фазу прилива в этих эстуариях может в десятки и сотни раз превышать величину притока речных вод. В результате речные и морские воды активно смешиваются благодаря сильным течениям. Поэтому стратификация вод в русловых эстуариях обычно слабая (рис. 3.24–Д), а мутность воды высокая (рис. 3.21–3.22), что обусловлено интенсивным волновым и эрозионным размывом рыхлых осадочных пород, слагающих берега таких эстуариев (Горин и др., 2012, 2014а, 2015, 2016; Коваль и др., 2015а, 2017; Романенко, 2015).

3.4.2. Лагунные эстуарии. Один из самых распространенных типов эстуариев в регионе (Горин, 2012). Встречаются в большинстве случаев на участках побережья с сильным волнением и средними ($2 \leq \Delta H < 4$ м) или малыми ($\Delta H < 2$ м) приливами. Размеры лагунных эстуариев на Камчатке могут варьировать от первых километров в устьях малых рек (например, р. Озерная) до нескольких десятков километров в больших реках (например, рр. Большая, Камчатка, Вывенка) (рис. 3.22, 3.25–3.26). В состав этих эстуариев обычно входят эстуарные водотоки, а также разнообразные прибрежные водоемы (лагуны, лиманы, озера, заливы и т.п.) (рис. 3.22–3.23, 3.25–3.28). Ввиду большого морфологического разнообразия гидрологический режим в различных лагунных эстуариях может существенно различаться.

В лагунно-русловых эстуариях зона непосредственного контакта речных и морских вод локализована в эстуарных водотоках (рис. 3.23–Б), а водные массы между собой смешиваются слабо. Такие эстуарии отличаются высокой интенсивностью обновления вод и преобладающим влиянием речных факторов (речной воды за приливный цикл в них поступает больше, чем морской) (Горин, 2009, 2012, 2013а; Горин и др., 2018а, 2019а; Горин, Коваль, 2019а). Наиболее широко распространены лагунно-русловые эстуарии на Западной Камчатке (например, Ича, Облуковина, Крутогорова, Большая Воровская, Коль, Пымта, Большая, Сопочная, Кошегочек)



Рис. 3.21. Распространение и примеры эстуариев различных типов, расположенных в устьях некоторых рек на западном побережье Камчатки. Условные обозначения на верх. прав. рис.: 1 – гиперприливной русловой эстуарий рек Пенжина и Таловка; 2 – гиперприливные русловые эстуарии; 3 – макроприливные русловые эстуарии; 4 – мезо- и микроприливные лагунные эстуарии (источник спутниковых снимков: www.arcgis.com/home/webmap).



Рис. 3.22. Примеры устьев рек и эстуариев различных типов, расположенных на западном побережье Камчатского края. *Русловые*: 1 – Парень, август, 2014 г.; 2 – Пенжина, август 2015 г. 3 – Таловка, март 2016 г.; 4 – Пустая, июль 2015 г.; 5 – Утхолок, июль 2005 г. (источник фотографии: Павлов и др., 2016); 6 – Хайрюзова–Белоголовая, март 2013 г. *Лагунные*: 7 – Тылхой, август 2014 г.; 8 – Шестакова, июль 2015 г.; 9 – Ковран, август 2012 г.; 10 – Коль, август 2016 г.; 11 – Ича, июнь 2018 г.; 12 – Облуковина, июль 2018 г.; 13 – Крутогорова, июль 2018 г.; 14 – Большая, июнь 2016 г.; 15 – Озерная, март 2019 г.

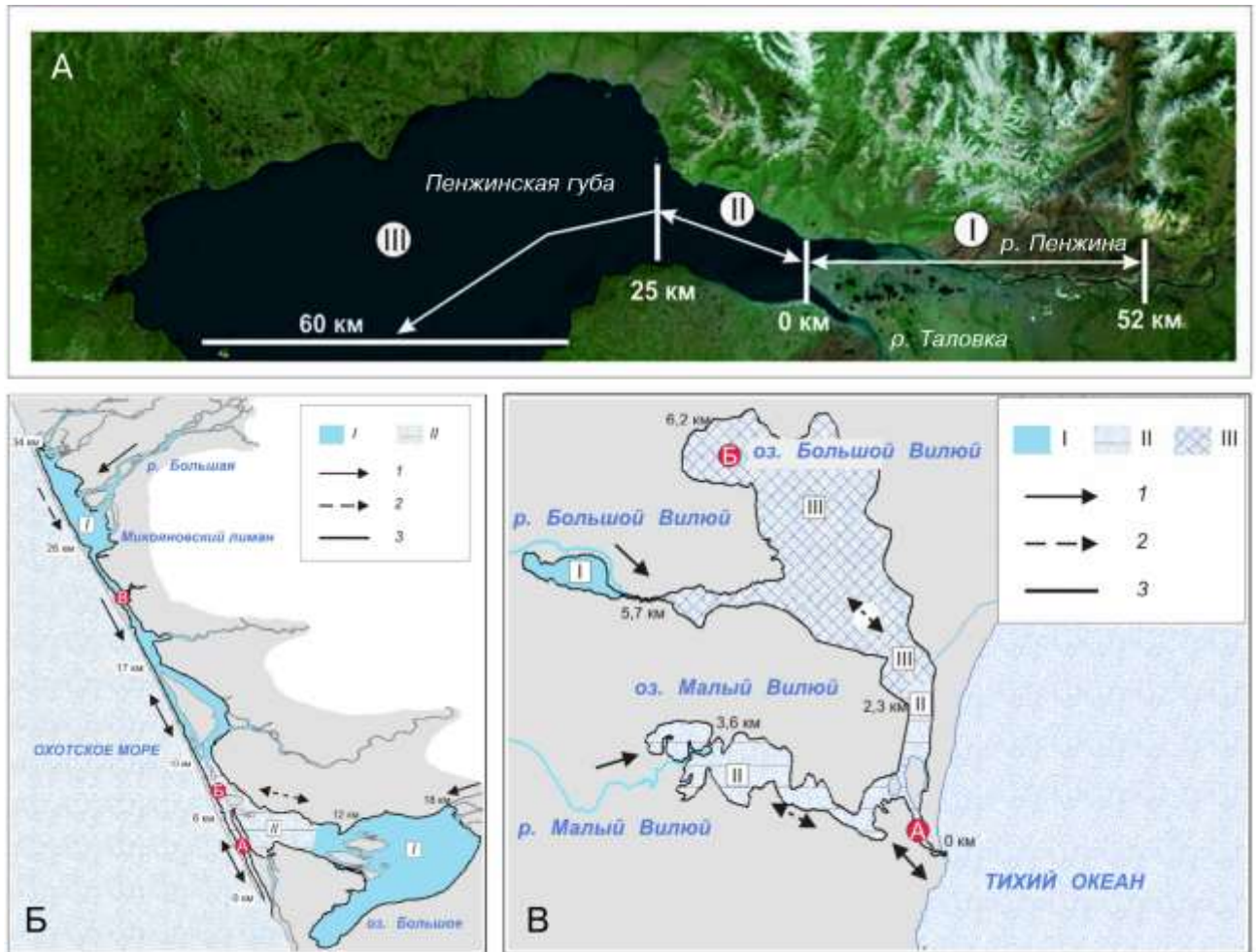


Рис. 3.23. Эстуарии рек Пенжина и Таловка (А), Большая (Б) и Большой Вилуй (В) и их районирование по гидрологическим условиям. Условные обозначения на рис. А: I – гидрологический район с соленостью воды <1‰; II – 10–14‰; III – 10–14 ... 24–25‰ (Горин, 2009, 2013а; Горин и др., 2015, 2019б). Условные обозначения на рис. Б и В: I – зона распространения пресных речных вод; II – зона смешения речных и морских вод; III – зона распространения вторичных (озерных) вод; А, Б, В – створы длительных наблюдений за гидрологическими характеристиками; 1 – стоковые и стоково-отливные течения в руслах водотоков; 2 – стоковые и стоково-отливные течения в водоемах; 3 – граница эстуария; 6 км, 10 км... – расстояния от устья эстуария (0 км).

(рис. 3.21–3.22). Отдельные объекты этого подтипа находятся также на равнинных участках восточного побережья (Жупанова, Налычева, Камчатка, Ука–Начики, Хайлюля, Русакова, Дранка, Кичига, Белая, Валоваям) (рис. 3.25–3.26). Всего на Камчатке около 15–20 таких объектов.

В *лагунно-озерных* эстуариях речные и морские воды взаимодействуют в относительно глубоких котловинах, заполненных вторичными солоноватыми или солеными водными массами (рис. 3.27–В). Для эстуариев этого подтипа характерны замедленное водообновление и преобладающее влияние морских факторов (морской воды за приливный цикл в них поступает больше, чем речной) (Горин, 2013б; Горин и др., 2018в). В котловинах этих эстуариев обычно существует устойчивая стратификация вод, а гидрологические условия в них подобны меромиктическим озерам (Горин и др., 2019а). Такие эстуарии встречаются на восточном побережье Камчатского края и условно делятся на две подгруппы: мелководные (с глубинами 1–2 м) и

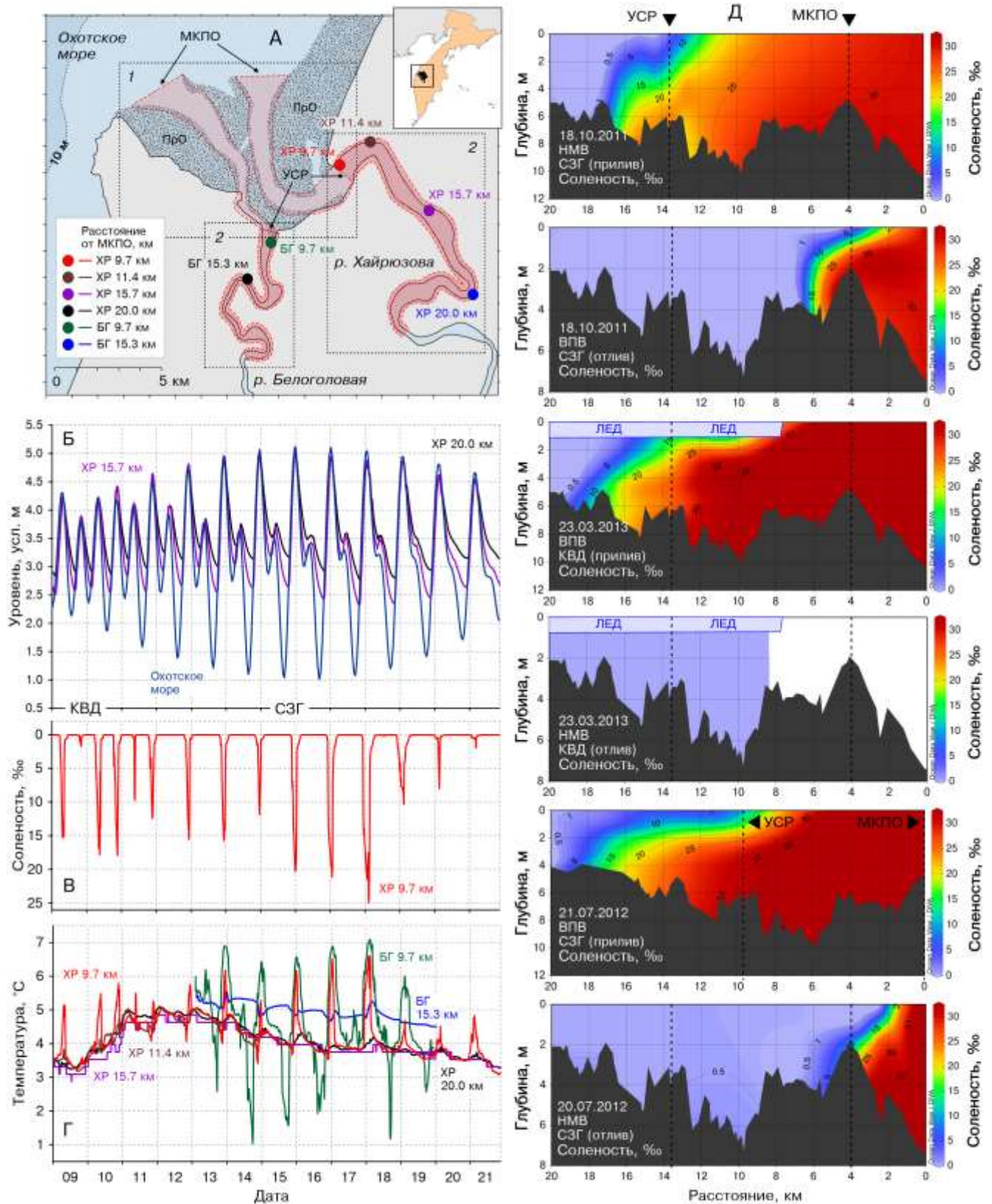


Рис. 3.24. Пространственно-временные изменения основных гидрологических характеристик в макроприливном русловом эстуарии рр. Хайрюзова-Белоголовая в 2011–2013 гг. (по данным стационарных наблюдений и продольных гидрологических съемок): А – схема эстуария (1 – морская часть; 2 – речные части); Б–Г – колебания уровня (Б, усл. м), солености (В, ‰) и температуры (Г, °C) воды у дна в октябре 2011 г.; Д – продольное распределение солености воды (‰) по фарватеру р. Хайрюзова в отдельные сезоны 2011–2013 гг. (Условные обозначения: МКПО – морской край приливной осушки; УСР – устьевой створ реки; ПрО – приливная осушка; НМВ – низкие малые воды; ВПВ – высокие полные воды; СЗГ – сизигийный прилив; КВД – квадратурный прилив).

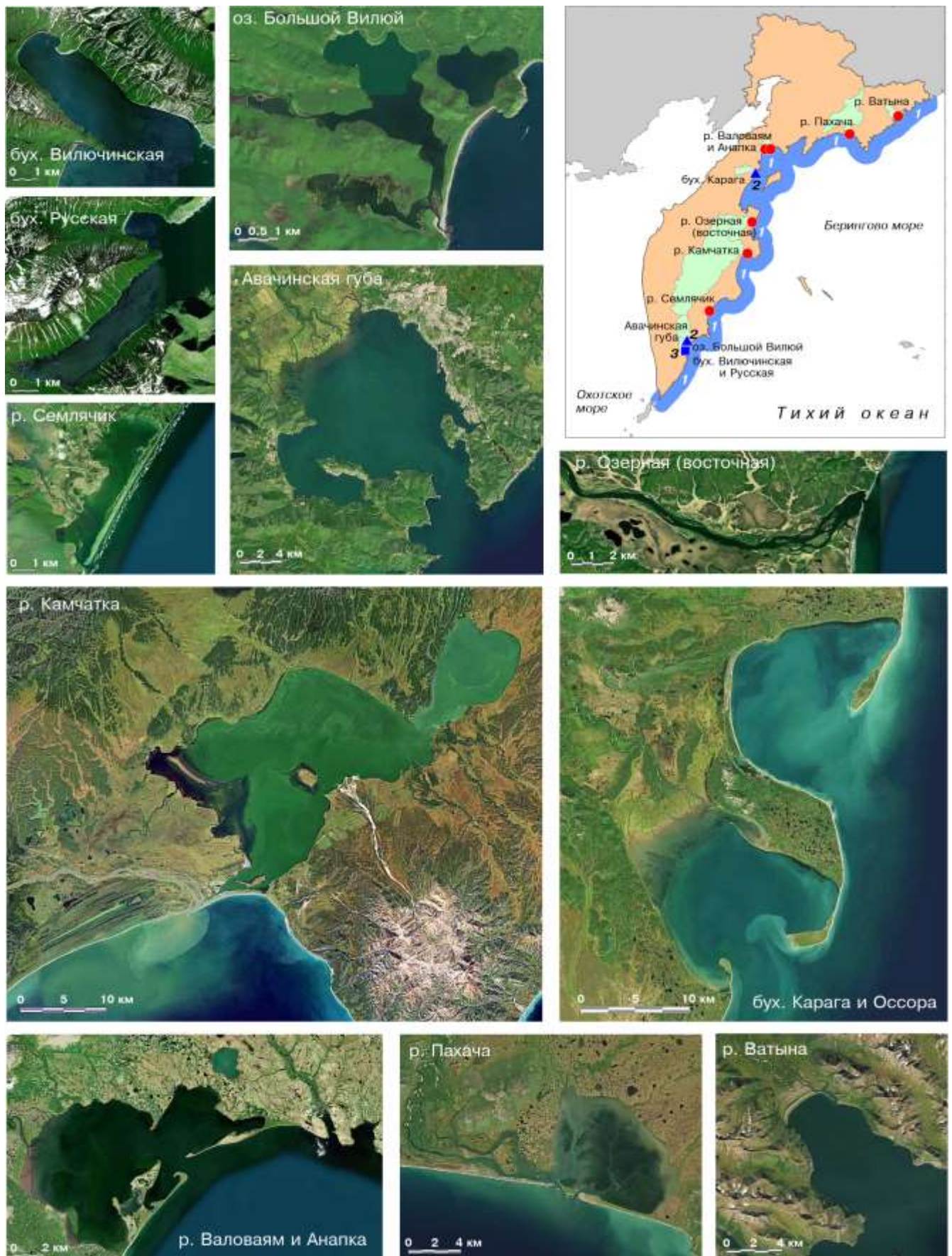


Рис. 3.25. Распространение и примеры эстуариев различных типов, расположенных в устьях некоторых рек на восточном побережье Камчатки. Условные обозначения: 1 – русловые и лагунные эстуарии; 2 – собственно морские эстуарии; 3 – фьордовые эстуарии (источник спутниковых снимков: www.arcgis.com/home/webmap).

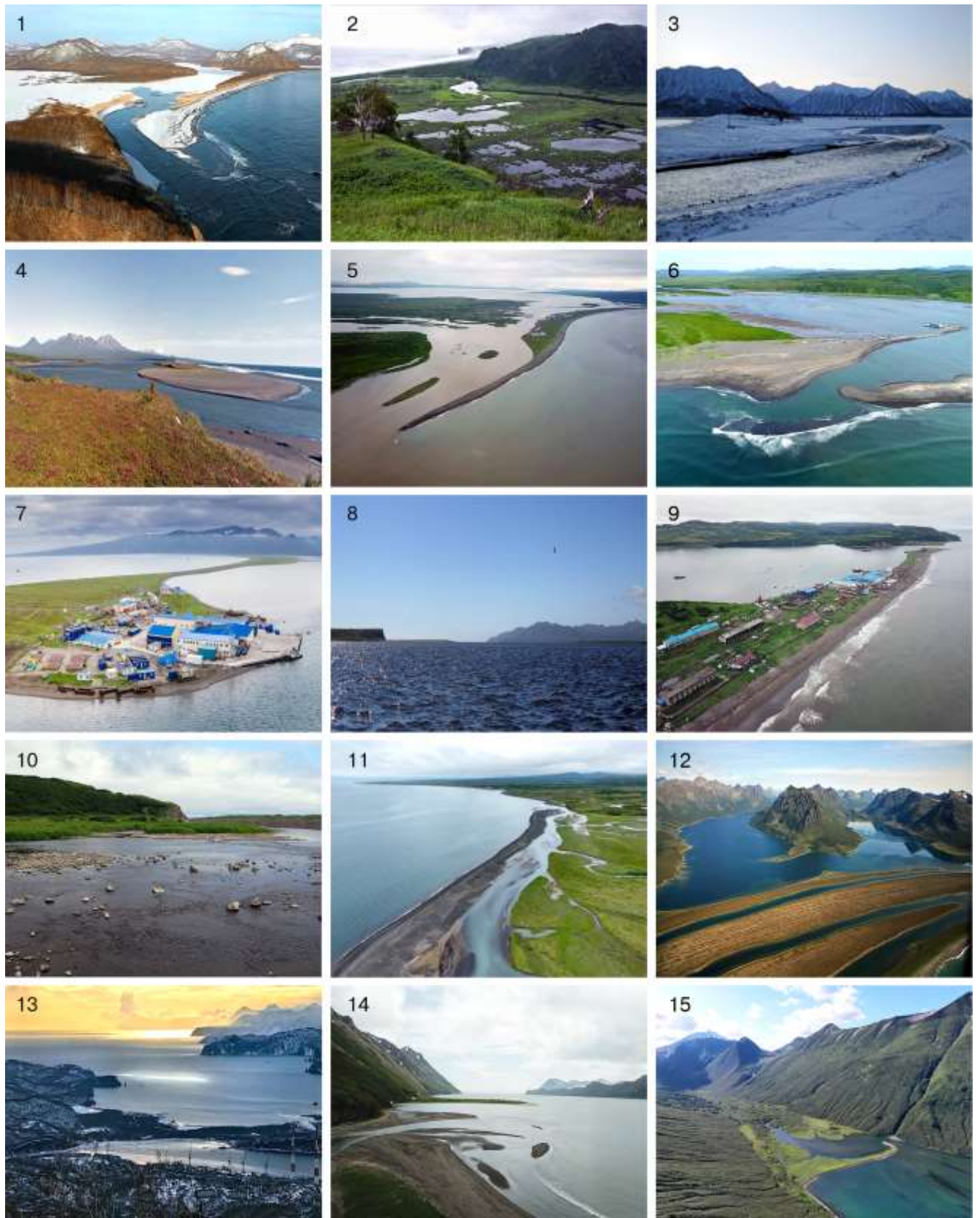


Рис. 3.26. Примеры устьев рек и эстуариев различных типов, расположенных на восточном побережье Камчатского края. *Лагунные*: 1 – Большой Вилюй, декабрь 2021 г.; 2 – оз. Приливное, август 2021 г.; 3 – Калыгирь, апрель 2016 г.; 4 – Семлячик, сентябрь 2015 г.; 5 – Камчатка, июль 2021 г.; 6 – Озерная Восточная, июль 2019 г.; 7 – Тымлат, август 2021 г.; 8 – Легунмун, июль 2024 г.; 9 – Вывенка, июль 2023 г.; 10 – Вивнитунваям, июль 2024 г.; 11 – Тнахивнытваям, июль 2024 г.; 12 – Аловна–Кайгытгын, август 2018 г. *Морские*: 13 – Авачинская губа, декабрь 2024 г.; 14 – бух. Вилючинская, июнь 2019 г. 15 – бух. Русская, июль 2019 г.

относительно глубоководные (5–6, реже 10 м и более). Примеры: а) глубоководные «озера» Большой Виллой (рис. 3.23–В, 3.27), Большой Калыгирь; б) мелководные «лиманы» Семлячик и Хайлюлинский (рис. 3.25). Всего около 15–20 объектов (большинство из них «мелководные»).

Микроприливные *лагунно-лиманные* эстуарии чаще всего встречаются в устьях малых рек (но бывают и исключения, например, эстуарий р. Вывенка или лаг. Легунмун, расположенные в зал. Корфа) на отдельных участках по всему побережью Камчатки – в тех местах, где к берегу моря выходят неширокие речные долины, зажатые между гор или крупных увалов. Пересыпи в этих лагунах состоят из одного вала и относительно стабильны (Горин, Коваль, 2018). Это проточные мелководные водоемы, которые в отдельные периоды времени могут быть заполнены пресной речной водой (например, рр. Озерная и Вывенка) (рис. 3.28). При высоком речном стоке приливы создают в них переменный подпор речному потоку, а в маловодный период они накачивают в эстуарии морскую воду (рис. 3.28–Д). В гипер- и макроприливных лагунно-лиманных эстуариях (таких как Тылхой, Шестакова, Микина, Ковран и др.) устьевые лагуны в отлив могут практически полностью сохнуть, а в прилив заполняться соленой морской водой. В отлив по их тальвегу текут небольшие потоки речной воды (Горин, Коваль, 2018).

Собственно лагунные эстуарии распространены на северо-восточном побережье Корякии, на берегах заливов Карагинский и Корфа (например, бух. Оссора, Тымлат, Анапка, Авьенваям, Култушная, Аннуянгвын, бух. Скрытая). Они образовались вследствие частичного (от 1/2 до 2/3 ширины устьевого створа) перекрытия небольших (длиной до 10–15 км) морских заливов косами. В таких эстуариях взаимодействие водных масс происходит в обширных мелководных водоемах, хорошо перемешиваемых ветровым волнением и относительно свободно сообщающихся с открытым морем через короткие и широкие протоки или проливы. Эти эстуарии заполнены осолоненными водами, характеристики которых имеют выраженную сезонную и приливную изменчивость (Горин, 2012; Михайлов, Горин, 2012).

В целом, основная отличительная особенность гидрологического режима лагунных эстуариев Камчатки состоит в том, что все процессы в них так или иначе связаны с динамикой аккумулятивных форм, отделяющих эти объекты от моря (устьевые косы, пересыпи, береговые бары, барьерные острова и т.п.) (Михайлов, Горин, 2012). Вследствие этого гидрологические условия в лагунных эстуариях, а также в их отдельных частях могут сильно изменяться: постепенно – по мере удлинения аккумулятивных форм, и резко – после их прорыва (Горин, 2012, 2013а, 2014, 2015; Горин и др., 2014а, 2018в; Горин, Коваль, 2019б; Коваль и др., 2020).

3.4.3. Морские эстуарии. Расположены на морском побережье с микроприливами ($\Delta H < 2$ м) и представляют собой полузамкнутые морские заливы и фьорды, в которых под влиянием речного стока может формироваться зона смешения речных и морских водных масс (Михайлов, Горин, 2012). Размеры собственно морских эстуариев Камчатки (Авачинская губа, бух. Карага)

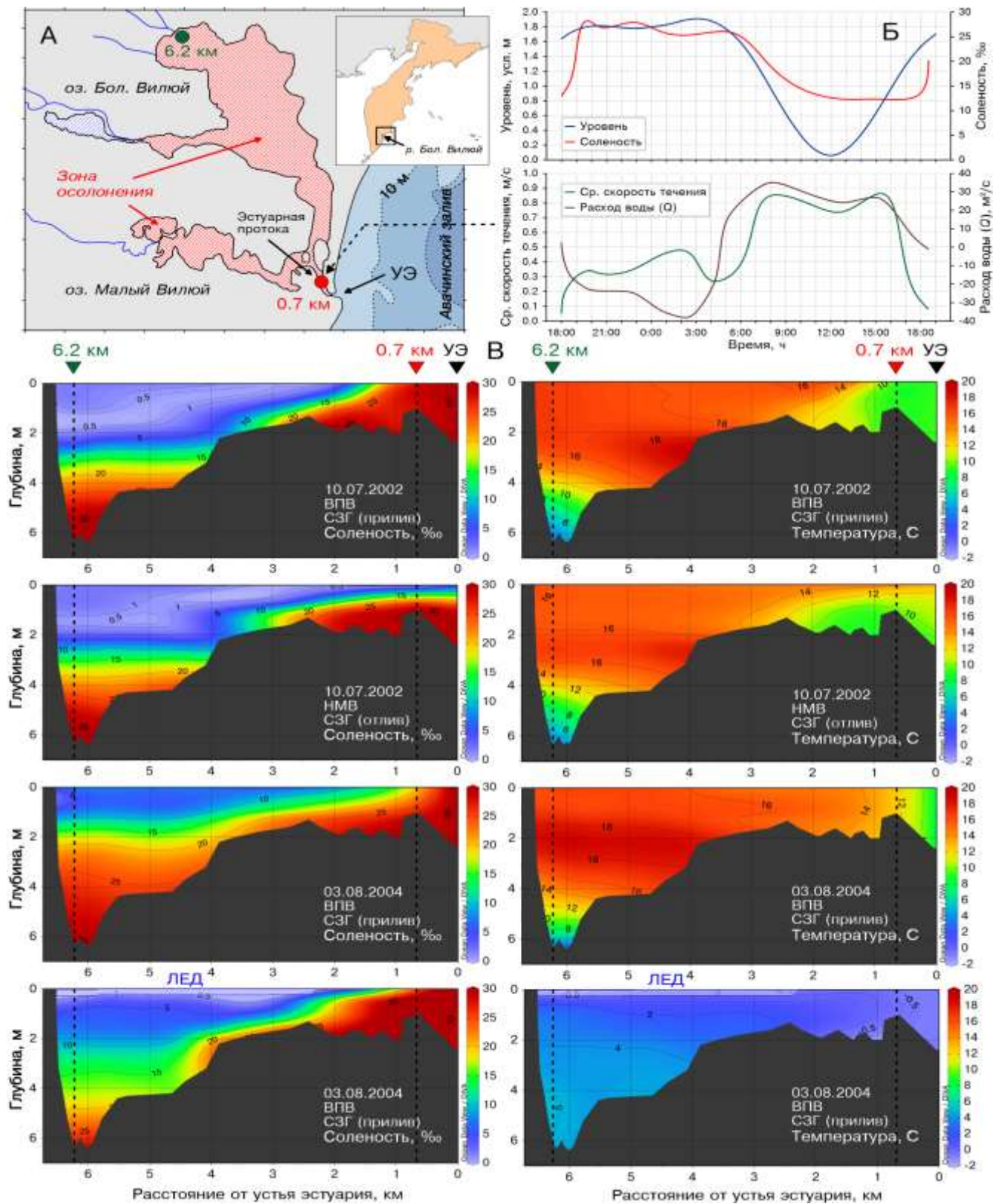


Рис. 3.27. Пространственно-временные изменения основных гидрологических характеристик в микроприливном лагунно-озерном эстуарии р. Большой Вилуй в 2002–2006 гг. (по материалам из: Горин, 2013б): А – схема эстуария; Б – колебания уровня воды в Авачинском заливе (м. усл.), а также изменения солености (‰), средней скорости течения (м/с), и расходов воды (Q , м³/с) в эстуарном водотоке на расстоянии 0,7 км от устья эстуария в период с 31 июля по 1 августа 2004 г.: Д – продольное распределение солености и температуры воды в эстуарии от его устья до кутовой части оз. Бол. Вилуй в отдельные периоды 2002, 2004 и 2006 гг. (Условные обозначения те же, что и на рис. 3.24; УЭ – устье эстуария).

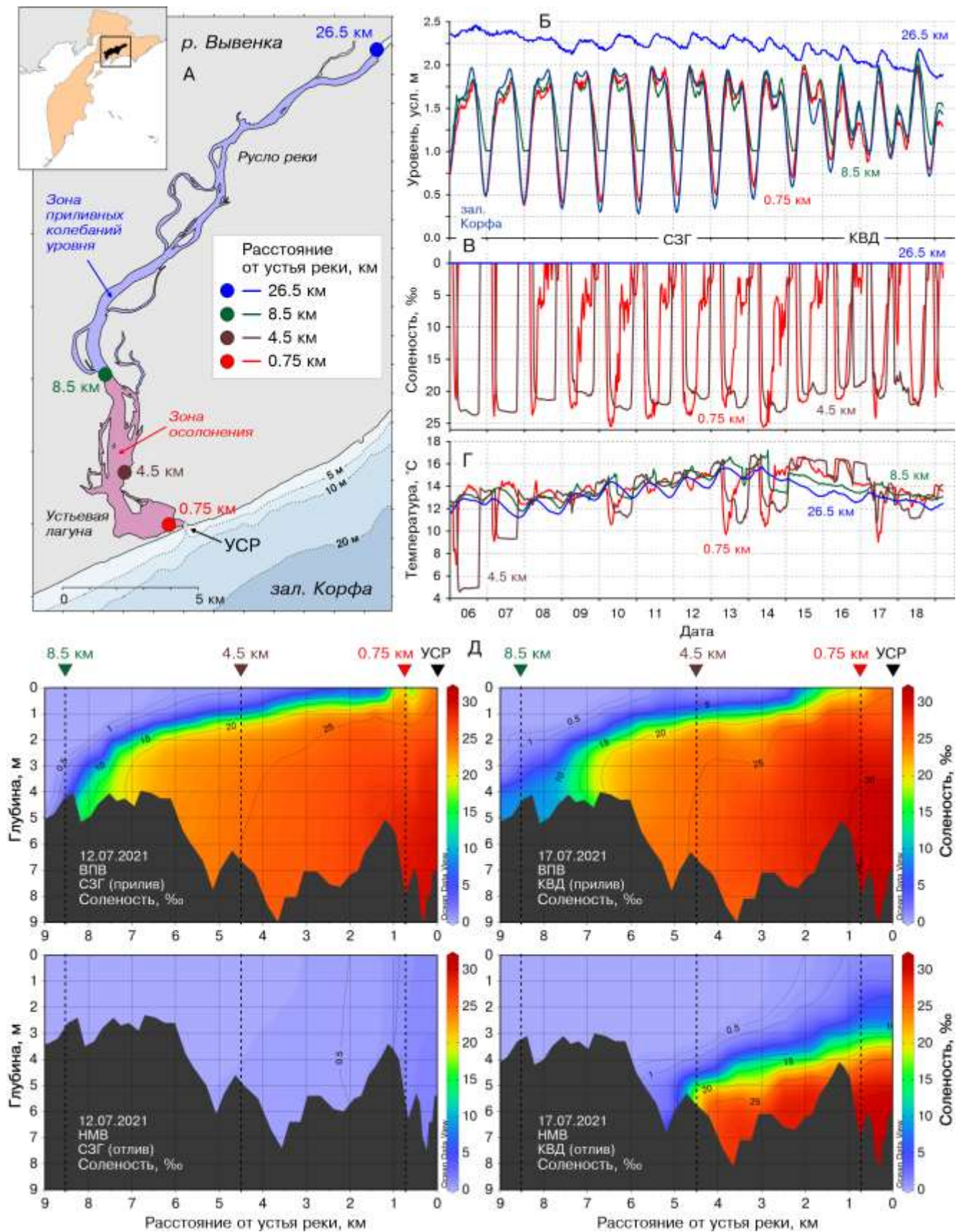


Рис. 3.28. Пространственно-временные изменения основных гидрологических характеристик в микроприливном лагунно-лиманном эстуарии р. Вывенка в июле 2021 г. (по данным стационарных наблюдений и продольных гидрологических съемок): А – схема эстуария; Б – колебания уровня воды (усл. м); В–Г – колебания солёности (В, ‰) и температуры (Г, °C) воды у дна; Д – продольное распределение солёности воды (‰) в эстуарии по фарватеру на дистанции 9 км от устья реки (Условные обозначения те же, что и на рис. 3.24).

могут составлять 15–20 км; фьордов (бухты Вилучинская, Русская) – 6–7 км (рис. 3.29–3.30).

В *собственно морских* эстуариях Камчатки большую часть года (примерно с октября по апрель) зона опреснения локализуется в вершинах морских заливов, прижимаясь к внешнему краю речных дельт. В период речного половодья (в июне–июле) она может распространяться на всю акваторию эстуариев (рис. 3.29–Д). В это время мощность опресненного слоя достигает своего максимума (обычно это несколько метров), и этот слой («клин») находится над значительно более мощной и малоподвижной толщей соленых морских вод (рис. 3.29–Г).

Во *фьордовых* эстуариях опресняющее воздействие речного стока заметно лишь в летние месяцы и только в поверхностном горизонте, мощность которого также не превышает 1,5–2 м (рис. 3.30). На морской границе этих эстуариев обычно есть подводный порог, который отделяет их от основной части залива. Поэтому гидрологический режим фьордовых эстуариев Камчатки похож на режим собственно морских, с той лишь разницей, что влияние моря в них еще более выражено (Горин, 2012; Михайлов, Горин, 2012).

Таким образом, основная отличительная особенность гидрологического режима морских эстуариев Камчатки – их тесная связь с морем и относительно слабое влияние на них речного стока (Михайлов, Горин, 2012). Во многих объектах такого типа, особенно в устьях малых рек (например, бух. Вилучинская), собственно эстуарием можно считать лишь привершинную, подверженную влиянию речного стока часть морского залива, фьорда (рис. 3.30).

3.4.4. Прочие типы эстуариев. Кроме основных типов эстуариев, сформировавшихся в устьях большинства рек Камчатки (см. табл. 3.1; рис. 3.4), в этом регионе встречаются также отдельные специфические водные объекты, которые сложно поддаются единой классификации.

Так, например, на камчатском побережье существует множество малых водотоков, которые при впадении в море могут образовывать, так называемые, «*микроустья*» (рис. 3.31). В зарубежной практике такие водные объекты обычно принято называть «*микроэстуариями*», хотя очень часто они даже не могут быть квалифицированы как собственно эстуарии, поскольку не имеют выраженной устьевой области (особенно на скалистых участках побережья), однако могут вносить свой вклад в опреснение прибрежной зоны моря (Магого, 2018; Whitfield, 2019). По предварительному определению Г. Бейта и др. (2017): «*микроэстуарии – это водные объекты, которые представляют собой небольшой, но выраженный водоток, стекающий в море, и, который, вероятно, имеет водообмен с морем в какой-то момент времени, что указывает на высокую степень его постоянства*» (цит. по Bate et al., 2017). В качестве основных гидролого-морфологических характеристик микроэстуариев указываются следующие их свойства: небольшая площадь водной поверхности (обычно <5 га), малые глубины (в среднем, 0,1–0,5 м), низкий расход воды ($Q < 1 \text{ м}^3/\text{с}$); преобладание олигогалинных условий (соленость <1‰) (особенно на участках побережья с малыми приливами) (Bate et al., 2017).

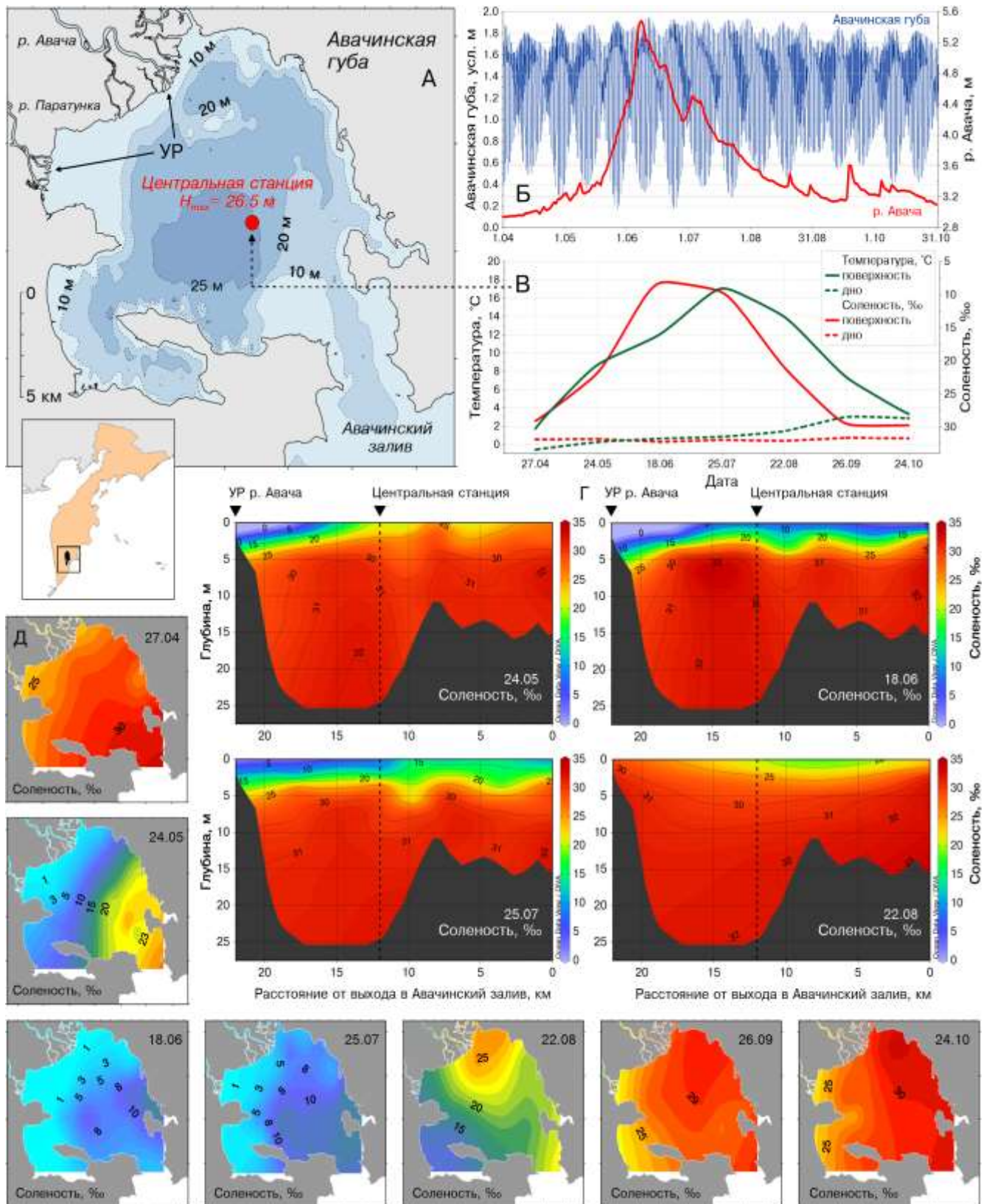


Рис. 3.29. Пространственно-временные изменения основных гидрологических характеристик в микроприливном собственно морском эстуарии Авачинская губа в апреле-октябре 2013 г. (по данным площадных гидрологических съемок): А – схема эстуария; Б – изменения уровня воды (м) в р. Авача (пост «Елизово») и предвычисленные изменения уровня воды в Авачинской губе (усл. м); В – изменения солености (‰) и температуры (°C) воды на поверхности и у дна в центральной части губы; Г – продольное распределение солености воды в Авачинской губе на разрезе от места впадения р. Авача до выхода в Авачинский залив; Д – распределение солености воды на поверхности на акватории губы в апреле-октябре 2013 г. (УР – устья рек).

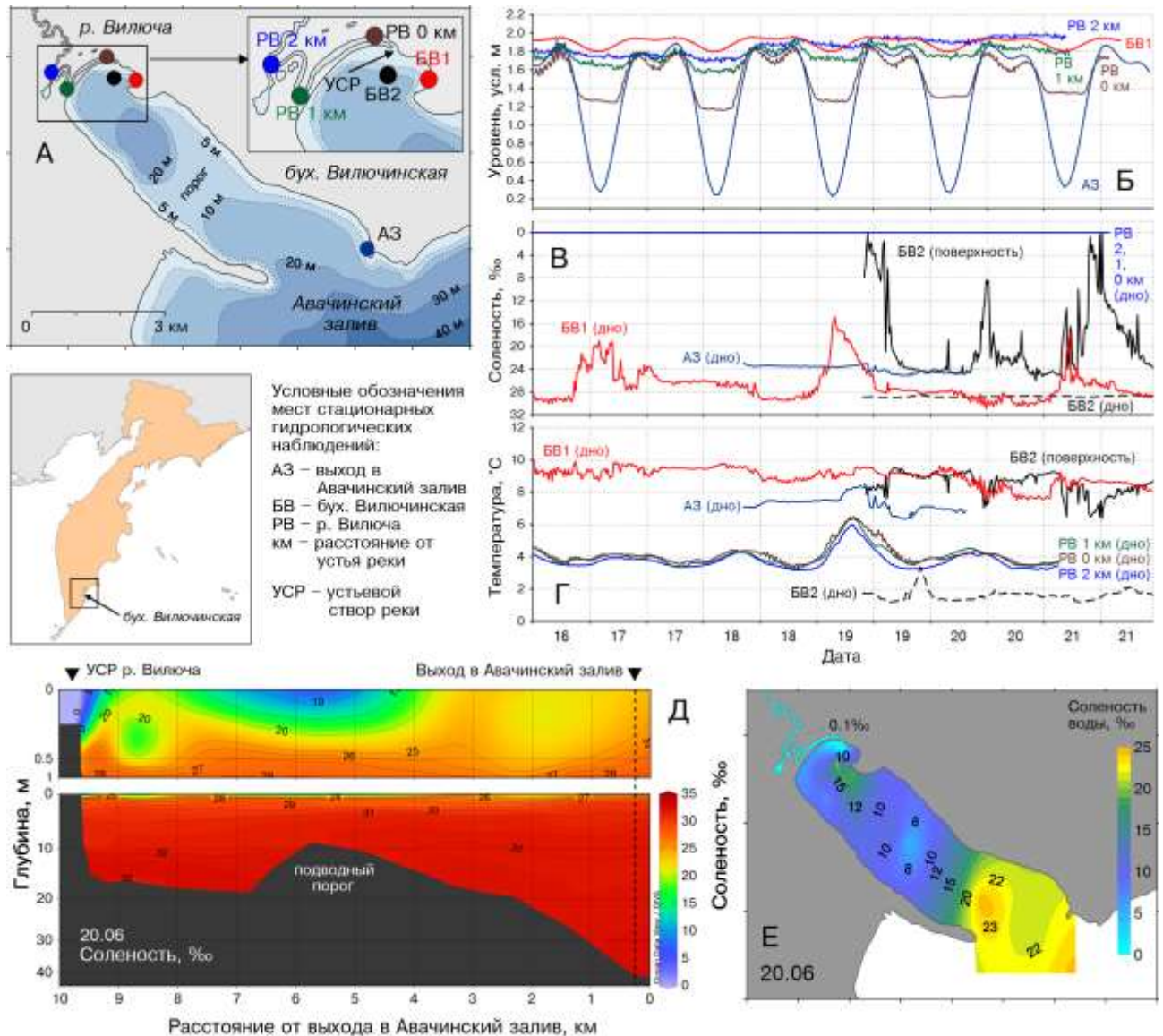


Рис. 3.30. Пространственно-временные изменения основных гидрологических характеристик в микро-приливном *фьордовом* эстуарии бух. Вилучинская в июне 2019 г. (по данным стационарных наблюдений и продольных гидрологических съемок): А – схема эстуария; Б – относительные колебания уровня воды, усл. м; В – колебания солености воды на поверхности и у дна (‰); Г – колебания температуры воды на поверхности и у дна (°C); Д-Е – продольное распределение солености воды в бух. Вилучинская на разрезе от устья р. Вилуча до выхода в Авачинский залив (Д) и распределение солености воды на поверхности (Е) 20 июля 2019 г.

Если рассматривать малые водотоки, впадающие в море на побережье Камчатки, то можно отметить, что они отличаются большим разнообразием, но, в целом, их можно разделить на две основные категории. К первой из них относятся горные речки и ручьи, стекающие в море со скал или по узким межгорным долинам и впадинам (рис. 3.31). Такие водотоки могут иметь сток пресной воды в течение всего года. Ко второй категории относятся временные водные потоки, возникающие на отдельных участках побережья в период весеннего таяния снега или во время сильных дождей. Обычно для горных речек и ручьев, впадающих в море, характерны пониженная температура и высокая прозрачность воды, а временные водотоки (особенно стекающие со склонов гор в вулканических районах), отличаются повышенной мутностью (рис. 3.31).



Рис. 3.31. Примеры малых рек и ручьев, впадающих в море на различных участках побережья Камчатского края (1–6), а также пример «временно закрытого» эстуария (7–8): 1 – р. Ловаты, северное побережье Пенжинской губы (Северо-Западная Камчатка); 2 – руч. без названия, южный берег бух. Вилючинская (Юго-Восточная Камчатка); 3–6 – руч. без названия (3–4) и р. Каменушка (5–6), западный берег зал. Корфа (Северо-Восточная Камчатка); 7–8 – устье р. Быстрая, впадающей в Камчатский залив (Восточная Камчатка), в «закрытом» (4) и в «открытом» (5) состоянии.

В настоящее время сведения о гидрологическом режиме камчатских микроустьев практически отсутствуют, хотя по аналогии с другими регионами мира можно предположить, что поступление соленой воды в эти водные объекты, может происходить только время от времени, например, в периоды максимальных сизигийных приливов, или в результате волнового перемешивания в штормовую погоду. Это часто приводит к внезапному повышению солености в таких системах. Однако после указанных явлений, соленость в них быстро снижается, когда постоянный поток пресной воды разбавляет соленую воду (Magoro, 2018; Whitfield, 2019).

Также можно привести другой пример. Устья некоторых небольших лагунных эстуариев на Камчатке в периоды пониженной водности в теплый период года могут временно перекрываться песчаными пересыпями, а в зимние месяцы – забиваться льдом. В таких случаях эти лагуны превращаются (по классификации Fairbridge, 1980; Whitfield, Elliott, 2011; Wolanski, Elliott, 2016) в, так называемые, «временно закрытые» эстуарии. Водообмен между рекой и морем в таких эстуариях в их «закрытом» состоянии, происходит в результате того, что пресная вода из лагуны в отлив может просачиваться через песок напрямую в море, а в прилив в обратном направлении может фильтроваться соленая морская вода. При увеличении стока реки или в штормовых условиях, устьевые лагуны «временно закрытых» эстуариев могут снова соединяться с морем в результате размыва устьевых перемычек потоком воды или штормовых прорывов. В этом случае обычный водообмен между лагуной и морем снова восстанавливается. На Камчатке большинство подобных водных объектов расположено на западном ее побережье (например, в устьях рр. Кшук, Скумач, Кисун, Инуш; и нек. др.), но встречаются они и на востоке полуострова (например, устье р. Быстрая в Камчатском заливе) (рис. 3.31).

3.4.5. Прилегающие морские участки. Смешение речных и морских вод происходит не только в устьях рек Камчатки, но и в прибрежной зоне моря (см. рис. 1.5). Так, в отдельные периоды (особенно во время высокой водности рек) русловая часть многих камчатских эстуариев в отлив может полностью заполняться пресной речной водой (например, рр. Пенжина, Таловка, Хайрюзова, Белоголовая, Ковран, Озерная, Камчатка, Большая, Ича, Крутогорова, Вывенка) (см. рис. 3.24–Д, 3.28–Д). В таких случаях зона смешения (ЗС)¹³ смещается в морскую часть эстуариев (рр. Пенжина, Таловка, Хайрюзова, Белоголовая, Авачинская губа, бух. Вилучинская) или на устьевое взморье (рр. Камчатка, Большая, Ича, Крутогорова, Ковран, Озерная, Вывенка) (рис. 3.32–3.33) (Горин и др., 2012, 2015; Коваль и др., 2018а, 2020; Горин, Коваль, 2019а).

Гидрологические наблюдения, выполненные в прибрежной зоне в разных районах Камчатки в мае–августе 2016–2024 гг., свидетельствуют, что наиболее показательной гидрологиче-

¹³ – В современной российской океанографии такие «ЗС» в море обычно принято называть «речными плюмами» (Осадчиев, 2021; Завьялов, 2024; и др.), что является производным от английского термина «river plume» (т.е. «речной шлейф»). Однако мы будем использовать общепринятое в российской гидрологической практике понятие «зона смешения» (см. разд. 1.2).

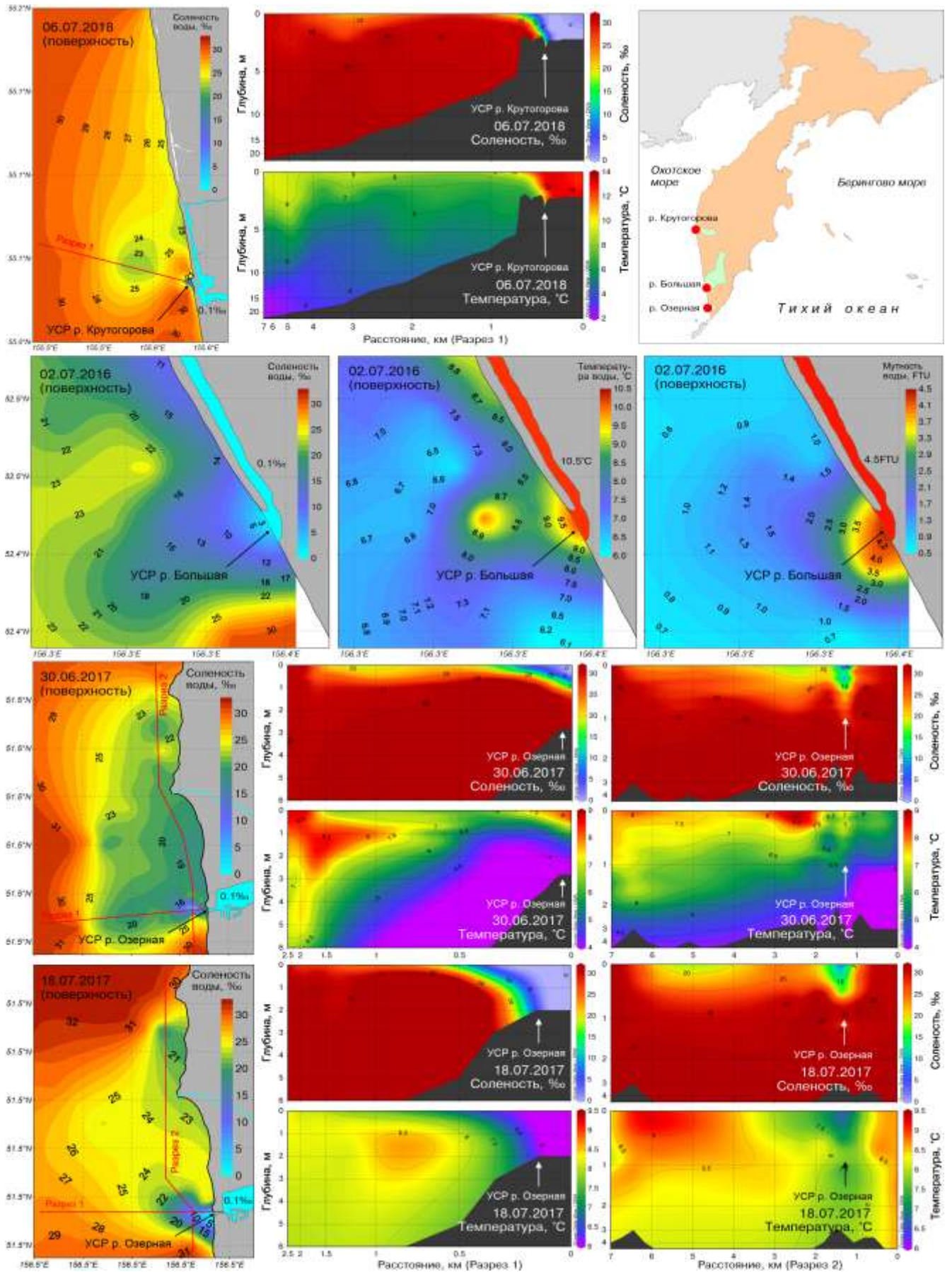


Рис. 3.32. Распределения солености (‰), температуры (°C) и мутности воды (FTU) в прибрежной зоне Западной Камчатки в районе устьев рек Крутогорова, Большая и Озерная (по результатам гидрологических съемок, выполненных в июне-июле 2016–2018 гг.) (УСР – устьевой створ реки).

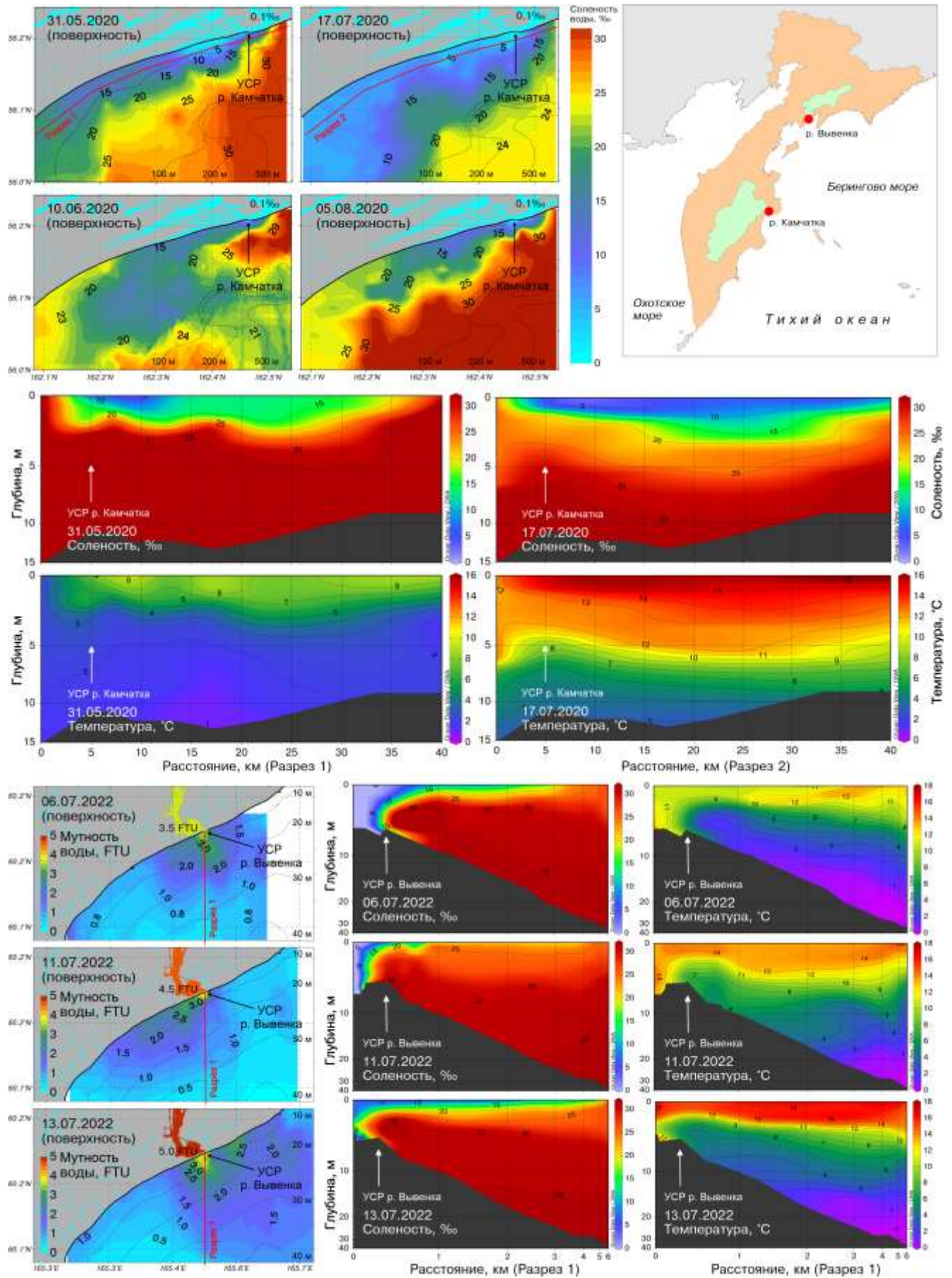


Рис. 3.33. Распределения солёности (‰), температуры (°C) и мутности (FTU) воды в прибрежной зоне Восточной Камчатки в районе устьев рек Камчатка и Вивенка (по результатам гидрологических съёмок, выполненных в мае-августе 2020 и 2022 гг.) (УСР – устьевой створ реки).

ской характеристикой, позволяющей идентифицировать ЗС на устьевом взморье в летний период, является соленость воды. Однако такие характеристики, как температура и мутность также могут служить дополнительными индикаторами ЗС в море, поскольку их речные показатели обычно существенно отличаются от морских фоновых значений (Горин, Коваль, 2019а; Коваль и др., 2018а, 2020). Основную роль в пространственно-временной динамике ЗС в прибрежной зоне со стороны рек играют морфодинамика их устьев и объем водного стока, а со стороны моря – рельеф прибрежной зоны, морские течения, волны и приливы (Осадчиев, 2021). В результате сочетания указанных факторов размеры и очертания ЗС камчатских рек в море постоянно изменяются как в течение коротких временных промежутков (от нескольких часов до нескольких суток – например, из-за приливов, речных паводков, морских нагонов и штормов и пр.), так и в сезонном и многолетнем масштабах времени (из-за изменения расположения устья реки, если таковое произошло, или колебаний ее водного режима).

Форма и размеры ЗС разных рек Камчатки в море могут быть весьма разнообразными и зависят главным образом от величины самой реки, а также от морфологии побережья и рельефа морского дна в месте ее впадения (см. рис. 3.10–3.11). Однако в большинстве случаев конфигурация ЗС на выровненных участках камчатского побережья вытянута вдоль берега, а ее осевая линия на Западной Камчатке (от м. Лопатка до Пенжинской губы) устойчиво направлена в северном, а на Восточной – в южном или юго-восточном направлении (Горин, Коваль, 2019а; Koval et al., 2018; Коломейцев, Горин, 2024). Причем на западном побережье максимальная ширина ЗС наблюдается в районе устьев рек, а затем, по мере движения на север, она начинает сужаться и прижиматься к берегу (рис. 3.32). На восточном побережье форма ЗС, наоборот, острым концом обычно направлена к устью реки, а ее расширение от берега в море наблюдается в южном направлении (Коваль и др., 2018а, 2020) (рис. 3.33). Такие особенности, очевидно, обусловлены основной направленностью крупномасштабной циркуляции вод, характерной для различных берегов Камчатки (см. рис. 3.13), на которую, по всей видимости, накладываются и другие внешние факторы (например, сила Кориолиса или распространение приливных волн). В замкнутых бухтах и морских заливах (в кутовой части Пенжинской губы, Авачинской губе, бух. Вилучинская, бух. Карага, Укинской губе, гав. Сибирь и др.) ЗС летом может распространяться на всю акваторию этих водных объектов (см. рис. 3.29–3.30).

Конфигурация ЗС около устьев средних и малых рек в июне–июле, в период их максимального водного стока, обычно охватывает прибрежную полосу шириной несколько километров (рис. 3.34). У больших рек зона воздействия речного стока на прибрежную зону моря в этот период может быть гораздо шире и достигать >10 км, а в продольном направлении это влияние может сказываться на дистанции в несколько десятков километров от устья реки¹⁴ (Коваль и

¹⁴ – По данным гидрологической съемки, выполненной вдоль побережья Восточной Камчатки в июне 2021 г., влияние стока р. Камчатки на прибрежные воды Камчатского залива прослеживалось на расстоянии не менее 65–70 км от устья этой реки.

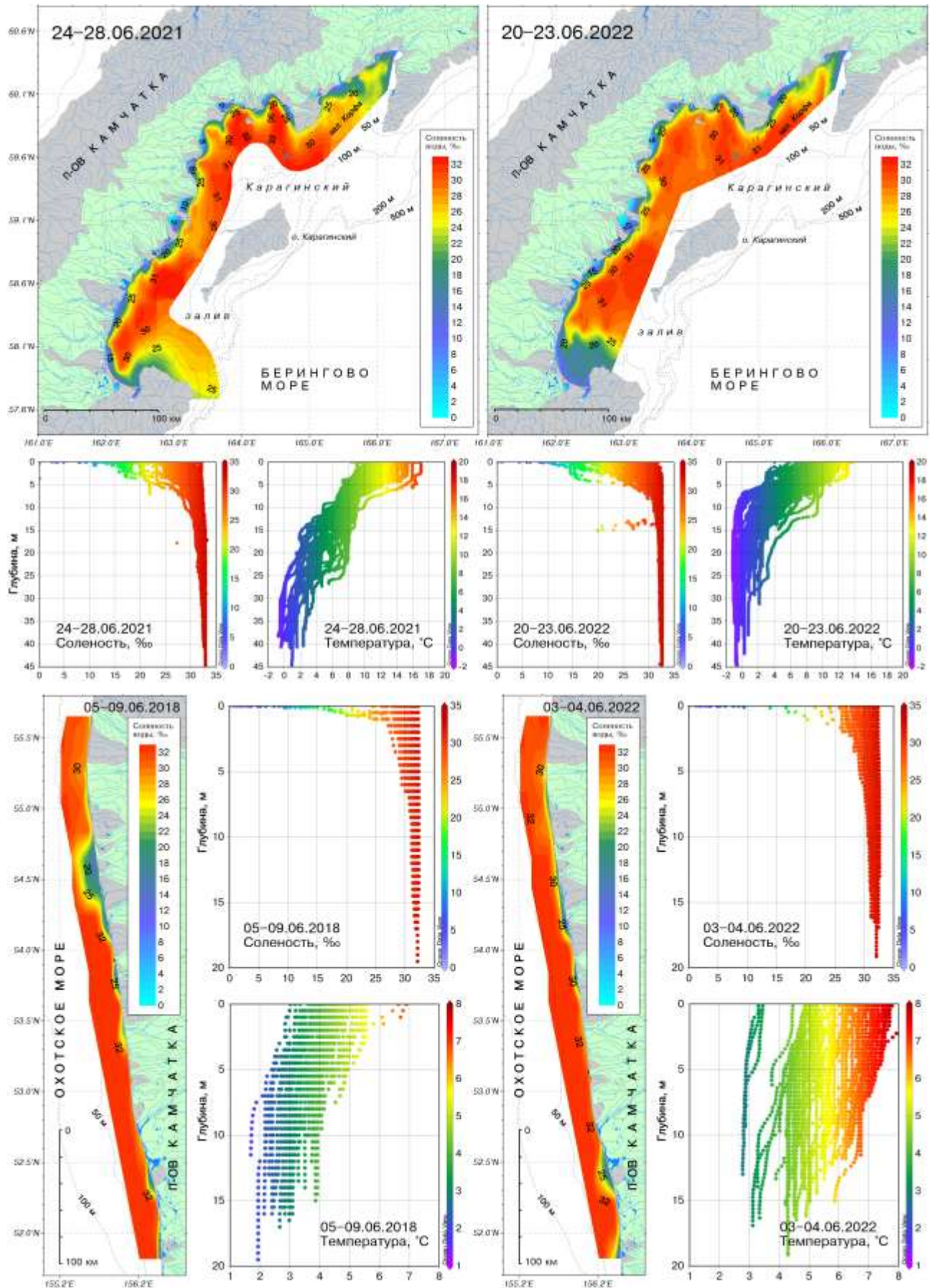


Рис. 3.34. Распределение солёности (‰) и температуры (°C) воды в прибрежной зоне Северо-Восточной и Юго-Западной Камчатки (по результатам гидрологических съёмок, выполненных в июне 2018, 2021 и 2022 гг.).

др., 2020). В процессе увеличения стока рек в мае–июне обычно происходит расширение размеров ЗС всех рек в море в результате постепенной аккумуляции речных вод в прибрежной зоне. При этом ЗС отдельных близко расположенных рек могут примыкать друг к другу и сливаться между собой (рис. 3.34). 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. Такие участки, например, наиболее характерны для Карагинского залива (рис. 3.34), что обусловлено специфическими географическими особенностями района, прежде всего – его относительной изолированностью от основной акватории Берингова моря, а также существенной расчлененностью побережья большим количеством разнообразных морских бухт и заливов.

Анализ вертикального распределения основных гидрологических характеристик в прибрежной зоне в мае–августе свидетельствует (рис. 3.34), что во всех районах Камчатки водная толща в пределах морской части ЗС всегда сильно стратифицирована (Горин, Коваль, 2019а; Коваль и др., 2018а, 2020; Koval et al., 2018). При этом тонкий слой опресненных, прогретых и замутненных вод располагается над значительно более мощным слоем соленой, холодной и прозрачной морской воды (рис. 3.32–3.33). В этот период «ядра» ЗС (с переходом солености от 0 до 15–20‰ и температуры от 5°C и выше) располагаются в непосредственной близости от устьев рек. Вода здесь хорошо перемешана по вертикали, поэтому в этой части устьевого взморья преобладают продольные градиенты основных гидрологических характеристик. У большинства крупных рек Камчатки в морской части ЗС толщина наиболее опресненного (с соленостью <20‰) и прогретого (с температурой >5°C) слоя обычно составляет 2–3 м. В периоды интенсивного речного стока и максимального прогрева поверхностных вод в июле–августе этот слой может увеличиваться до ≈3–5 м. Мористее «ядра» располагается значительно большая по протяженности «периферийная» часть ЗС с переходом солености от 15–20 до 31–32‰ и температуры от 8 до 12°C и выше. Здесь тонкий слой (до ≈0,5 м) опресненной воды покрывает толщу морской водной массы. На устьевом взморье крупных рек (таких как Камчатка или Вывенка), по мере удаления от их устьев, перемешиванием могут охватываться все более глубокие слои, поэтому на внешней границе ЗС в море толщина опресненного слоя может достигать уже ≈10–15 м (Коваль и др., 2018а, 2020) (рис. 3.32–3.33). Вместе с тем по всему побережью Камчатки на горизонтах ниже 10–15 м даже летом соленость воды всегда составляет >30‰, температура <5°C, а мутность, как правило, не превышает 3 FTU. В отдельных районах, там, где отмечается позднее распаление льда (например, в Корфо-Карагинском районе Берингова моря), в слое ниже 5 м даже в конце июня могут наблюдаться отрицательные значения температуры воды (рис. 3.34).

О динамике ЗС в прибрежной зоне Камчатки в другие сезоны года сейчас можно судить только по косвенным данным. Так, из материалов многолетних наблюдений за соленостью и температурой воды на береговых морских станциях Камчатского УГМС (Ежегодные..., 2018а, б) следует, что в холодный период года влияние стока рек Камчатки на прибрежную зону моря закономерно уменьшается (см. рис. 3.16). Это обусловлено общим снижением их водности в зимнюю межень, а также влиянием ледяного покрова в прибрежье.

3.5. Гидролого-экологические условия

Представленная выше общая характеристика гидролого-морфологических процессов в эстуариях различных типов и в прибрежной зоне Камчатки свидетельствует, что внутри зоны смешения речной (с соленостью $<1\text{‰}$) и морской ($>25\text{‰}$) водных масс все основные гидрологические характеристики могут варьировать в широких пределах, как в пространстве, так и во времени. В то же время их распределение на акватории эстуариев зависит от расположения так называемого «эстуарного барьера» – зоны резкого градиента солености в пределах от 1 до 8‰ (см. рис. 3.24, 3.27–3.30). Этот «барьер», по сути, и может служить основным физическим признаком для выделения в каждом отдельном водном объекте границ зоны осолонения (Горин, 2012; Михайлов, Горин, 2012).

Наши исследования также показали, что, несмотря на большое типологическое разнообразие и существенную изменчивость внешних и внутренних процессов, во всех эстуариях этого региона можно выделить три основных пространственных гидролого-экологических зоны, которые существенно отличаются по своим абиотическим характеристикам, а также по составу биологических сообществ (Коваль и др., 2012, 2015а, 2017; Коваль, Горин, 2016, 2024; Koval, Gorin, 2013, 2019, 2021). Ниже представлено общее описание этих зон и указаны основные черты их абиотических условий, а также очень кратко описан состав биологических сообществ¹⁵.

3.5.1. Пресноводная зона (ПЗ) – опресненная часть эстуариев выше зоны осолонения (см. рис. 1.3). Верхняя граница расположена там, где заканчиваются приливные колебания уровня воды, а нижняя находится на участке возможного проникновения осолоненных вод во время приливов. Включает русловую часть реки, а также разнообразные речные водотоки и водоемы (протоки, старицы, пойменные озера и т.п.) (рис. 3.35). Соответствует «лимнической» экологической зоне (соленость $<\pm 0,5\text{‰}$), выделенной в рамках концептуальной модели изменения биологического разнообразия вдоль градиента солености (Хлебович, 1986; Аладин, 1988; Whitfield et al., 2012) (см. рис. 1.9).

¹⁵ – Для общей характеристики структурного состава эстуарных сообществ мы указываем только самые типичные группы растений и животных, которые доминируют в камчатских эстуариях по численности или биомассе и поэтому могут играть важную роль в жизни рыб.

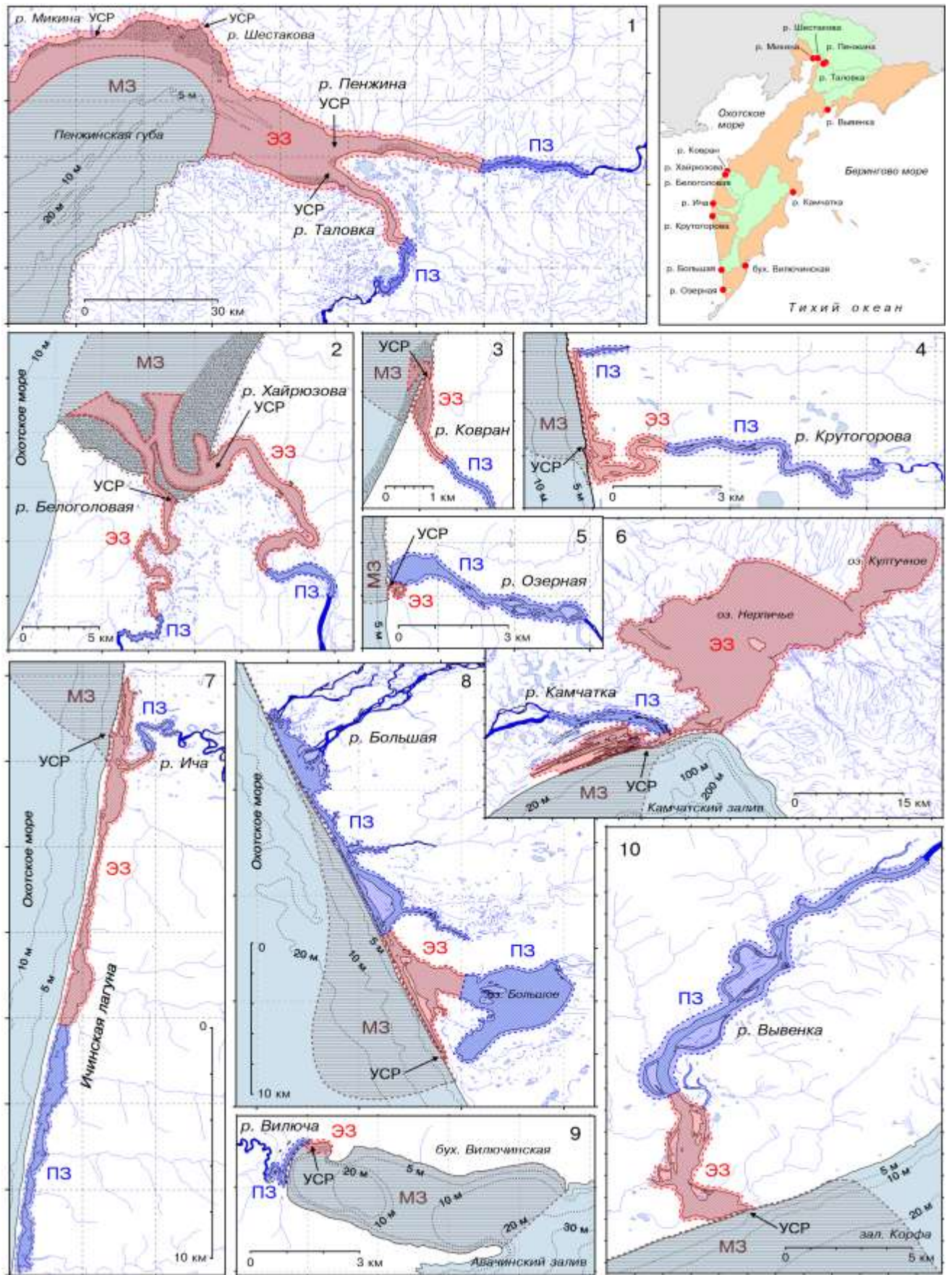


Рис. 3.35. Гидролого-экологическое районирование эстуариев Камчатки в летний период. Эстуарии: 1 – Пенжина–Талов-ка; 2 – Хайрюзова–Белоголовая; 3 – Ковран; 4 – Крутогорова; 5 – Озерная; 6 – Камчатка; 7 – Ича; 8 – Большая; 9 – бух. Вилучинская; 10 – Вывенка. Условные обозначения: ПЗ – пресноводная зона; ЭЗ – эстуарная зона; МЗ – морская зона; УСР – устьевой створ реки.

Абиотические условия: незначительные приливные колебания уровня воды (в большинстве эстуариев <1 м; отдельные участки литорали могут в отлив осыхать); слабое волновое воздействие; течение, как правило, направлено к устью реки (средняя скорость обычно увеличивается в отлив и снижается в прилив из-за приливного подпора); пресная вода (соленость $<1\text{‰}$); стратификация отсутствует; незначительные суточные колебания температуры воды (летом средняя температура в пределах $+10\text{--}15^{\circ}\text{C}$, зимой $\approx 0^{\circ}\text{C}$, летом возможны также кратковременные колебания $\pm 2\text{--}3^{\circ}\text{C}$ в зависимости от синоптической обстановки, см. рис. 3.7); устойчивый ледяной покров зимой; низкая мутность (<5 FTU) и нормальная кислотность (pH 6,5–7,5) (в реках, расположенных на вулканогенных территориях, эти показатели могут существенно отличаться от фоновых значений, особенно в периоды после вулканических событий); высокое содержание растворенного кислорода (10,5–13,5 мг/л); состав грунтов в горных и полугорных реках обычно включает гальку, песок, камни, в равнинных водотоках в составе грунта высока доля ила или торфа.

Состав биоты. Включает бореальные и бореально-арктические пресноводные виды растений и животных, которые в состоянии переносить лишь очень небольшое и кратковременное осолонение. В руслах горных или полугорных рек с быстрым течением и твердыми грунтами (галька, камни, скалы и т.п.) в составе сообществ доминируют представители фитоперифитона – речные нитчатые водоросли (рис. 3.36), а также реофильные беспозвоночные, главным образом водные стадии различных амфибиотических насекомых: хирономиды, поденки, веснянки и ручейники (Леванидов, 1981; Куренков, 1984; Плехов, 1999; Сметанин, 2011) (рис. 3.37). В равнинных реках, в нижнем течении которых широко распространены разнообразные пойменные водоемы (старицы; водно-болотные угодья; равнинные, пойменные и приморские озера и т.п.) со слабым течением и мягкими грунтами (песок, ил, детрит, торф и т.п.), широко развиты высшая водная растительность (рис. 3.36), а также лимнофильный бентос и планктон (прибрежно-водные сосудистые растения, плавающие гидрофиты, лимнофильные личинки насекомых, олигохеты, бокоплавы, мелкие моллюски и др.) (Куренков, 1984; Чебанова, 2002, 2008; Нешатаева, 2009; Шуваева, Черныгина, 2016) (рис. 3.37). Планктон в руслах всех рек Камчатки развит слабо, а в толще воды преобладают дрейфующие по течению донные организмы, которые отрываются от грунта сильным течением (остатки донных нитчатых водорослей, не успевшая осесть на дно молодь амфибиотических насекомых) (Леванидов, 1981). На водной поверхности наиболее многочисленны имаго двукрылых насекомых (комары, мошки, мокрецы, болотницы, толкунчики, мухи и т.п.) (Леванидова, Кохменко, 1970; Леванидов и др., 1978а, б; Чебанова, 2002, 2008; Введенская, Травина, 2007). Значительно реже в речном дрейфе могут встречаться также озерные формы фито- и зоопланктона (главным образом, диатомовые, динофитовые, зеленые и синезеленые водоросли, а также коловратки, веслоногие и ветвистоусые

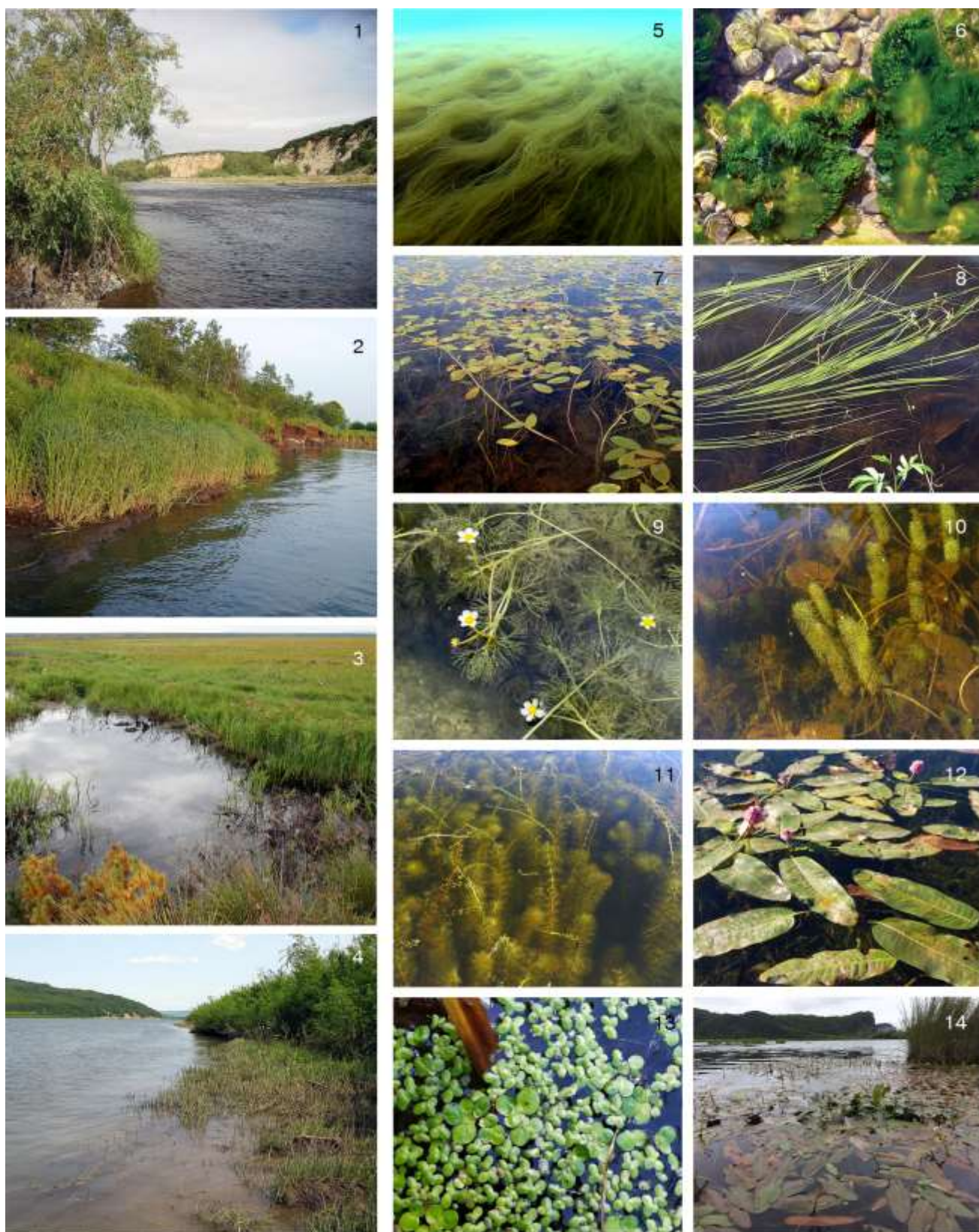


Рис. 3.36. Примеры прибрежной растительности (1–4) и типичные представители фитобентоса (5–14) пресноводной экологической зоны: растительность по берегу р. Шестакова (1); заросли осоки *Carex* sp. по берегам р. Белоголовая (2); старица в нижнем течении р. Таловка (3); растительность по берегу р. Вывенка (4); зеленые нитчатые водоросли *Urospora* sp. (5) и *Ulothrix zonata* (6); рдест плавающий *Potamogeton natans* (7); ежеголовник узколистный *Sparganium angustifolium* (8); шелковник волосистый *Ranunculus irichophyllus* (9); пузырчатка средняя *Utricularia intermedia* (10); уруть мутовчатая *Myriophyllum verticillatum* (11); горец земноводный *Persicaria amphibia* (12); ряска малая *Lemna minor* (13); стрелолист плавающий *Sagittaria natans* (14).

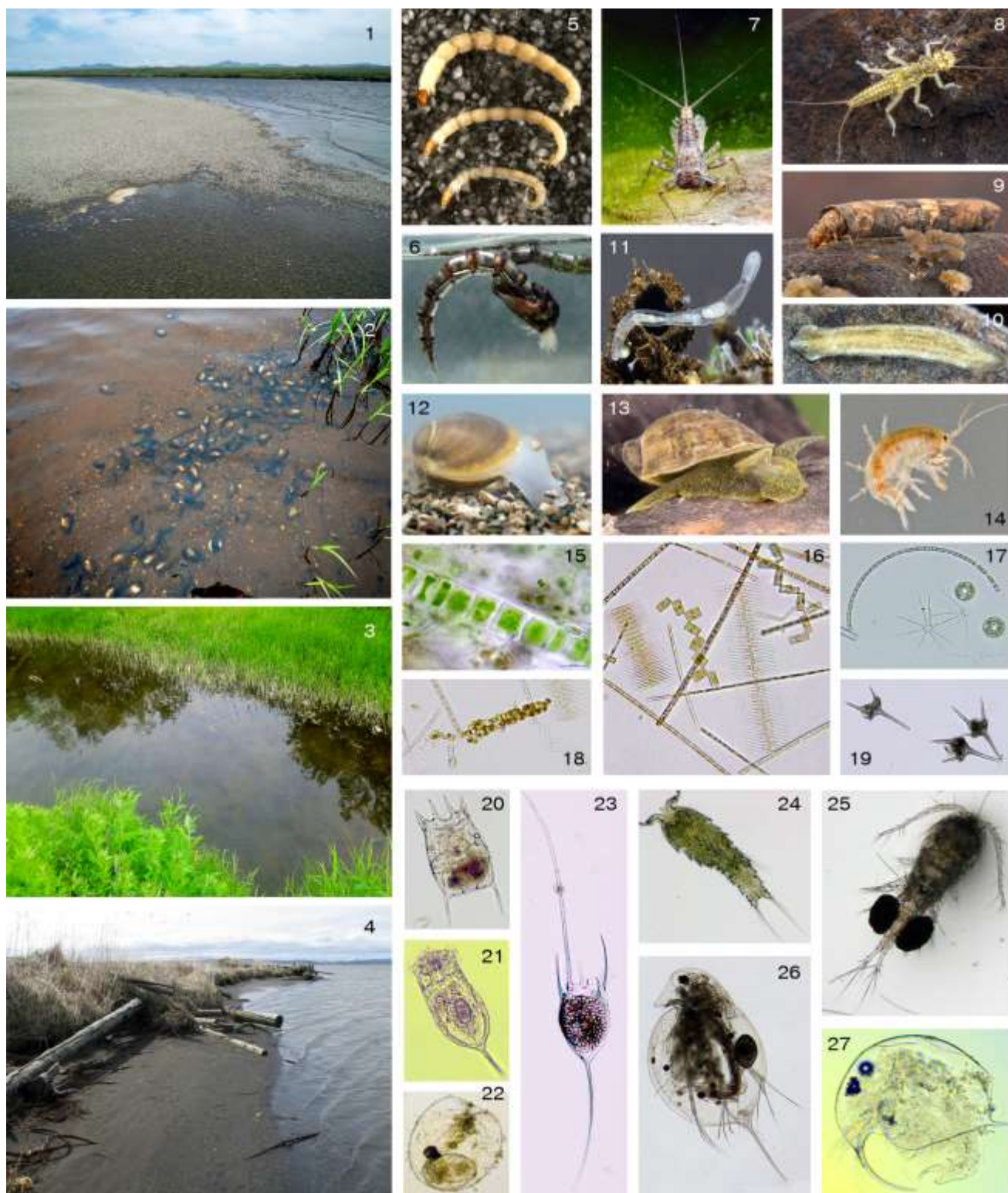


Рис. 3.37. Примеры прибрежных биотопов (1–4) и типичные представители зообентоса, дрефта и планктона (5–27) пресноводной экологической зоны: нижнее течение р. Пенжины (1); скопление жемчужницы Миддендорфа *Kurilinaia middendorffi* в кутовой части Ичинской лагуны (2); старица в нижнем течении р. Озерная (3); нижнее течение р. Камчатки (4); личинки (5) и куколки (6) хирономид Chironomidae; личинки поденок Ephemeroptera (7), веснянок Plecoptera (8) и ручейников Trichoptera (9); планария *Dugesia gonosephala* (10); олигохета *Chaetogaster* sp. (11); двустворчатый моллюск *Sphaerium solidum* (12); брюхоногий моллюск *Radix* sp. (13); бокоплав *Gammarus* sp. (14); зеленые (15) и диатомовые (16–17) водоросли; охрофитовая водоросль *Hydrurus* sp. (18); динофитовая водоросль *Ceratium hirundinella* (19); коловратки *Keratella quadrata* (20), *K. cochlearis* (21), *Asplanchna priodonta* (22) и *Kellicottia longispina* (23); копеподы *Mesochra rapiens* (24) и *Cyclops scutifer* (25); кладоцеры *Daphnia longiremis* (26) и *Bosmina longirostris* (27).

рачки) (рис. 3.37), которые размножаются в пресноводных водоемах, а потом выносятся из них в основное русло рек (особенно в периоды весеннего половодья и дождевых паводков) (Куренков, 1984; Кириллова и др., 2015; Koval et al., 2018).

3.5.2. Эстуарная зона (ЭЗ) – область распространения осолоненных вод. Верхняя граница соответствует пределам приливной интрузии соленых вод в эстуарии. Нижний участок может быть ограничен устьевым створом эстуария или выходить на устьевое взморье. Может включать часть русла реки, разнообразные устьевые водоемы и водотоки (лагуны, лиманы, озера, протоки и т.п.), а также прилегающие морские участки. В большинстве эстуариев Камчатки объединяет «олигогалинную» ($\pm 0,5 \dots \pm 5\%$), «мезогалинную» ($\pm 5 \dots \pm 18\%$) и «полигалинную» ($\pm 18 \dots \pm 30\%$) барьерные зоны (см. рис. 1.9), поскольку размеры большинства эстуариев этого региона не превышают нескольких километров. В результате узкие пространственные границы между указанными экологическими зонами, как правило, не позволяют сформироваться собственным специфическим сообществам гидробионтов¹⁶.

Абиотические условия: существенные колебания уровня (ΔH зависит от величины приливов на побережье, см. табл. 4; значительная часть литорали в отлив осыхает); возможно существенное волнение на широких и глубоких участках водных объектов; сильные течения (на участках с реверсивными течениями средняя скорость имеет максимумы в приливную и отливную фазы и минимумы в периоды смены течений; на участках с односторонним (стоковым) течением скорость максимальна в отливную и минимальна в приливную фазу); периодическая стратификация; большие градиенты солености (от 1 до 30‰), температуры (средние значения летом на уровне $+10\text{--}15^\circ\text{C}$ с кратковременными колебаниями в пределах нескольких градусов; зимой обычно $\approx -2\text{--}0^\circ\text{C}$) и кислотности (рН 6,5–8,5) в зависимости от взаимодействия речной и морской водных масс и динамики «эстуарного барьера»; неустойчивый сезонный ледяной покров в русловой части рек и активные ледовые явления; повышенная мутность летом ($\geq 5\text{--}50$ FTU); высокое содержание кислорода в русловой части (10,0–13,8 мг/л); наличие сероводорода и пониженные концентрации кислорода (до $\leq 1\text{--}3$ мг/л) в придонных слоях устьевых водоемов со слабым водообменом; преобладание илистых грунтов с высоким содержанием детрита, часто с примесью песка, гальки или камней; сильная ледовая экзарация дна на отдельных участках в зимний период.

Состав биоты. Может иметь смешанный характер, однако по численности и биомассе здесь преобладают эврибионтные солоноватоводные виды живых организмов, характерные для голарктической солоноватоводной области (Хлебович, 1986; Иванова, 2005, 2009; Чебанова, 2013; Иванова, Цурпало, 2015) (рис. 3.38–3.39). На равнинных приморских участках берега

¹⁶ – В виде отдельных заметных частей эти барьерные зоны были выделены только в крупнейшем водном объекте Камчатского края – гиперприливном эстуарии рр. Пенжина и Таловка. Причем различия между ними пока удалось выявить только по составу рыбного населения (Коваль и др., 2015, 2017).



Рис. 3.38. Примеры прибрежной растительности (1–4) и типичные представители фитобентоса (5–14) эстуарной экологической зоны: маршевые «луга» в устьевой области р. Пенжины (1); прибрежная растительность в устье р. Ича (2) и р. Большая (3); заросли осоки *Carex sp.* по берегу оз. Нерпичье, эстуарий р. Камчатки (4); зеленые водоросли *Cladophora speciosa* (5), *Bidingia minima* (6) и *Enteromorpha prolifera* (7); красная водоросль *Mastocarpus pacificus* (8); бескильница ползучая *Puccinellia phryganodes* (9); триостренник морской *Triglochin maritima* (10); рдест нитевидный *Potamogeton filiformis* (11); руппия усиконосная *Ruppia cirrhosa* (12); взморники: морской *Zostera marina* (13) и японский *Z. japonica* (14).



Рис. 3.39. Примеры литоральных биотопов (1–4) и типичные представители бентоса, нектобентоса и планктона (5–26) эстуарной экологической зоны: гиперприливной эстуарий р. Пенжины (1); макроприливной эстуарий р. Белоголовая (2); мезоприливной эстуарий р. Большая (3); микроприливной эстуарий р. Вывенка (4); мизиды *Neomysis mirabilis* (5); кумовый рак *Lamprops korroensis* (6); изопода *Saduria entomon* (7); бокоплав *Gammarus setosa* (8) и *Kamaka kuthae* (9); песчаная креветка *Crangon septemspinosa* (10); полихета *Nereis vexillosa* (11); двустворчатый моллюск *Macoma balthica* (12); облик фитопланктона оз. Нерпичье, эстуария р. Камчатки (13–15) и эстуария р. Пенжины (16–17); коловратка *Keratella cruciformis* (18); кладоцеры *Podon leuckartii* (19) и *Evadne nordmanni* (20); гарпактицида *Tachidius littoralis* (21); копеподы *Eurytemora herdmanni* (22) и *Acartia longiremis* (23); личинки полихет (24); науплий (25) и личинка (26) усоногих раков.

эстуариев обильно покрыты травянистой растительностью, которая в значительной степени укрепляет береговой склон водотоков и защищает его от эрозии. По берегам лагунных эстуариев растительный покров чаще всего представляет собой колосняковые псаммофитные луга или шикшевые тундры, начинающиеся за пределами затопляемых обрывистых участков берега (Нешатаева, 2009; Шуваева, Чернягина, 2016). В макро- и гиперприливных русловых эстуариях широко распространены так называемые маршевые «луга» (рис. 3.38), которые представляют собой галофитные растительные сообщества, образующиеся на выровненных участках берега в местах его периодического затопления осолоненными водами (Чернягина, Якубов, 2004; Нешатаев и др., 2008). Высшая водная растительность хорошо развита только в эстуариях лагунного типа, которые имеют в своем строении устьевые водоемы (лиманы, лагуны, заливы и т.п.) со слабым течением и мягкими грунтами (Демешкина, 1983; Биота..., 1988; Плехов, 1999; Кафанов, Плехов, 2001; Кафанов, Печенева, 2002). На участках устьевых лагун, в наибольшей степени подверженных осолонению, густые заросли могут образовывать два вида морских трав – взморник морской *Zostera marina* и взморник японский *Z. japonica* (Демешкина, 1983; Якубов, Плехов, 1999; Кафанов, Плехов, 2001; Чернягина, 2004). Среди водорослей-макрофитов в эстуарной зоне обычно преобладают зеленые нитчатые водоросли, но встречаются также и некоторые виды бурых и красных водорослей, способные выдерживать эпизодическое опреснение (Плехов, 1999; Ключкова, Березовская, 2001; Ключкова и др., 2009а, б) (рис. 3.38). Основу макрофауны во всех эстуариях Камчатки составляют нектобентосные беспозвоночные (мизиды, бокоплавы, кумовые и равноногие раки, песчаные креветки, двустворчатые моллюски, многощетинковые черви и др.), которые обычно доминируют и в толще воды (рис. 3.39). Это обусловлено мелководностью и крайней изменчивостью гидрологических условий в этих водных объектах, что способствует механическому переносу бентосных видов в пелагиаль водоемов (Куренков, 1967, 1984, 2005; Кафанов и др., 1988; Коновалова, 2000; Френкель, 2013; Коваль и др., 2017). По тем же причинам планктон в эстуарной зоне обеднен в видовом отношении, и состоит главным образом из случайных планктонных (бентических) и литоральных форм (пресноводные и солоноватоводные микроводоросли, коловратки, кладоцеры, ветвистоусые и веслоногие рачки, в том числе донные формы копепод) (рис. 3.39). Кроме этого, его состав во многом зависит от глубины эстуария и степени его открытости со стороны моря, что определяет характер его водообмена с прилегающими морскими участками (см. предыдущий раздел). Более разнообразный по составу планктон обычно наблюдается в микро- и мезоприливных глубоководных лагунных и морских эстуариях. Менее разнообразен он в мелководных макро- и гиперприливных русловых эстуариях, поскольку гидролого-морфологические условия в этих водных объектах крайне неблагоприятны для развития планктонных организмов (Коваль и др., 2017).

3.5.3. Морская зона (МЗ) – морская часть эстуариев за пределами устьевого створа. Расположена на устьевом взморье или в прибрежной зоне моря, а в отдельных случаях может охватывать акваторию полузамкнутых бухт или морских заливов, прилегающих к устьям рек (рис. 3.35). Соответствует «эгуалинной» барьерной зоне (соленость $\pm 30 \dots \pm 40\text{‰}$) (см. рис. 1.9).

Абиотические условия: существенные колебания уровня (ΔH зависит от величины приливов на побережье; прибрежная литораль в отлив осыхает); значительное волновое воздействие на открытых участках побережья; в местах с большими приливами возможны сильные приливные течения; стратификация или отсутствует, или охватывает только тонкий поверхностный слой воды; морская вода (соленость $\geq 25\text{–}30\text{‰}$, в поверхностном слое летом может снижаться до $\leq 20\text{–}25\text{‰}$); по большей части стабильные температуры (летом в среднем $\approx +9\text{–}12^\circ\text{C}$; зимой $-2 \dots +1^\circ\text{C}$), однако в летний период возможны кратковременные резкие колебания (до $\pm 5\text{–}10^\circ\text{C}$), в основном в результате взаимодействий поверхностной прогретой и придонной холодной водных масс (см. рис. 3.32–3.34); слабощелочная вода (рН 8,0–8,5); сезонный ледяной покров в виде припайного и/или дрейфующего льда; повышенная мутность (3–5 FTU и выше) в поверхностном слое воды и низкая (< 3 FTU) в более глубоких горизонтах; высокое содержание растворенного кислорода на поверхности (9,5–11,5 мг/л) и некоторое его снижение в придонных слоях (до 6,5–10,0 мг/л); преобладание песчаных, галечных, каменистых или скальных грунтов, на приливных осушках в составе грунта высока доля ила и детрита; на участках с активными ледовыми явлениями возможна сильная экзарация дна.

Состав биоты. Для биоты этой зоны характерно максимальное разнообразие среди всех зон эстуария, поскольку в составе сообществ могут присутствовать практически все группы морских организмов. В то же время основными доминантами здесь являются эврибионтные виды, хорошо адаптированные к эпизодическому понижению солености воды или кратковременному обсыханию. К бентосным сообществам морской зоны можно отнести только донное население литорали и верхней сублиторали прикамчатских вод (до глубины примерно 5–10 м), т.к. именно эти участки шельфа в той или иной степени могут быть подвержены опресняющему воздействию речного стока (см. предыдущий раздел). Среди фитобентоса здесь преобладают морские травы, а также разнообразные водоросли макрофиты (Клочкова, Березовская, 1997, 2001; Клочкова и др., 2009а, б, в; Дуленин, 2024) (рис. 3.40). В составе эпизообентоса наиболее многочисленны различные виды губок, прикрепленные гидроиды, усоногие и десятиногие раки, прикрепляющиеся или ползающие моллюски, иглокожие и некоторые другие группы (рис. 3.41). Инбентос в основном представлен различными зарывающимися в грунт беспозвоночными: это разнообразные черви, немертины, сипункулиды, закапывающиеся моллюски и др. В составе нектобентоса преобладают солоноватоводные ракообразные (амфиподы, мизиды, изоподы), но достаточно часто встречаются также и другие группы подвижных ракообразных.



Рис. 3.40. Примеры прибрежной растительности (1–4) и типичные представители фитобентоса (5–14) морской экологической зоны: побережье Пенжинской губы (1); эстуарий рр. Хайрюзова и Белоголовая (2); бух. Вилючинская (3); побережье Камчатского залива (4); зеленые водоросли *Ulva fenestrata* (5), *Ulvaria splendens* (6) и *Monostroma grevillei* (7); бурые водоросли *Pilayella littoralis* (8), *Laminaria bongardiana* (9), *Alaria marginata* (10) и *Fucus evanescens* (11); красные водоросли *Porphyra abbottae* (12), *Palmaria stenogona* (13) и *Neoptilota asplenioides* (14).



Рис. 3.41. Примеры литоральных биотопов (1–4) и типичные представители бентоса, нектобентоса и планктона (5–27) морской экологической зоны: макроприливной эстуарий р. Ковран (1); мезоприливной эстуарий р. Озерная (2); микроприливные эстуарии бух. Вилучинская (3) и р. Вывенка (4); полихета *Polydora limicola* (5); усоногий рак *Semibalanus balanoides* (6); двустворчатый моллюск *Mytilus trossulus* (7); брюхоногий моллюск *Littorina sitkana* (8); бокоплав *Eogammarus kygi* (9); изопода *Idothea ochotensis* (10); облик фитопланктона Авачинской губы (11–12); диатомовые водоросли *Thalassiosira antarctica* (13), *Chaetoceros diadema* (14), *Fragilariopsis* sp. (15) и *Skeletonema* sp. (16); динофитовые водоросли *Alexandrium* sp. (17) и *Dinophysis* spp. (18); гидромедуза *Aurelia aurita* (19); сцифомедуза *Cyanea capillata* (20); копеподы *Pseudocalanus minutus* (21), *Oithona similis* (22) и *Epilabidocera amphitrites* (23); личинки эвфаузиид (24), крабов (25), моллюсков (26–27) и иглокожих (28–29).

Состав макробентоса на морской литорали во многом определяется внешними условиями: прежде всего, составом грунтов (или фацией), а также градиентами важнейших гидрологических характеристик (уровень воды, соленость, температура, течения) (Ошурков, 1986, 2000; Кусакин, 1989; Кусакин, Иванова, 2002). Так, на скалах и других твердых субстратах прикрепленные растения или животные (виды-эдификаторы), формируя агрегации, становятся средообразующими и определяют распределение остальных организмов. На мягких грунтах их роль непосредственно в качестве субстрата увеличивается, и нахождение тех или иных видов животных зависит от фракционного состава грунта и его кормности при прочих равных условиях (соленость, температура и др.). В результате сочетания указанных факторов формируется высокое разнообразие различных типов бентосных сообществ, которые в случае резких градиентов внешних условий могут постепенно сменять друг друга на широких осушках и иметь поясное распределение (рис. 3.42). Когда градиент факторов среды невелик, виды, наоборот, распределяются в пространстве независимо друг от друга, а донные поселения плавно переходят одно в другое без всякого намека на резкие границы (Кусакин, 1989; Иванова, Цурпало, 2015). В составе планктона морской зоны доминируют представители единого комплекса прибрежно-морских (неритических) видов (Сарычев, Сарычева, 1983б; Сафронов, 1987, 1991; Карпенко, 1998). Самой массовой группой являются мелкие прибрежно-морские копеподы, которые большую часть года формируют основу численности и биомассы сетного зоопланктона

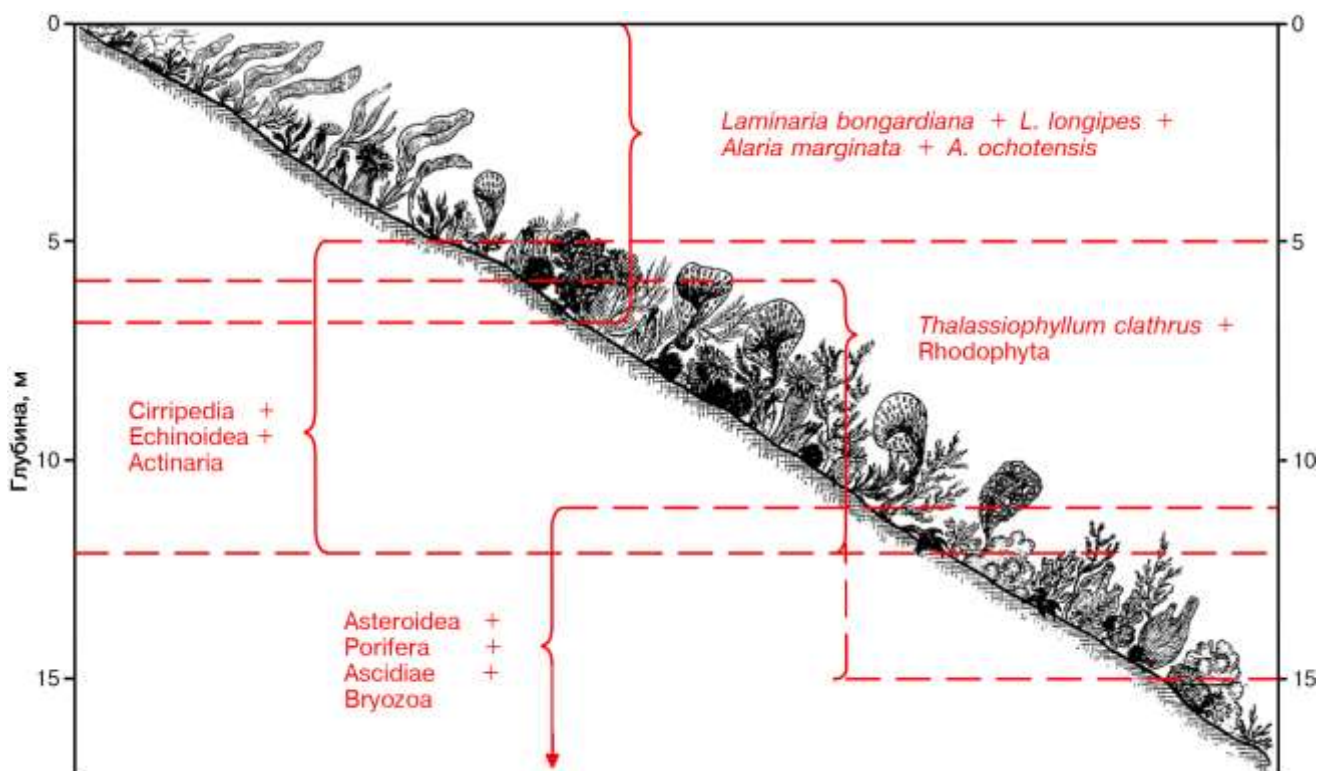


Рис. 3.42. Схема вертикальной зональности бентоса мелководий Восточной Камчатки (по материалам из Ошурков..., 1986).

(иногда до 80–90%). Также достаточно часто в планктоне этой зоны встречаются и другие мелкие ракообразные: например, ветвистоусые рачки, а также личинки и молодь мизид и гаммарусов. Самыми обычными видами макрозоопланктона, которые встречаются повсеместно, являются гидроидные и сцифоидные медузы (рис. 3.41). В весенне-летний период во время массового развития и размножения донных животных, в прибрежной зоне, а также в эстуариях значительно увеличивается численность меропланктона, прежде всего пелагических личинок полихет, усоногих и десятиногих раков, моллюсков и иглокожих, обитающих на шельфе. В результате сильной стратификации водной толщи (особенно в летний период), в приповерхностном более распресненном горизонте воды могут отмечаться пресноводные виды, которые попадают в прибрежную зону моря со стоком рек (включая личинок и имаго амфибиотических насекомых). В более глубоких слоях (соленость в которых всегда имеет морские значения) обычно преобладают типично морские виды живых организмов. Помимо неритических видов, в составе прибрежного зоопланктона часто могут присутствовать также массовые морские и океанические виды (в основном на ранних стадиях развития), которые в отдельных районах Камчатки (особенно на восточном ее побережье) могут составлять заметную долю в общей биомассе (Сафронов, 1987, 1991; Карпенко, 1998; Максименков, 2007, 2018; Максименков и др., 2008; Коваль, 2010; Максименков, Полякова, 2014; Шунтов, 2022).

Следует отметить, что все указанные гидролого-экологические зоны в устьевых областях рек Камчатки достаточно условны и динамичны, а их площадь, конфигурация и соотношение отдельных частей могут существенно различаться (см. рис. 3.35). Эти характеристики 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), так и имеют существенную сезонную динамику (рис. 3.43). 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 (Коваль и др., 2012, 2015а, 2017). В ситуации, когда русловая часть многих камчатских эстуариев в отлив опресняется (рис. 3.24, 3.28), в отдельных их частях повышенная соленость и устойчивая стратификация вод могут сохраняться независимо от фазы водного режима реки или высоты прилива. Например, такие условия наблюдаются в устьевых водоемах с замедленным водообменом, которые входят в состав многих лагунных эстуариев (рр. Камчатка, Ича, Большой Виллой) (Горин, 2009, 2013а, б; Горин и др., 2018в, 2019а; Горин, Коваль, 2019а) (рис. 3.21, 3.25). В более редких случаях на отдельных участках больших мелководных устьевых лагун или озер, которые не подвержены воздействию приливов и имеют стабильный приток пресной воды, наоборот, постоянно могут сохраняться условия, характерные для

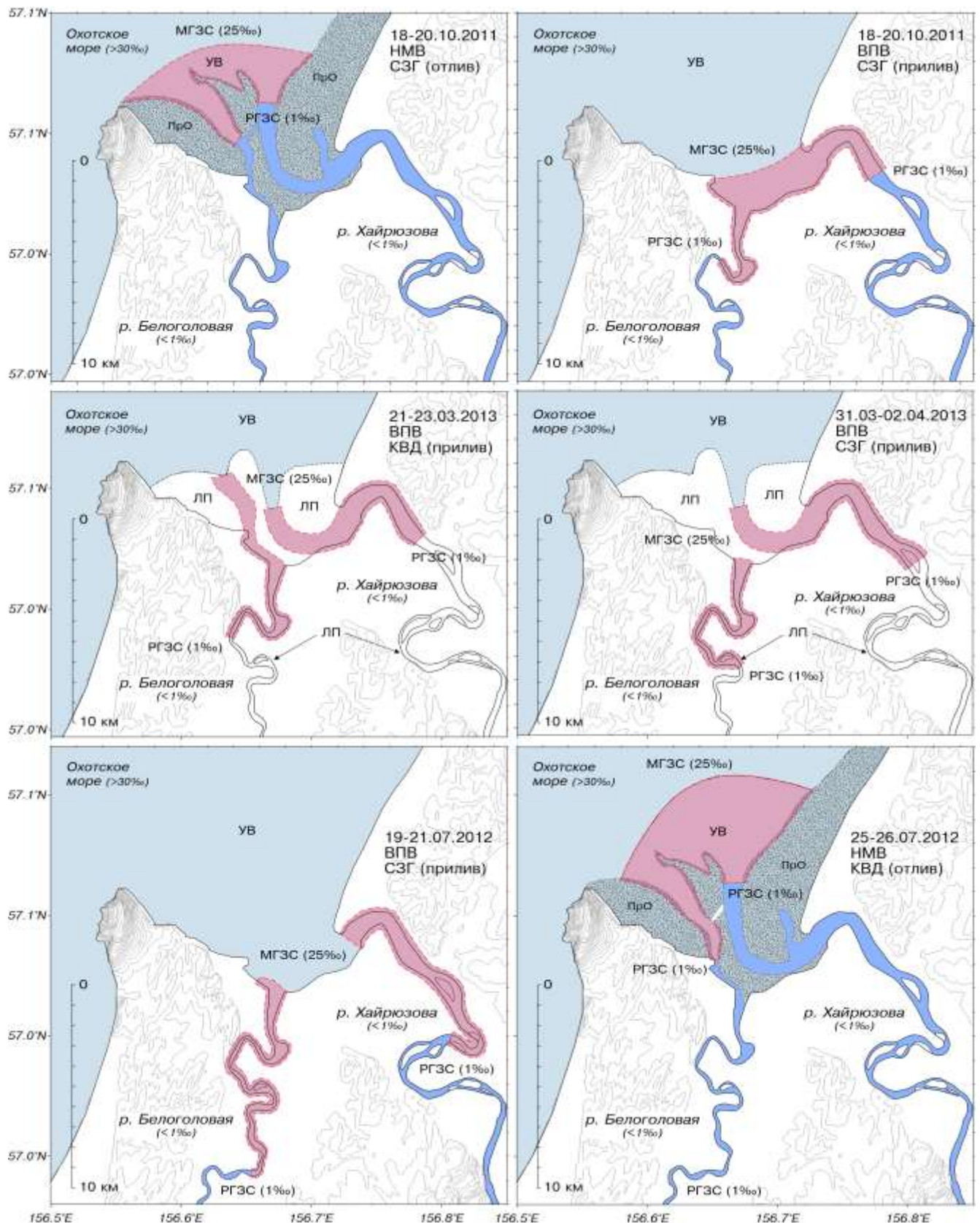


Рис. 3.43. Примеры расположения зоны смешения (ЗС) в макроприливном воронкообразном эстуарии рек Хайрюзова и Белоголовая в различные сезоны 2011–2013 гг. Условные обозначения: МГЗС – условно-морская граница ЗС по предельному положению изогалины 25‰ в поверхностном горизонте; РГЗС – условно-речная граница ЗС по предельному положению изогалины 1‰ в придонном горизонте; УВ – устьевое взморье; ПрО – приливная осушка; ЛП – ледяной покров; ВПВ – высокие полные воды; НМВ – низкие малые воды; СЗГ – сизигийный прилив; КВД – квадратурный прилив (по: Горин и др., 2012; Коваль и др., 2012; Горин, Коваль, 2014).

«лимнической» экологической зоны (например, в кутовых частях Ичинской или Крутогоровской лагун, а также в оз. Большое в эстуарии р. Большая, рис. 3.35).

В целом наши исследования показали, что в эстуариях Камчатки 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 воды¹⁷; а также экстремальные ледовые условия (см. табл. 3.5). В мезо- и микроприливных лагунно-руслowych и лагунно-лиманых эстуариях основными внешними факторами являются сильная изменчивость солености и температуры воды, а в лагунно-озерных – низкое содержание растворенного кислорода, наличие сероводорода и устойчивая стратификация. В морских эстуариях на состав и распределение водной биоты в наибольшей степени влияет вертикальная стратификация вод, 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.

Таблица 3.5. Основные абиотические факторы, определяющие среду обитания водных сообществ в эстуариях Камчатки различных гидролого-морфологических типов.

Тип	Подтип	Микроприливные ($\Delta H < 2$ м)	Мезоприливные ($2 \leq \Delta H < 4$ м)	Макроприливные ($4 \leq \Delta H < 6$ м)	Гиперприливные ($\Delta H \geq 6$ м)
Русловые	с устьевым расширением (воронкообразные)			глубина, волнение, течения, соленость, температура, мутность, осадконакопление, ледовая экзарация	
	лагунно-русловые	течения, соленость, температура	глубина, течения, соленость, температура		
Лагунные	лагунно-озерные	соленость, температура, кислород, сероводород, эвтрофикация			
	лагунно-лиманые	волнение, течения, соленость, температура		глубина, волнение, течения, соленость, температура, мутность, осадконакопление	
	собственно лагунные	волнение, соленость, температура			
Морские	собственно морские	глубина, волнение, течения, соленость, температура			
	фьордовые				

¹⁷ – Например, в эстуарии рек Пенжина и Таловка скорости течений могут достигать более 1–1,5 м/с, а мутность воды превышать 1000 NTU (Горин и др., 2015; Коваль и др., 2015а, 2017).

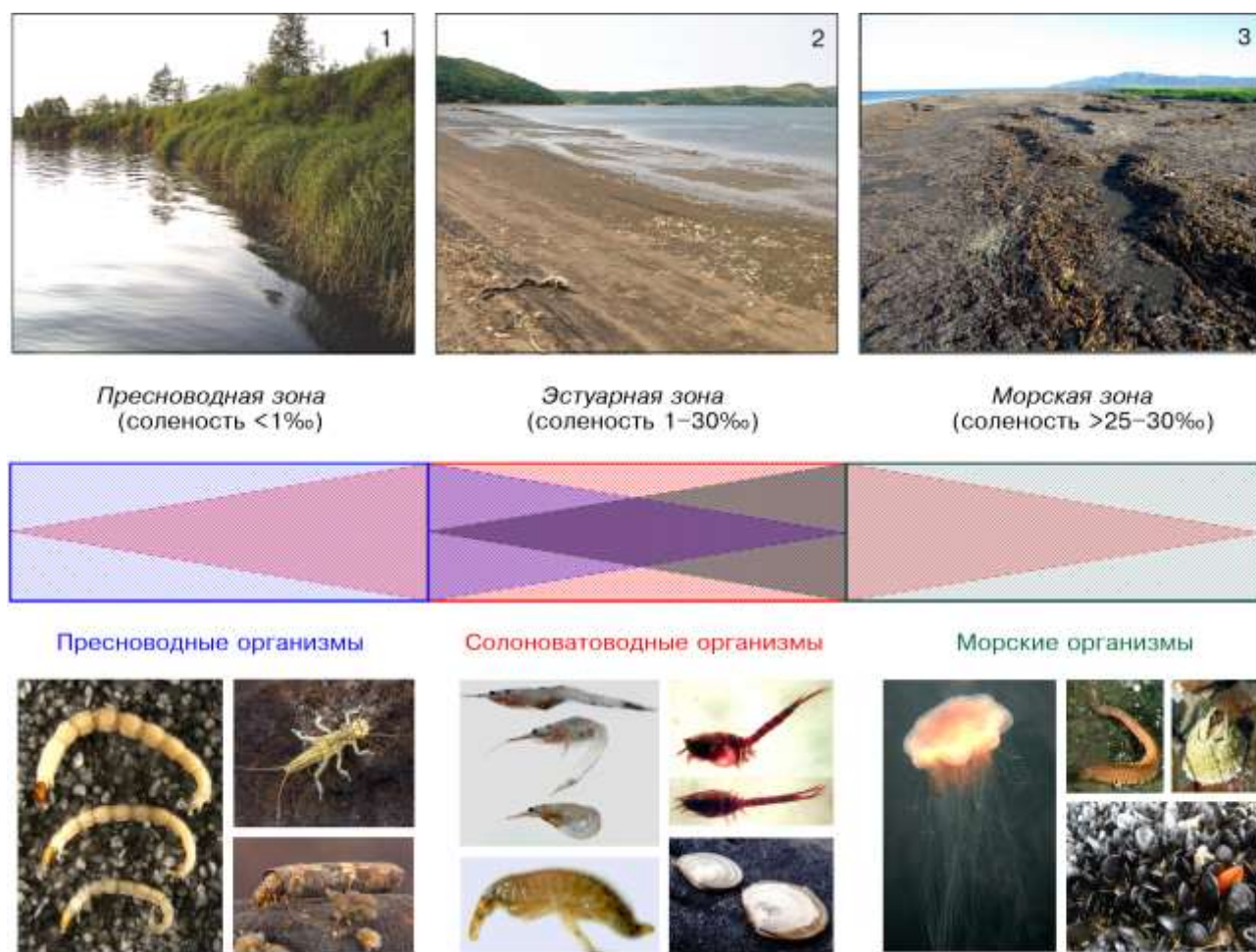


Рис. 3.44. Обобщенная схема распределения пресноводных, солоноватоводных и морских видов живых организмов в различных гидролого-экологических зонах камчатских эстуариев (1 – р. Белоголовая; 2 – р. Вывенка; 3 – лаг. Легунмун).

Состав биоты в эстуариях рек Камчатки, как и в других приливных эстуариях мира, может формироваться из представителей различных сообществ: пресноводных, солоноватоводных и морских (рис. 3.44). Несмотря на то, что границы между отдельными гидролого-экологическими зонами внутри камчатских эстуариев зачастую сильно размыты, между ними все же существуют заметные различия в комплексе доминирующих видов. Так, в пресноводной гидролого-экологической зоне, там, где соленость воды не превышает 1‰, основу сообщества гидробионтов формирует пресноводный комплекс видов. В морской части эстуариев (с преобладающей соленостью 25–30‰ и выше) доминируют в основном эвригалинные прибрежно-морские неритические виды. В пределах зоны смешения (эстуарная гидролого-экологическая зона) состав водного населения может иметь смешанный характер, однако по численности и биомассе здесь преобладают эврибионтные солоноватоводные виды живых организмов.

ГЛАВА 4. ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РЫБ КАМЧАТСКИХ ЭСТУАРИЕВ

Поскольку состав эстуарной ихтиофауны (как и сообществ других водных организмов) может формироваться из рыб различных базовых экологических групп (пресноводных, проходных, морских, собственно эстуарных) (см. раздел 1.5), для общей характеристики рыбного населения эстуариев отдельного географического региона необходимо прежде всего иметь общее представление о региональных особенностях его фауны (Wallace et al., 1984a; Harrison, Whitfield, 2022).

4.1. Региональные особенности ихтиофауны и состав эстуарных ихтиоценов

По оценкам разных систематиков, пресноводная ихтиофауна п-ова Камчатка включает от 1 до 3 видов рыбообразных (круглоротых) и от 23 до 33 видов рыб из 12 семейств¹⁸ (Берг, 1932, 1948; Остроумов, 1962; Куренков, 1965, 1984; Черешнев, 1996а, б, 1998; Черешнев и др., 2001а, 2002; Атлас..., 2003; Токранов, 2012; Атлас-определитель..., 2015). В целом считается, что пресноводный ихтиокомплекс этого региона отличается обедненным видовым составом, а его разнообразие в 1,5–2 раза ниже, чем на материковом побережье Охотского моря и в Корее. Причем в реках Камчатки преобладают толерантные к соленым водам (т.е. эвригалинные) и проходные виды рыб, а роль истинно пресноводных (стеногалинных) видов минимальна. Встречаются они главным образом в пресноводных водоемах северной (материковой) части Камчатского края, а на п-ове Камчатка не имеют сплошных ареалов (Черешнев, 1996а, 1998; Атлас-определитель..., 2015; Коваль и др., 2018б).

Собственно морская ихтиофауна прикамчатских вод значительно более разнообразна и, по некоторым оценкам, насчитывает 2–3 вида круглоротых и ~480 видов и подвидов рыб, относящихся к 3 классам, 20 отрядам и 63 семействам¹⁹, подавляющее большинство из которых – типично морские (стеногалинные) виды (Шмидт, 1904, 1950; Солдатов, Линдберг, 1930; Таранец, 1937; Виноградов, 1947; Борец, 2000; Шейко, Федоров, 2000; Токранов и др., 2005; Датский, Андронов, 2007; Парин и др., 2014; Тупоногов, Кодолов, 2014; Шунтов, 2022; Rendahl, 1931). В связи с особенностями географического положения Камчатского края, видовой состав

¹⁸ – Такие различия в оценках таксономического состава пресноводной ихтиофауны Камчатки обусловлены прежде всего тем, что присутствие в ее составе некоторых пресноводных рыб до сих пор остается дискуссионным. Так, до сих пор до конца не выяснен таксономический статус нескольких видов миног сем. *Petromyzontidae* (Кучерявый, 2008, 2014), отдельных видов жилых пресноводных сигов р. *Coregonus* (Черешнев и др., 2002; Коваль и др., 2015б; Шестаков, 2018), а также эндемичных популяций вторичнопресноводных видов гольцов р. *Salvelinus* (Есин, Маркевич, 2017) (подробнее см. разд. 5.2.3 ниже).

¹⁹ – Такое количество, конечно же, не является окончательным, поскольку видовые списки морских рыб прикамчатских вод постоянно уточняются. Это связано с новыми находками (в том числе описанием новых видов, обычно редких и имеющих ограниченную численность), а также с таксономическими ревизиями, когда одни виды «закрываются», а другие, напротив, вычлениаются из «сборных» таксонов.

рыб, обитающих в прикамчатских морских водах (как и в случае с пресноводными рыбами), также различен. Состав морской ихтиофауны здесь включает не только характерные для умеренных и арктических вод виды рыб, большая часть жизни и размножение которых проходит в данном районе, но и сравнительно тепловодные, обычно размножающиеся южнее, но появление которых у берегов Камчатки возможно в периоды потеплений (Линдберг, 1935; Панин, 1936; Григорьев, 2007; Токранов, 2015; Токранов, Орлов, 2015; Токранов, Шейко, 2015). Поэтому наибольшее видовое разнообразие морской ихтиофауны свойственно для вод, омывающих южную оконечность п-ова Камчатка и близлежащих Курильских островов (Виноградов, 1947; Федоров, Парин, 1998; Борец, 2000; Григорьев, Седова, 2014, 2020). Более северные акватории, примыкающие к Арктическому бассейну, значительно беднее в отношении видового состава морской ихтиофауны (Токранов, 2020а). Это соответствует давно известным закономерностям, что увеличение видового разнообразия биологических сообществ (в том числе ихтиофауны прибрежной зоны) происходит от высоких широт к низким (Rohde, 1992; Blaber, 2000).

Что касается рыбного населения эстуариев, то результаты наших полевых исследований, а также анализ всех имеющихся литературных данных о встречаемости различных видов рыбообразных и рыб в отдельных эстуариях Камчатки свидетельствуют, что максимальное таксономическое (1 вид круглоротых и около 81 вид рыб) и экологическое разнообразие ихтиофауны отмечено в Авачинской губе, которая представляет собой крупнейший и наиболее охваченный фаунистическими исследованиями морской эстуарий этого региона (Гребницкий, 1880; Попов, 1935; Виноградов, 1949а, б; Матюшин, 1982, 1989; Василец и др., 1998; Транбенкова, 1999; Токранов и др., 2000; Максименков, 2007; Токранов, Шейко, 2002, 2015; Токранов, Мурашева, 2017, 2018а, 2021; Саушкина, 2019; Роров, 1933). Причем из всех представителей ихтиофауны, указанных для этого эстуария, только 1 вид круглоротых и 13 видов рыб (в сумме 17%) по степени толерантности к солености и типу жизненного цикла можно отнести к эвригалинным проходным видам (рис. 4.1, табл. 4.1). Остальные 67 видов (82%) – это морские рыбы, примерно половина из которых (39–40 видов, или ≈ 47 –48%) являются представителями прибрежного ихтиоценоза и обитают главным образом в «морской» части эстуария, т.е. в зоне эпизодического опреснения или за ее пределами (в основном на литорали и в сублиторали, реже в пелагиали) (Попов, 1935; Виноградов, 1949а; Матюшин, 1982, 1989; Токранов, Мурашева, 2017, 2018а, б, 2021; Токранов, 2020а, б). Видимо, поэтому в других эстуариях Камчатки эти же виды рыб отмечены не были. К примеру, в значительно меньшем по размерам морском эстуарии фьордового типа бух. Вилучинская, который расположен всего лишь в 30 км южнее Авачинской губы по побережью Камчатки (рис. 4.1), всего было зарегистрировано 20 видов рыб, из которых половина (10 видов, или 50%) относились к прибрежным морским, а остальные были проходными (наши данные, 2019 г.).

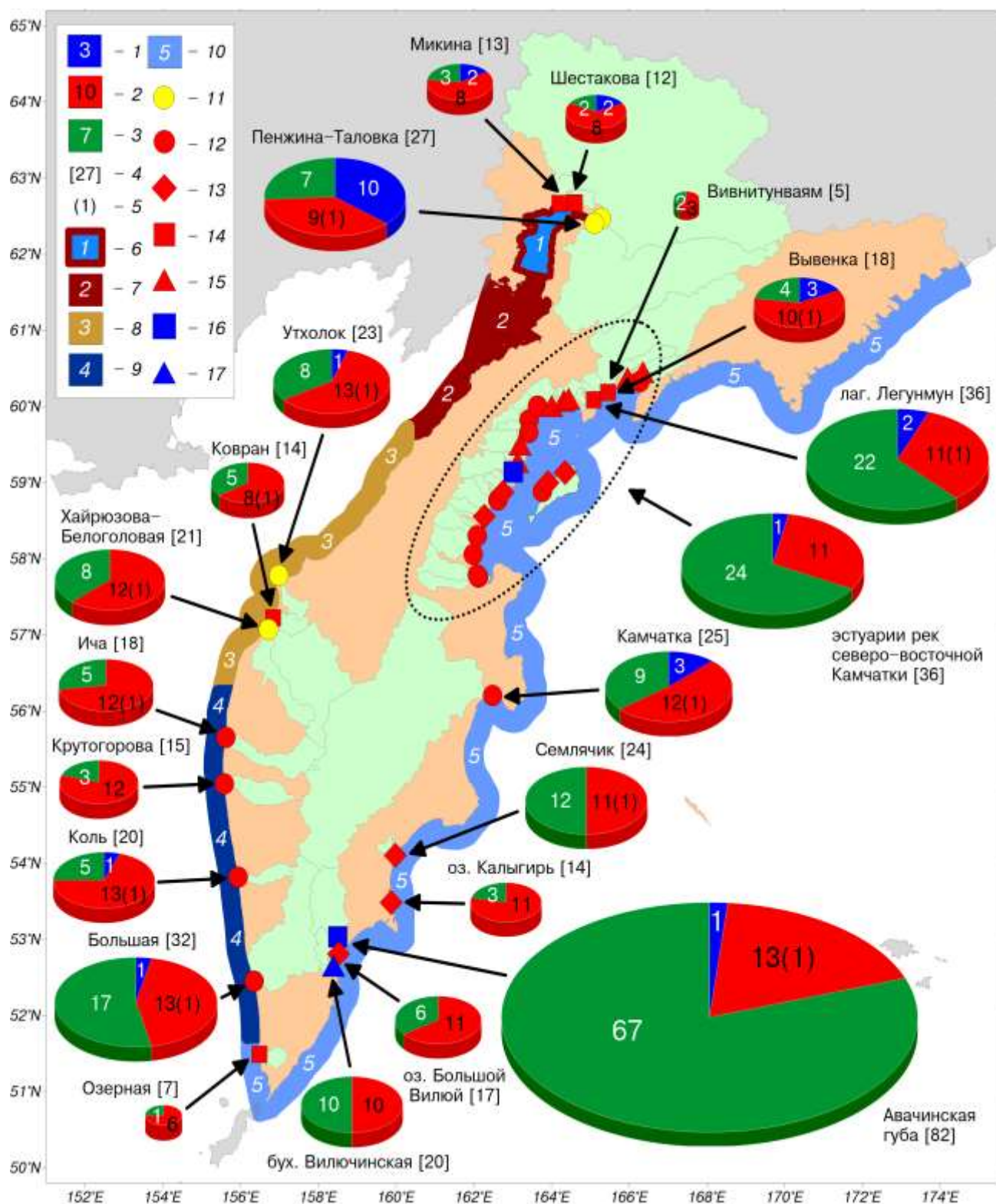


Рис. 4.1. Общее количество видов круглоротых и рыб различных экологических групп, отмеченных в отдельных эстуариях Камчатки. Условные обозначения в легенде: Экологические группы: 1 – пресноводные; 2 – проходные; 3 – морские; 4 – общее число представителей ихтиофауны, зарегистрированных в эстуарии; 5 – число видов круглоротых; цифрами на циклограммах указано число видов данной экологической группы; пропорции каждой циклограммы соответствуют общему числу видов, зарегистрированных в данном эстуарии; ссылки на источники данных представлены в тексте. 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-лиманные; 15 – собственно лагунные; 16 – собственно морские; 17 – морские фьорды.

Таблица 4.1. Список видов круглоротых и рыб различных экологических групп, отмеченных в эстуариях Камчатки.

№	Вид	Русское название	Экологическая группа, биотоп обитания*	Глубина обитания в море, м*	Характеристика обилия*1	Встречаемость в отдельных эстуариях ²
I. Petromyzontidae (Миноговые)						
1	<i>Lethenteron camtschaticum</i> (Tilesius, 1811)	Тихоокеанская минога	Проходной эпипелагический	0–50	ОБ	ПТ, УТ, КВ, ХБ, ИЧ, КО, БО, АГ, СМ, КА, ЛП, ВВ
II. Lamnidae (Сельдевые акулы)						
2	<i>Lamna ditropis</i> Hubbs et Follett, 1947	Тихоокеанская сельдевая акула	Морской эпипелагический	0–650	ОБ	АГ
III. Acipenseridae (Осетровые)						
3	<i>Acipenser medirostris</i> Ayres, 1854	Тихоокеанский осетр	Проходной сублиторальный	0–80	СЛ	КА
4	<i>Huso dauricus</i> (Georgi, 1775)	Калуга	Проходной неритический	0–50	СЛ	ПЛ, ХБ, БО
IV. Engraulidae (Анчоусовые)						
5	<i>Engraulis japonicus</i> Temminck et Schlegel, 1846	Японский анчоус	Морской неритический	0–400	РД	АГ
V. Clupeidae (Сельдевые)						
6	<i>Clupea pallasii</i> Valenciennes, 1847	Тихоокеанская сельдь	Морской неритический	0–250	МН	ПТ, БО, БВ, ВЛ, АГ, КГ, СМ, КА, СВ, ЛП
VI. Alosidae (Пузанковые)						
7	<i>Sardinops melanostictus</i> (Temminck et Schlegel, 1846)	Дальневосточная сардина	Морской неритический	0–150	РД	АГ
VII. Cyprinidae (Карповые)						
8	<i>Carassius gibelio</i> (Bloch, 1782)	Серебрянный карась	Пресноводный озерно-речной	–	МН	КА, АГ
9	<i>Cyprinus rubrofasciatus</i> Lacépède, 1803	Амурский сазан	Пресноводный озерный	–	ОБ	КА
VIII. Leuciscidae (Ельцовые)						
10	<i>Phoxinus phoxinus</i> (Linnaeus, 1758)	Речной гольян	Пресноводный, преимущественно речной и ручьевой	–	ОБ	ПТ
IX. Esocidae (Щуковые)						
11	<i>Esox lucius</i> Linnaeus, 1758	Обыкновенная щука	Пресноводный озерно-речной	–	ОБ	ПТ
X. Salmonidae (Лососевые)						
12	<i>Coregonus pidschian</i> (Gmelin, 1789)	Сиг-пыжьян	Пресноводный озерно-речной	–	ОБ	ПТ
13	<i>C. nasus</i> (Pallas, 1776)	Чир	Пресноводный озерно-речной и полупроходной	–	РД	ПТ
14	<i>C. subautumnalis</i> Kaganowsky, 1932	Пенжинский омуль	Пресноводный озерно-речной и полупроходной	–	РД	ПТ
15	<i>C. sardinella</i> Valenciennes, 1848	Сибирская ряпушка	Пресноводный озерно-речной и полупроходной	–	РД	ПТ
16	<i>Prosopium cylindraceum</i> (Pennant, 1784)	Обыкновенный валец	Пресноводный речной	–	ОБ	ПТ, СВ, ВВ

17	<i>Thymallus mertensii</i> Valenciennes, 1848	Камчатский хариус	Пресноводный речной	–	ОБ	МИ, ШС, ПТ, КА, ЛГ, ВВ МИ, ШС, ПТ, УТ, КВ, ХБ, ИЧ, КР, КО, БО, ОЗ, БВ, ВЛ, АГ, КГ, СМ, КА, СВ, ЛГ, ВВ, ВИ МИ, ШС, ПТ, УТ, КВ, ХБ, ИЧ, КР, КО, БО, ОЗ, БВ, ВЛ, АГ, КГ, СМ, КА, СВ, ЛГ, ВВ, ВИ УТ, ХБ, ИЧ, КР, КО, БО, ОЗ, БВ, ВЛ, АГ, КГ, СМ, КА, СВ, ЛГ, ВВ
18	<i>Oncorhynchus gorbuscha</i> (Walbaum, 1792)	Горбуша	Проходной эпипелагический	0–250	МН	МИ, ШС, ПТ, УТ, КВ, ХБ, ИЧ, КР, КО, БО, ОЗ, БВ, ВЛ, АГ, КГ, СМ, КА, СВ, ЛГ, ВВ, ВИ МИ, ШС, ПТ, УТ, КВ, ХБ, ИЧ, КР, КО, БО, ОЗ, БВ, ВЛ, АГ, КГ, СМ, КА, СВ, ЛГ, ВВ, ВИ УТ, ХБ, ИЧ, КР, КО, БО, ОЗ, БВ, ВЛ, АГ, КГ, СМ, КА, СВ, ЛГ, ВВ
19	<i>O. keta</i> (Walbaum, 1792)	Кета	Проходной эпипелагический	0–250	МН	МИ, ШС, ПТ, УТ, КВ, ХБ, ИЧ, КР, КО, БО, ОЗ, БВ, ВЛ, АГ, КГ, СМ, КА, СВ, ЛГ, ВВ, ВИ УТ, ХБ, ИЧ, КР, КО, БО, ОЗ, БВ, ВЛ, АГ, КГ, СМ, КА, СВ, ЛГ, ВВ
20	<i>O. nerka</i> (Walbaum, 1792)	Нерка	Проходной эпипелагический и пресноводный озерный	0–250	МН	МИ, ШС, ПТ, УТ, КВ, ХБ, ИЧ, КР, КО, БО, ОЗ, БВ, ВЛ, АГ, КГ, СМ, КА, СВ, ЛГ, ВВ, ВИ УТ, ХБ, ИЧ, КР, КО, БО, ОЗ, БВ, ВЛ, АГ, КГ, СМ, КА, СВ, ЛГ, ВВ
21	<i>O. kisutch</i> (Walbaum, 1792)	Кижуч	Проходной эпипелагический и пресноводный озерный	0–250	МН	МИ, ШС, ПТ, УТ, КВ, ХБ, ИЧ, КР, КО, БО, ОЗ, БВ, ВЛ, АГ, КГ, СМ, КА, СВ, ЛГ, ВВ, ВИ УТ, ХБ, ИЧ, КР, КО, БО, ОЗ, БВ, ВЛ, АГ, КГ, СМ, КА, СВ, ЛГ, ВВ
22	<i>O. tshawytscha</i> (Walbaum, 1792)	Чавыча	Проходной эпипелагический	0–250	ОБ	МИ, ШС, ПТ, УТ, КВ, ХБ, ИЧ, КР, КО, БО, ОЗ, БВ, ВЛ, АГ, КГ, СМ, КА, СВ, ЛГ, ВВ, ВИ УТ, ХБ, ИЧ, КР, КО, БО, ОЗ, БВ, ВЛ, АГ, КГ, СМ, КА, СВ, ЛГ, ВВ
23	<i>O. masou</i> (Brevoort, 1856)	Сима	Проходной эпипелагический	0–200	РД	УТ, КО, БО, АГ УТ, ХБ, ИЧ, КР, КО, БО, АГ, КА
24	<i>Parasalmo mykiss</i> (Walbaum, 1792)	Камчатская сёмга	Проходной эпипелагический	0–200	РД	УТ, ХБ, ИЧ, КР, КО, БО, АГ, КА
25	<i>Salvelinus malma</i> (Walbaum, 1792)	Мальма	Проходной эпипелагический и пресноводный озерно-речной	0–200	МН	МИ, ШС, ПТ, УТ, КВ, ХБ, ИЧ, КР, КО, БО, ОЗ, БВ, ВЛ, АГ, КГ, СМ, КА, СВ, ЛГ, ВВ, ВИ МИ, ШС, ПТ, УТ, КВ, ХБ, ИЧ, КР, КО, БО, БВ, ВЛ, АГ, КГ, СМ, КА, СВ, ЛГ
26	<i>S. leucomaenis</i> (Pallas, 1814)	Кунджа	Проходной неритический и пресноводный речной	0–50	МН	МИ, ШС, ПТ, УТ, КВ, ХБ, ИЧ, КР, КО, БО, БВ, ВЛ, АГ, КГ, СМ, КА, СВ, ЛГ
27	<i>S. levanidovi</i> Chereshevnev, Skopetz et Gudkov, 1989	Голец Леванидова	Проходной неритический	0–50	РД	МИ, ШС, ПТ
28	<i>S. albus</i> Glubokovsky, 1977	Белый голец	Проходной неритический и пресноводный озерно-речной	0–50	СЛ	КА
XI. Osmeridae (Корюшковые)						
29	<i>Hypomesus olidus</i> (Pallas, 1814)	Малоротая корюшка	Проходной и пресноводный озерно-речной	–	МН	МИ, ШС, ПТ, УТ, КВ, ХБ, ИЧ, КР, КО, БО, БВ, ВЛ, АГ, КГ, СМ, КА, СВ, ЛГ, ВВ
30	<i>H. japonicus</i> (Brevoort, 1856)	Морская малоротая корюшка	Морской неритический	0–50	ОБ	УТ, ИЧ, АГ, КА, СВ, ЛГ
31	<i>Mallotus catervarius</i> (Pennant, 1784)	Тихоокеанская мойва	Морской неритический	0–400	МН	ПТ, УТ, КО, БО, БВ, АГ, СМ, КА, СВ, ЛГ
32	<i>Osmerus dentex</i> Steindachner et Kner, 1870	Зубатая корюшка	Проходной неритический	0–290	МН	МИ, ШС, ПТ, УТ, КВ, ХБ, ИЧ, КР, КО, БО, БВ, ВЛ, АГ, КГ, СМ, КА, СВ, ЛГ, ВВ

XII. Lotidae (Налимовые)		Пресноводный озерно-речной		–	ОБ	ПТ, ВВ
33	<i>Lota lota</i> Hubbs, Schultz, 1941	Налим	XIII. Gadidae (Тресковые)			
34	<i>Eleginus gracilis</i> (Tilesius, 1810)	Дальневосточная навага	Морской элиторальный	0–300	МН	МИ, ШС, ПТ, УТ, КВ, ХБ, ИЧ, КО, БО, БВ, ВЛ, АГ, КГ, СМ, КА, СВ, ЛГ, ВВ
35	<i>Gadus macrocephalus</i> Tilesius, 1810	Тихоокеанская треска	Морской элиторальный	0–1280	МН	АГ, СМ, СВ, ЛГ
36	<i>G. chalcogrammus</i> Pallas, 1814	Тихоокеанский минтай	Морской элиторальный	0–1280	МН	БО, БВ, АГ, СВ, ЛГ
XIV. Pleuronectidae (Камбаловые)						
37	<i>Hippoglossoides elassodon</i> Jordan et Gilbert, 1880	Узкозубая палтусовидная камбала	Морской элиторальный	0–1050	МН	АГ
38	<i>H. robustus</i> (Gill et Townsend, 1897)	Северная палтусовидная камбала	Морской элиторальный	2–425	ОБ	АГ
39	<i>Hippoglossus stenolepis</i> Schmidt, 1904	Белокорый палтус	Морской элиторальный	0–1200	МН	АГ, СВ, ЛГ
40	<i>Lepidopsetta polyxystra</i> Orr et Matarese, 2000	Северная двухлинейная камбала	Морской элиторальный	0–700	МН	АГ
41	<i>Limanda aspera</i> (Pallas, 1814)	Желтоперая камбала	Морской элиторальный	0–600	МН	МИ, ПТ, КВ, ХБ, БО, АГ, СМ, КА, ЛГ
42	<i>L. sakhalinensis</i> (Hubbs, 1915)	Сахалинская камбала	Морской элиторальный	10–360	МН	АГ
43	<i>Liopsetta glacialis</i> (Pallas, 1776)	Полярная камбала	Морской сублиторальный	0–90	МН	УТ, КВ, ХБ, ИЧ, КР, КО, БВ, БО, АГ, СВ, ЛГ, ВВ
44	<i>Platichthys stellatus</i> (Pallas, 1787)	Звездчатая камбала	Морской сублиторальный	0–375	МН	УТ, КВ, ХБ, ИЧ, КР, КО, БО, ОЗ, БВ, ВЛ, АГ, КГ, СМ, КА, СВ, ЛГ, ВВ, ВИ
45	<i>Pleuronectes quadriuberculatus</i> (Pallas, 1814)	Четырехбугорчатая камбала	Морской элиторальный	0–600	МН	БО, АГ, СМ, КА
XV. Sebastidae (Морские окуни)						
46	<i>Sebastes</i> gen. sp.	Морской окунь	Морской мезобентальный	0→1000	МН	АГ
XVI. Gasterosteidae (Колюшковые)						
47	<i>Gasterosteus aculeatus</i> Linnaeus, 1758	Трехиглая колюшка	Проходной неритический и пресноводный озерно-речной	0–100	МН	ПТ, УТ, КВ, ХБ, ИЧ, КР, КО, БО, ОЗ, БВ, ВЛ, АГ, КГ, СМ, КА, СВ, ЛГ, ВВ
48	<i>Pungitius pungitius</i> Linnaeus, 1758	Девятииглая колюшка	Проходной и пресноводный озерно-речной	–	МН	МИ, ШС, ПТ, УТ, КВ, ХБ, ИЧ, КР, КО, БО, ВЛ, АГ, КГ, СМ, КА, СВ, ЛГ, ВВ
49	<i>P. sinensis</i> (Guichenot, 1869)	Амурская колюшка	Пресноводный озерно-речной и полупроходной	–	РД	УТ, КО, БО
XVII. Hexagrammidae (Терпуговые)						
50	<i>Hexagrammos lagocephalus</i> (Pallas, 1810)	Зайцеголовый терпуг	Морской элиторальный	0–596	МН	АГ, СВ, ЛГ

51	<i>H. octogrammus</i> (Pallas, 1814)	Бурый терпуг	Морской сублиторальный	0-200	МН	АГ, СВ, ЛГ
52	<i>H. stelleri</i> Jordan, 1884	Пятнистый терпуг	Морской элиторальный	0-200	МН	ХБ, ВЛ, АГ, СМ, СВ, ЛГ
53	<i>Pleurogrammus monopterygius</i> (Pallas, 1810)	Северный одноперый терпуг	Морской элиторальный	0-504	МН	АГ
XVIII. Cottidae (Рогатковые)						
54	<i>Cottus cf. poecilopus</i> Heckel, 1837	Пестроногий подкаменщик	Пресноводный озерно-речной	–	ОБ	МИ, ШС, ПТ, ЛГ, ВВ
55	<i>Artedius ochotensis</i> Gilbert et Burke, 1912	Усатый крякорог	Морской сублиторальный	4-100	ОБ	АГ
56	<i>Enophrys diceraus</i> (Pallas, 1787)	Двурогий бычок	Морской элиторальный	0-350	ОБ	АГ
57	<i>Gymnoscaphus detrisus</i> Gilbert et Burke, 1912	Шлемоносный охотский бычок	Морской элиторальный	15-450	МН	АГ
58	<i>G. pistilliger</i> (Pallas, 1814)	Нитчатый шлемоносец	Морской сублиторальный	0-325	МН	АГ
59	<i>Hemilepidotus gilberti</i> Jordan et Starks, 1904	Пестрый получешуйник	Морской элиторальный	0-604	МН	АГ
60	<i>H. hemilepidotus</i> (Tilesius, 1811)	Пятнистый получешуйник	Морской элиторальный	0-255	РД	АГ
61	<i>Megalocottus platycephalus</i> (Pallas, 1814)	Плоскоголовая широколобка	Морской сублиторальный	0-40	МН	МИ, ШС, ПТ, КВ, ХБ, ИЧ, КР, КО, БО, БВ, ВЛ, АГ, СМ, КА, СВ, ЛГ, ВВ, ВИ
62	<i>Microcottus sellaris</i> (Gilbert, 1896)	Седловидный бычок	Морской литоральный	0-50	ОБ	АГ, СВ
63	<i>Myoxocephalus jaok</i> (Cuvier, 1829)	Керчак-яок	Морской элиторальный	0-680	МН	УТ, БО, БВ, АГ, СВ
64	<i>M. polyacanthocephalus</i> (Pallas, 1814)	Многоиглый керчак	Морской элиторальный	0-775	МН	АГ, СВ, ЛГ
65	<i>M. stelleri</i> (Tilesius, 1811)	Мраморный керчак	Морской сублиторальный	0-60	МН	АГ, СМ, СВ, ЛГ
66	<i>M. brandtii</i> (Steindachner, 1867)	Белопятнистый керчак	Морской сублиторальный	0-140	ОБ	АГ
67	<i>Porocottus camtschaticus</i> Schmidt, 1916	Камчатский бахромчатый бычок	Морской сублиторальный	0-40	ОБ	АГ
68	<i>Triglops pingelii</i> Reinhardt, 1837	Остроносый триглопс	Морской элиторальный	5-745	МН	АГ
XIX. Psychrolutidae (Психролотовые)						
69	<i>Psychrolutes paradoxus</i> Gunther, 1861	Мягкий психролут	Морской элиторальный	0-1100	РД	АГ
XX. Agonidae (Личичковые)						
70	<i>Blepias bilobus</i> Cuvier, 1829	Двулопастной бычок	Морской элиторальный	0-250	ОБ	АГ
71	<i>B. cirrhosus</i> (Pallas, 1814)	Усатый бычок	Морской элиторальный	0-150	ОБ	БО, АГ
72	<i>Hemitripterus villosus</i> (Pallas, 1814)	Бычок-ворон	Морской сублиторальный	0-540	ОБ	АГ
73	<i>Nautichthys pribilovius</i> (Jordan et Gilbert, 1898)	Короткошпильный бычок	Морской элиторальный	2-422	РД	АГ
74	<i>Hypsagonus quadricornis</i> (Valenciennes, 1829)	Северный гипсагон	Морской элиторальный	0-452	ОБ	АГ
75	<i>Ocella dodecaedron</i> (Tilesius, 1813)	Двенадцатигранная лисичка	Морской сублиторальный	0-92	ОБ	ПТ, УТ, ХБ, БО, АГ, СМ, СВ, ЛГ
76	<i>Pallasina aix</i> Starks, 1896	Игловидная лисичка	Морской сублиторальный	0-105	ОБ	БО, ВЛ, АГ, СВ
77	<i>Podothecus accipenserinus</i> (Tilesius, 1813)	Многоусая лисичка	Морской элиторальный	15-710	МН	АГ

78	<i>P. sturroides</i> (Guichenot, 1869)	Дальневосточная лисичка	Морской элиторальный	8–432	МН	АГ
79	<i>Apotocyclus ventricosus</i> (Pallas, 1769)	XXI. Cycloptoridae (Круглоперовые)	Морской элиторальный	0–1700	МН	АГ, БВ
80	<i>Eumicrotremus orbis</i> (Gunther, 1861)	Рыба-лягушка Шаровидный круглопер	Морской элиторальный	0–575	ОБ	АГ
81	<i>Liparis calliodon</i> (Pallas, 1814)	XXII. Liparidae (Липаровые)	Морской элиторальный	0–20	ОБ	АГ
82	<i>L. brashnikovi</i> Soldatov, 1930	Трехзубый липарис	Морской элиторальный	0–106	РД	АГ
83	<i>L. cyclopus</i> (Pallas, 1769)	Липарис Бражников	Морской элиторальный	0–183	ОБ	АГ
84	<i>L. latifrons</i> Schmidt, 1950	Круглоперый липарис	Морской элиторальный	10–360	ОБ	АГ
85	<i>L. miostoma</i> Matsubara et Iwai, 1954	Продольно-полосатый липарис	Морской элиторальный	0–10	РД	АГ
86	<i>L. schantarensis</i> (Lindberg et Dulkeit, 1929)	Малоротый липарис	Морской элиторальный	0–16	ОБ	АГ
87	<i>Zoarces elongatus</i> Kner, 1868	Шантарский липарис	Морской элиторальный	0–50	ОБ	ПТ, УТ
88	<i>Anarhichas orientalis</i> Pallas, 1814	XXIII. Zoarcidae (Бельдюговые)	Морской элиторальный	0–100	РД	АГ
89	<i>Alectrias alectrolophus</i> (Pallas, 1814)	Восточная бельдюга	Морской элиторальный	0–100	МН	БВ, АГ
90	<i>Stichaeus punctatus</i> (Fabricius, 1780)	XXIV. Anarhichadidae (Зубатковые)	Морской элиторальный	0–100	ОБ	БВ, БВ
91	<i>Acantholumpenus mackayi</i> (Gilbert, 1896)	Восточная зубатка	Морской элиторальный	0–150	ОБ	ХБ, БО, АГ, СВ, ЛГ
92	<i>Lumpenus fabricii</i> (Valenciennes, 1836)	XXV. Stichaeidae (Стихеевые)	Морской элиторальный	0–235	РД	АГ
93	<i>L. sagitta</i> Wilimovsky, 1956	Морской петушок	Морской элиторальный	0–425	МН	АГ, СВ, ЛГ
94	<i>Opisthocentrus ocellatus</i> (Tilesius, 1811)	Пятнистый стихей	Морской элиторальный	0–335	ОБ	АГ, СВ, ЛГ
95	<i>Pholis fasciata</i> (Bloch et Schneider, 1801)	XXVI. Lumpenidae (Люмпеновые)	Морской элиторальный	0–94	ОБ	АГ
96	<i>Rhodomenichthys dolichogaster</i> (Pallas, 1814)	Колочий люмпен	Морской элиторальный	0–148	МН	АГ, СВ, ЛГ
97	<i>Ptilichthys goodei</i> Bean, 1881	Люмпен Фабриция	Морской элиторальный	35–380	ОБ	АГ
98	<i>Bathymaster signatus</i> Cope, 1873	Стреловидный люмпен	Морской элиторальный	0–250	МН	БО, БВ, АГ, СМ
99	<i>Trichodon trichodon</i> (Tilesius, 1813)	XXVII. Opisthocentridae (Опицентровые)	Морской элиторальный	0–100	МН	БО, АГ, СВ, ЛГ
100	<i>Ammodytes hexapterus</i> Pallas, 1814	XXVIII. Pholidae (Маслоковые)	Морской элиторальный			
		Глазчатый опицентр	Морской элиторальный			
		XXIX. Ptilichthyidae (Птиличтовые)	Морской элиторальный			
		Птиличт Гуда	Морской элиторальный			
		XXX. Bathymasteridae (Батимастеровые)	Морской элиторальный			
		Серый батимастер	Морской элиторальный			
		XXXI. Trichodontidae (Волосозубовые)	Морской элиторальный			
		Обыкновенный волосозуб	Морской элиторальный			
		XXXII. Ammodutidae (Песчанковые)	Морской элиторальный			
		Тихоокеанская песчанка	Морской элиторальный			

Примечания: * – по (Шейко, Федоров, 2000); ¹МН – многочисленный; ОБ – обычный; РД – редкий; СЛ – случайный; ²МИ – Микина; ШС – Шестакова; ПТ – Пенжина-Таловка; ПЛ – Палана; УТ – Утхолок; КВ – Ковран; ХБ – Хайрюзова-Белоголовая; ИЧ – Ича; КР – Крутогорова; КО – Коля; БО – Большая; ОЗ – Озерная; БВ – бух. Вилочинская; ВЛ – оз. Большой Вилой; АГ – Авачинская губа; КГ – оз. Калгыри; СМ – Семлячик; КА – Камчатка; СВ – эстуарии северо-восточной Камчатки; ЛГ – лаг. Легунмун (р. Лингинмываем); ВВ – Вывенка; ВИ – Вивингуваам.

Во всех других эстуариях Камчатки, исследованных к настоящему времени, общее количество видов рыб также было существенно ниже, чем в Авачинской губе. Так, в трех эстуариях, расположенных в устьях крупнейших рек региона (Пенжина и Таловка, северо-западное побережье), Камчатка и Вывенка (восточное побережье), первый из которых – гиперприливной воронкообразный, а два других – микроприливные эстуарии лагунного типа (см. рис. 3.20, 3.23), всего были обнаружены 1 вид круглоротых, а также 26, 24 и 17 видов рыб соответственно (Токранов, Бугаев, 2001; Бугаев и др., 2007; Маркевич, Панфилова, 2014; Коваль и др., 2010а, в, 2015а, б, 2018б; наши данные, 2021–2024 гг.). Из морских рыб в этих эстуариях отмечено только 7 прибрежных морских видов в рр. Пенжина–Таловка, 9 видов в р. Камчатке и 4 вида в р. Вывенка (26, 36 и 22% соответственно). Поэтому основную роль в составе рыбного населения этих эстуариев играют проходные виды: 10 (37%, рр. Пенжина и Таловка), 13 (52%, р. Камчатка) и 11 (61%, р. Вывенка), а также пресноводные рыбы – 10 видов (37%, рр. Пенжина и Таловка) и по 3 вида в рр. Камчатка и Вывенка (12 и 17% соответственно), что связано с особенностями состава ихтиофауны этих рек (Бугаев и др., 2007; Коваль и др., 2015б, 2018б).

В одном из крупнейших мезоприливных лагунно-руслowych эстуариев Западной Камчатки, расположенном в устье р. Большая, были зарегистрированы 1 вид круглоротых и 31 вид рыб (Базаркин и др., 1991; Токранов, 1994; Максименков, 2007; наши данные, 2016 г.). Здесь больше половины общего числа видов приходилось на долю прибрежных морских рыб (17 видов, или 53%), остальная часть – на долю проходных (14 видов, 44%), и лишь один вид был пресноводным (3%). В других, менее крупных эстуариях Западной Камчатки, которые можно отнести к типу макроприливных воронкообразных (например, эстуарии р. Утхолок, а также рр. Хайрюзова–Белоголовая, рис. 4.1), а также к типам гипер- (рр. Шестакова и Микина), макро- (рр. Ковран, Ича, Крутогорова) и мезоприливных (р. Коль) лагунным эстуариям, общее количество видов было существенно ниже, чем в эстуарии р. Большая, и включало 1 вид круглоротых и от 12 до 22 видов рыб (в среднем 16 видов) (Павлов и др., 2009, 2016; Коваль и др., 2012, 2018б; Карпенко и др., 2016; Григорьев и др., 2020; наши данные, 2018 г.). Из них состав рыбного населения включал в основном проходные виды (8–14; в среднем 65%), а общее количество прибрежных морских рыб в этих эстуариях было в пределах от 2 до 8 видов (в среднем 27%). Пресноводные жилые рыбы (по 2 вида) были отмечены только в устьях рек Шестакова и Микина. В большинстве остальных эстуариев Западной Камчатки такие рыбы отсутствовали (рис. 4.1, табл. 4.1).

На северо-восточном побережье Камчатки, которое характеризуется небольшими приливами (см. рис. 3.12), максимальное видовое и экологическое разнообразие ихтиофауны (1 вид круглоротых и 35 видов рыб: 22 морских, 61%; 12 проходных, 33%; и 2 пресноводных, 6%) отмечено в крупном лагунно-лиманном эстуарии лаг. Легунмун (Максименков и др., 2000; наши данные, 2024 г.) (рис. 4.1). В других менее крупных эстуариях этого района (также в основном

лагунного типа), расположенных в устьях небольших рек на участке от Укинской губы до зал. Корфа (22 эстуария), а также на о. Карагинском (3 эстуария), всего было зарегистрировано от 10 до 25 различных видов рыб (суммарно для всего района – 36 видов). Из них $\approx 2/3$ (24 вида, или 67%) были морские, 11 видов (31%) – проходные, и 1 вид (2%) принадлежал к пресноводному сообществу (Карпенко, 1998; Василец и др., 1999; Максименков и др., 2000; Максименков, 2007).

Похожий состав рыбного населения (1 вид круглоротых и 23 вида рыб) отмечен и в небольшом мезоприливном лагунно-озерном эстуарии, расположенном значительно южнее по побережью Камчатки – в устье р. Семлячик (Сарычев, Сарычева, 1983а; Науменко и др., 1986). Из них ровно половина (12 видов, 50%) были прибрежными морскими рыбами, а остальные – проходными (рис. 4.1, табл. 4.1). В двух других лагунно-озерных эстуариях Юго-Восточной Камчатки с малыми приливами (оз. Большой Виллой и Калыгирь) видовое разнообразие рыб было значительно ниже. В этих водных объектах было отмечено 17 и 14 видов рыб, из которых по 11 относились к экологической группе проходных (65 и 79% соответственно) (Спаский, 1940; данные Т.В. Травиной по материалам контрольного лова в 2020–2022 гг.).

Минимальное видовое богатство из всех исследованных к настоящему моменту эстуариев Камчатского края было зарегистрировано в двух микроприливных мелководных лагунно-лиманных эстуариях р. Озерная (юго-западная часть п-ова Камчатка) и р. Вивнитунваям (зал. Корфа, Северо-Восточная Камчатка), где всего было отмечено 7 и 5 видов рыб соответственно. Из них только 1 и 2 вида соответственно были морскими, а остальные – проходными (Павлов и др., 2015; Koval et al., 2018; наши данные, 2024 г.).

Таким образом, за весь период исследований в отдельных эстуариях Камчатки в совокупности зарегистрированы 1 вид круглоротых и почти 100 видов рыб, относящихся к 69 родам и 32 семействам. Подавляющее большинство из них были морскими рыбами (порядка 70 видов, или 70%), из которых наиболее часто встречались лишь около 30 видов, т.е. менее половины (табл. 4.1). Вторыми по значению в камчатских эстуариях были проходные рыбы (15 видов, 15%)²⁰, а минимальный вклад в биологическое разнообразие вносили пресноводные жилые рыбы (13 видов, 13%), которые встречались только в отдельных эстуариях этого региона (рис. 4.1).

4.2. Состав и структура эстуарной ихтиофауны

Несмотря на то, что общее число видов рыб, которые встречаются в эстуариях, достаточно велико, не все из них следует считать представителями собственно эстуарной ихтиофауны (Blaber, 2000; Elliott et al., 2007; Whitfield, 2019, 2020; Fish..., 2022). Известно, что многие

²⁰ – В данном случае не были учтены порядка трех видов рыб, которых также относят к проходным: тихоокеанский осетр *Acipenser medirostris*, калуга *Huso dauricus* и белый голец *Salvelinus albus*, по причинам, которые будут указаны ниже.

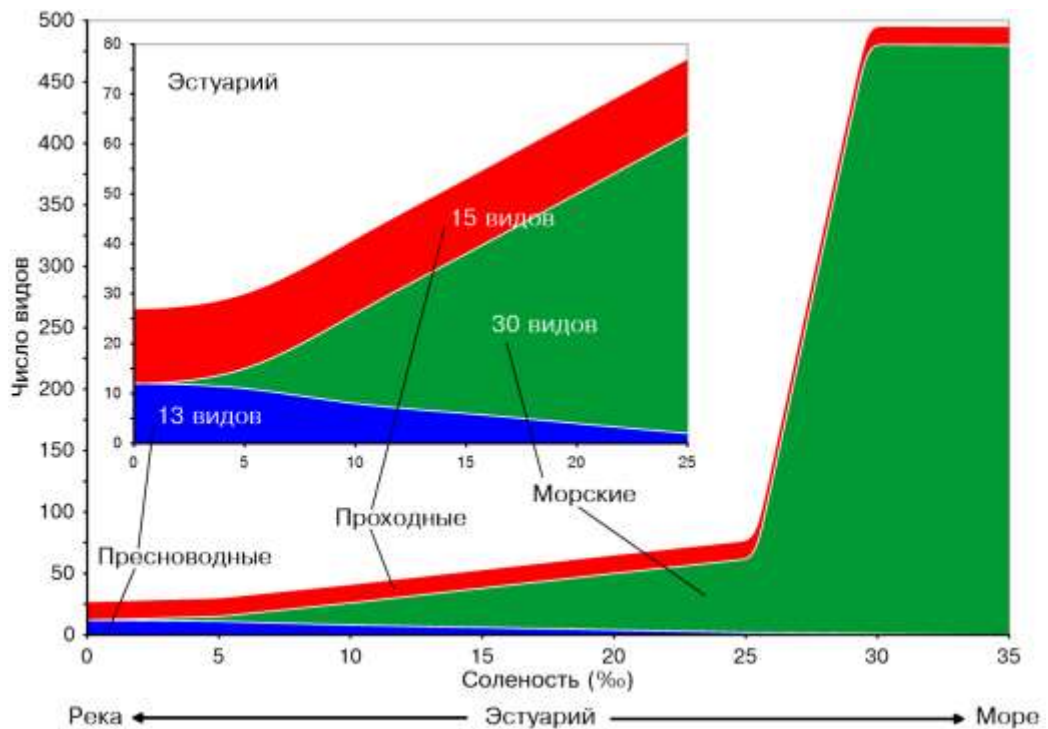


Рис. 4.2. Обобщенная схема изменения видового разнообразия пресноводных, проходных и морских видов рыб вдоль градиента солености в эстуариях Камчатки.

рыбы (в особенности это касается многочисленной морской фауны) могут являться для эстуариев экзотичными видами, информация о единичных поимках которых ничего не дает для познания эстуарной ихтиофауны отдельного региона в целом (Земнухов, 2008; Колпаков, 2018; Whitfield, 2019, 2020).

Исходя из вышеизложенного, а также основываясь на имеющихся сейчас данных о встречаемости отдельных видов рыб в эстуариях Камчатки, представленных в предыдущем разделе, можно составить список видов, которые, по нашему мнению, следует считать представителями собственно эстуарной ихтиофауны этого региона. Основными критериями для такого выделения послужили доступные нам сведения об особенностях жизненных циклов камчатских рыб (см. раздел 4.5 ниже), а также информация о значении отдельных видов в эстуарных сообществах. К примеру, несмотря на то, что серебряный карась *Carassius gibelio* к настоящему моменту был отмечен только в устьевой области р. Камчатка (в бассейн именно этой реки он был ранее акклиматизирован) (Мягких, 2015), а также в Авачинской губе (здесь пока зарегистрированы только его единичные особи) (Григорьев, Седова, 2024), его общая численность в эстуарии р. Камчатка сейчас значительна, и он играет существенную роль в экосистеме этого водоема (Бугаев и др., 2007; Маркевич, Панфилова, 2014). Данное обстоятельство послужило веским основанием для включения карася в общий список эстуарной ихтиофауны Камчатского региона. Сходный подход был также использован для добавления в общий видовой список и некоторых других видов рыб, относящихся как к пресноводной, так и морской фауне.

В результате в состав ихтиофауны эстуариев Камчатки вошли 1 вид круглоротых и 60 видов рыб, относящиеся к 44 родам и 23 семействам (табл. 4.2). Все эти виды являются в той или иной степени эвригалинными и поэтому могут использовать отдельные камчатские эстуарии в качестве местообитаний на разных этапах жизненного цикла.

Как следует из таблицы 4.2 и рисунка 4.3, наиболее широко в эстуариях Камчатки представлены рыбы семейства Salmonidae (16 видов, или 26%)²¹; 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 (по 3 вида и 6%). Такие семейства, как 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 – по одному виду.

На родовом уровне современные таксоны представителей ихтиофауны камчатских эстуариев разделяются на следующие группы: тихоокеанские (*Lethenteron*, *Oncorhynchus*, *Hypomesus*, *Mallotus*, *Osmerus*, *Platichthys*, *Hexagrammos*, *Microcottus*, *Myoxocephalus*, *Blepsias*, *Occella*, *Pallasina*, *Aptocyclus*, *Liparis*, *Alectrias*, *Opisthocentrus*, *Trichodon*), северо-евразийские (*Esox*, *Coregonus*, *Thymallus*, *Salvelinus*, *Lota*, *Cottus*), циркумбореальные (*Clupea*, *Phoxinus*, *Eleginus*, *Gadus*, *Hippoglossus*, *Limanda*, *Liopsetta*, *Pleuronectes*, *Gasterosteus*, *Pungitius*, *Megalocottus*, *Zoarces*, *Stichaeus*, *Acantholumpenus*, *Lumpenus*, *Rhodymenichthys*, *Ammodytes*), североамериканские (*Prosopium*, *Parasalmo*) и сино-индийские (*Carrasius*, *Cyprinus*).

По типу современного распространения основу эстуарной ихтиофауны Камчатки формируют виды с широким арктическо-бореальным ареалом (тихоокеанская минога *Lethenteron camtschaticum*, тихоокеанская сельдь *Clupea pallasii*, горбуша *Oncorhynchus gorbusha*, кета *O. keta*, нерка *O. nerka*, кижуч *O. kisutch*, чавыча *O. tshawytscha*, мальма *Salvelinus malma*, малоротая корюшка *Hypomesus olidus*, тихоокеанская мойва *Mallotus catervarius*, зубатая корюшка *Osmerus dentex*, дальневосточная навага *Eleginus gracilis*, белокорый палтус *Hippoglossus glacialis* и звездчатая *Platichthys stellatus* камбала, трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus*, плоскоголовая широколобка *Megalocottus platycephalus*, пятнистый стихей *Stichaeus punctatus*, стреловидный люмпен *Lumpenus sagitta*, длиннотрухий маслюк *Rhodymenichthys dolichogaster* и тихоокеанская песчанка *Ammodytes hexapterus* (табл. 4.2).

Меньше видов с широкобореальным приазиатским ареалом (сима *Oncorhynchus masou*, кунджа *Salvelinus leucomaenis*, морская малоротая корюшка *Hypomesus japonicus*, амурская колюшка *Pungitius sinensis*, зайцеголовый терпуг *Hexagrammos lagocephalus*, седловидный бычок *Microcottus sellaris*, керчак-яок *Myoxocephalus jaok*, многоиглый керчак *M. polyacanthocephalus*,

²¹ – Согласно новейшей международной систематической номенклатуре (Nelson et al., 2016; Fricke, Eschmeyer, 2024; www.fishbase.org), семейство Salmonidae включает три подсемейства: Coregoninae, Thymallinae и Salmoninae, которые ранее обычно выделяли в отдельные семейства рыб.

Таблица 4.2. Видовой состав эстуарной ихтиофауны Камчатки.

№	Латинское название	Русское название	Географический ареал
I. Petromyzontidae (Миноговые)			
1	<i>Lethenteron camtschaticum</i> (Tilesius, 1811)	Тихоокеанская минога	Арктическо-бореальный
II. Clupeidae (Сельдевые)			
2	<i>Clupea pallasii</i> Valenciennes, 1847	Тихоокеанская сельдь	Арктическо-бореальный
III. Cyprinidae (Карповые)			
3	<i>Carassius gibelio</i> (Bloch, 1782)	Серебрянный карась	Субтропический сино-индийский, бореальный
4	<i>Cyprinus rubrofasciatus</i> Lacepède, 1803	Амурский сазан	Субтропический сино-индийский, бореальный
IV. Leuciscidae (Ельцовые)			
5	<i>Phoxinus phoxinus</i> (Linnaeus, 1758)	Речной гольян	Бореальный палеарктический
V. Esocidae (Щуковые)			
6	<i>Esox lucius</i> Linnaeus, 1758	Обыкновенная щука	Бореальный палеарктический
VI. Salmonidae (Лососевые)			
7	<i>Coregonus pidschian</i> (Gmelin, 1789)	Сиг-пыжьян	Субарктический палеарктический
8	<i>C. nasus</i> (Pallas, 1776)	Чир	Субарктический палеарктический
9	<i>C. subautumnalis</i> Kaganowsky, 1932	Пенжинский омуль	Эндемичный узкоареальный
10	<i>C. sardinella</i> Valenciennes, 1848	Сибирская ряпушка	Субарктический палеарктический
11	<i>Prosopium cylindraceum</i> (Pennant, 1784)	Обыкновенный валец	Субарктический неарктический
12	<i>Thymallus mertensii</i> Valenciennes, 1848	Камчатский хариус	Азиатский тихоокеанский
13	<i>Oncorhynchus gorbuscha</i> (Walbaum, 1792)	Горбуша	Арктическо-бореальный
14	<i>O. keta</i> (Walbaum, 1792)	Кета	Арктическо-бореальный
15	<i>O. nerka</i> (Walbaum, 1792)	Нерка	Арктическо-бореальный
16	<i>O. kisutch</i> (Walbaum, 1792)	Кижуч	Арктическо-бореальный
17	<i>O. tshawytscha</i> (Walbaum, 1792)	Чавыча	Арктическо-бореальный
18	<i>O. masou</i> (Brevoort, 1856)	Сима	Широкобореальный приазиатский
19	<i>Parasalmo mykiss</i> (Walbaum, 1792)	Камчатская семга	Высокобореальный приазиатский
20	<i>Salvelinus malma</i> (Walbaum, 1792)	Мальма	Арктическо-бореальный
21	<i>S. leucomaenis</i> (Pallas, 1814)	Кунджа	Широкобореальный приазиатский
22	<i>S. levanidovi</i> Chershelev, Skopetz et Gudkov, 1989	Голец Леванидова	Эндемичный узкоареальный
VII. Osmeridae (Корюшковые)			
23	<i>Hypomesus olidus</i> (Pallas, 1814)	Малоротая корюшка	Арктическо-бореальный
24	<i>H. japonicus</i> (Brevoort, 1856)	Морская малоротая корюшка	Широкобореальный приазиатский
25	<i>Mallotus catervarius</i> (Pennant, 1784)	Тихоокеанская мойва	Арктическо-бореальный
26	<i>Osmerus dentex</i> Steindachner et Kner, 1870	Зубатая корюшка	Арктическо-бореальный
VIII. Lotidae (Налимовые)			
27	<i>Lota lota</i> Hubbs, Schultz, 1941	Налим	Субарктический палеарктический
IX. Gadidae (Тресковые)			
28	<i>Eleginus gracilis</i> (Tilesius, 1810)	Дальневосточная навага	Арктическо-бореальный
29	<i>Gadus macrocephalus</i> Tilesius, 1810	Тихоокеанская треска	Широкобореальный тихоокеанский
30	<i>G. chalcogrammus</i> Pallas, 1814	Тихоокеанский минтай	Широкобореальный тихоокеанский
X. Pleuronectidae (Камбаловые)			
31	<i>Hippoglossus stenolepis</i> Schmidt, 1904	Белокорый палтус	Арктическо-бореальный
32	<i>Limanda aspera</i> (Pallas, 1814)	Желтоперая камбала	Арктическо-бореальный
33	<i>Liopsetta glacialis</i> (Pallas, 1776)	Полярная камбала	Арктическо-бореальный

34	<i>Platichthys stellatus</i> (Pallas, 1787)	Звездчатая камбала	Арктическо-бореальный
35	<i>Pleuronectes quadrituberculatus</i> (Pallas, 1814)	Четырехбугорчатая камбала	Широкобореальный тихоокеанский
XI. Gasterosteidae (Колюшковые)			
36	<i>Gasterosteus aculeatus</i> Linnaeus, 1758	Трехиглая колюшка	Арктическо-бореальный
37	<i>Pungitius pungitius</i> Linnaeus, 1758	Девятииглая колюшка	Циркумбореальный
38	<i>P. sinensis</i> (Guichenot, 1869)	Амурская колюшка	Широкобореальный приазиатский
XII. Hexagrammidae (Терпуговые)			
39	<i>Hexagrammos lagocephalus</i> (Pallas, 1810)	Зайцеголовый терпуг	Широкобореальный приазиатский
40	<i>H. octogrammus</i> (Pallas, 1814)	Бурый терпуг	Широкобореальный тихоокеанский
41	<i>H. stelleri</i> Jordan, 1884	Пятнистый терпуг	Широкобореальный тихоокеанский
XIII. Cottidae (Погатковые)			
42	<i>Cottus cf. poecilopus</i> Heckel, 1837	Пестроногий подкаменщик	Азиатский тихоокеанский
43	<i>Megalocottus platycephalus</i> (Pallas, 1814)	Плоскоголовая широколобка	Арктическо-бореальный
44	<i>Microcottus sellaris</i> (Gilbert, 1896)	Седловидный бычок	Широкобореальный приазиатский
45	<i>Myoxocephalus jaok</i> (Cuvier, 1829)	Керчак-яок	Широкобореальный приазиатский
46	<i>M. polyacanthocephalus</i> (Pallas, 1814)	Многоиглый керчак	Широкобореальный приазиатский
47	<i>M. stelleri</i> (Tilesius, 1811)	Мраморный керчак	Широкобореальный приазиатский
XIV. Agonidae (Лисичковые)			
48	<i>Blepsias cirrhosus</i> (Pallas, 1814)	Усатый бычок	Широкобореальный тихоокеанский
49	<i>Ocella dodecaedron</i> (Tilesius, 1813)	Двенадцатигранная лисичка	Широкобореальный приазиатский
50	<i>Pallasina aix</i> Starks, 1896	Игловидная лисичка	Высокобореальный тихоокеанский
XV. Cyclopteridae (Круглоперовые)			
51	<i>Aptocyclus ventricosus</i> (Pallas, 1769)	Рыба-лягушка	Широкобореальный тихоокеанский
XVI. Liparidae (Липаровые)			
52	<i>Liparis callyodon</i> (Pallas, 1814)	Трехзубый липарис	Высокобореальный тихоокеанский
XVII. Zoarcidae (Бельдюговые)			
53	<i>Zoarces elongatus</i> Kner, 1868	Восточная бельдюга	Широкобореальный приазиатский
XVIII. Stichaeidae (Стихеевые)			
54	<i>Alectrias alectrolophus</i> (Pallas, 1814)	Морской петушок	Широкобореальный приазиатский
55	<i>Stichaeus punctatus</i> (Fabricius, 1780)	Пятнистый стихей	Арктическо-бореальный
XIX. Lumpenidae (Люмпеновые)			
56	<i>Acantholumpenus mackayi</i> (Gilbert, 1896)	Колючий люмпен	Широкобореальный приазиатский
57	<i>Lumpenus sagitta</i> Wilimovsky, 1956	Стреловидный люмпен	Арктическо-бореальный
XX. Opisthocentridae (Опистоцентровые)			
58	<i>Opisthocentrus ocellatus</i> (Tilesius, 1811)	Глазчатый опистоцентр	Широкобореальный приазиатский
XXI. Pholidae (Маслюковые)			
59	<i>Rhodymenichthys dolichogaster</i> (Pallas, 1814)	Длиннобрюхий маслюк	Арктическо-бореальный
XXII. Trichodontidae (Волосозубовые)			
60	<i>Trichodon trichodon</i> (Tilesius, 1813)	Обыкновенный волосозуб	Широкобореальный тихоокеанский
XXIII. Ammodytidae (Песчанковые)			
61	<i>Ammodytes hexapterus</i> Pallas, 1814	Тихоокеанская песчанка	Арктическо-бореальный

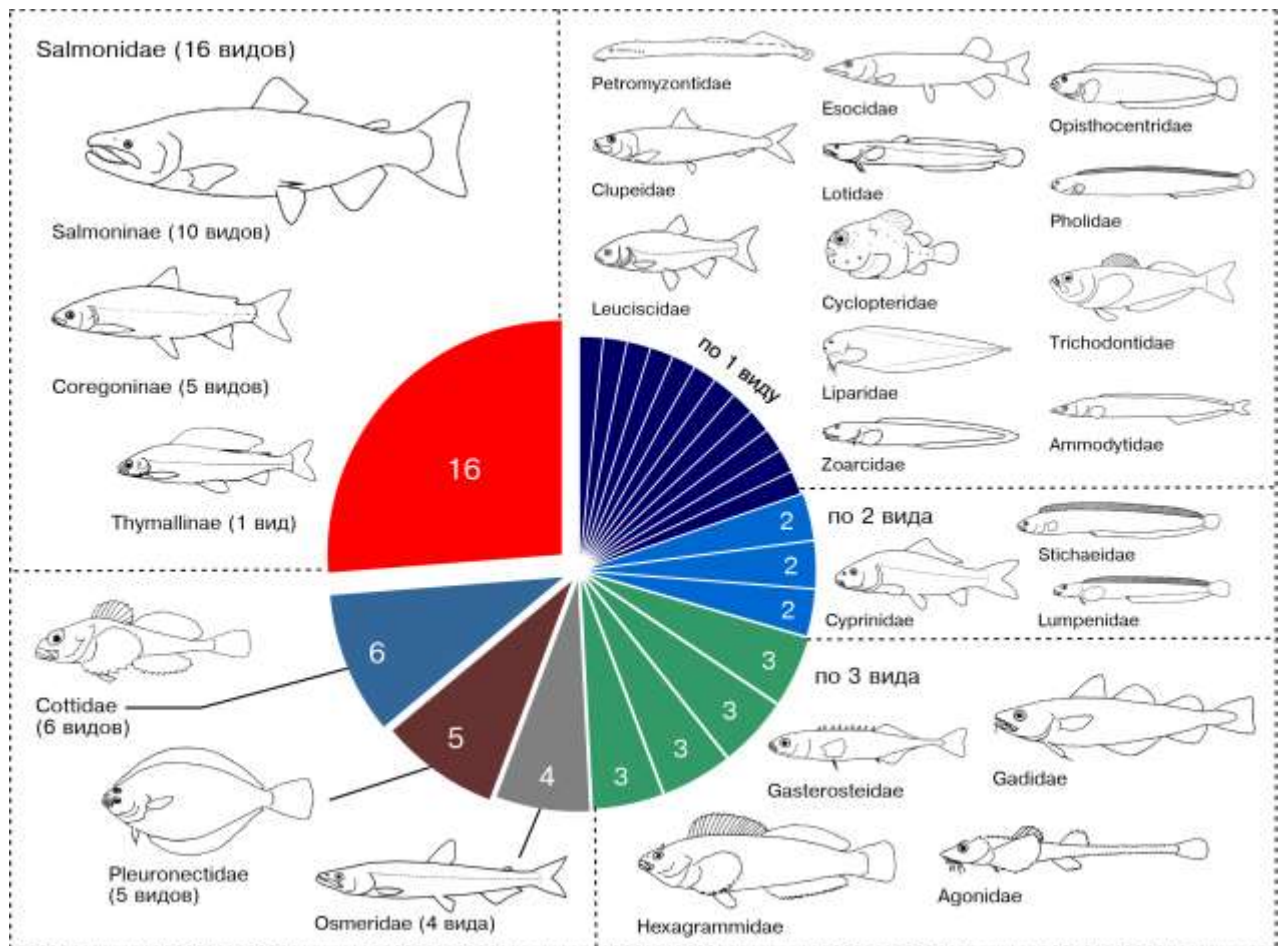


Рис. 4.3. Таксономическая структура эстуарной ихтиофауны Камчатки.

мраморный керчак *M. stelleri*, двенадцатигранная лисичка *Ocella dodecaedron*, восточная бельдюга *Zoarces elongatus*, морской петушок *Alectrias alectrolophus*, колючий люмпен *Acantholumpenus mackayi* и глазчатый опистоцентр *Opisthocentrus ocellatus*), широкобореальным тихоокеанским (тихоокеанская треска *Gadus macrocephalus*, тихоокеанский минтай *G. chalcogrammus*, четырехбугорчатая камбала *Pleuronectes quadrituberculatus*, бурый *Hexagrammos octogrammus* и пятнистый *H. stelleri* терпуги, усатый бычок *Blepsias cirrhosus*, рыба-лягушка *Aptocyclus ventricosus* и обыкновенный волозуб *Trichodon trichodon*) и субарктическим палеарктическим (сиг-пыжьян *Coregonus pidschian*, чир *C. nasus*, сибирская ряпушка *C. sardinella* и налим *Lota lota*) ареалами. По два вида с азиатским тихоокеанским (камчатский хариус *Thymallus mertensii* и пестроногий подкаменщик *Cottus cf. poecilopus*), бореальным палеарктическим (речной гольян *Phoxinus phoxinus* и обыкновенная щука *Esox lucius*), высокобореальным тихоокеанским (игловидная лисичка *Pallasina aix* и трехзубый липарис *Liparis callyodon*). По одному виду с высокобореальным приазиатским (камчатская семга – проходная форма камчатской микижи *Parasalmo mykiss*), субарктическим неарктическим (обыкновенный валек *Prosopium cylindraceum*) и циркумбореальным (девятииглая колюшка *Pungitius pungitius*) ареалами. Присутствуют в составе ихтиофауны эстуариев региона и эндемичные узкоареальные

виды, такие как пенжинский омуль *Coregonus subautumnalis* (узкоареальный эндемик бассейнов рек Пенжина и Таловка) и голец Леванидова *Salvelinus levanidovi* (эндемик северной части Охотского моря).

Ихтиофауна камчатских эстуариев сформирована главным образом нативными рыбами, и только два вида можно считать чужеродными: это серебряный карась *C. gibelio* и амурский сазан *Cyprinus rubrofasciatus*. Известно, что эти рыбы являются одними из основных объектов мировой аквакультуры, имеют субтропическое сино-индийское происхождение и оказались на п-ове Камчатка в результате акклиматизации из Приморья (карась) и бассейна р. Амур (сазан), которая была успешно выполнена в 1930–1980-е гг. (Куренков, 1965; Бугаев и др., 2007; Мягких, 2015). В результате карась и сазан сформировали устойчивые «дикие» популяции в водоемах бассейна р. Камчатка, вблизи Петропавловска-Камчатского, а также в некоторых других местах (Атлас-определитель..., 2015; подробнее см. разд. 5.4.4 ниже).

Следует сразу уточнить, что в итоговый список состава ихтиофауны камчатских эстуариев, представленный в таблице 4.2, не вошли некоторые виды рыб по нижеследующим причинам.

Во-первых, в этот список не были включены несколько видов рыб, вероятность поимки которых в эстуариях Камчатки крайне маловероятна. К таким рыбам сейчас относятся осетровые рыбы из сем. Acipenseridae – тихоокеанский осетр *Acipenser medirostris*²² и калуга *Huso dauricus*, а также один вид лососевых рыб из сем. Salmonidae – белый голец *Salvelinus albus* (см. табл. 4.1). Это исключительно редкие виды, которые имеют охранный статус, в том числе международного уровня (осетр и калуга внесены в Красную книгу МСОП) (Красная книга..., 2018, 2021). Для осетров и калуги п-ов Камчатка является окраиной их географического ареала (Микодина, 2023), а белый голец – узкоэндемичный вид, ареал которого включает только водоемы нижнего течения р. Камчатка (Красная книга..., 2018), причем таксономический статус данного вида до конца не выяснен (Мельник, 2021; Бусарова, 2023). Вместе с тем согласно литературным данным, поимки этих рыб были некогда зарегистрированы в отдельных эстуариях (или в морской прибрежной зоне) Камчатского края: осетров – в нижнем течении р. Камчатка, а также в районе устья этой же реки и р. Апука (Бугаев и др., 2007; Токранов, 2016; Красная книга..., 2018); калуги – в бассейнах и на приустьевых участках некоторых рек Западной Камчатки (рр. Палана, Хайрюзова и Большая) (Токранов, 2016); а белого гольца – только в нижнем течении и эстуарии р. Камчатка (Красная книга..., 2018; Бусарова, 2023).

²² – По результатам недавней ревизии, основанной на краниологических и молекулярно-генетических исследованиях, единый вид *A. medirostris* оказался разделенным на два самостоятельных вида: тихоокеанского (зеленого) *A. medirostris* и сахалинского (зеленого) *A. mikadoi* осетров. Оба этих вида в настоящее время обитают в тихоокеанских водах России, а их ареалы, возможно, могут перекрываться в районе Восточной Камчатки, Восточного Сахалина, Курильских о-вов и Алеутской гряды (Микодина, 2006; Микодина и др., 2012). Поэтому вполне вероятно, что в камчатских эстуариях могут встречаться оба этих вида осетров (Микодина, 2023).

Во-вторых, в данный список также не вошли три вида рыб, указанные в качестве фаунистических находок для Авачинской губы, но которые, несомненно, являются для этого эстуария экзотичными видами. Первый из них – тихоокеанская сельдевая акула *Lamna ditropis* (сем. Lamnidae) (см. табл. 4.1), которая, как известно, является эпипелагическим морским видом и обитает главным образом в глубоководных районах Северной Пацифики (Шейко, Федоров, 2000; Тупоногов, Кодолов, 2014). Иногда эта акула может подходить близко к побережью и даже посещать отдельные глубоководные эстуарии (в том числе Авачинскую губу) (Виноградов, 1949а; Токранов, Шейко, 2015; Роров, 1933). Два других вида – мелкие теплолюбивые пелагические рыбы: японский анчоус *Engraulis japonicus* (сем. Engraulidae) и дальневосточная сардина *Sardinops melanostictus* (сем. Alosidae) (см. табл. 4.1). Поимки этих рыб отмечены в водах Авачинской губы в 1930-е гг. (Виноградов, 1947; Роров, 1933), что, очевидно, было обусловлено их редкими заходами сюда только в периоды потепления во время летних нагульных миграций (Линдберг, 1935; Панин, 1936; Токранов, Орлов, 2015; Токранов, Шейко, 2015).

И в-третьих, в перечень эстуарных рыб Камчатки мы не стали включать достаточно большое количество (порядка 33 видов из 14 семейств) массовых, главным образом сублиторальных и элиторальных морских рыб, которые также представлены в видовых списках, опубликованных для Авачинской губы (Токранов, Шейко, 2015; Саушкина, 2019). Например, к таким видам относятся: некоторые массовые представители сем. Рогатковых (Cottidae) – усатый крючкорог *Artediellus ochotensis*, двурогий *Enophrys diceraus* и шлемоносный охотский *Gymnocanthus detrisus* бычки, нитчатый шлемоносец *G. pistilliger*, пестрый *Hemilepidotus gilberti* и пятнистый *H. hemilepidotus* получешуйники, белопятнистый керчак *Myoxocephalus brandtii*, камчатский бахромчатый бычок *Porocottus camtschaticus* и остроносый триглопс *Triglops pingelii* (всего 9 видов); 6 видов из сем. Лисичковых (Agonidae) – двулопастной бычок *Blepsias bilobus*, бычок-ворон *Hemitripterus villosus*, короткошипый бычок *Nautichthys pribilovius*, северный гипсагон *Hypsagonus quadricornis*, многоусая *Podothecus accipenserinus* и дальневосточная *P. sturioides* лисички; 5 видов рыб из сем. Липаровых (Liparidae) – липарис Бражникова *Liparis brashnikovi*, а также круглоперый *L. cyclopus*, продольно-полосатый *L. latifrons*, малоротый *L. miostomus* и шантарский *L. schantarensis* липарисы; 4 вида из сем. Камбаловых (Pleuronectidae) – узкозубая палтусовидная *Hippoglossoides elassodon*, северная палтусовидная *H. robustus*, северная двухлинейная *Lepidopsetta polyxystra* и сахалинская *Limanda sakhalinensis* камбалы; а также отдельные представители из других семейств морских рыб: морские окуни (Sebastidae); северный одноперый терпуг *Pleurogrammus monopterygius* (Hexagrammidae); мягкий психролют *Psychrolutes paradoxus* (Psychrolutidae); шаровидный круглопер *Eumicrotremus orbis* (Cyclopteridae); восточная зубатка *Anarhichas orientalis* (Anarhichadidae); люмпен Фабриция *Lumpenus fabricii* (Lumpenidae); полосатый маслюк *Pholis fasciata* (Pholidae); птилихт Гуда

Ptilichthys goodei (Ptilichthyidae) и серый батимастер *Bathymaster signatus* (Bathymasteridae) (см. табл. 4.1).

Подавляющее большинство указанных видов рыб обитают на шельфе или материковом склоне прикамчатских вод (часто на больших глубинах) (Шейко, Федоров, 2000; Федоров и др., 2003; Тупоногов, Кодолов, 2014) (см. табл. 4.1). Тем не менее эти виды на отдельных этапах жизненного цикла (особенно в теплый период года) могут встречаться у морского побережья, в том числе эпизодически – на «морской» границе крупных камчатских эстуариев (например, в Авачинской губе) (Токранов, Шейко, 2015). Однако во всех других исследованных к настоящему моменту водных объектах эти рыбы отмечены не были. Данный факт послужил веским основанием предположить, что этих рыб можно считать представителями морской фауны, которые для эстуариев Камчатки являются экзотичными видами и поэтому не могут быть отнесены к собственно эстуарной ихтиофауне этого региона.

4.3. Виды рыб, доминирующие в эстуариях

Давно отмечено, что хотя ихтиофауна эстуариев в целом может быть многочисленна, ее характер обусловлен исключительным доминированием лишь некоторых видов рыб (Токранов, 1994; Максименков, 2007; Колпаков, 2018; Kennish, 1990; Fishes., 2002; Whitfield, 2019; Fish., 2022). В этом отношении не являются исключением и эстуарии Камчатки. Так, в соответствии с классификацией, предложенной в работах (Шейко, Федоров, 2000; Токранов, Шейко, 2015), всех рыб этого региона по частоте их встречаемости в эстуариях (с определенной степенью условности) можно разделить на четыре основные категории: 1) многочисленные (частота встречаемости >50%); 2) обычные (10–50%); 3) редкие (<10%); 4) случайные виды (встречаются единично) (рис. 4.4).

Из всех рыб, отмеченных в эстуариях Камчатки, только 15 видов наиболее многочисленны и встречаются повсеместно: это 2 вида тихоокеанских лососей (горбуша²³ и кета); 1 вид гольцов (мальма); по 2 вида корюшек (малоротая и зубатая) и колюшек (трехиглая и девятииглая); а также звездчатая камбала и плоскоголовая широколобка (см. табл. 4.2). Весьма распространенными рыбами, которых можно встретить в большинстве эстуариев этого региона, являются еще 1 вид гольцов (кунджа), 3 других представителя тихоокеанских лососей (нерка, кижуч и чавыча), а также дальневосточная навага и полярная камбала (рис. 4.4).

Далее следуют представители камчатской ихтиофауны (порядка 22 видов), которые также имеют высокую численность в регионе, но в связи с особенностями экологии (как и горбуша) в эстуариях длительное время, как правило, не обитают, а некоторые из них вообще

²³ – Несмотря на то, что горбуша является одним из самых многочисленных видов рыб на Камчатке и имеет высокий показатель частоты встречаемости в эстуариях, однако из-за особенностей своего жизненного цикла (см. разд. 4.5.13) она длительное время там не задерживается и массово встречается только в короткие периоды времени.

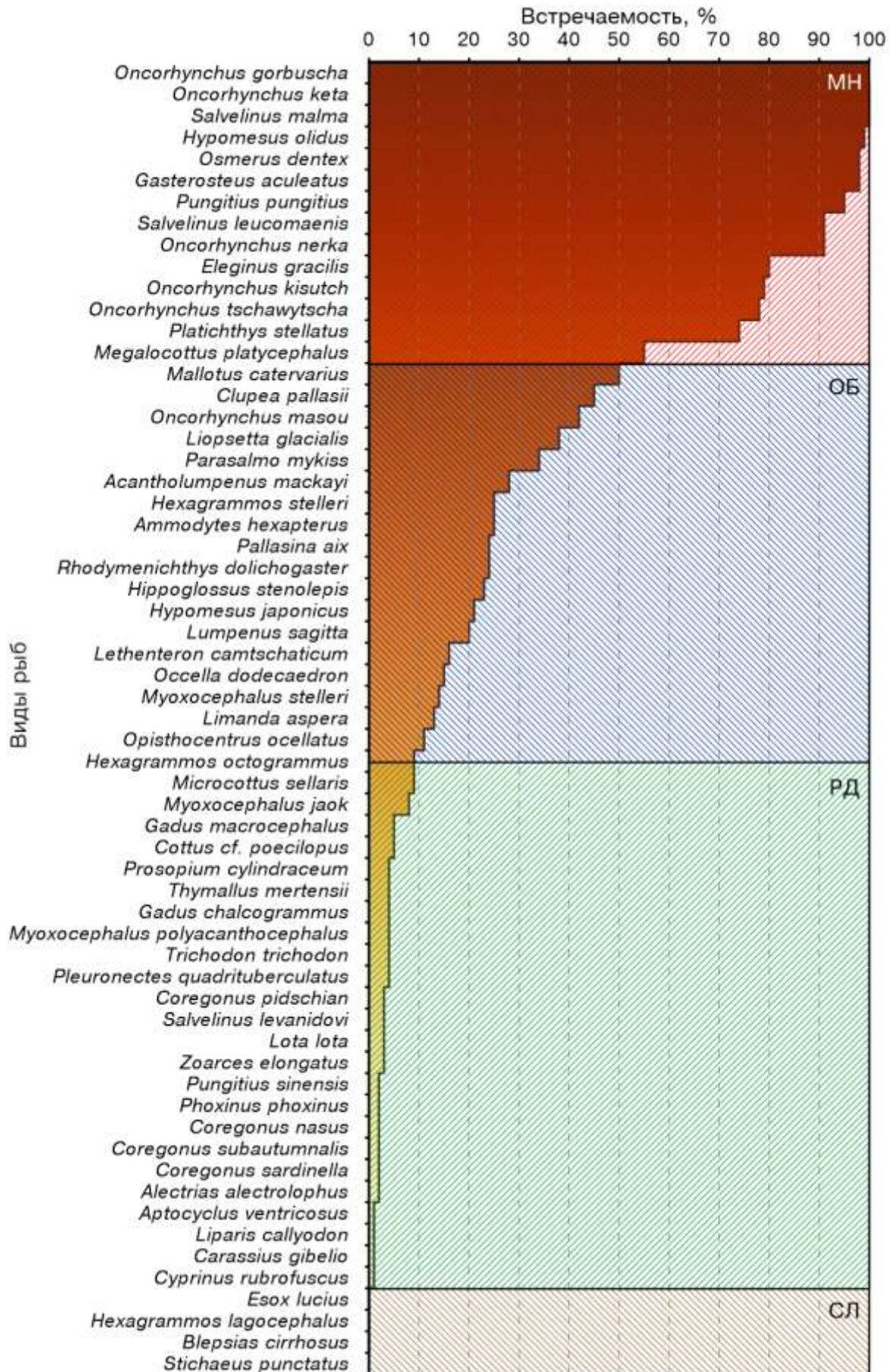


Рис. 4.4. Частота встречаемости отдельных представителей ихтиофауны в эстуариях Камчатки (МН – многочисленные; ОБ – обычные; РД – редкие; СЛ – случайные).

являются для отдельных эстуариев редкими или случайными видами. К этой категории можно отнести 1 вид круглоротых (тихоокеанскую миногу) и 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 (см. табл. 4.2). К этой же категории относится и некоторое количество рыб (примерно 11 видов, главным образом 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 длиннобрюхий маслюк.

Последняя, наиболее редкая категория (порядка 13 видов) состоит главным образом из пресноводных жилых видов рыб, встречающихся только в отдельных камчатских эстуариях, расположенных в устьях тех рек, где они обитают (см. рис. 4.1; табл. 4.2). Например, к таким видам следует отнести камчатского хариуса, обыкновенного валька, сига-пыжьяна, налима и пестроного подкаменщика. Из них хариус был пока обнаружен только в эстуариях рр. Пенжина–Таловка, Камчатка, Лингинмываям и Вывенка; валец – в рр. Пенжина–Таловка, Вывенка и Дранка; подкаменщик – в рр. Пенжина–Таловка, Лингинмываям и Вывенка, налим и – в рр. Пенжина–Таловка и Вывенка; а сиг-пыжьян – только в эстуарии рр. Пенжина–Таловка (Отчет..., 1964; Василец и др., 1999; Максименков и др., 2000; Токранов, Бугаев, 2001; Коваль и др., 2015а, 2018б; наши данные, 2021 г.). Еще один пример – серебряный карась и амурский сазан, первый из которых был отмечен пока только в эстуарии р. Камчатка (Токранов, Бугаев, 2001; Бугаев и др., 2007) и в Авачинской губе (Григорьев, Седова, 2024), а второй – только в устьевой области р. Камчатка. В эту же категорию входят и некоторые другие виды рыб, встреченные пока только в пределах эстуария рр. Пенжина–Таловка (речной гольян, обыкновенная щука, чир, пенжинский омуль, сибирская ряпушка и голец Леванидова).

4.4. Экологические группировки эстуарных рыб

Как было показано в разделе 1.5, весьма важная задача, которая возникает при изучении экологии рыб любого географического региона (в том числе и ихтиофауны эстуариев) – это выделение в ее составе отдельных экологических группировок (или гильдий). В качестве основы для такой классификации могут быть использованы различные базовые биологические и эколо-

гические свойства рыб: например, их отношение к различным абиотическим факторам среды (глубина, соленость, температура, растворенный кислород, освещенность, загрязнение и др.), принадлежность к отдельному ихтиоцелу или биотопу обитания, тип питания или размножения, специфика миграционной активности и т.п. (Никольский, 1974а; Максименков, 2007; Земнухов, 2008; Яржомбек, Козлов, 2010; Федорец, 2014; Токранов, Шейко, 2015; Колпаков, 2018; Wallace, 1975; Wallace, Van der Elst, 1975).

Заметим, что ранее исследователями ихтиофауны камчатских эстуариев также предпринимались попытки выделить в ее составе отдельные экологические группировки (Попов, 1935; Виноградов, 1949а; Токранов, 1994; Токранов, Максименков, 1994; Карпенко, 1998; Василец и др., 1998; Токранов, Бугаев, 2001; Максименков, 2007; Токранов, Шейко, 2015). Так, например, К.А. Виноградов (1949а), основываясь на результатах изучения сезонной динамики состава ихтиофауны Авачинской губы, выделил в этом эстуарии пять основных группировок рыб в зависимости от сроков их появления и пребывания в губе: весенние; весенне-летние; летние; осенние; весенние и осенние. По связи рыб с Авачинской губой этот же исследователь выделял три основные экологические группировки: а) рыбы, постоянно живущие в губе, б) рыбы, периодически посещающие губу, в) рыбы, случайные для центрального бассейна губы (Виноградов, 1949а).

А.М. Токранов (1994) на основании информации о продолжительности нахождения отдельных видов в эстуарии р. Большая (рис. 4.1) установил, что в устье этой реки в весенне-осенний период сообщество рыб представляет собой смесь видов и состоит из «постоянных» ($\approx 20\%$ всей ихтиофауны), обитающих преимущественно в пределах эстуария или проводящих здесь значительную часть жизненного цикла, и видов, заходящих из моря ($\approx 80\%$). Среди последних выделяются «мигрирующие» рыбы ($\approx 35\%$ всей ихтиофауны), появляющиеся в эстуарии во время покатной (молодь и взрослые) или анадромной (взрослые особи) миграций, и «временные» ($\approx 45\%$), периодически заходящие сюда с приливами из Охотского моря (Токранов, 1994). Аналогичный подход был впоследствии также использован и для выделения отдельных экологических группировок рыб в некоторых других эстуариях Камчатки: в Авачинской губе (Василец и др., 1998; Токранов и др., 2000; Токранов, Шейко, 2015), в эстуарии р. Камчатка (Токранов, Бугаев, 2001), а также в отдельных эстуариях, расположенных в северо-восточной части региона (Максименков и др., 2000; Максименков, 2007). Также было отмечено, что если «постоянные» и «мигрирующие» рыбы представлены в исследованных эстуариях разновозрастными особями, то большинство видов «временных» – либо только молодью, либо только взрослыми (Токранов, 1994; Максименков, 2007; Токранов, Шейко, 2015).

Результаты наших исследований показали, что указанные выше классификации подходят только в отдельных случаях и не дают исчерпывающую экологическую характеристику эстуар-

ной ихтиофауны для камчатского региона в целом. Так, например, в этих классификациях не были учтены пресноводные жилые виды рыб, которых можно встретить в отдельных эстуариях Камчатского края (см. табл. 4.1), а также не учитывались и отдельные сезонные аспекты изменения состава ихтиофауны камчатских эстуариев (например, в подледный период года).

С нашей точки зрения, значительно лучше для этой цели подходит классификация, основанная на типах жизненных стратегий рыб, разработанная в последние годы зарубежными специалистами (см. рис. 1.16). Преимущество такого подхода заключается в том, что жизненные циклы у большинства представителей камчатской ихтиофауны в целом уже известны (см. раздел 4.5 далее), и это, в свою очередь, позволяет выяснить – насколько все эти рыбы могут быть связаны с эстуариями. На базе этой информации, а также основываясь на указанной классификации, всех рыб камчатских эстуариев можно разделить на 7 основных экологических группировок (или гильдий) (рис. 4.5):

- 1) собственно пресноводные (речной гольян, обыкновенная щука, обыкновенный валец, камчатский хариус; т.е. всего 4 вида);
- 2) пресноводные эстуарно-адаптированные (серебряный карась, амурский сазан, сигпыжьян, чир, пенжинский омуль, сибирская ряпушка, налим, амурская колюшка, пестроногий подкаменщик; 9 видов);
- 3) анадромные (тихоокеанская минога, горбуша, кета, нерка, кижуч, чавыча, сима, камчатская семга, мальма, кунджа, голец Леванидова, малоротая корюшка, зубатая корюшка, трехиглая колюшка, девятииглая колюшка; 15 видов);
- 4) полуанадромные (тихоокеанская сельдь, морская малоротая корюшка, тихоокеанская мойва; 3 вида);
- 5) морские эстуарно-зависимые (дальневосточная навага, полярная камбала, звездчатая камбала, плоскоголовая широколобка; 4 вида);
- 6) морские эстуарно-адаптированные (пятнистый терпуг, седловидный бычок, керчак-яок, двенадцатигранная лисичка, игловидная лисичка, восточная бельдюга, колючий люмпен; 7 видов);
- 7) собственно морские (тихоокеанская треска, тихоокеанский минтай, белокорый 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, обыкновенный волосозуб, тихоокеанская песчанка; 19 видов).

Из представленной классификации следует, что для эстуарной ихтиофауны Камчатского края в целом свойственно небольшое разнообразие жизненных стратегий рыб (7 из 14 известных, см. рис. 1.16, 4.5). Самая распространенная и многочисленная экологическая группировка этого региона – это анадромные рыбы, которые, однако, составляют только четвертую часть от

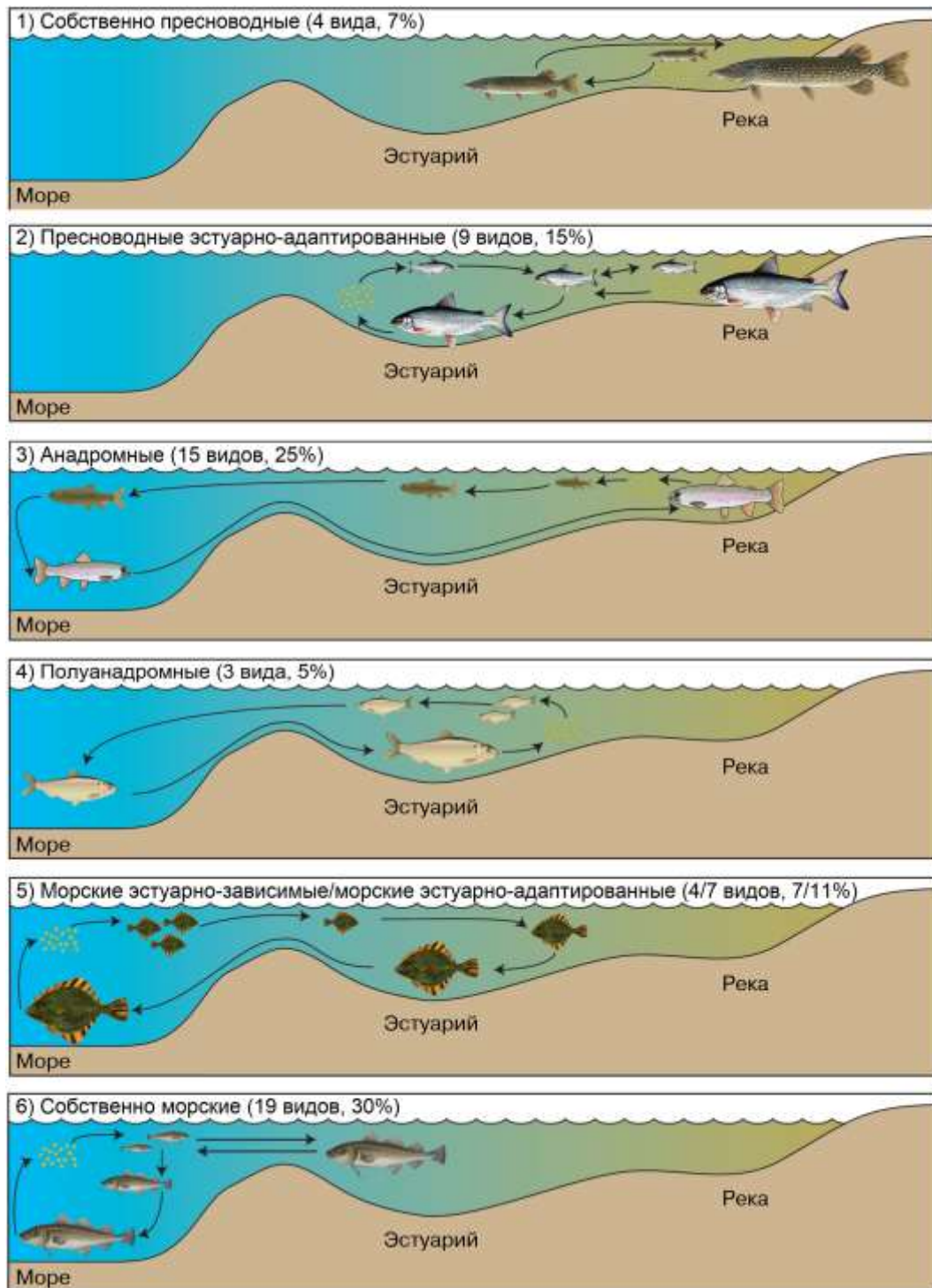


Рис. 4.5. Экологические группировки (гильдии) различных видов рыб эстуариев Камчатки (модифицировано на основе рис. из Potter et al., 2015 с учетом региональных особенностей ихтиофауны).

общего числа всех видов рыб (15 видов, 25%). Также весьма значительную роль в биологическом разнообразии ихтиофауны эстуариев Камчатки 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 малочисленные по составу группировки – морские эстуарно-зависимые (4 вида, 7%) и полуанадромные (3 вида, 5%) рыбы.

Следует подчеркнуть, 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 биологии и экологии рыб исследуемого района (Земнухов, 2008; Elliott et al., 2007; Vasconcelos et al., 2011; Potter et al., 2015; Whitfield et al., 2022b). К примеру, сейчас отсутствуют данные о существовании нереста в эстуариях Камчатки некоторых видов рыб, которых мы отнесли к группировке пресноводных эстуарно-адаптированных (например, представителей сем. Cyprinidae или подсем. Coregoninae). Однако известно, что в основной части своего ареала карповые или сиговые рыбы могут активно использовать эстуарии и солоноватоводные участки морей в качестве не только мест для нагула, но и размножения (Решетников, 1980; Решетников, Богданов, 2011; Черешнев и др., 2001a, 2002; Кузнецов и др., 2011; Кузнецов, 2014; Чередников и др., 2020). Можно привести и другой пример: сельдь и мойва были отнесены к группировке полуанадромных, хотя известно, что нерест этих видов в некоторых районах (в том числе и на Камчатке) может протекать при кардинальных изменениях солености воды (от морской до пресной) (Науменко, 2001; Черешнев и др., 2001b, 2002; Черешнев, 2008; Трофимов, 2004a, 2005). Таким образом, в случаях размножения в морской воде эти виды следовало бы включать в группу морских, а в случае нереста в пресной – в группировку анадромных рыб. Еще один пример – группировка собственно морских рыб, которые большую часть жизни обитают в морских водах и обычно заходят в эстуарии уже половозрелыми (Elliott et al., 2007; Potter et al., 2015; Whitfield, 2019; Whitfield et al., 2022b) (см. рис. 1.16). Тем не менее, по имеющимся данным, молодь некоторых массовых морских видов рыб прикамчатских вод (например, треска, терпуги, палтус или песчанка) может также использовать отдельные эстуарии (иногда весьма массово) как места для временных убежищ или сезонного нагула (особенно это характерно для эстуариен, расположенных на восточном побережье Камчатки) (Василец и др., 1998; Максименков и др., 2000; Максименков, 2007; Токранов, Шейко, 2015; Саушкина, 2019). Существуют и некоторые другие примеры подобных ситуаций, когда принятая нами классификация не вполне соответствует большому разнообразию возможных адаптаций камчатских рыб к среде обитания (см. след. раздел).

В рамках обсуждаемого вопроса необходимо также обратить внимание и на такой факт. Данные, полученные нами в устьях некоторых рек Камчатки в разные сезоны года, показали, что в зимний период подавляющее большинство рыб покидают эстуарии (Коваль и др., 2012, 2015a, б, 2017, 2018a; Горин, Коваль, 2014). Основной причиной этого являются физико-географические особенности исследуемого региона, а именно – суровый ледовый режим, а также сильное осолонение и выхолаживание устьевых участков рек в зимний период (см. главу 3). Это приводит к снижению обилия кормовых ресурсов и сокращению благоприятной зоны оби-

тания рыб в эстуариях. В такой ситуации собственно пресноводные и пресноводные эстуарно-адаптированные рыбы зимой покидают устьевые области камчатских рек и поднимаются выше по течению, где происходит их зимовка в более стабильных речных условиях (Горин, Коваль, 2014; Коваль и др., 2018б). Морские эстуарно-адаптированные и собственно морские рыбы – мигрируют в прибрежную зону и на шельф прикамчатских вод, где кормовые условия обитания в зимние месяцы также более благоприятны (Василец, 2000; Коваль и др., 2018б). В это время камчатские эстуарии могут посещать только некоторые, адаптированные к суровым зимним условиям рыбы из группировок анадромных (например, малоротая и зубатая корюшки), полуанадромных (сельдь и морская корюшка), а также морских эстуарно-зависимых (навага, широколобка и звездчатая камбала). Но даже эти рыбы в подледный период заходят в эстуарии из прибрежной зоны моря, как правило, на короткое время с приливами, а с отливом возвращаются обратно в море. Поэтому рыбы, которых можно было бы отнести к экологической группе собственно эстуарных (т.е. таких, полный жизненный цикл которых проходит в эстуариях, см. рис. 1.16) на Камчатке, по всей видимости отсутствуют²⁴.

Если отталкиваться от теоретических представлений о степени «зависимости» рыб от эстуариев, которые были изложены в разделе 1.6, следует, что из всей эстуарной ихтиофауны Камчатки (1 вид круглоротых и 60 видов рыб, см. табл. 4.2) представителей только трех экологических группировок (анадромные, полуанадромные и морские эстуарно-зависимые; т.е. примерно 22 вида, или 36%) можно считать облигатными пользователями эстуариев, а виды, входящие в состав остальных четырех группировок (38 видов, или 64%) – это только факультативные их пользователи.

Кроме того, известно, что важной особенностью ихтиофауны Камчатского региона (как и собственно пресноводной ихтиофауны российских вод в целом) является широкая внутривидовая диверсификация у многих местных рыб (Атлас..., 2013; Атлас-определитель, 2015; Dgebuadze, 2016). Это выражается в наличии большого количества разнообразных внутривидовых адаптивных форм, группировок или популяций с разными жизненными стратегиями (см. след. раздел). Причем жизненный цикл некоторых из них может быть никак не связан с эстуариями (рис. 4.6). Так, например, у камчатских миног есть пресноводные резидентные и анадромные формы и популяции, и только вторые из них связаны с эстуариями (Кучерявый, 2008, 2014). Такие же адаптивные группировки существуют и у отдельных видов лососевых и корюшек (Василец, 2000; Черешнев и др., 2002; Павлов, Савваитова, 2010; Есин, Маркевич, 2017; Кузищин и др., 2018; Мельник, 2021; Марченко, 2023). У наиболее экологически пластичного представителя лососевых рыб Камчатки, камчатской микижи *P. mykiss*, помимо анадромной

²⁴ – Отметим, что ранее к аналогичному выводу пришел В.В. Земнухов (2008), который исследовал состав эстуарной ихтиофауны зал. Пильтун (северо-восточное побережье о. Сахалин), физико-географические условия которого очень близки к условиям эстуариев, расположенных на Западной Камчатке.

(камчатская семга) и речной резидентной (собственно микижа) форм выделяют еще как минимум четыре внутривидовые группировки с различными жизненными стратегиями (Павлов и др., 2007, 2008; Павлов, Савваитова, 2010) (рис. 4.6). У многих видов сиговых рыб в разных частях ареала отмечены пресноводные жилые (речные, озерные, озерно-речные и т.п.), а также полупроходные формы (Решетников, 1980; Китаев, 1983; Черешнев и др., 2002; Коваль и др., 2015б; Шестаков, 2018; др.). Максимальное разнообразие внутривидовых адаптивных форм с различными жизненными стратегиями (пресноводная жилая, проходная, солоноватоводная, морская и др.) характерно и для колюшек сем. *Gasterosteidae*, в том числе и для их камчатских популяций (Зюганов, 1991; Бугаев и др., 2007; Пичугин и др., 2008). Некоторые морские рыбы также могут иметь различные адаптивные группировки. Например, у тихоокеанской сельди, обитающей на Камчатке, существуют морская, прибрежная и озерная формы, и только рыбы прибрежной и озерной группировок могут заходить в устья камчатских рек (Науменко, 2001; Трофимов, 2004а, б, 2005). Считается, что у звездчатой камбалы также существуют две группировки: прибрежная, которая может мигрировать (в основном, в молодом возрасте) в устья рек и в эстуарии, и морская – обитающая на больших глубинах, чем первая, и не посещающая устьев рек (Фадеев, 2005).

Очевидно, что во всех указанных выше случаях в эстуариях Камчатки будут встречаться представители только тех адаптивных форм и популяций, жизненный цикл которых может быть связан с устьями рек (например, проходные или полупроходные формы круглоротых и рыб). Поэтому в контексте нашего исследования именно эти адаптивные формы, группировки или популяции камчатских рыб следует считать «зависимыми от эстуариев».

4.5. Краткие видовые очерки рыб камчатских эстуариев

В настоящем разделе представлены краткие описания биологических особенностей и экологии всех видов рыбообразных и рыб, которых можно отнести к эстуарной ихтиофауне Камчатки (см. табл. 4.2). Основная цель данного раздела – общий обзор имеющейся сейчас информации об этих видах. Поэтому в раздел вошли не только массовые рыбы, встречающиеся в эстуариях Камчатского региона (жизненные циклы этих рыб достаточно хорошо изучены), но и редкие или случайные виды. О биологии и экологии некоторых из них (особенно мелких и скрытных прибрежных морских рыб) до сих пор информации очень мало. Поэтому такой обзор, на наш взгляд, будет полезен для полного охвата всех представителей ихтиофауны, которые могут в той или иной степени использовать эстуарии Камчатки в качестве мест обитания.

Для каждого вида рыб дано лишь ограниченное число ключевых диагностических признаков, а также представлены основные морфологические особенности: *SL* – стандартная длина от кончика рыла до конца хорды у предличинки, до начала хвостового плавника (до начала

средних лучей хвостового плавника или до конца чешуйного покрова) у личинок и ювенильных особей; *TL* – общая длина тела до конца наиболее длинной лопасти хвостового плавника; *FL* – длина тела до конца средних лучей хвостового плавника у рыб с разветвленным хвостовым плавником; число лучей в плавниках (*D* – спинной; *A* – анальный; *P* – грудной; *V* – брюшной; *C* – хвостовой; для всех костных рыб *Osteichthyes* римскими цифрами обозначены шипы, а арабскими – мягкие лучи); *rb* – число жаберных лучей с левой стороны тела; *sb* – жаберных тычинок на первой жаберной дужке; *pc* – пилорических придатков; *vert* – позвонков; *ll* – чешуй в боковой линии. Для характеристики общих размеров костных рыб (там, где это было возможно) указана стандартная длина тела (*SL*), в других случаях приведены *TL* или *FL*. Длина тела рыб указана в сантиметрах, масса – в граммах для мелкоразмерных и в килограммах для крупных рыб.

Все видовые очерки, представленные в этом разделе, составлены по единой схеме, включающей: латинское и русское названия (с указанием семейства); принадлежность к экологической группировке; основные диагностические признаки с иллюстрациями рыб на разных жизненных стадиях (личиночной, мальковой и взрослой); карты распространения на территории Камчатского края (включая бассейны рек, эстуарии и прибрежную зону моря); систематические замечания (если необходимо); краткую характеристику мест обитания, образа жизни, миграций, размножения и питания рыб местных популяций, а также оценку их общей численности (если такая имеется) и промыслового или хозяйственного значения. Порядковый номер каждого видового очерка соответствует номеру в видовом списке эстуарных рыб Камчатки, представленном в таблице 4.2.

В подразделах «Распространение и образ жизни» приведены районы распространения данного вида только на территории Камчатского края, без описания всего географического ареала (он был указан в табл. 4.2). На картах распространения выделены бассейны тех рек, встречаемость данного вида в которых была достоверно подтверждена. Отдельно выделены бассейны рек, для которых данные о встречаемости этого вида пока отсутствуют или их достоверность вызывает сомнения. Точками обозначены только те эстуарии, для которых сейчас существует информация о встречаемости данного вида (собственная, литературная, архивная, опросная или любая иная: например, данные о вылове для промысловых видов). Отдельной штриховкой выделены участки распространения вида в прибрежной зоне Камчатки, основанные на имеющихся сейчас литературных или архивных данных, а также на результатах собственных наблюдений.

Источниками информации для составления видовых описаний, а также иллюстраций, послужили результаты собственных экспедиционных наблюдений (см. главу 2), а также многочисленные опубликованные данные (Шмидт, 1904; Берг, 1932, 1948; Промысловые рыбы...

1949; Никольский, 1950; Шмидт, 1950; Андрияшев, 1954; Географическое..., 1955; Остроумов, 1962; Куренков, 1965, 1984; Линдберг, Легеза, 1965; Кириллов, 1972; Животные..., 1976; Коблицкая, 1981; Черешнев, 1996а, 1998, 2008; Максименков, Токранов, 1999, 2000; Василец, 2000; Шейко, Федоров, 2000; Трофимов, Науменко, 2000; Науменко, 2001; Павлов и др., 2001, 2009, 2016; Черешнев и др., 2001а, б, 2002; Гриценко, 2002; Новиков и др., 2002; Атлас..., 2003; Мешкова, Смирнов, 2003; Федоров и др., 2003; Четвергов и др., 2003; Трофимов, 2004а, б; Богданов и др., 2005; Фадеев, 2005; Балыкин, 2006; Промысловые рыбы..., 2006; Бугаев и др., 2007; Григорьев, 2007; Максименков, 2007; Бугаев, Кириченко, 2008; Кучерявый, 2008, 2014; Нельсон, 2009; Антонов, 2011; Дьяков, 2011, 2025; Макеева и др., 2011; Черешнев, Поезжалова-Чегодаева, 2011; Шевляков, Маслов, 2011; Воскобойникова и др., 2012; Дьяков и др., 2012; Золотов, 2012; Золотов и др., 2012; Терентьев и др., 2013; Орлов и др., 2014; Тупоногов, Кодолов, 2014; Атлас-определитель..., 2015; Коваль и др., 2015а, б, в, 2018б; Мягих, 2015; Чернова, Назаркин, 2016; Есин, Маркевич, 2017; Тиллер, 2017; Красная книга..., 2018; Токранов, 2004а, б, 2005, 2012, 2020а, б; Флора и фауна..., 2020; Бугаев и др., 2023а, б, 2024; Григорьев и др., 2023; Дьяков, Бугаев, 2023; Everman, Goldsborough, 1907; Hart, 1973; Scott, Crossman, 1973; Tokuya, Amaoka, 1980; Richardson, 1981; Eschmeyer, Herald, 1983; Kendall, Vinter, 1984; Marliave, Peden, 1989; Matarese et al., 1989; Able, Fahay, 1998, 2010; Busby, 1998; Ecology..., 2002; Mecklenburg et al., 2002, 2016, 2018; Atlas..., 2005; Hjertager et al., 2013; Marcinkevicius, Gosztanyi, 2013; Nelson et al., 2016; Alaska Arctic..., 2016; Freshwater Fishes..., 2020; а также иллюстрации с сетевых ресурсов www.fishbiosystem.ru; fishbase.org; marinespecies.org; eol.org; v3.boldsystems.org; и др.). Для лучшего восприятия текста все видовые очерки были оформлены без ссылок на исходную литературу, однако в тех местах, где это было необходимо, специально указаны первоисточники полученной информации.

Для некоторых видов рыб, подходящие изображения которых нам не удалось найти в литературе, были использованы собственные оригинальные фотографии (а также отдельные фотографии, предоставленные коллегами), полученные на свежем материале в ходе полевых исследований.

Для характеристики распространения рыб в отдельных речных бассейнах были также использованы архивные материалы, полученные в результате многолетних рыбохозяйственных исследований сотрудников Камчатрыбвода и КамчатНИРО на территории Камчатского края (см. разд. 2.6 выше). Оценка общего состояния численности и современного промыслового значения рыб основана главным образом на многолетних статистических данных КамчатНИРО и Северо-Восточного территориального управления Федерального агентства по рыболовству (СВТУ ФАР) о состоянии запасов и вылове промысловых видов рыб в Камчатском крае (Оценка..., 2020; Состояние..., 2020; Лососи-2023, 2022; и др.).

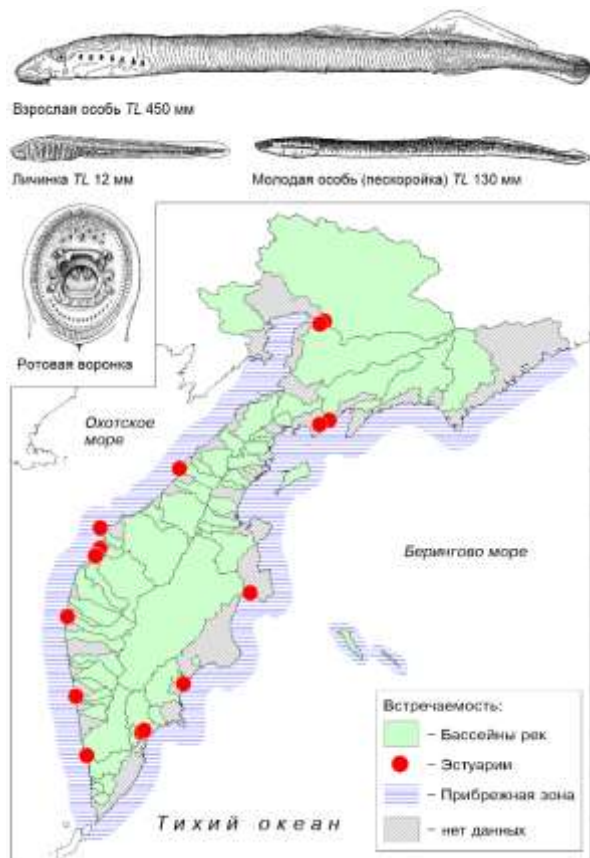
4.5.1. Тихоокеанская минога *Lethenteron camtschaticum* (Tilesius, 1811) [Petromyzontidae]

Группировка: анадромный; собственно пресноводный

Признаки: Тело червеобразное, без чешуи; за головой 7 жаберных отверстий; парных плавников нет. У взрослых особей рот в виде присоски с зубами, с кожистой бахромой по внешнему краю. Во время нереста развивается брачный наряд: бока темнеют, брюхо становится ярко-коричневым. Анадромные особи достигают возраста 7 лет, длины 79 (чаще 25–45) см; ручьевые доживают до 5 лет и не бывают крупнее 26 см.

Распространение и образ жизни. На Камчатке встречаются повсеместно. По данным морфогенетического анализа, анадромные и жилые камчатские миноги принадлежат к единой популяционной системе, и их следует рассматривать как различные формы одного вида *L. camtschaticum* (Кучерявый, 2008, 2014). Жилые миноги населяют различные речные биотопы с разнообразным составом грунта (галька, песок, камни, ил, глина), могут обитать как в основном русле рек, так и в придаточной системе. В питании личинок (пескороек) отмечены фито- и зоопланктон (копеподы, клядоцеры), ил, детрит. Часто сами они являются объектом питания хищных рыб (щуки, налима и хариуса). Анадромная форма миног проводит в реке до 4–5 лет, и после метаморфоза в мае–июне начинает скатываться в море. Скат происходит главным образом ночью, продолжается с разной интенсивностью до конца июля. Основная масса смолтов скатывается в период паводка при высоком уровне воды. В море они придерживаются прибрежных мелководий, где проводят до созревания 1–3 года. В реки Камчатки минога мигрирует в конце весны – начале лета и в этот же год приступает к размножению. Взрослые анадромные особи ведут паразитический образ жизни. Их жертвами становятся в основном мелкие виды рыб: небольшие лососи, гольцы, навага, корюшки и др. В пресных водах при продвижении к нерестилищам минога не питается, зубы у рыб становятся тупыми, кишечник атрофируется, хотя в эстуариях зубы еще остаются острыми.

Промысловое значение. Промысловый вид. Сейчас на Дальнем Востоке РФ добывается в небольших количествах в бассейне р. Амур, но на Камчатке специализированного промысла нет. Иногда взрослые проходные особи могут встречаться в качестве прилова при промысле других видов рыб (например, тихоокеанских лососей), но в пищу используются крайне редко.



4.5.2. Тихоокеанская сельдь *Clupea pallasii* Valenciennes, 1847 [Clupeidae]

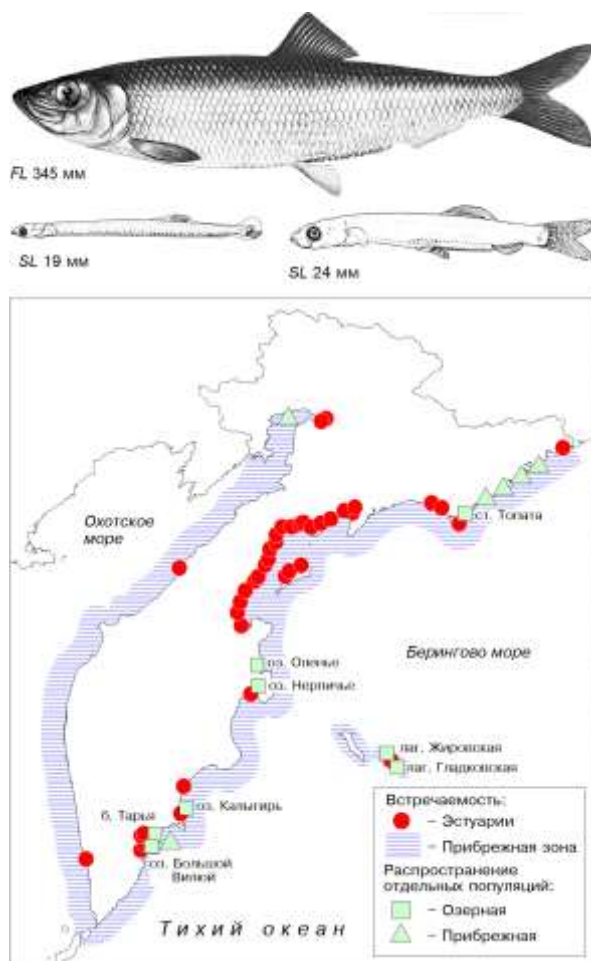
Группировка: полуанадромный; собственно морской

Признаки: *D* 17–20; *A* 12–16; *P* 15–19; *sb* 63–73; *vert* 53–55. Тело сжатое с боков, покрыто легко опадающей чешуей. Брюшко округлое серебристо-белое, спина темно-голубая, бока светлые без пятен. Рот полуверхний, средней величины. Продолжительность жизни до 19 лет (чаще 10–15 лет), вырастает до 50 см и более 1 кг.

Распространение и образ жизни. Морская стайная рыба, но не избегает опресненных прибрежных вод. Выделяют три основные экологические формы сельди: морская, прибрежная и озерная. На Камчатке популяции озерных сельдей имеются в оз. Нерпичье, Калыгирь, Большой Вилуй, Медвежка, Оленье, лаг. Южная, а также в устьевых лагунах, расположенных на Командорских о-вах и Корякском нагорье. Прибрежные группировки отмечены в Пенжинской губе, в Авачинском заливе и у Корякского побережья выше м. Олюторского.

Рыбы морских и прибрежных группировок для нереста предпочитают бухты и заливы, защищенные от морского наката, с рифами, покрытыми разнообразными водорослями. Озерные сельди зимуют и размножаются в устьях рек. Миграция в воды эстуариев продолжается с августа по октябрь. Здесь же в мае протекает нерест. Икра откладывается подо льдом на водную растительность. Выклюнувшиеся личинки выносятся течением в зону прибрежного мелководья. Отнерестившиеся особи также мигрируют в море, где нагуливаются в основном на прибрежных морских участках, прилегающих к нерестовым водоемам. Главным кормовым объектом сельди в море служит мезопланктон, а в период зимовки в озерах – организмы нектобентоса. В свою очередь, сельдь входит в рацион всех животных, питающихся рыбой: хищные рыбы (акулы, треска, лососи, палтус и др.), морские птицы и млекопитающие.

Промысловое значение. Важный объект промысла. Суммарный промысловый запас морских сельдей на Камчатке в последние годы оценивался на уровне 400–500 тыс. т, вылов составлял 50–100 тыс. т. Численность озерных и прибрежных сельдей существенно ниже, чем морских. Например, биомасса промыслового запаса сельди оз. Нерпичье в 1989–1996 гг. оценивалась в пределах 2–5,4 тыс. т, оз. Калыгирь – 0,85–2,15 тыс. т.



4.5.3. Серебряный карась *Carassius gibelio* (Bloch, 1782) [Cyprinidae]

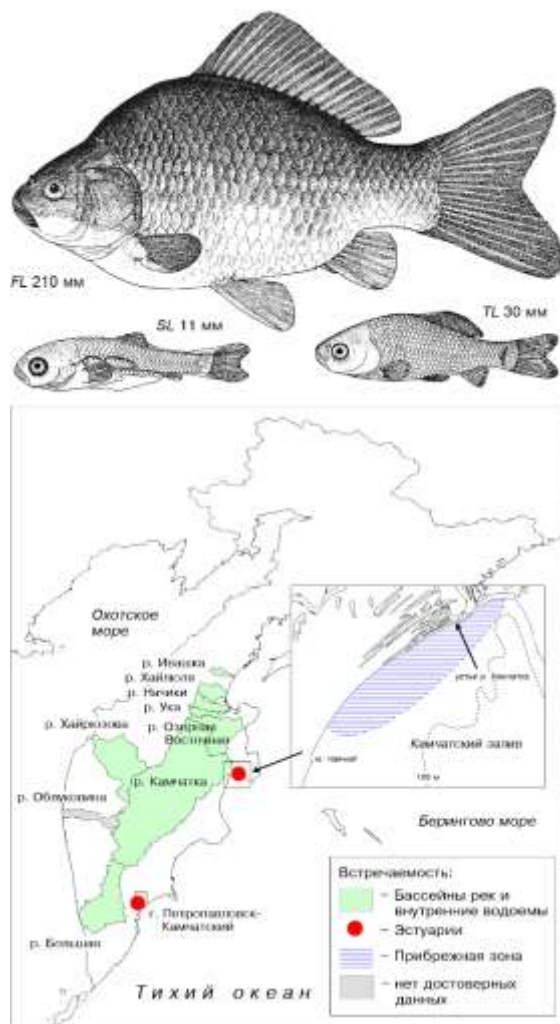
Группировка: пресноводный эстуарно-адаптированный

Признаки: *D* III–IV 13–20; *A* II–III 5–6; *l* 28–34; *sb* 35–54; *vert* 27–35. Тело короткое, высокое, покрытое крупной серебристой чешуей. Рот конечный без усиков. Хвостовой плавник сильно выемчатый. Бока тела серебристые, иногда черные или золотистые. Живет до 14–15 лет, обычно 7–10 лет. Достигает длины 45 см, массы ≈ 2 кг.

Распространение и образ жизни. Чужеродный вид. Начиная с 1930-х гг., был успешно акклиматизирован из Приморья в некоторые водоемы Камчатского края. В настоящее время достоверно встречается в отдельных реках и эстуариях Восточной (рр. Камчатка, Озерная Восточная, Ука, Начики, Хайлюля, Ивашка, Халактырка, оз. Култужное, Авачинская губа) и Западной Камчатки (рр. Большая, Хайрюзова). Указан И.А. Черешневым (1996а) для р. Облуковина (Западная Камчатка), однако достоверность этой

информации пока не подтверждена. Теплолюбивая рыба, легко переносит существенные изменения солености и пониженные концентрации кислорода. В естественной среде обитает в основном в озерах, но может выходить в реки, эстуарии и в солоноватоводные участки морей. В бассейне р. Камчатка встречается от устья до притоков среднего и нижнего течения. Наиболее многочислен в озерах, включая устьевые осолоненные водоемы (например, оз. Нерпичье). Нерест наступает с конца мая–июня и длится до августа. Значительных миграций по рекам не совершает, но наблюдаются небольшие перемещения в связи с нерестом, нагулом, зимовкой. Из эстуария р. Камчатка может выходить (или его выносит течением) в опресненные воды Камчатского залива. Питание разнообразное и включает зоопланктон, бентос, водоросли и детрит. Относительное содержание зоопланктона и личинок насекомых в пище снижается с увеличением размеров рыб. Наиболее высокая интенсивность питания наблюдается в июле–августе.

Промысловое значение. Небольшое. Сейчас промысловый запас карася на Камчатке оценивается в 400 т, а его промысел имеет местное значение и осуществляется главным образом в потребительских целях жителями поселков, расположенных в бассейне р. Камчатка. Официальный средний ежегодный вылов в последние годы не превышает 5–10 т.



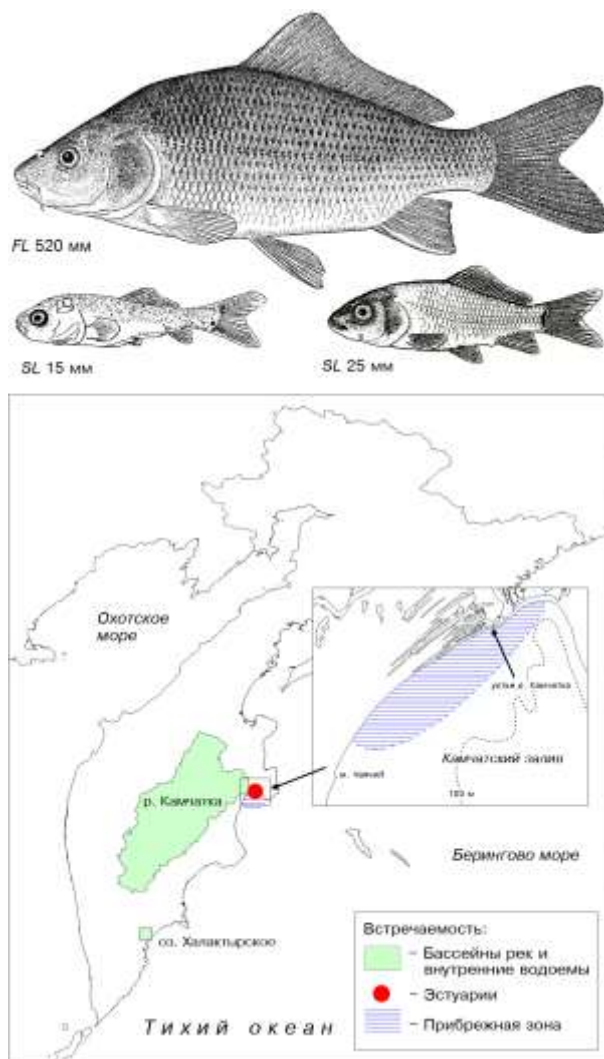
4.5.4. Амурский сазан *Cyprinus rubrofasciatus* Lacepède, 1803 [Cyprinidae]

Группировка: пресноводный эстуарно-адаптированный

Признаки: *D* III–IV 16–21; *A* II–III 5; *Il* 33–40; *sb* 21–29; *vert* 36–38. Тело толстое, широкое, покрытое крупной золотистой чешуей. У основания каждой чешуйки темное пятнышко. Спинной плавник слегка выемчатый. Рот нижний, в углах рта и на верхней губе две пары коротких усиков. Предельный возраст – 30 лет. Достигает в длину более 100 см и массы 20–30 кг.

Распространение и образ жизни. Был акклиматизирован на Камчатке вслед за карасем в 1950–1970-е гг. из бассейна р. Амур. Сейчас встречается в бассейне р. Камчатка, а также в оз. Халактырское вблизи Петропавловска-Камчатского, где какое-то время являлся объектом аквакультуры. Пресноводная теплолюбивая рыба, но может выходить за пределы устьев рек в воды с повышенной соленостью. Способен (как и карась) переносить существенные изменения солености и снижение содержания кислорода в воде. По бассейну р. Камчатка к настоящему времени расселился от ее устья до старичных озер, расположенных на ≈500 км выше по течению, стал выходить в осолоненные воды эстуария (устьевые лагуны, озера Нерпичье и Култучное). Взрослые особи иногда встречаются в прибрежной зоне Камчатского залива. Основные нерестилища сосредоточены в озерах на границе среднего и нижнего течения р. Камчатка. Молодь питается организмами зоопланктона и бентоса, взрослые особи – преимущественно донными организмами: личинками комаров, моллюсками, червями, ракообразными, а также водной растительностью. В прибрежной зоне Камчатского залива в пище сазана могут доминировать соноватоводные беспозвоночные (мизиды, бокоплавы, моллюски и др.).

Промысловое значение. В бассейне р. Камчатка сазан добывается местным населением как случайный объект при промышленном лове карася и лососей или как объект браконьерского промысла. Промысловый запас в последние годы оценивается на уровне 100 т, официальный ежегодный вылов составляет в пределах 0,25–3,00 т. Иногда сазан встречается вместе с карасем в уловах ставных неводов при лососевом промысле в Камчатском заливе в летние месяцы.



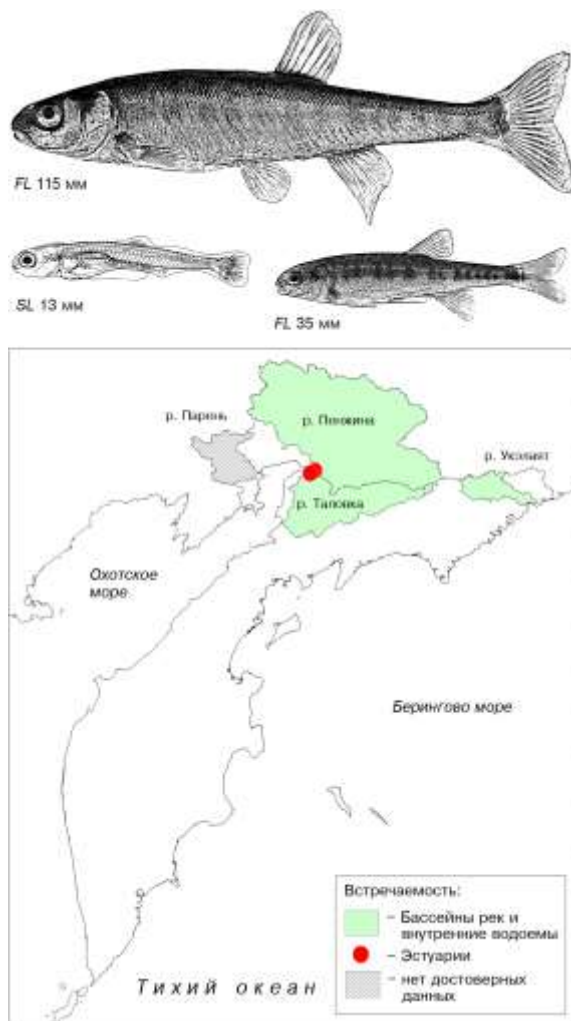
4.5.5. Речной голец *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1758) [Leuciscidae]

Группировка: собственно пресноводный

Признаки: *D* II–III 7–8; *A* III 7; *P* I 15–17; VII 7–8; *rb* 3; *sb* 7–11; *vert* 40–43; *ll* 29–82. Тело веретенообразное, окраска пестрая. Чешуя на туловище очень мелкая, брюхо голое. Рот маленький, полунижний, длина верхней челюсти меньше ширины лба. Мелкая рыбка. Длина и масса взрослых особей, как правило, не превышают 10 см и 10 г (максимум – 12,5 см и 32 г), максимальный возраст – 5 лет.

Распространение и образ жизни. В пределах Камчатского края достоверно отмечен пока только в бассейнах и эстуарии рек Пенжина и Таловка (северо-запад) и в бассейне р. Укэлят (северо-восток), а также указан И.А. Чершневым (1996а) для р. Парень. Пресноводный вид, весь жизненный цикл которого проходит в реках. В бассейнах рр. Пенжина и Таловка встречается повсеместно от устьевой области и, вероятно, вплоть до верхнего течения, включая главные и второстепенные притоки. Предпочитает быстрое течение, чистые, холодные воды. Населяет мелководные участки с песчаными и каменистыми грунтами, особенно устьевые пространства речек и ручьев. Многочислен на обширных галечных косах и в речных заливах, но может встречаться и в мелководных пойменных озерах, в старицах, протоках, заводях со слабым течением. Ведет стайный образ жизни, в преднерестовый период образует большие скопления, состоящие из близких по размерам особей. Размножение проходит в июле–августе при максимальном прогреве речной воды. Молодь обычно держится отдельно в тихих заводях на мелководьях, где находит укрытия под корягами и в расщелинах между камнями. В летний период молодь может мигрировать для нагула в нижнее течение и эстуарий рр. Пенжина и Таловка. В питании взрослых рыб преобладают имаго и личинки комаров-звонцов, личинки веснянок и поденок, и существенно реже – ручейников. В рационе молоди доминируют остатки различных микроскопических организмов (диатомовые и зеленые микроводоросли, коловратки, мелкий речной зоопланктон). Часто служит объектом питания хищных промысловых рыб (щуки, налива, хариуса, голец).

Промысловое значение. Не имеет из-за малых размеров и поэтому не встречается даже в качестве прилова в промысловых орудиях лова.



4.5.6. Обыкновенная щука *Esox lucius* Linnaeus, 1758 [Esocidae]

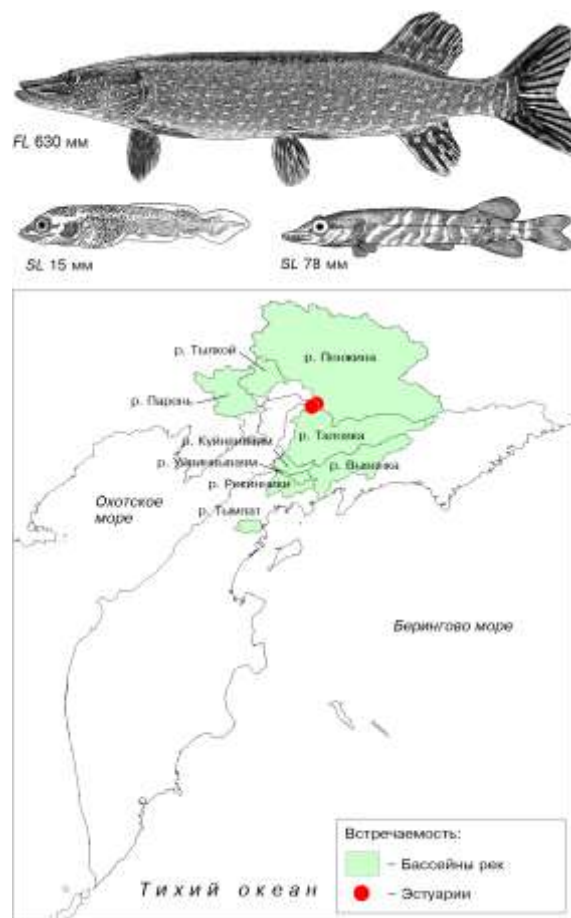
Группировка: собственно пресноводный

Признаки: *D* VI–IX 12–16; *A* V–VIII 11–16; *P* I 13–17; *V* I 9–11; *rb* 12–15; *sb* 34–43; *vert* 56–64, *ll* 42–58.

Тело удлиненное, сжатое с боков. На боках туловища – многочисленные белые или желтоватые вытянутые светлые пятна. Спинной плавник смещен далеко назад и расположен над анальным. Голова очень длинная, рот большой, конечный; верхняя челюсть прямая. Максимальный возраст – 12–15 лет, длина 130 см, масса 20 кг.

Распространение и образ жизни. На Камчатке достоверно встречается в бассейнах рр. Парень, Тылхой, Пенжина, Таловка, Куйнвиваям, Уйвинвиваям и Рекинники (северо-западное побережье), а также в рр. Вывенка и Тымлат (северо-восточное побережье). Данных о встречаемости в близлежащих речных бассейнах пока нет. Пресноводный лимнофильный вид. Плохо переносит изменения солености воды, поэтому к настоящему моменту молодь щуки отмечена только в пресноводной зоне эстуария рр. Пенжина и Таловка. Населяет равнинные участки рек с замедленным течением и водоемы придаточной системы. Ведет преимущественно оседлый, малоподвижный образ жизни, свойственный хищникам-засадчикам, предпочитает места с укрытиями (заросли подводной растительности, заломы и др.). Массовый нерест проходит в период половодья в конце мая – начале июня. Нерестилища расположены на хорошо прогреваемых мелководьях с заливаемой растительностью. После нереста взрослые особи выходят на нагул в боковые русла, протоки, старицы, где начинают активно охотиться. Зимует на глубоких ямах и русловых участках реки с замедленным течением. Все миграции щуки по бассейнам рек обычно сводятся к непротяженным перемещениям между местами нереста, нагула и зимовки. Объектами питания щуки являются все доступные представители местной ихтиофауны, включая собственную молодь. Состав ее рациона и интенсивность питания напрямую зависят от структуры ихтиоценоза в данном участке водоема, а также от сезона года.

Промысловое значение. Промысловый вид. Точные данные о численности щуки и ее вылове в Камчатском крае сейчас отсутствуют. Известно только, что в бассейнах некоторых рек (Парень, Пенжина, Таловка) это важный объект любительского рыболовства у местного населения, особенно в период ледостава. Ежегодно к вылову на Камчатке рекомендуется 3 т щуки.



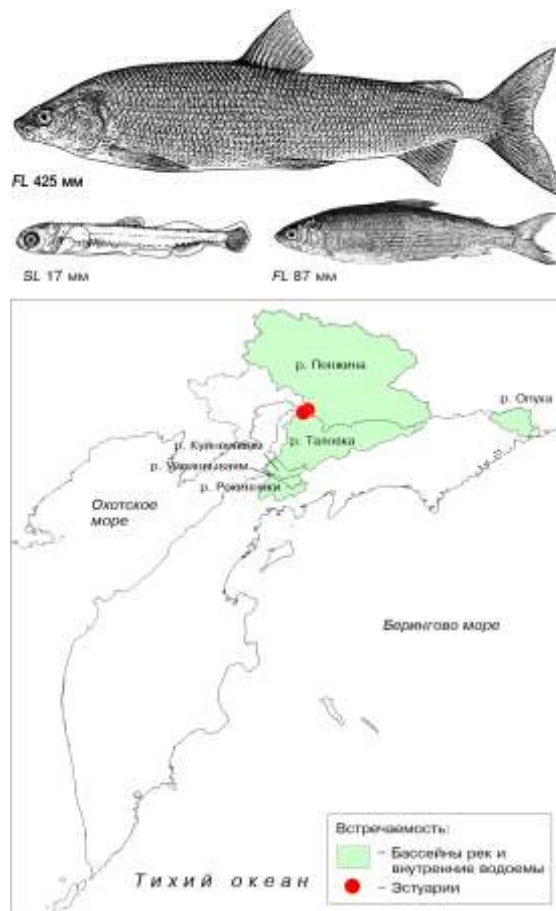
4.5.7. Сиг-пыжьян *Coregonus pidschian* (Gmelin, 1789) [Salmonidae]

Группировка: пресноводный эстуарно-адаптированный

Признаки: *D* III–V 9–12; *A* III–V 10–12; *P* I 14–16; *V* II 9–11; *rb* 7–10; *sb* 22–27; *pc* 122–189; *vert* 58–62; *ll* 73–84. Голова, плавники и тело сверху темно-коричневые. Бока и брюхо серебристо-белые, у крупных рыб с золотистым оттенком. Чешуя круглая, плотноседающая. Рот нижний, рыло длинное, массивное. Доживает до 15–20 лет и достигает в длину 55 см и массы до 3 кг.

Распространение и образ жизни. На западном побережье Камчатки отмечен пока только в бассейнах рр. Пенжина, Таловка, Куйнвиваям, Уйвинвиваям и Рекинники, а на восточном – р. Опуха. Относительно многочисленный. Отличается высоким морфологическим и экологическим полиморфизмом. В реках обитает повсеместно от устьевой их области до верховий притоков. В прибрежную зону (например, в Пенжинскую губу) пыжьян, по-видимому, специально не выходит и может выноситься туда только в период половодья. Предпочитает участки рек с быстрым течением и галечно-песчаными, слабо-заиленными грунтами. Нерест происходит в верхнем течении с конца октября по вторую половину ноября, часто уже подо льдом. Места размножения приурочены к галечно-песчаным участкам основного русла с глубинами более 1 м. Эмбриональный период длится около 200 суток. Весенним паводком молодь сносится вниз до устья и широко расселяется по пойме. Летом рыбы младших возрастов нагуливаются на мелководных участках в нижнем течении и устьевой области рек. Взрослые особи уходят в придаточную систему в среднем–нижнем течении. Основными местами их нагула становятся пойменные и тундровые озера, соединенные протоками с рекой. Для пыжьяна всех возрастов характерна широкая полифагия с преобладанием в питании бентоса. В эстуарии основу пищи молоди составляют представители нектобентоса (мизиды, бокоплавы, равноногие раки и др.).

Промысловое значение. Традиционный объект любительского рыболовства. В летний период добывается в протоках, старицах и тундровых озерах мелкочейными сетями, небольшими закидными неводами, реже – удочками. В подледный период его ловят со льда на крючковую снасть, в основном в верхних участках рек и притоков. Точных оценок численности и объемов вылова в Камчатском крае нет.



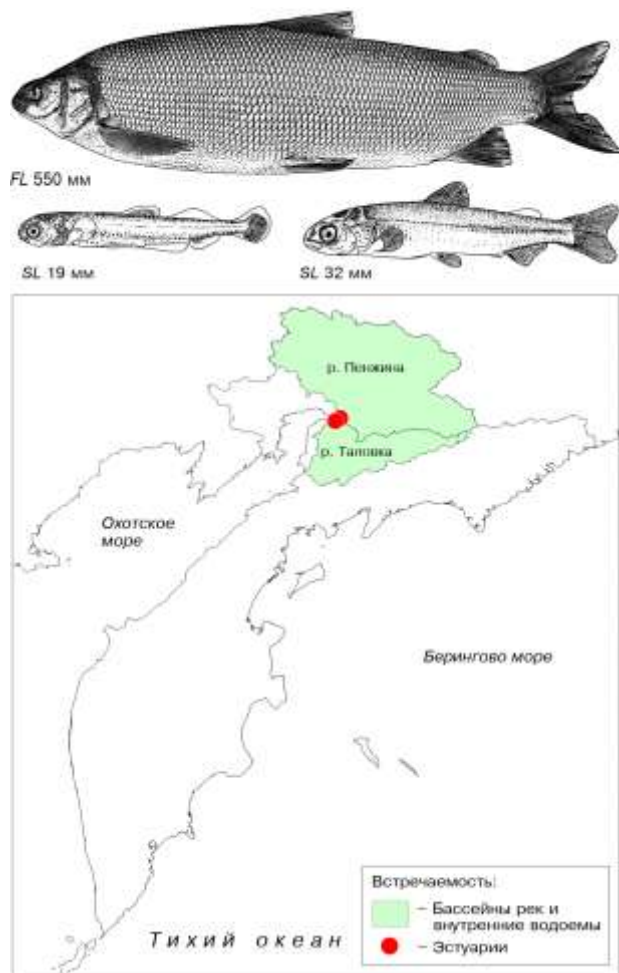
4.5.8. Чир *Coregonus nasus* (Pallas, 1776) [Salmonidae]

Группировка: пресноводный эстуарно-адаптированный

Признаки: *D* III–V 9–11; *A* II–V 10–13; *P* I 14–17; *V* II 8–11; *rb* 7–9; *sb* 19–26; *pc* 148–201; *vert* 60–66; *ll* 81–107. Тело высокое; хвостовой стебель высокий и короткий; хвостовой плавник сильно выемчатый. Рот нижний, лишен зубов. Рыло перед глазами с горбом. Окраска тела серебристо-белая, иногда золотистая. Один из наиболее крупных представителей сиговых. Предельный возраст 13–16 лет, длина 86 см и масса 12 кг.

Распространение и образ жизни. В пределах Камчатского края отмечен в бассейнах рр. Пенжина и Таловка. Пресноводный озерно-речной вид, но в отдельных районах может использовать эстуарии для нагула и нереста. Жизненный цикл проходит в среднем и нижнем течении речных бассейнов, в зоне с развитой пойменной системой. Встречается как в русловой части, так и в протоках, старицах, пойменных и тундровых озерах. В конце лета начинается преднерестовая миграция вверх по рекам. Размножение проходит со второй декады октября до начала ноября (в период ледостава) по фарватеру русел на галечных грунтах ниже перекатов. Весной личинки разносятся паводком по придаточной системе, небольшая их часть скатывается до устьевой области и эстуария. Взрослые особи зимуют на глубоких участках основных русел, весной во время подъема вод мигрируют на нагул в удаленные пойменные водоемы. Неполовозрелые рыбы преимущественно остаются в мелководных озерах и старицах ближе к основному руслу и при наступлении межени выходят обратно в реки. По характеру питания взрослый чир – типичный бентофаг. Молодь, помимо бентоса и нектобентоса, может также активно потреблять имаго различных воздушных насекомых.

Промысловое значение. Ценная промысловая рыба. До 1990-х гг. был широко распространен в бассейнах рр. Пенжина и Таловка и являлся одним из самых многочисленных видов рыб и важным объектом местного рыболовства. В настоящее время встречается крайне редко, его численность продолжает сокращаться в результате чрезмерного и бесконтрольного вылова в 1990–2000 гг. По причине резкого сокращения общей численности популяции был включен в Красную книгу Камчатского края (Категория 2).

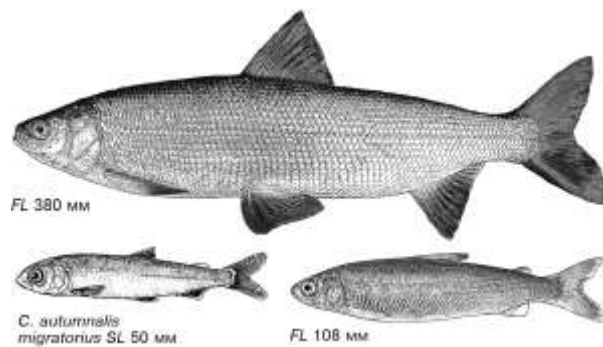


4.5.9. Пенжинский омуль *Coregonus subautumnalis* Kaganowsky, 1932 [Salmonidae]

Группировка: пресноводный эстуарно-адаптированный

Признаки: *D* II–IV 9–11; *A* II–IV 10–13; *P* I 13–17; *V* II 10–11; *rb* 8–9; *sb* 41–47; *pc* 60–131; *vert* 58–62; *ll* 75–91. Тело высокое, у старших рыб с горбом за затылком, чешуя плотноседающая. Окраска серебристая. Рот конечный, находится на средней линии тела. Верхняя челюсть достигает переднего края глаза или незначительно заходит за него. Средних размеров сиговая рыба. Достигает возраста 10–11 лет, длины 47 см и массы 1,8 кг.

Распространение и образ жизни. Уникальный узкоэндемичный вид, представленный единственной популяционной системой бассейнов рр. Пенжина и Таловка. Пресноводный озерно-речной, биология изучена недостаточно. В бассейне р. Пенжины в настоящее время малочислен, а в бассейне р. Таловки – относительно многочислен, но только на локальных участках. Старшая молодь,



созревающие и взрослые рыбы летом встречаются в пойменных протоках и озерах, соединенных с основными руслами, крайне редко, в русловой части в среднем и нижнем течении. Большое количество молоди первого года жизни разносится по реке вплоть до эстуария, где нагуливается на литорали. В конце сентября, завершив летний нагул, рыбы всех возрастов выходят из придаточной системы в основное русло и крупные притоки. Размножение проходит с конца сентября до ноября (часто уже подо льдом) на локальных глубоководных участках русла с галечно-песчаным дном. В районе нерестилищ на участках с выходами грунтовых вод, по всей видимости, происходит и зимовка омуля. Основу рациона взрослых особей составляют некто-бентосные ракообразные; молодь в реках питается в основном личинками и имаго амфибиотических насекомых, а в эстуарии – молодью мизид и гаммарусов.

Промысловое значение. Охраняемый вид. Включен в Красную книгу Камчатского края со статусом «малочисленный узкоэндемичный» (Категория 3). Однако до сих пор служит объектом неконтролируемого браконьерского промысла (в т. ч. в период нереста), который является основной угрозой для сохранения вида. Общая численность популяции сейчас неизвестна, хотя ежегодный объем потребительского вылова, вероятно, может достигать нескольких тонн.

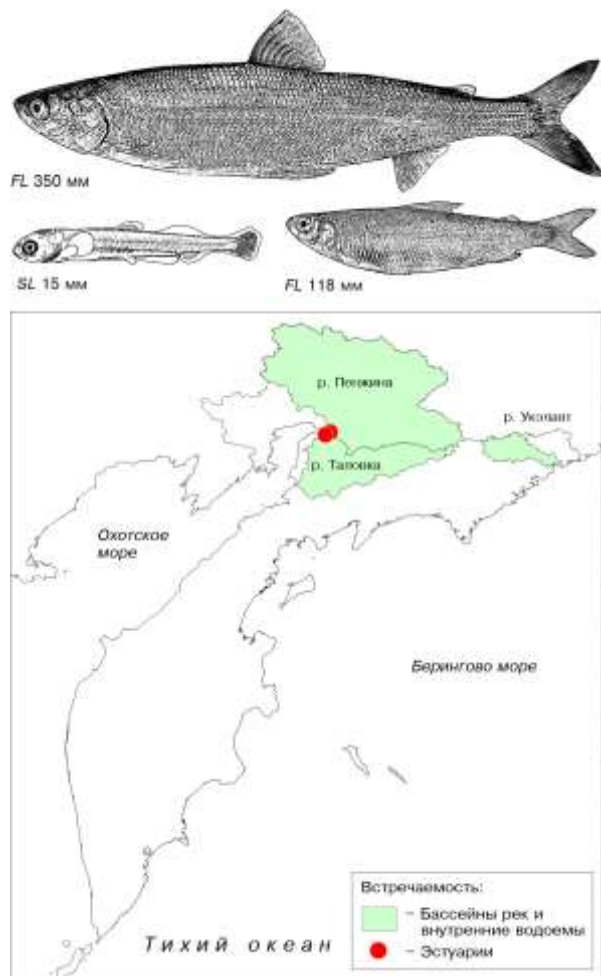
4.5.10. Сибирская ряпушка *Coregonus sardinella* Valenciennes, 1848 [Salmonidae]

Группировка: пресноводный эстуарно-адаптированный

Признаки: *D* III–IV 10–11; *A* III 10–13; *P* I 13–15; *V* II 10–12; *rb* 8–10; *sb* 41–46; *pc* 73–77; *vert* 59–62; *ll* 78–83. Тело уплощенное с боков. Окраска тела серебристая. Во время нереста на боках появляются эпителиальные бугорки, более заметные у самцов. Чешуя легко спадающая. Рот верхний, открывается выше средней линии тела. Нижняя челюсть загнута кверху, выступает вперед верхней. Живет до 13 лет и достигает длины 49 см, массы 1,3 кг.

Распространение и образ жизни. В пределах Камчатского края достоверно пока отмечена только в бассейнах рр. Пенжина и Таловка, а также в р. Укэлаят. Полупроходной и озерно-речной вид с высоким морфологическим и экологическим полиморфизмом. Биология и экология камчатской ряпушки изучены слабо, но в рр. Пенжина и Таловка во многом напоминают образ жизни пенжинского омуля. Известно, что места нагула и нереста у этих видов совпадают, поэтому их можно рассматривать как своего рода виды-двойники. Бассейны рр. Пенжина и Таловка населяет озерно-речная форма, однако ее молодь (как и молодь пенжинского омуля) может использовать эстуарий для нагула в летние месяцы, где обитает на литорали. В питании молоди ряпушки в реках преобладают личинки и имаго амфибиотических насекомых, в эстуарии – мизиды, гаммарусы, а также рачковый планктон (веслоногие и ветвистоусые). Взрослые рыбы в озерах питаются в основном зоопланктоном, а в реках имеют смешанный характер питания.

Промысловое значение. Охраняемый вид. В Красной книге Камчатского края имеет Категорию 3 (популяция, находящаяся на границе ареала). Общая численность на территории края неизвестна, однако есть основания полагать, что в рр. Пенжина и Таловка она сокращается в результате бесконтрольного браконьерского промысла. Поскольку ряпушка и пенжинский омуль очень похожи и часто образуют совместные нагульные и нерестовые скопления, местные рыбаки их не различают, а смешанные уловы этих двух видов называют «сельдяткой». Специализированный браконьерский промысел «сельдятки» местные жители ведут в осенний период во время нерестовой миграции и непосредственно на нерестилищах, которые им известны.



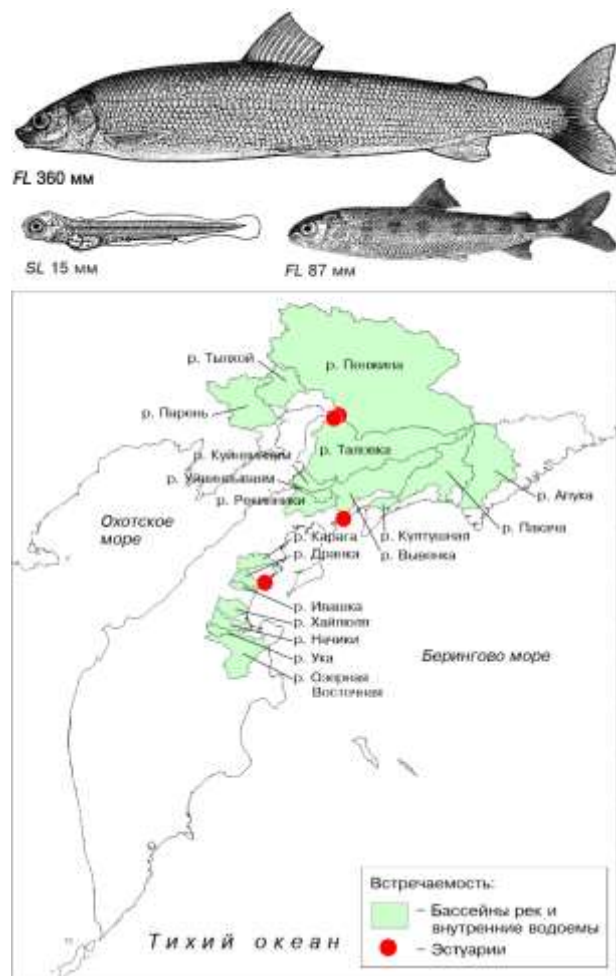
4.5.11. Обыкновенный валец *Prosopium cylindraceum* (Pennant, 1784) [Salmonidae]

Группировка: собственно пресноводный

Признаки: *D* III–IV 10–14; *A* III 9–12; *P* I 12–16; *V* II 8–11; *rb* 6–8; *sb* 14–21; *pc* 57–104; *vert* 60–64; *ll* 79–96. Тело вальковатое, прогонистое. Голова и тело сверху серо-зеленые или серые, сбоку и брюхо серебристо-белые, у крупных рыб с желтоватым оттенком. Парные и анальный плавники у молоди оранжевые или желтые, у взрослых – красные с серыми концами. Рот нижний, очень маленький, лишенный зубов. Достигает возраста 10–15 лет, длины 51 см и массы 2 кг.

Распространение и образ жизни. Встречается в реках северной части Камчатского края. К настоящему моменту отмечен в рр. Парень, Тылхой, Пенжина, Таловка, Куйнвиваям, Уйвинвиваям, Рекинники (бассейн Охотского моря) и рр. Озерная Восточная, Ука, Начики, Хайлюля, Ивашка, Дранка, Карага, Вывенка, Култушная, Пахача и Апука (бассейн Берингова моря). Пресноводный реофильный вид. Относительно многочисленный. Встречается от устья вплоть до верхнего течения рек, включая главные и второстепенные притоки. Взрослые рыбы летом распределяются по основным руслам, однако в период активного откорма (июнь–август) также могут уходить на нагул в пойменные водоемы (протоки, заводи, старицы и озера, связанные с рекой). В нерестовый период (конец сентября – ноябрь) поднимается на русловые участки с быстрым течением, где размножается на прибрежных галечных отмелях; икру закапывает в грунт. Нерестилища сосредоточены в верхнем течении рек и притоков. После нереста мигрирует на зимовку на глубокие участки главных рек и крупнейших притоков. Вылупившиеся личинки в период половодья (май–июнь) разносятся по рекам вплоть до эстуариев, занимают прибрежные мелководья в основном русле и пойменных протоках. Взрослые рыбы питаются в основном речным бентосом, иногда – молодью рыб; в рационе молоди в реке преобладают личинки и имаго насекомых, а в эстуарии – нектобентосные беспозвоночные.

Промысловое значение. Важный объект любительского рыболовства у местного населения. Летом валька ловят мелкочейными сетями, небольшими закидными неводами, реже – удочками; в подледный период добывают только удебным способом. Объем уловов точно неизвестен. По экспертным оценкам, к ежегодному вылову на Камчатке рекомендуется 1 т валька.



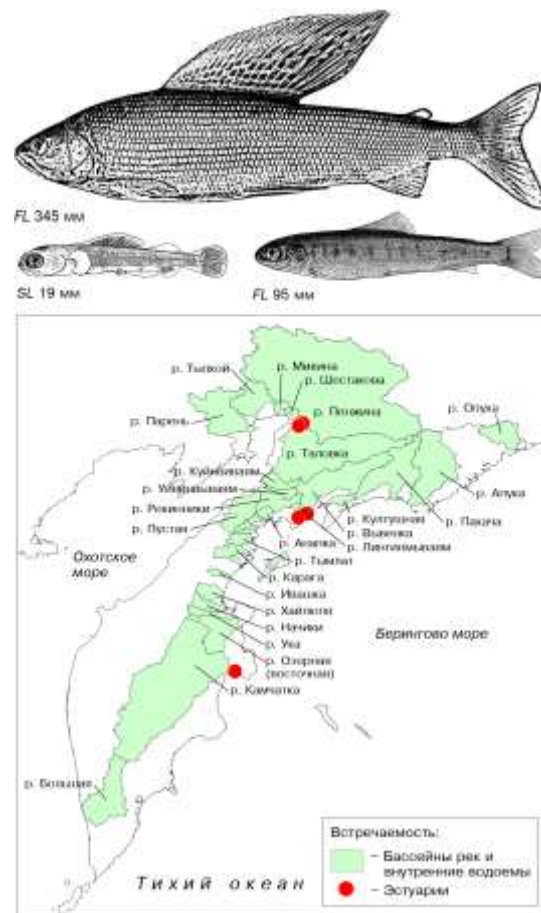
4.5.12. Камчатский хариус *Thymallus mertensii* Valenciennes, 1848 [Salmonidae]

Группировка: собственно пресноводный

Признаки: *D* VII–XIV 10–16; *A* III–V 8–11; *P* I 13–17; *V* II 8–10; *rb* 7–11; *sb* 14–23; *pc* 14–33; *vert* 55–61; *ll* 69–91. Голова сверху и туловище темно-коричневые с фиолетовым оттенком. Брюхо от начала грудных плавников до анального черное или светло-серое. Чешуя крупная, очень плотно сидящая. Рот конечный, маленький. Максимальный возраст – 11 лет; предельная длина 52 см и масса 1,4 кг.

Распространение и образ жизни. По западному побережью Камчатки встречается в бассейнах рек, впадающих в Пенжинскую губу, а также в р. Большая. По восточному побережью отмечен в отдельных речных бассейнах от р. Опуха на севере до р. Камчатка на юге. По сообщениям местных рыбаков, обитает также в некоторых реках западного побережья о. Карагинский (Куренков, 1965). Пока был встречен в эстуариях крупнейших рек региона (Пенжина, Таловка, Камчатка и Вывенка), а также в устьевой области р. Лингинмываям. Пресноводный речной вид. Многочисленный. Обычен в средней и верхней частях бассейнов, но в летнее время активно осваивает практически любые речные биотопы вплоть до эстуариев. Взрослые особи в летне-осенний период обитают в главном русле и притоках (преимущественно в верховьях горных рек), но в массе могут уходить на нагул и в придаточную систему (заводы, старицы и озера). Молодь предпочитает обширные мелководья вдоль галечных кос. Зимует в основном на приглубых участках и зимовальных ямах в основном русле рек и основных притоков. Нерестится после вскрытия рек, обычно со второй половины мая до середины июня. Нерест проходит на участках с гравийно-песчаным дном; икра закапывается в грунт или прикрепляется к камням. По мере роста молодь широко расселяется по бассейнам рек вплоть до их устьев. По характеру питания хариус – типичный полизоофаг, поедающий в течение всей жизни любой доступный корм растительного и животного происхождения.

Промысловое значение. Ценный промысловый вид, однако на Камчатке в промышленных масштабах не добывается. Является важным объектом любительского рыболовства у местного населения. Летом чаще всего хариуса добывают на спиннинги или удочки, реже – мелкочейными сетями. В подледный период его ловят исключительно на удочку. Общая численность неизвестна. Ежегодно к вылову в реках Камчатки рекомендуется 2 т хариуса.



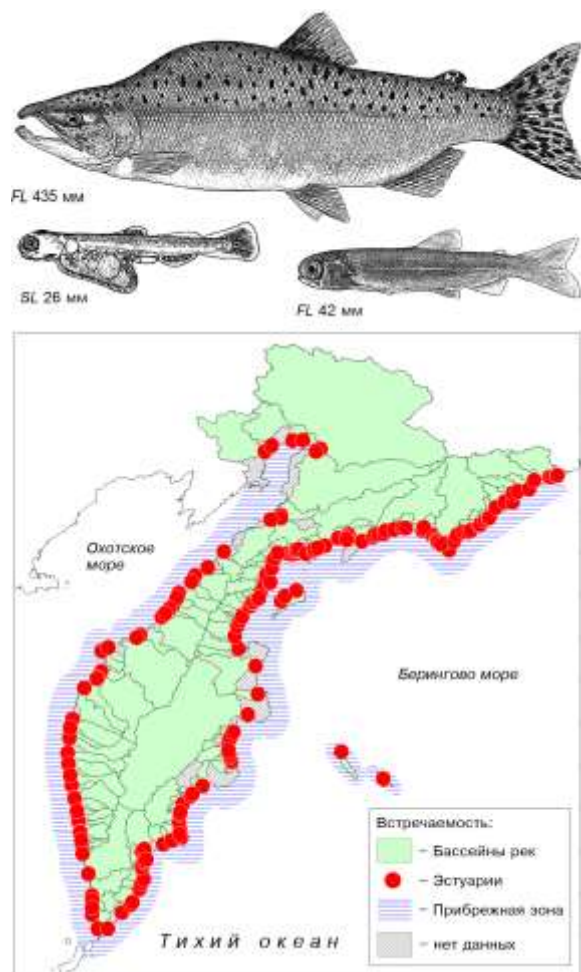
4.5.13. Горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) [Salmonidae]

Группировка: анадромный

Признаки: *D* III–V 10–13; *A* III–IV 12–16; *P* I 13–15; *V* II 8–10; *rb* 10–13; *sb* 26–33 (иногда до 35; тонкие, длинные); *pc* 88–195; *vert* 65–71; *ll* 144–184. Тело прогонистое, сжатое с боков, у половозрелых самцов с горбом. На спине черные пятнышки; на хвостовом плавнике рисунок из рядов контрастных пятен и полос. Чешуя мелкая, легко спадающая. Средняя длина взрослых рыб составляет 40–50 см, масса 1,2–1,5 кг (редко встречаются особи <40 и >50 см, 0,35 и 5,5 кг).

Распространение и образ жизни. Самый многочисленный на Камчатке лосось. Заходит практически во все реки, но основные районы воспроизводства расположены на Западной Камчатке от р. Кошегочек на юге до р. Ича на севере, а также в реках Северо-Восточной Камчатки. Не крупный, быстрорастущий вид. Продолжительность жизни составляет 2 года (по одному году в реке и в море). Поколения смежных лет по факту репродуктивно изолированы и характеризуются самостоятельной динамикой численности. На Западной Камчатке наблюдается чередование урожайных поколений четных лет и малочисленных нечетных лет, на Восточной, наоборот: численность поколений нечетных лет выше, чем четных. Массовый нерестовый ход в реки происходит в июле–августе; размножение – в августе–сентябре в нижнем и среднем течении рек на обширных плесах перед перекатами с гравийно-песчаным грунтом. Выклев личинок начинается с декабря, до наступления весны они лежат в нерестовых гнездах. Массовый выход из грунта и подъем в толщу воды происходят при достижении длины 26–29 мм и сопряжены с поднятием уровня воды в реках во время половодья. Скат идет в мае–июле, преимущественно в ночные часы. Молодь начинает миграцию в море до рассасывания желточного мешка. В эстуариях она не задерживается и сразу откочевывает в прибрежную зону. Мальки и половозрелые рыбы в реках, как правило, не питаются. В море в пищу горбуши преобладает зоопланктон, реже – молодь других рыб, а также кальмары и светящиеся анчоусы.

Промысловое значение. Один из важнейших объектов рыболовства на Камчатке (уловы часто превышают 90% вылова всех анадромных рыб). В 2011–2020 гг. ежегодный подход горбуши к побережью Камчатки колебался от ≈30 до ≈350 млн экз., вылов составлял ≈40–413 тыс. т.



4.5.14. Кета *Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792) [Salmonidae]

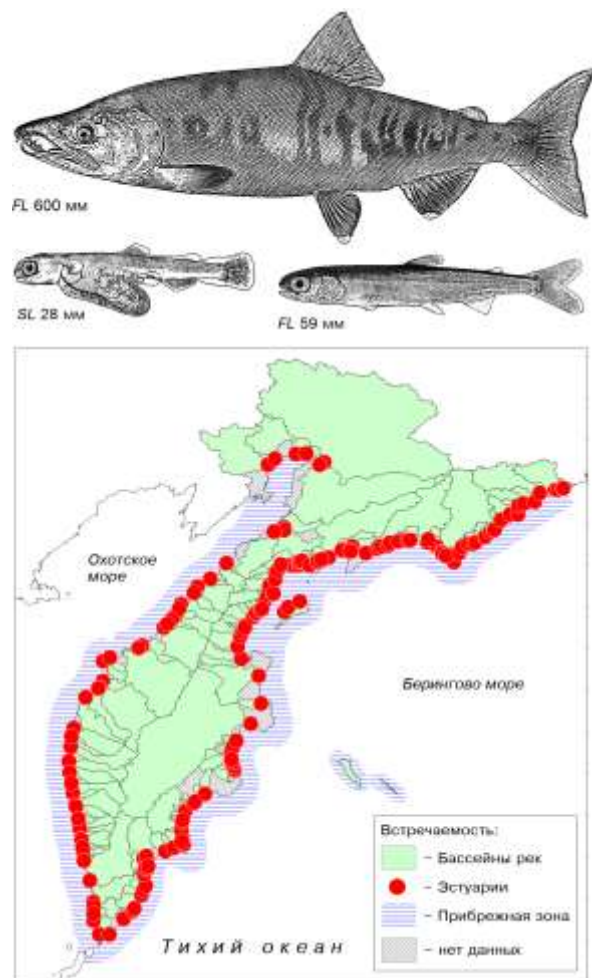
Группировка: анадромный

Признаки: *D* III 8–12; *A* III–V 12–15; *P* I 12–16; *V* II 8–10; *rb* 12–16; *sb* 19–25 (27) (короткие и толстые); *pc* 129–233; *vert* 63–70; *ll* 125–148. Тело прогонистое, в брачном наряде голова и плавники чернеют, бока становятся буро-желтыми, и на них проступают 6–8 ярких фиолетово-черных поперечных полос. Чешуя крупная. Хвостовой плавник большой, его лопасти заострены; центральные лучи серебристые. Крупная рыба достигает длины 90 см (в среднем 50–60) и массы 9 кг (в среднем 3,5–4,5).

Распространение и образ жизни. Распространена на Камчатке повсеместно и является вторым по численности лососем после горбуши. В крупных реках выделяется до трех сезонных рас: весенняя (заходит на нерест в реки в июне), летняя (ход в июле–августе), составляющая основу промысла, и осенняя (ход в октябре–ноябре). Нерест протекает

в основном русле, крупных рукавах и притоках, а также в придаточной системе и лимнокренах на выходах грунтовых вод. Личинки до конца марта – начала апреля находятся в грунте. С апреля до середины мая происходит их массовый выход из бугров при размерах 29–30 мм. Первые 1,5–2 месяца молодь образует скопления на мелководных и хорошо прогреваемых участках вблизи нерестилищ. Подростшие мальки образуют стайки, которые скатываются по реке, как правило, ночью. Молодь может на несколько месяцев задерживаться в реках и эстуариях, но обычно мигрирует в море в возрасте сеголетка (в редких случаях возможна зимовка в крупных реках). Продолжительность морского нагула составляет от 1 до 7 лет (в исключительных случаях до 8). В пище молоди кеты в реках преобладают представители бентоса и бентостока, в эстуариях – нектобентоса, а в прибрежной зоне – зоопланктона. Взрослые рыбы в море питаются в основном зоопланктоном, реже – мелким nekтоном. После захода в реки на нерест рыбы питаются прекращают.

Промысловое значение. Важный промысловый объект. Добывается в летний период совместно с другими лососями в прибрежной зоне и в нижнем течении рек. Подходы кеты к побережью Камчатки в 2011–2020 гг. оценивались в пределах ≈8,6–16,5 млн экз., а суммарный ее вылов в те же годы колебался на уровне ≈23,4–51,0 тыс. т.



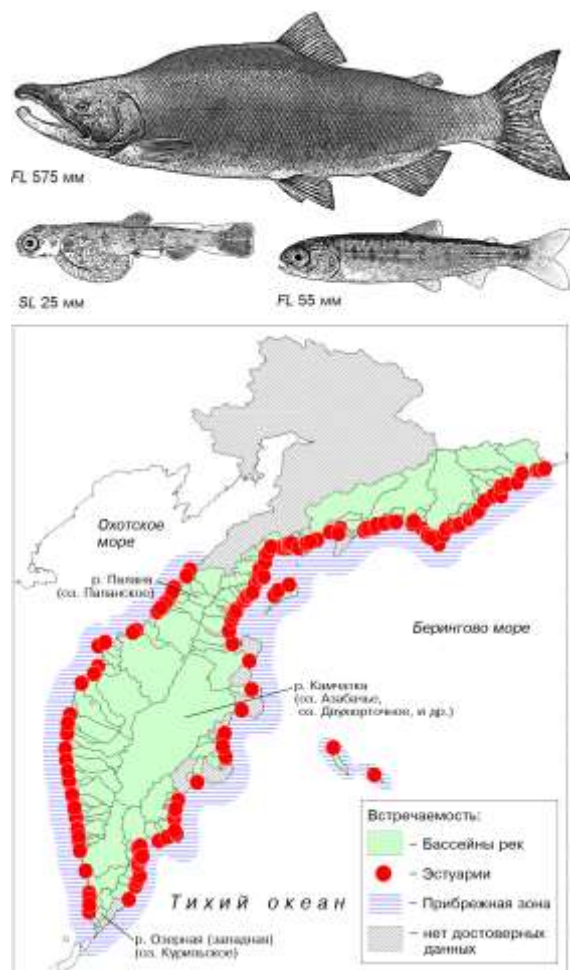
4.5.15. Нерка *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792) [Salmonidae]

Группировка: анадромный; собственно пресноводный

Признаки: *D* III–VI 8–11; *A* III–V 12–16; *P* I 14–16; *V* II 8–10; *rb* 12–16; *sb* 33–39 (30) (частые, длинные, тонкие); *vert* 63–70; *ll* 129–149. Тело прогонистое, удлиненное, сжатое с боков. На хвостовом плавнике пятен и серебристых лучей нет. Во время нереста голова темно-зеленая, все туловище и плавники ярко-красного цвета. Чешуя относительно крупная, овальная. На Камчатке достигает длины 45–75 см и массы 1,5–4,1 кг.

Распространение и образ жизни. Заходит в большинство рек Камчатского края (хотя встречаемость в реках северо-западного побережья севернее р. Лесная до сих пор не подтверждена). Наиболее многочисленна в озерно-речных системах рр. Озерная, Камчатка и Палана. Среднего размера лосось со сложной популяционной структурой. Существуют анадромная и жилая формы (кокани). Анадромная нерка образует две сезонные расы (раннюю и позднюю) и две формы – лимнофильную (озерную) и реофильную (речную). Ход анадромной нерки в реки растянут с начала мая по сентябрь. Нерест продолжается с июля–августа до октября, а в некоторых озерах – до января. В реках нерестилища приурочены к ключам, чашевидным лимнокренам, участкам выхода грунтовых вод в протоках и основных руслах, а в озерах – к литорали. Первые 1,5 месяца личинки держатся вблизи нерестилищ, на внешнее питание переходят при длине 26–28 мм. К середине лета молодь в реках расселяется по тихим прибрежным участкам и может мигрировать до эстуариев. В озерах молодь нерки живет 1–3 года, в реках – от нескольких месяцев до 2 лет. Скат в море ночной, происходит в июне–июле (р. Озерная) и в мае–июне (р. Камчатка). Период морского нагула длится от 1 до 4–5 лет. Основу пищи молоди нерки в озерах составляет зоопланктон, в реках и эстуариях – речной дрефт, бентос и нектобентос. Взрослые рыбы в море потребляют зоопланктон и мелкий нектон.

Промысловое значение. Один из важнейших биологических ресурсов Камчатского края. В 2011–2020 гг. возвраты нерки на побережье Западной Камчатки составляли ≈8,5–13,6 млн экз., суммарный вылов – ≈17,8–30,5 тыс. т. На Восточную Камчатку в те же годы подходило от 3,3 до 8,0 млн экз., а вылов был в пределах 7,9–18,3 тыс. т.



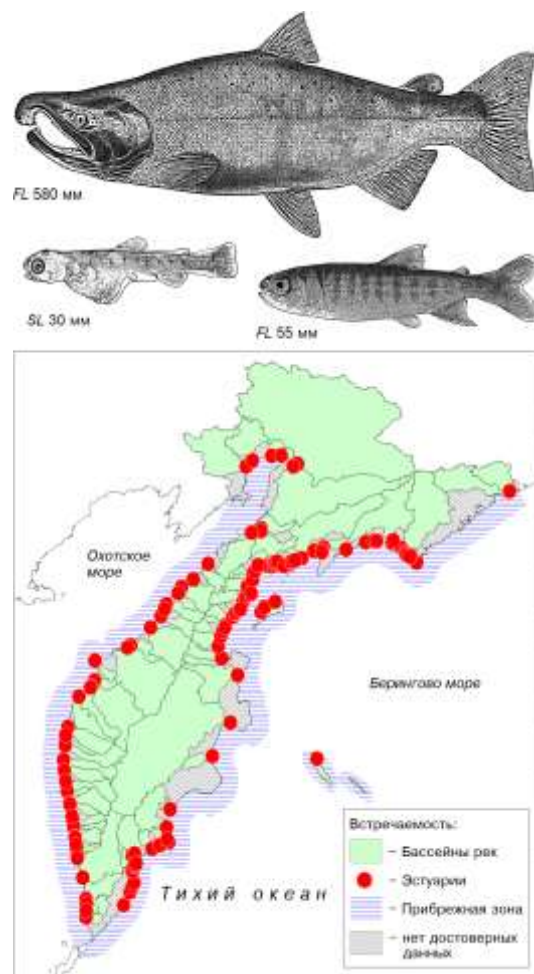
4.5.16. Кижуч *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum, 1792) [Salmonidae]

Группировка: анадромный; собственно пресноводный

Признаки: *D* II–V 8–10 (11); *A* III–VI 12–15; *P* I 13–15; *V* II 9–10; *rb* 12–14; *sb* 19–25 (чаще 23–25; короткие и массивные); *pc* 43–85; *vert* 63–72; *ll* 120–142. Тело удлиненное, слегка уплощенное с боков. На голове сверху, спине и боках выше боковой линии – редкие темные пятнышки неправильной формы. Хвостовой стебель широкий, основания лучей хвостового плавника серебристые. В брачном наряде голова чернеет, спина и бока становятся темно-красными с крупными размытыми темными пятнами. Достигает в длину 80 см и массы 5–7 кг (чаще 40–60 см и 3,0–3,5 кг).

Распространение и образ жизни. Экологически пластичный вид, образует анадромную и жилую формы. Анадромная форма нерестится по всей Камчатке и имеет сезонные расы (летнюю, осеннюю, зимнюю). Ход в реки растянут с конца июня по декабрь (часто подолдом), нерест тянется до февраля. Для размножения может подниматься в истоки рек, где строит гнезда на выходах грунтовых вод. Выход личинок из нерестовых бугров сильно растянут. С переходом на внешнюю пищу сеголетки разделяются на стайных (активно мигрируют) и территориальных (агрессивно охраняют свои кормовые участки). После зимовки мальки расселяются по среднему и нижнему течению рек, занимая небольшие ключи, боковые притоки с медленным течением, пересыхающие затоны. Летом может активно нагуливаться в эстуариях нерестовых рек. Покатная миграция в море начинается на 2–3 год жизни (часть молоди скатывается сеголетками). Молодь в реках и в эстуариях питается главным образом личинками амфибиотических насекомых, летом переходит на имаго воздушных насекомых. По мере роста кижуч становится хищником, и у взрослых рыб в море доминирует высококалорийный мелкий нектон (рыбы и кальмары). Поэтому он отличается самой высокой среди лососей скоростью роста: морской нагул короткий, немногим больше года. Может питаться и в период нерестового хода в реках.

Промысловое значение. Важный объект промышленного и любительского рыболовства. В 2011–2020 гг. возвраты кижуча к побережью Западной Камчатки составляли ≈0,953–3,738 млн экз., вылов – 2,684–9,637 тыс. т. На Восточной Камчатке в те же годы возвраты и уловы этого вида были существенно ниже – ≈0,383–1,748 млн экз. и 0,707–3,829 тыс. т соответственно.



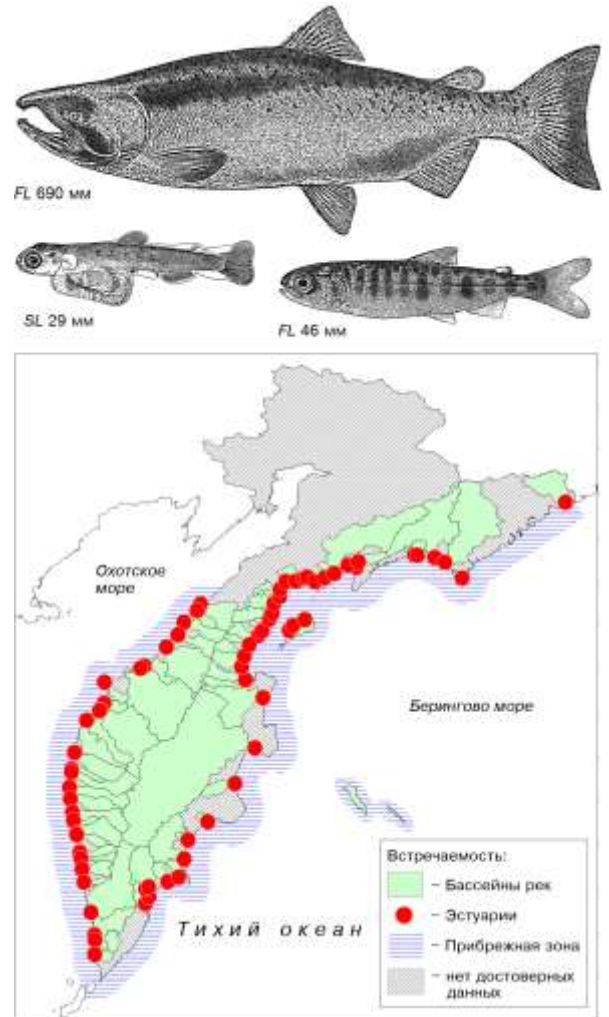
4.5.17. Чавыча *Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum, 1792) [Salmonidae]

Группировка: анадромный

Признаки: *D* IV–VI 10; *A* III–V 14–16; *P* I 14–16; *V* II 9–10; *rb* 16–19; *sb* 21–24 (короткие и толстые); *pc* 117–205; *vert* 68–70; *ll* 139–150. Тело удлиненное, массивное, высокое. В море бока и брюхо светло-серые с металлическим отливом. На спине и боках тела выше боковой линии черные пятнышки неправильной формы. У нерестовых рыб общий фон окраски туловища темно-коричневый. Крупный лосось, достигающий длины до 120 см и массы до 20–30 кг (в среднем 6,5–9,5 кг).

Распространение и образ жизни. На Восточной Камчатке распространена повсеместно. На Западной – отмечена на участке побережья от р. Озерная на юге до р. Лесная на севере. В реки входит первой из всех лососей, еще подо льдом. Ход совпадает с паводком (май–июнь). Нерест длится с июня–июля и до конца августа. Нерестилища располагаются в главных руслах и крупнейших рукавах в зоне инфильтрации потока в дно. Выход из бугров происходит весной при длине личинок от 29 мм. Молодь свыше 34 мм обитает одиночно, охраняя свой небольшой кормовой участок. Старшая молодь собирается в стайки и расселяется по небольшим протокам, пойменным водоемам и притокам, а также мигрирует к устью. В эстуариях мальки держатся на отмелях в смешанных скоплениях с молодью других лососей. В реках живет обычно один год (редко до трех лет или скатывается сеголетками). Смолтификация и скат в море растянуты с мая по август. Морской нагул продолжается 2–4 года (иногда до 5–6 лет). В питании молоди в реках важную роль играют воздушные насекомые, а в эстуариях – нектобентосные ракообразные. В море чавыча (как и кижуч) переходит на хищный тип питания, поэтому после захода на нерест в реки у мигрантов первое время сохраняется хватательный рефлекс.

Промысловое значение. Очень ценная рыба и важный объект промышленного и спортивного рыболовства, хотя в связи с невысокой численностью объемы вылова значительно уступают другим лососям. В последние десятилетия наблюдалось снижение общей численности отдельных популяций из-за неконтролируемого промысла. В 2011–2020 гг. суммарные возвраты чавычи в реки Камчатки составили $\approx 0,110\text{--}0,205$ млн экз., вылов $\approx 0,320\text{--}0,890$ тыс. т.



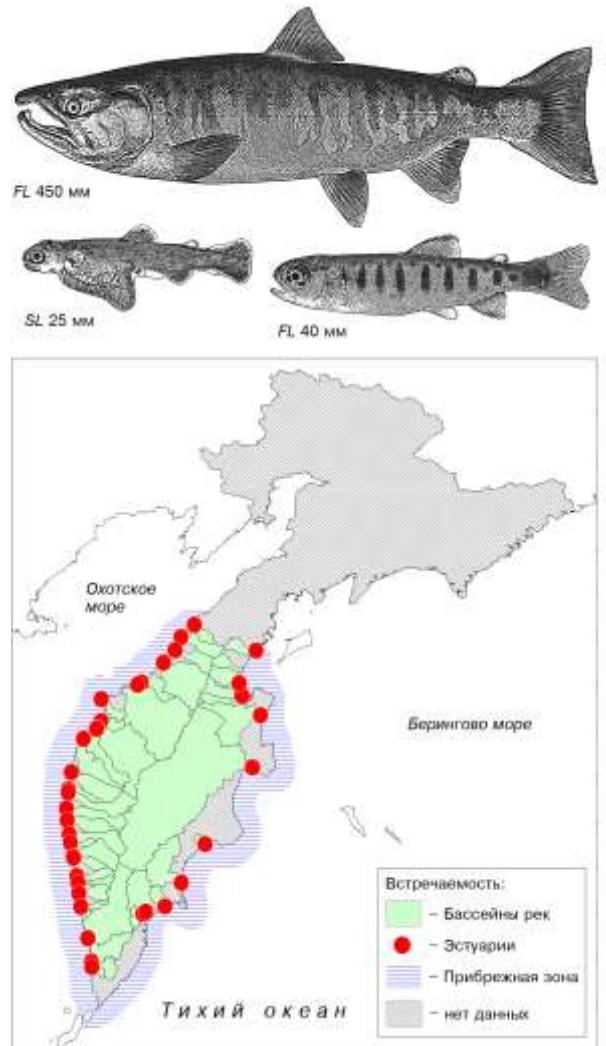
4.5.18. Сима *Oncorhynchus masou* (Brevoort, 1856) [Salmonidae]

Группировка: анадромный

Признаки: *D* III–V (10) 11–13; *A* III–IV 10–14; *P* I 12–14; *V* II 8–9; *rb* 11–15; *sb* 16–22 (короткие и толстые); *pc* 35–76; *vert* 63–68; *ll* 128–145. Тело высокое, хвостовой стебель короткий и высокий. В море окраска серебристая, на спине и плавниках небольшие, округлые, черные пятна. Общий фон тела в брачной окраске – от малинового до ярко-красного с 8–12 широкими поперечными оливковыми полосами неправильной формы. Средняя длина и масса половозрелых рыб 44–46 см и 1,2–1,5 кг (редко выше 50 см и 1,8 кг).

Распространение и образ жизни. Нерестовый ареал на Камчатке охватывает реки западного побережья к югу от р. Кинкиль, где сима достаточно многочисленна. На Восточной Камчатке ее распространение остается дискуссионным, хотя она указана для отдельных рек, самая северная из которых – р. Дранка (Черешнев, 1996а; Бугаев и др., 2007; и др.). Самый теплолюбивый вид тихоокеанских лососей. Заходит в реки с июня по конец июля, но первые рыбы появляются уже в конце мая. Брачный наряд развивается рано, еще в нижнем течении рек. Нерест идет на быстрых порожистых участках над гребнями перекатов; в небольших ручьях, как правило, не имеющих грунтового питания. Вышедшая из бугров молодь быстро переходит к территориальному образу жизни. В нерестовых реках мальки симы встречаются повсеместно: на горных участках она укрывается в заливах и под берегами, а в нижнем течении держится в русловой части на перекатах. В пресных водах молодь проводит 1–3 (обычно 2) года, затем скатывается в море, где зимует один раз или дважды. Смолты часто задерживаются на глубоких затишных участках эстуариев до осени. Основная часть самцов созревает в раннем возрасте (от 2 лет), оставаясь всю жизнь вблизи нерестилищ. В пище молоди в пресноводный период преобладают воздушные насекомые, за которыми она часто выпрыгивает из воды. В море рыбы становятся хищниками. После захода на нерест в реки сима сохраняет хватательный рефлекс, хотя и не питается.

Промысловое значение. Ценный промысловый вид, однако на Камчатке его значение небольшое. За последние 10 лет ежегодный подход симы к побережью Западной Камчатки оценивался в пределах 25,5–90,640 тыс. экз., а вылов колебался на уровне 0,42–5,19 т. Причем в последние годы наметилась тенденция к увеличению численности симы в этом районе. В промысловой статистике для Восточной Камчатки сима иногда указана как прилов при промысле других видов лососей, хотя есть вероятность, что в таких случаях за нее по ошибке принимали кижуча.



4.5.19. Камчатская семга *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) [Salmonidae]

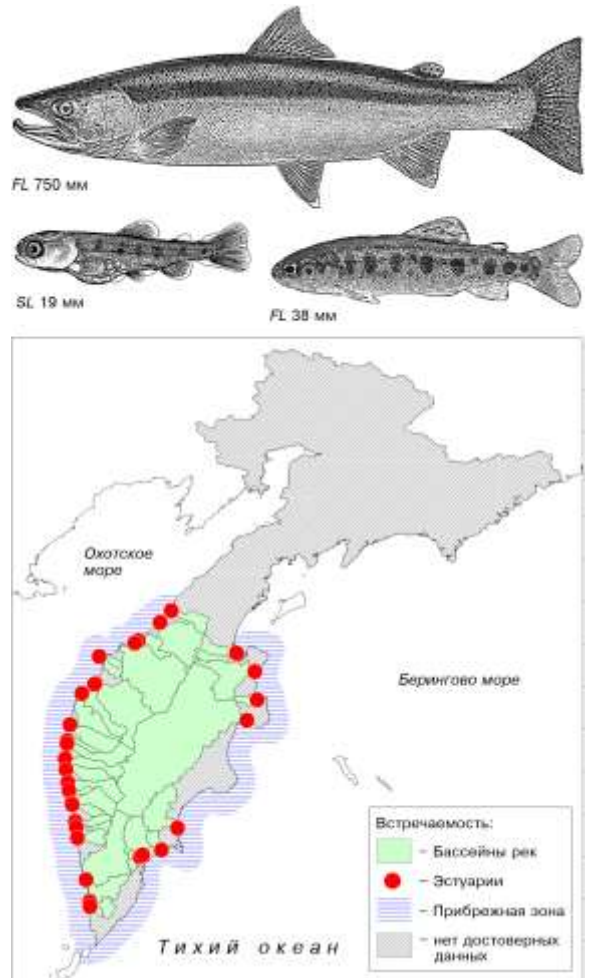
Группировка: анадромный; собственно пресноводный

Признаки: *D* III–IV 9–12; *A* III–IV 8–10; *P* I 11–14; *V* II 8–10; *rb* 9–13; *sb* 16–23; *pc* 20–70; *vert* 60–65; *ll* 110–145. Тело прогонистое с маленькой конической головой и высоким хвостовым стеблем. На спине, лопастях спинного и хвостового плавников темные пятнышки; ниже боковой линии их нет. Бока серебристые; в брачном наряде темнеют, вдоль боковой линии проступает розовая полоса. Крупная рыба: до 100 см и 10–12 кг.

Распространение и образ жизни. Представляет собой проходную форму микижи *P. mykiss*. Зарубежные систематики сейчас относят этот вид к роду *Oncorhynchus* (синоним *O. mykiss*), хотя большинство российских ихтиологов по-прежнему считают ее представителем р. *Parasalmo*. Камчатская микижа на западном побережье края распространена от р. Кошегочек на юге до р. Кахтана на севере. Редко встречается также в некоторых речных бассейнах восточного побережья от р. Паратунка на юге до р.

Начики на севере. Характеризуется большой вариацией жизненных стратегий от типично анадромной до пресноводной жилой (см. рис. 4.5). Генетическими методами показано единство анадромной (камчатская семга) и жилой (микижа) форм, но выявлена наследственная компонента в реализации проходного образа жизни. Анадромная форма проводит в реке 1–4 года; в море – от 2 до 6 лет. Заходит на нерест в реки с сентября по ноябрь, пик хода в конце октября, часть рыб идет подо льдом. Зимует в низовьях и среднем течении рек на ямах. Ранней весной продолжает миграцию в верховья к нерестилищам. Нерест в конце мая – середине июня на сильном течении, в период паводка. Икру откладывает в бугры из гальки и гравия в местах перехода от ям к перекатам. У анадромной формы возможен многократный нерест (до 5 раз), но большая часть производителей погибает после первого размножения. Мальки выходят из грунта в конце июля и к осени расселяются по речной системе вплоть до эстуариев. Молодь семги в реке питается падающими в воду насекомыми, организмами бентоса и молодью рыб. В море ведет исключительно хищный образ жизни, поедая массовые виды рыб и крупных беспозвоночных.

Промысловое значение. Камчатская семга занесена в Красную книгу РФ (в Категории 3: редкий вид) и Красную книгу Камчатского края (в Категории 2: вид, сокращающийся в численности). Сейчас известно, что определенное количество семги изымается при промысле тихоокеанских лососей и в естественную среду, как правило, не возвращается. Данное обстоятельство является основной угрозой восстановления численности ее популяции.



4.5.20. Мальма *Salvelinus malma* (Walbaum, 1792) [Salmonidae]

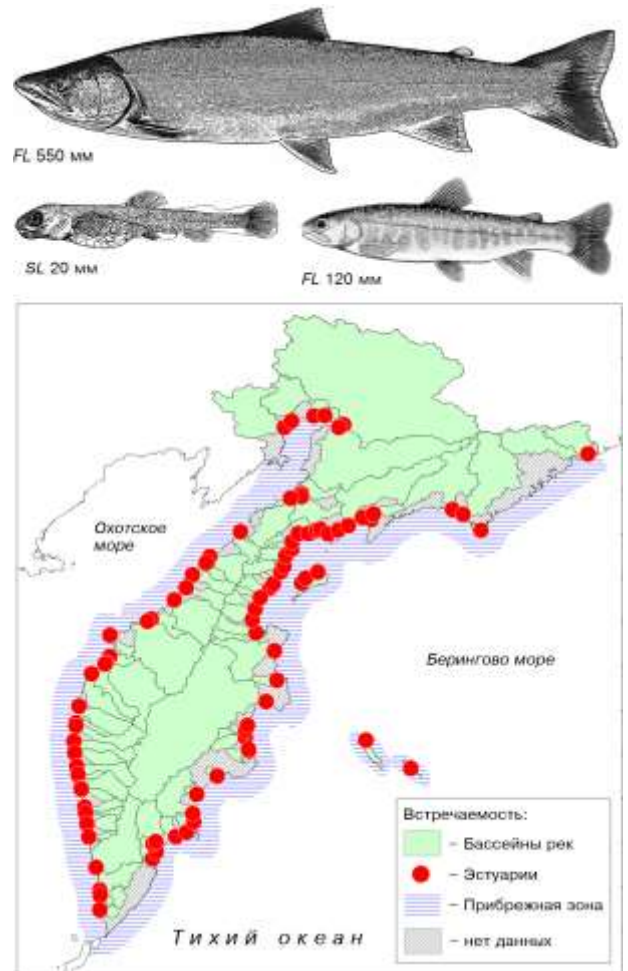
Группировка: анадромный; собственно пресноводный

Признаки: *D* IV–V 9–11; *A* III–V 7–10; *P* I 11–15; *V* II 7–10; *rb* 10–13; *sb* 18–27 (длинные и толстые); *pc* 25–35; *vert* 64–69 (чаще 65–68); *ll* 119–147. Тело уплощено с боков, на его боках многочисленные мелкие розовые и красные пятнышки. В брачном наряде голова и бока чернеют, приобретая фиолетовый отлив; брюхо, рыло и концы плавников краснеют. Чешуя мелкая, плотносидящая. Доживают до 15 лет и достигают длины 120 см и массы 12 кг.

Распространение и образ жизни. На Камчатке широко распространена и многочисленна. Чрезвычайно экологически пластичный вид, реализующий полный спектр жизненных стратегий, свойственных лососевым рыбам. Повсеместно обитающая анадромная форма (морской голец)

может выходить в море каждое лето, возвращаясь на зимовку в реки, или оставаться зимовать в морском побережье, возвращаясь в пресные воды только для нереста. Анадромные и речные рыбы нерестятся несколько раз в жизни, ручьевые гольцы – часто только один раз. Размножение продолжается с августа по октябрь, нерестилища встречаются повсеместно. Выход личинок из грунта происходит в мае–июле; сеголетки держатся разрозненно, в момент опасности укрываются под камнями. Перезимовав на ямах, пестрятки широко расселяются по речной сети, проникая в самые удаленные притоки, пойменные водоемы и эстуарии. Молодь анадромной формы проводит в пресной воде до ската 2–6 лет (обычно 3–4 года), мигрирует в море в апреле–мае. Питание мальков разнообразное и может включать представителей зоопланктона, бентоса или речного дрифта. В пище взрослых рыб преобладают молодь рыб и донные беспозвоночные. Во время нереста лососей гольцы активно потребляют вымытую из гнезд икру.

Промысловое значение. Промысловый вид, хотя специализированный лов, как правило, отсутствует. Основной вылов происходит при лососевом промысле. Зимой некоторое количество вылавливается в реках из-под льда рыбаками-любителями. Прогнозируемый объем вылова гольцов (мальмы и кунджи) на Камчатке в 2011–2020 гг. оценивался на уровне ≈2,333–4,674 тыс. т, фактический вылов составил ≈1,348–5,184 тыс. т (освоение 41–127%).



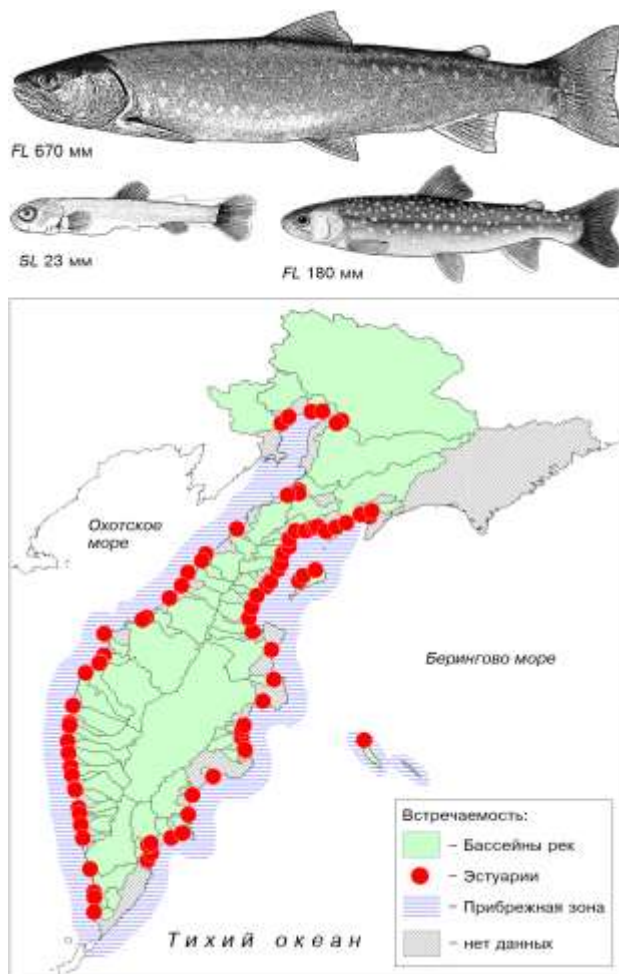
4.5.21. Кунджа *Salvelinus leucomaenis* (Pallas, 1814) [Salmonidae]

Группировка: анадромный, собственно пресноводный

Признаки: *D* IV–V 9–12; *A* II–IV 7–10; *P* I 12–15; *V* II 8–9; *rb* 12–14; *sb* 16–18 (чаще 20; редко сидящие, короткие и толстые); *pc* 14–27; *vert* 60–64; *ll* 115–133. Тело низкое, хвостовой стебель высокий и короткий. В окраске преобладают бурые и палевые тона, на теле крупные светлые пятна. Брачный наряд проявляется сравнительно слабо; половой диморфизм не выражен. Анадромная форма живет до 15–17 лет, достигает длины 120 см и массы 15 кг.

Распространение и образ жизни. На западном побережье Камчатки встречается повсеместно, на восточном распространена до зал. Корфа. Многочисленна только в крупных речных бассейнах. Анадромная форма колонизирует в основном нижнее течение рек, жилая распространена по рекам более широко. Анадромная кунджа проводит в пресных водах 3–4 года (иногда 2 или 5 лет), затем в мае–июне начинает ежегодно выходить на нагул в море и в июле – начале августа возвращаться в реки на зимовку и размножение. Число нагульных миграций обычно не больше 5–6 (максимум 9), до первого нереста их бывает 2–3. Для размножения выбирает участки небольших притоков с гравийным дном; нерест проходит в сентябре–октябре. Личинки появляются в апреле–июне, вначале держатся на хорошо прогреваемых мелководных плесах. К осени молодь расселяется вниз по течению рек, предпочитая глубокие места под нависающими деревьями, где и проходит первая зимовка. Крупные рыбы населяют омуты, промоины под берегом. Кунджа занимает нишу хищника-угонщика и на рыбную пищу переходит еще на стадии пестрятки. Во время нагула может образовывать скопления в эстуариях и на устьевом взморье, выедавая значимую часть покатников тихоокеанских лососей. Взрослые рыбы продолжают питаться во время нерестовой миграции вплоть до начала размножения.

Промысловое значение. Небольшое. Проходная кунджа в основном добывается совместно с мальмой как прилов при промысле тихоокеанских лососей. На севере Камчатки является популярным объектом спортивного рыболовства у местного населения и часто служит трофейным объектом подледной рыбалки.



4.5.22. Голец Леванидова *Salvelinus levanidovi* Chereshnev, Skopetz et Gudkov, 1989 [Salmonidae]

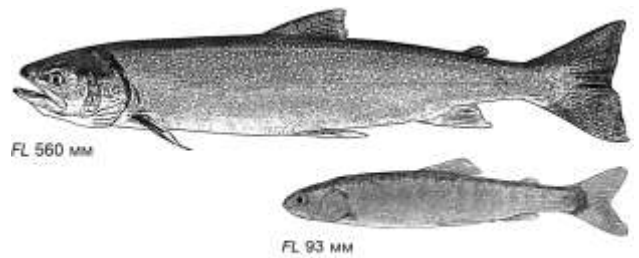
Группировка: анадромный

Признаки: *D* III–V 9–11; *A* III–V 8–10; *P* I 13–15; *V* II 9–10; *rb* 11–14; *sb* 21–26 (в среднем 23–24); *pc* 22–31 (26–27); *vert* 68–71 (69–70); *ll* 127–144. Тело удлинненное, невысокое, прогонистое. Пятнистость тела очень высокая, на лопастях плавников мелкие пятнышки. Ротовая полость желтая. В брачном наряде бока и затылок темнеют, приобретая оливковый отлив. Рыло и нижняя часть головы желтеют, брюхо белеет. Плавники становятся ярко-оранжевыми. Достигает возраста 10 лет, длины 67 см и массы 2,2 кг.

Распространение и образ жизни. Эндемик северной части Охотского моря. Места воспроизводства расположены в реках зал. Шелихова на участке от р. Яма до р. Пенжина. В последней относительно малочислен, встречается от ее верхнего течения до эстуария. В р. Таловка пока

не отмечен, что, вероятно, связано с неподходящими условиями для нереста в бассейне этой реки. Анадромный вид, жилые формы не известны. Биология изучена слабо. Ведет проходной прибрежный образ жизни, совершая ежегодные миграции в начале лета на нагул в море, а осенью – обратно в реки. Нерестовый ход в реки Пенжинской губы разреженный, продолжается в течение всего июля. Размножение начинается во второй половине августа – сентябре. Рыбы строят гнезда в очень чистой воде и закапывают икру в грунт, который сложен из песка, мелкой и средней гальки. После выхода из гнезд молодь держится на отмелях основных русел вблизи нерестилищ, расселяется вниз по течению рек вплоть до эстуариев. Впервые скатывается в море в возрасте 1–4, чаще в 2–3 года. Миграция взрослых рыб и смолтов в море проходит в мае–июне. В течение жизни совершает 5–7 морских миграций, в море далеко не уходит и нагуливается в прибрежье. Молодь в реках питается бентосом, икрой и мальками рыб; взрослые рыбы – типичные хищники.

Промысловое значение. Численность точно не известна. Как эндемичный вид, включен в Красную книгу Севера Дальнего Востока (Категория 4; статус не определен) и Красную книгу Камчатского края (Категория 3; редкий). Иногда может случайно вылавливаться местными рыбаками при потребительском и спортивном лове лососей, голец и других рыб.



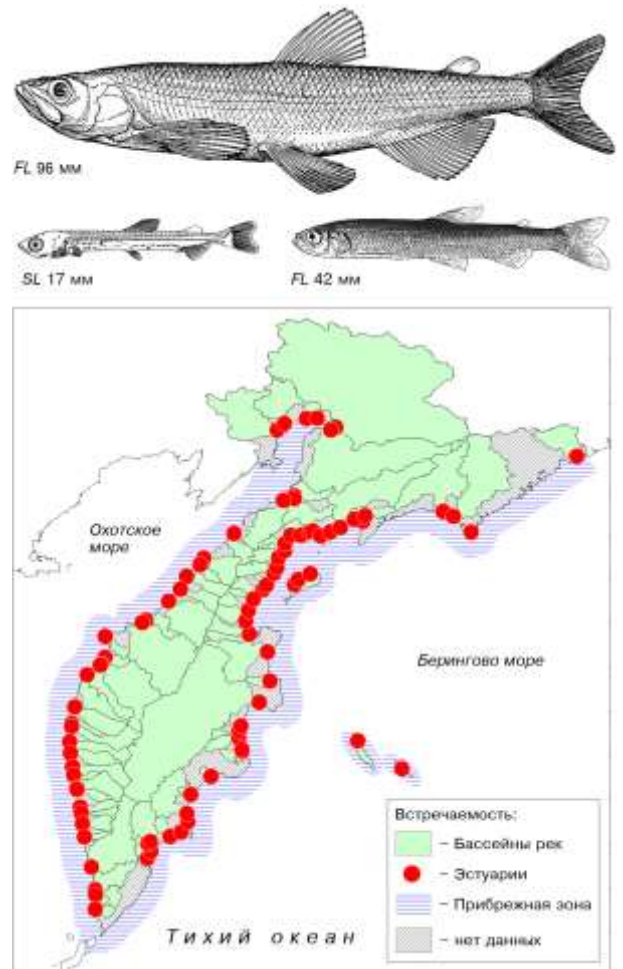
4.5.23. Малоротая корюшка *Hypomesus olidus* (Pallas, 1814) [Osmeridae]

Группировка: анадромный; собственно пресноводный

Признаки: *D* II 6–8; *A* III 10–13; *P* I 9–11; *V* II 7; *rb* 6–7; *sb* 28–32; *pc* 2–3; *vert* 52–54; *ll* 10–16. Тело удлиненное, низкое, снизу серебристо-белое; по бокам серебристые полосы. Основания брюшных и спинного плавников расположены на одной вертикали, боковая линия неполная. Рот маленький, верхняя челюсть не выходит за задний край глаза. Живет до 6 лет и достигает длины 20 см и массы до 50 г.

Распространение и образ жизни. На Камчатке широко распространена в прибрежных водах, лагунных озерах, в эстуариях и нижнем течении рек обоих побережий. Солоноватоводный вид, образующий анадромную и жилую (озерно-речную и озерную) формы. В эстуариях наиболее многочисленна анадромная форма, которая массово заходит для размножения в реки после их вскрытия ото льда в конце мая – начале июня. Высоко по рекам не поднимается и нерестится на мелководных плесах с замедленным течением. Икра клейкая и откладывается на дно на любой вид субстрата (камни, песок, затопленная растительность). Отнерестовавшие рыбы скатываются обратно в море. Эмбриональное развитие длится около полумесяца, выход из икры – в конце июня – июле. Сеголетки не задерживаются на нерестилищах и также сразу скатываются в эстуарии. Нагуливаются рыбы всех возрастных групп совместно в пелагиали прибрежных районов – в зоне действия речного стока. Ведут стайный пелагический образ жизни. В прилив могут заходить в реки (в пределах зоны проникновения обратных приливных течений), а с отливом мигрируют обратно в море. По типу питания является планктонофагом. Сама малоротая корюшка может служить объектом питания хищных рыб, встречающихся в нижнем течении и эстуариях камчатских рек.

Промысловое значение. Несмотря на достаточно высокую численность и широкое распространение, промысловое значение небольшое. Официальный промысел малоротой корюшки в Камчатском крае осуществляется только в Карагинском районе, где ее рекомендованный и фактический вылов в 2011–2020 гг. составлял 86–203 т и 17–182 т соответственно, а освоение запаса колебалось от 14 до 150% (в среднем 71%).



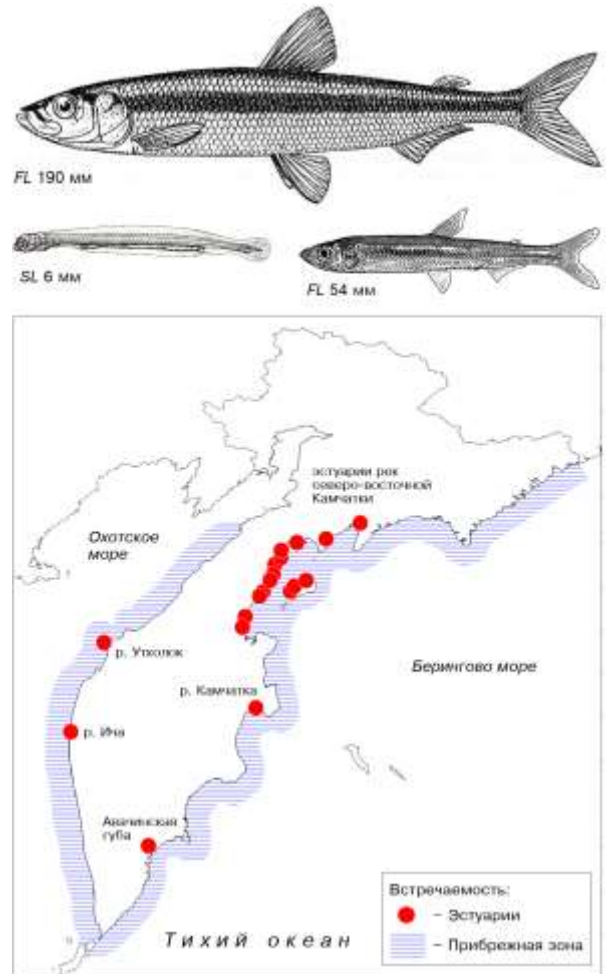
4.5.24. Морская малоротая корюшка *Hypomesus japonicus* (Brevoort, 1856) [Osmeridae]

Группировка: полуанадромный

Признаки: *D* II 8–9; *A* III 11–13; *P* I 13–14; *V* II 7; *rb* 7–8; *sb* 31–38; *pc* 4–7; *vert* 61–67; *ll* 5–17. Тело удлиненное. Голова сверху, спина и бока тела темные. Посередине тела от жаберной крышки до основания хвостового плавника расположена относительно широкая темная полоса. Брюхо серебристое, густо пигментировано звездчатыми крапинками и мелкими черными точками. Зубы мелкие, почти незаметные. Достигает возраста 9 лет, длины 25 см и массы 150 г.

Распространение и образ жизни. Встречается в прибрежных водах Южной и Восточной Камчатки вплоть до Карагинского залива (наиболее многочисленна в Авачинской губе, заливах Уала и Анапка). Биология изучена слабо, поскольку морскую корюшку обычно не отличают в уловах от малоротой. Морской прибрежный или солоноватоводный вид, в составе которого не выделяются отдельные экологические формы. Ведет стайный образ жизни. Может заходить в нижнее течение рек и устьевые водоемы. Жизненный цикл во всех частях ареала однотипный. Места нереста располагаются в прибрежной полосе моря, в солоноватых прибрежных озерах и в устьях крупных рек на мелководьях. Икра клейкая, откладывается на песок и мелкую гальку. Эмбриональный период развития короткий – полмесяца, выход из икры с конца мая до середины июня. В районе нерестилищ личинки не задерживаются. В это время молодь держится разрозненно. В июле основная часть сеголеток выходит в приповерхностные слои открытых морских вод. Поздней осенью молодь образует зимовальные скопления и откочевывает далеко в море, где держится в поверхностных слоях воды довольно разреженно. Поздней осенью образует зимовальные, а весной – преднерестовые скопления. В питании рыб всех возрастных групп преобладают мелкие формы солоноватоводного и морского зоопланктона. В период нереста рыбы не питаются.

Промысловое значение. Промысловый вид, однако для Камчатского края оценку состояния запаса специально не проводят, поэтому точных данных о численности этого вида в регионе нет. Вполне вероятно, что некоторое количество морской малоротой корюшки может вылавливаться во время прибрежного промысла вместе с другими видами корюшек.



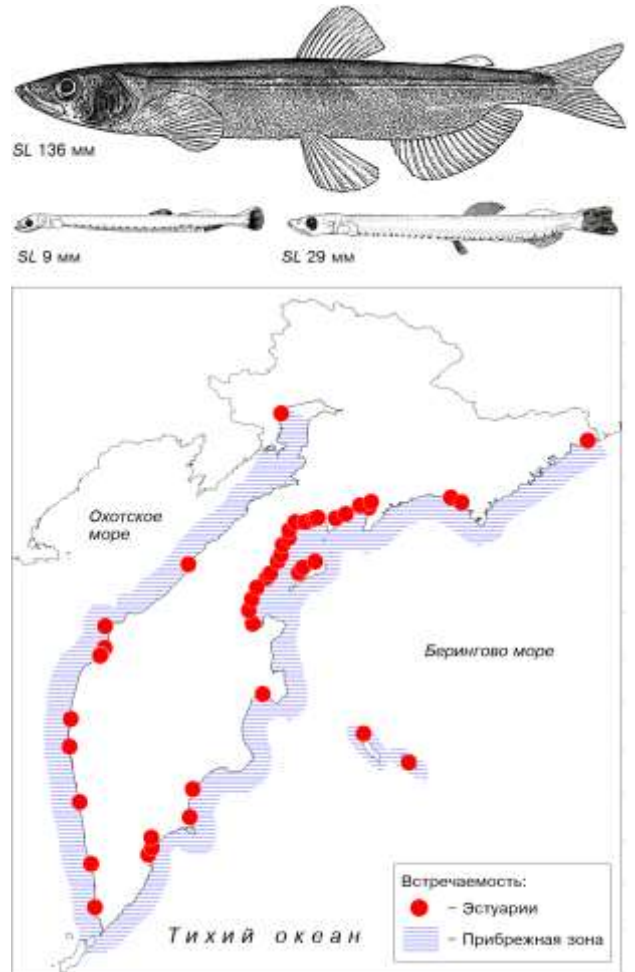
4.5.25. Тихоокеанская мойва *Mallotus catervarius* (Pennant, 1784) [Osmeridae]

Группировка: полуанадромный; собственно морской

Признаки: *D* II–IV 10–13; *A* IV–V 16–20; *P* I 14–17; *VI* 7–8; *rb* 8–9; *sb* 34–41; *pc* 5–6; *vert* 65–69; *ll* 150–180. Тело удлиненное, прогонистое. Голова равномерно заострена, рот небольшой, зубы мелкие. Анальный плавник длинный, снизу округлый. Чешуя мелкая. Вдоль тела чуть выше боковой линии проходит неширокая темная полоска. Бока ниже средней линии и брюхо серебристо-белые, брюшина черная. Максимальный возраст 6 лет, длина до 23 см и масса ≈ 40 г.

Распространение и образ жизни. Массовый пелагический вид. Встречается вдоль всего побережья Камчатки (за исключением самой верхней части Пенжинской губы). Основная часть жизненного цикла приурочена к акватории шельфа и присваловых участков моря. В зимне-весенний период придерживается в основном придонных слоев, летом и осенью – верхней части пелагиали. Нерест происходит в июне–июле в прибойной зоне побережий, бухт и заливов. В это время мойва плотными стаями с приливом может заходить в эстуарии. Икра донная, клейкая, откладывается непосредственно на грунт, состоящий из крупного песка и мелкой гальки. Выклев личинок происходит через 2–3 недели, после чего они течениями уносятся в открытое море. В питании мойвы доминируют морские планктонные ракообразные, но могут встречаться также икра и молодь рыб. Сама служит важным кормовым объектом для многих хищных морских, прибрежных и проходных рыб. Личинками мойвы активно питается молодь многих видов прибрежных рыб, а во время нереста ее производители являются важным кормовым объектом не только для рыб, но и для морских птиц и тюленей, а также для различных наземных животных (например, медведей), которые потребляют погибших рыб, выброшенных прибоем на берег.

Промысловое значение. Запасы мойвы в Камчатском крае еще в малой степени освоены промыслом. На Камчатке мойву промысливают главным образом на западном побережье полуострова во время ее подхода к берегам в период нереста в начале лета. В целом для всего региона рекомендованный вылов мойвы оценивается на уровне 2–2,5 тыс. т, фактический вылов составляет 1,5–2,0 тыс. т, из них около 90% осваивается на Западной Камчатке.



4.5.26. Зубатая корюшка *Osmerus dentex* Steindachner et Kner, 1870 [Osmeridae]

Группировка: анадромный; полуанадромный

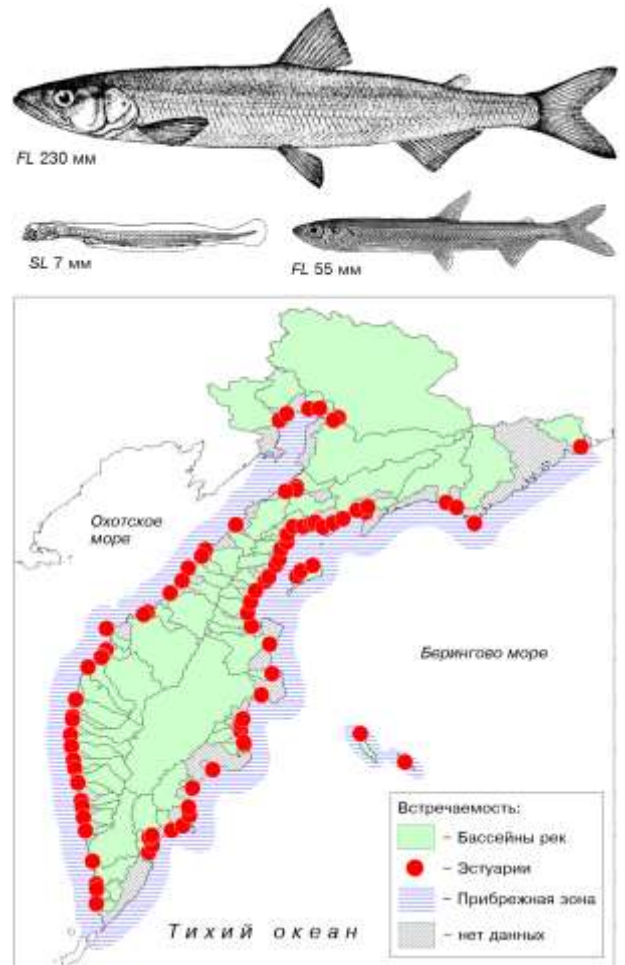
Признаки: *D* I–III 8–9; *A* II–III 12–16; *P* I 10–12; *V* II 7; *rb* 6–8; *sb* 28–32; *pc* 5–7; *vert* 63–66; *ll* 15–28.

Голова и туловище сверху и с боков серо-зеленые, темные. Брюхо серебристое с мелкими черными крапинками. Рот большой: верхняя челюсть выходит за задний край глаза, нижняя челюсть длиннее верхней, зубы крупные. Достигает возраста 10–11 лет, длины 36 см, массы 430 г.

Распространение и образ жизни. На Камчатке широко распространена и многочисленна. Является одним из самых массовых видов рыб в эстуариях региона. Выделяются две экологические группировки: морская и прибрежная. Первая проводит зиму на шельфе вдалеке от берегов, вторая – в солоноватых озерах, эстуариях и закрытых бухтах. Летом обе группировки нагуливаются в прибрежье и внешне трудноразличимы. Нерестовый ход в реки начинается весной еще подо льдом, однако массовые подходы к устьям наблюдаются после вскрытия рек, в конце мая – июне. Нерестилища расположены за пределами зоны проникновения приливных течений. Икра мелкая и клейкая, откладывается на грунт или на водную растительность. Нерест идет 10–15 дней. Отнерестившиеся рыбы частично погибают, оставшиеся – скатываются обратно в море. В июне–июле молодь мигрирует в эстуарии. До наступления половой зрелости мальки держатся в эстуариях, более крупные особи в летний период откочевывают на нагул в открытую часть прибрежной зоны. В период нагула и зимовки заходит с приливом в устьевую область рек, с отливом – скатывается обратно в море. Основу пищи молоди составляет преимущественно зоопланктон. Взрослые рыбы отличаются эврифагией и могут потреблять в пищу как планктонных, бентосных и нектобентосных животных, так и молодь других видов рыб. Сама может служить объектом питания проходных и пресноводных хищных рыб, а также птиц и морских млекопитающих.

В июне–июле молодь мигрирует в эстуарии. До наступления половой зрелости мальки держатся в эстуариях, более крупные особи в летний период откочевывают на нагул в открытую часть прибрежной зоны. В период нагула и зимовки заходит с приливом в устьевую область рек, с отливом – скатывается обратно в море. Основу пищи молоди составляет преимущественно зоопланктон. Взрослые рыбы отличаются эврифагией и могут потреблять в пищу как планктонных, бентосных и нектобентосных животных, так и молодь других видов рыб. Сама может служить объектом питания проходных и пресноводных хищных рыб, а также птиц и морских млекопитающих.

Промысловое значение. Важный объект промышленного и любительского рыболовства. В 2011–2020 гг. суммарный промысловый запас зубатой корюшки в Камчатском крае оценивался на уровне от 1,5 до 8,2 тыс. т; вылов составлял от 0,8 до 4,9 тыс. т. Освоение колебалось от 33,3 до 152,4% (в среднем 76,2%), что, вероятно, было связано с недооценкой ее общего запаса.

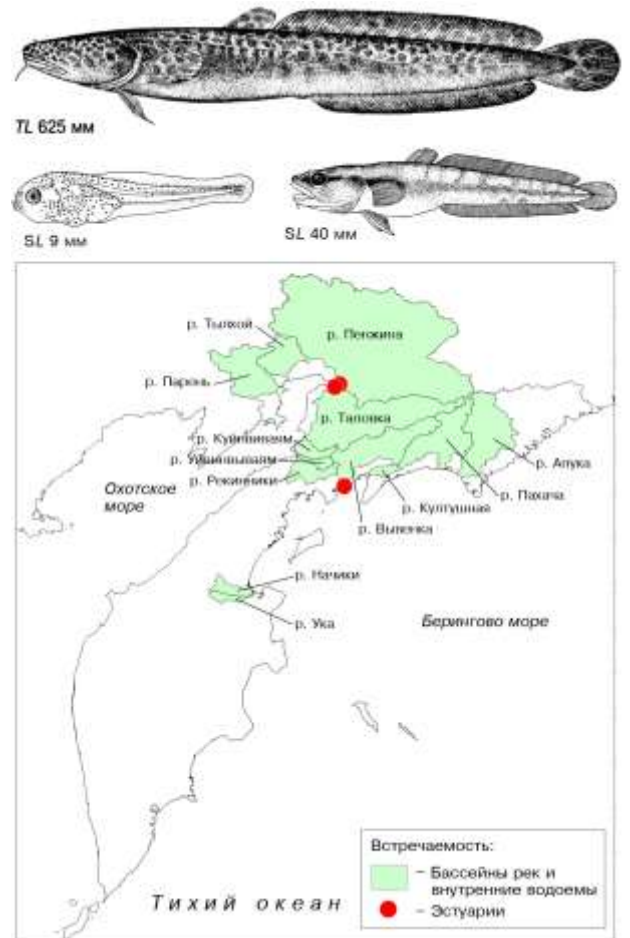


4.5.27. Налим *Lota lota* Hubbs, Schultz, 1941 [Lotidae]

Группировка: пресноводный эстуарно-адаптированный

Признаки: *D* I 10–15, *D* II 64–83; *A* 58–78; *P* 17–22; *V* 6–8; *rb* 6–8; *sb* 7–14; *pc* 76–165; *vert* 63–68. Тело удлиненное, округлое в передней части, равномерно суживающееся к задней. Голова широкая, приплюснутая. Окраска боков серо-зеленая, иногда бурая или почти черная; голова снизу и брюхо светло-серые. На подбородке непарный усик. Достигает 22–24-летнего возраста, длины 120 см и массы 24 кг.

Распространение и образ жизни. На Западной Камчатке отмечен в бассейнах рр. Парень, Тылхой, Пенжина, Таловка, Куйнвиваям, Уйвинвиваям и Рекинники, а на Восточной – Апука, Пахача, Култушная, Вывенка, Начики и Ука. Пресноводный, озерно-речной, холодноводный и эвригалинный вид. Многочисленный. Встречается



как в основном русле рек, так и в придаточной системе. Весной совершает незначительные перемещения по речным руслам или уходит для нагула в пойменные водоемы вслед за сиговыми рыбами. Летом малоактивен, больших миграций не совершает и обитает в основном на глубоких участках рек. В основное русло вновь выходит осенью с понижением уровня воды. Во второй половине сентября с охлаждением воды начинает активно питаться. В это время может массово мигрировать вслед за преднерестовыми скоплениями сиговых рыб в верховья рек. Зимует на глубоких участках главных рек. Нерест происходит зимой, во второй половине января – начале февраля, в самых глубоких (более 3 м) ямах с песчаным грунтом и замедленным течением. Молодь в период весеннего половодья заселяет мелководные участки рек и озер, частично сносится вниз по реке вплоть до устьевой области. В эстуариях обитает на литорали. Питается молодой налим в основном зоопланктоном и личинками амфибиотических насекомых, но может переходить к хищничеству уже на первом году жизни. Взрослые рыбы типичные хищники, в пищу которых преобладают молодь различных рыб, а также их личинки и икра.

Промысловое значение. Небольшое. В летний период иногда встречается в качестве прилова при промысле других видов рыб. Специализированно может добываться местными рыбаками в подледный период в местах нерестовых скоплений удебным способом. Точных данных о численности в местах обитания нет, ежегодно к вылову на Камчатке рекомендуется 1 т налима.

4.5.28. Дальневосточная навага *Eleginus gracilis* (Tilesius, 1810) [Gadidae]

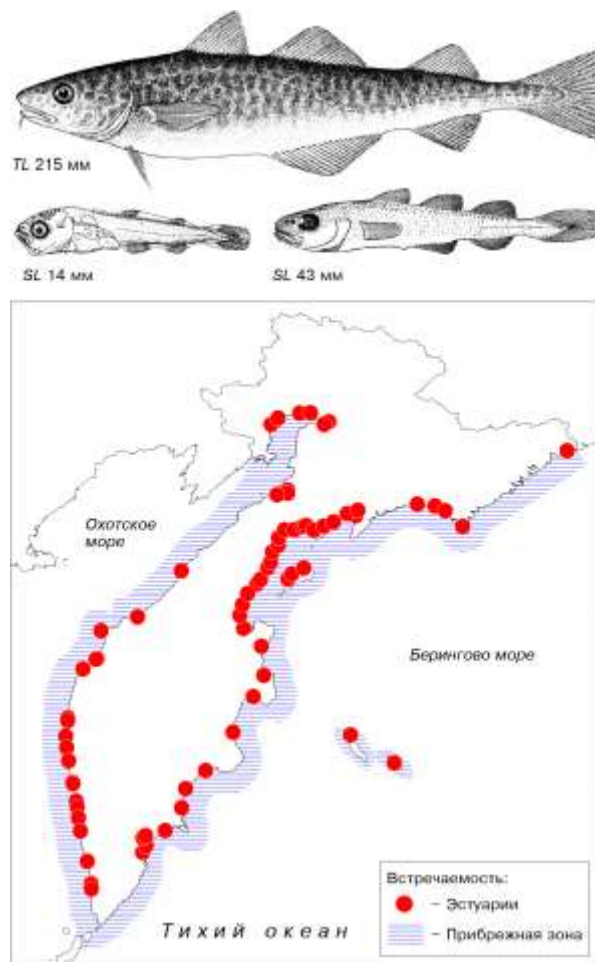
Группировка: морской эстуарно-зависимый;

морской эстуарно-адаптированный

Признаки: *D* I 11–16; *D* II 15–23; *D* III 18–22; *A* I 20–27; *A* II 19–23; *P* I 18–21; *sb* 14–25; *pc* 6; *vert* 57–64. Тело округлое в передней части и равномерно суживается к хвосту с 3 спинными и 2 анальными плавниками. Спина от темно-серо-зеленой до коричневой с темными пятнами на боках, брюхо светлое. На подбородке маленький усик. Некрупная рыба: максимальный возраст 15 лет; длина 54 см и масса 1,3 кг.

Распространение и образ жизни. На Камчатке распространена повсеместно. Морской прибрежный вид, не избегающий опресненных вод. Наиболее многочисленна вблизи устьев рек. Размножается в морских заливах, бухтах, а также в опресненных водах эстуариев, но икра может развиваться нормально и при океанической солености. Общий период икрометания – декабрь–март, со смещением на более поздние сроки в северных районах. Нерест происходит подо льдом при отрицательной температуре воды. Икра донная, развивается во взвешенном состоянии около грунта. Выклев личинок происходит в середине апреля – мае. В июле–августе подросшие мальки из пелагиали опускаются в придонные слои, где и проводят дальнейшую жизнь. Молодь длительное время может задерживаться в эстуариях, используя их для раннего нагула. Подросшие и взрослые рыбы расселяются широко в прибрежных водах, но в море далеко не уходят, держатся большей частью в рассеянном состоянии и скоплений не образуют. Часто заходят с приливом в устья рек. В пище рыб всех возрастов преобладают донные и пелагические ракообразные; взрослые особи также часто потребляют многощетинковых червей и рыбную пищу. Зимой во время нереста интенсивность питания наваги резко снижается, в это время она в больших количествах поедает собственную икру.

Промысловое значение. Важный объект прибрежного промысла и любительского рыболовства в подледный период. Общий запас наваги в прикамчатских водах в 2014–2020 гг. оценивался на уровне ≈250–700 тыс. т, к вылову рекомендовалось ≈30–55 тыс. т; фактический вылов составил ≈25–40 тыс. т (освоение ≈65–90%). Основной промысел наваги сосредоточен в прибрежных водах Северо-Восточной и Западной Камчатки.



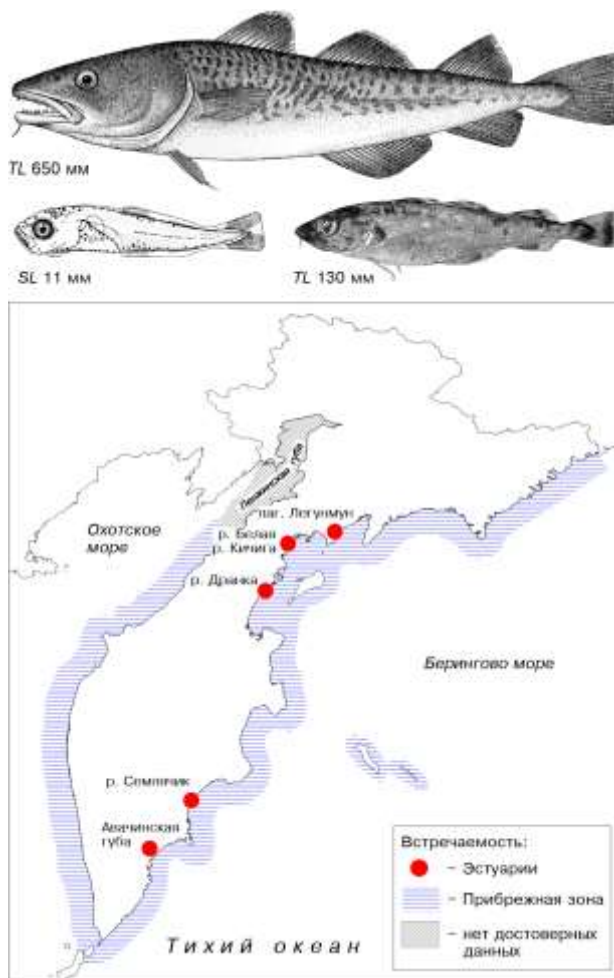
4.5.29. Тихоокеанская треска *Gadus macrocephalus* Tilesius, 1810 [Gadidae]

Группировка: собственно морской

Признаки: *D* I 10–16; *D* II 13–20; *D* III 14–21; *A* I 16–25; *A* II 14–22; *P* I 19–22; *sb* 18–24; *pc* 6–7; *vert* 50–55. Тело удлиненное, вальковатое с низким хвостовым стеблем. Спинных плавников 3, анальных 2. Окраска спины и боков зеленовато-серая, брюхо светлое. Голова широкая с длинным усиком на нижней челюсти. Крупная рыба: достигает возраста 15–17 лет, длины 125 см и массы 25 кг.

Распространение и образ жизни. Широко распространена в прикамчатских морских водах, однако пока была отмечена только в отдельных эстуариях восточного побережья Камчатки. Обитает на шельфе и у верхней кромки материкового склона, в основном на глубинах 30–250 м. Холодолобивый придонный стайный вид. В течение года совершает периодические сезонные миграции. Нерест проходит в январе–мае с пиком в феврале–апреле. В северных районах ареала для размножения отходит от берегов на материковый склон, где теплее, в южных – наоборот, приближается к берегам, на участки с более низкими температурами. После нереста взрослые рыбы нагуливаются на прибрежном мелководье, а во время прогрева прибрежных вод отходят от берегов на глубины 100–250 м, где и держатся весь летний период. Икра мелкая, клейкая, развивается в придонных слоях от 8 до 20 дней в зависимости от температуры. Через 10–12 дней после выклева у личинок рассасывается желточный мешок. При достижении длины 20–30 мм мальки оседают на морское дно, где происходит их дальнейшее развитие. В эстуариях могут встречаться рыбы разных возрастов, куда они заносятся или мигрируют из прибрежных вод с приливами. Молодь трески питается главным образом мелкими бентическими ракообразными и червями. Крупные рыбы в основном потребляют рыбную пищу, в меньшей степени – донных беспозвоночных (полихеты, ракообразные, моллюски, иглокожие и др.).

Промысловое значение. Ценная промысловая рыба и важный объект прибрежного рыболовства, а также основной объект спортивной морской рыбалки. Общий запас трески в прикамчатских водах в последние годы оценивался в пределах ≈300–500 тыс. т; оптимально допустимый улов составлял ≈50–60 тыс. т, фактические уловы – ≈45–50 тыс. т (освоение на уровне ≈90%).



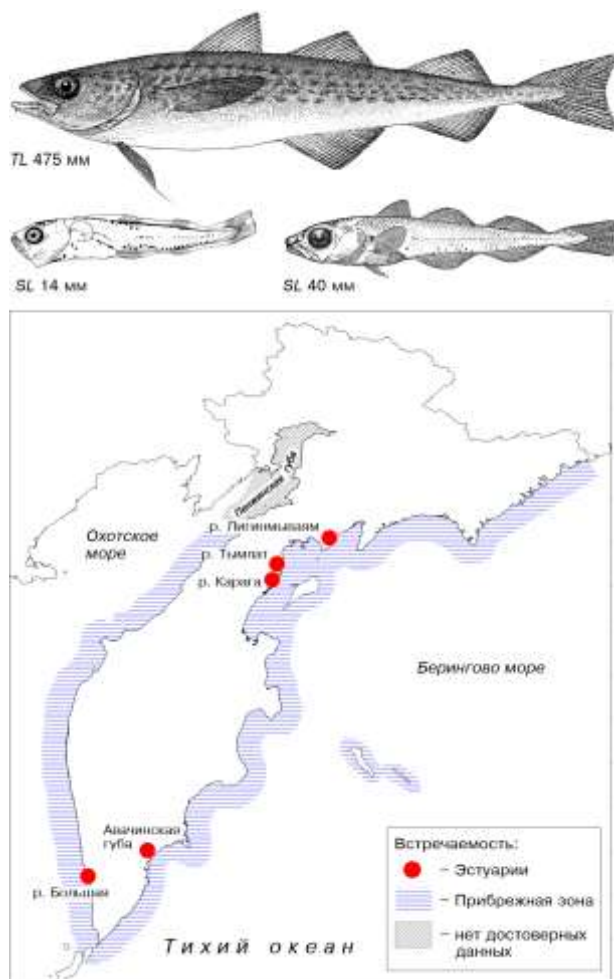
4.5.30. Тихоокеанский минтай *Gadus chalcogrammus* Pallas, 1814 [Gadidae]

Группировка: собственно морской

Признаки: *D* I 10–13; *D* II 12–18; *D* III 14–20; *A* I 15–24; *A* II 15–23; *P* I 17–22; *sb* 33–42; *pc* 5–7; *vert* 48–54. Тело прогонистое, голова небольшая. Спинных плавников 3, анальных 2. Окраска тела лилово-оливковая. На поверхности тела многочисленные темные пятна, брюхо светлое. На подбородке очень короткий усик. Сравнительно крупная долгоживущая рыба: предельный возраст 18–20 лет; длина 107 см и масса 5,7 кг.

Распространение и образ жизни. Один из самых многочисленных и широко распространенных видов рыб дальневосточных морей. Обитает в широком диапазоне глубин, как в пелагиали, так и в придонных горизонтах. Может опускаться до 500–700 м (иногда и глубже), предпочитая глубины менее 200–300 м. Для размножения мигрирует преимущественно в шельфовые воды. После нереста нагуливается как на шельфе, так и в более глубоководных районах. Начало и продолжительность нереста в разных частях ареала различны. У побережья Камчатки его начало, как правило, совпадает с разгаром весеннего развития фитопланктона, а массовый нерест наблюдается в апреле–мае. Икра пелагическая, развивается в толще воды, ее развитие в зависимости от температуры продолжается 1–2 мес. Выклюнувшиеся личинки имеют длину 3,5 мм и держатся в поверхностном слое воды, при длине 8 мм уходят на большие глубины. Мальки растут быстро и в течение первого года жизни могут достигать 18–20 см. На ранних стадиях развития молодь минтая широко распространена у берегов, но в эстуариях встречается редко (отмечена пока только в эстуариях на юге и северо-востоке Камчатки). Основным кормовым объектом минтая в течение всей жизни служит крупный зоопланктон (в основном, копеподы и эвфаузииды), реже – придонные ракообразные (амфиподы и декаподы). Взрослые рыбы активно могут потреблять собственную молодь, а также корюшек, мойву и других рыб.

Промысловое значение. Важнейший объект промышленного рыболовства на Камчатке. В 2011–2020 гг. ежегодные уловы минтая в прикамчатских водах колебались на уровне $\approx 1,0$ –1,2 млн т. Биомасса его промыслового запаса в те же годы оценивалась в пределах 5,0–7,7 млн т, а средний ее уровень составил 6,4 млн т (т.е. $\approx 62\%$ биомассы всех морских промысловых рыб).



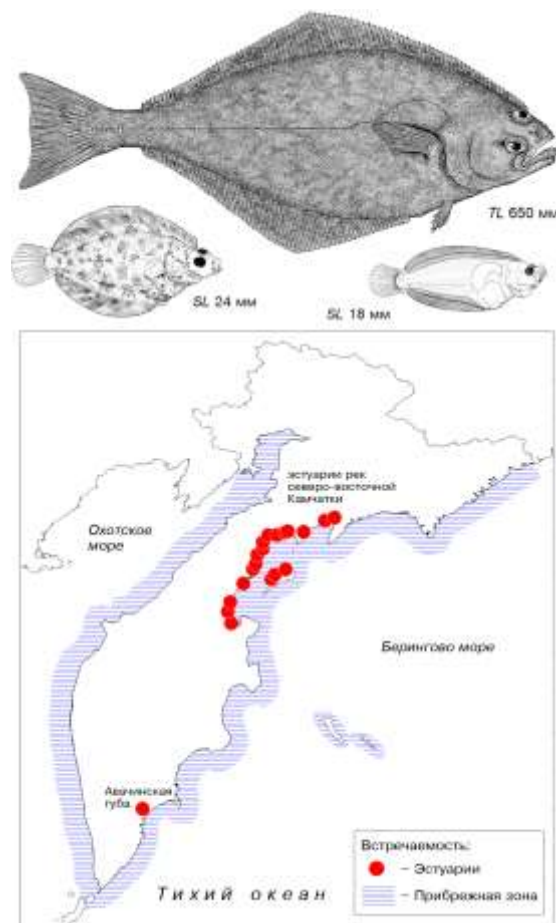
4.5.31. Белокорый палтус *Hippoglossus stenolepis* Schmidt, 1904 [Pleuronectidae]

Группировка: собственно морской

Признаки: D 89–109; A 64–81; P 14–19; V 6; sb 1–2 + 7–10; $vert$ 16 + 35 (49–51); ll 145–190. Тело удлинённое, плотное, покрыто мелкой циклоидной чешуей. Рот большой, усаженный крупными острыми зубами. Глазная сторона серая или темно-коричневая, слепая беломраморная. Одна из наиболее крупных и долгоживущих рыб: предельные зарегистрированные размеры в тихоокеанских водах – 267 см и 345 кг (обычно 45–90 см и 2–10 кг); возраст – не менее 35 лет.

Распространение и образ жизни. У берегов Камчатки обычный вид, но более многочислен в тихоокеанских водах и в Беринговом море. Видимо, поэтому пока был отмечен только в Авачинской губе и в эстуариях рек Северо-Восточной Камчатки. Морская донно-придонная рыба. Обитает на материковом склоне (на глубинах 200–1200 м) и на шельфе (10–200 м), куда летом мигрируют молодые особи и часть взрослых рыб. Осенью происходит обратная миграция на глубины 300–500 м, где большая часть популяции зимует. Может размножаться в течение всего года, однако в большинстве районов основной нерест происходит в осенне-зимнее или зимне-весеннее время на глубинах 200–700 м. Икринки батипелагические, крупные. Эмбриональное развитие длится около 1,5 мес. Личинки после выклева остаются в мезо- и батипелагиали, затем поднимаются в поверхностные слои и течениями сносятся на шельф (вплоть до прибрежного мелководья), где опускаются на дно. В камчатских эстуариях встречается главным образом молодёжь белокорого палтуса, которая может использовать их как временные места обитания или нагула. На ранних этапах жизни палтус питается в основном мелкими беспозвоночными. Взрослые рыбы становятся активными хищниками, в пище которых преобладают массовые виды морских рыб (например, навага, минтай, камбалы, песчанка) и беспозвоночных (кальмары, крабы, осьминоги, двустворчатые моллюски).

Промысловое значение. Одна из наиболее ценных морских промысловых рыб. Имеет большой спрос на региональных и мировых рыбных рынках благодаря высоким пищевым качествам. В 2011–2020 гг. суммарный оптимально допустимый улов белокорого палтуса в прикамчатских водах оценивался на уровне $\approx 1,4$ – $2,1$ тыс. т, фактические уловы колебались в пределах $\approx 0,9$ – $2,0$ тыс. т (освоение его ресурсов в среднем за эти годы составило $\approx 93\%$).



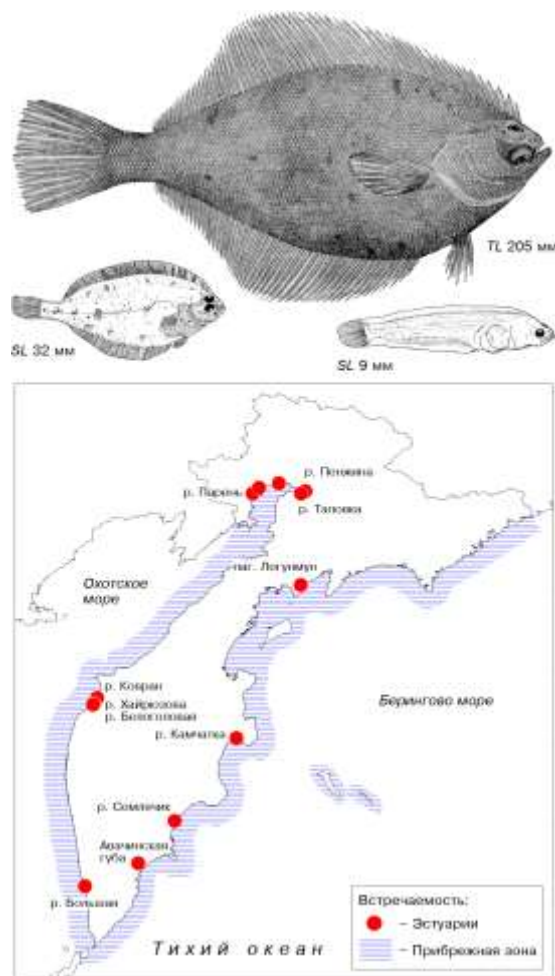
4.5.32. Желтоперая камбала *Limanda aspera* (Pallas, 1814) [Pleuronectidae]

Группировка: собственно морской

Признаки: *D* 61–78; *A* 48–61; *P* 9–13; *V* 6; *sb* 3–9 + 5–10; *vert* 10–12 + 28–31 (39–41); *Il* 72–95. Тело широкое, короткое, на глазной стороне покрыто чешуей с шипиками. Окраска глазной стороны светло-коричневая, слепой – белая. Спинной и анальный плавники желтые, вдоль их основания на глазной стороне тела проходит узкая темная полоска. Достигает длины 49 см, массы 1,8 кг и возраста 19 лет.

Распространение и образ жизни. Одна из наиболее широко распространенных и самых многочисленных камбал дальневосточных морей (в том числе и на Камчатке). Типично морская рыба, но не избегающая опресненных районов вблизи устьев рек и эстуариев. Предпочитает бухты, заливы и участки с хорошо развитым шельфом. Совершает выраженные сезонные миграции, сроки которых определяются началом летнего прогрева и осенне-зимнего охлаждения прибрежной зоны. Большая часть взрослых рыб зимует на глубинах более 100 м, в основном в зоне континентального склона. В весенний период начинается их отход от мест зимовки к берегам для нереста и нагула. Летом желтоперая камбала распределяется по всему прибрежному мелководью на глубинах менее 100 м, причем молодь подходит вплотную к берегам, а половозрелые рыбы держатся преимущественно на глубинах 30–80 м. Здесь же происходит основной нерест с конца мая до начала сентября с пиком в июне–июле. Икра пелагическая, мелкая, развивается в поверхностных горизонтах в течение нескольких дней. После выклева личинки держатся в пелагиали, а потом оседают на дно. Осенью рыбы всех возрастов начинают смещаться на глубины к местам зимовок, завершая тем самым годичный миграционный цикл. Относится к группе бентофагов, но питание очень разнообразное, состав которого во многом зависит от места обитания и может включать как донных, так и планктонных беспозвоночных и рыб.

Промысловое значение. Одна из важнейших морских промысловых рыб на Камчатке. Добывается тралами и снюрреводами в основном на шельфе Берингова и Охотского морей, где этот вид зачастую составляет 50–70% общего улова всех камбал. В последние несколько лет промысловый запас желтоперой камбалы в прикамчатских водах оценивался на уровне 150–250 тыс. т, суммарный ежегодный вылов достигал в среднем 20–25 тыс. т.



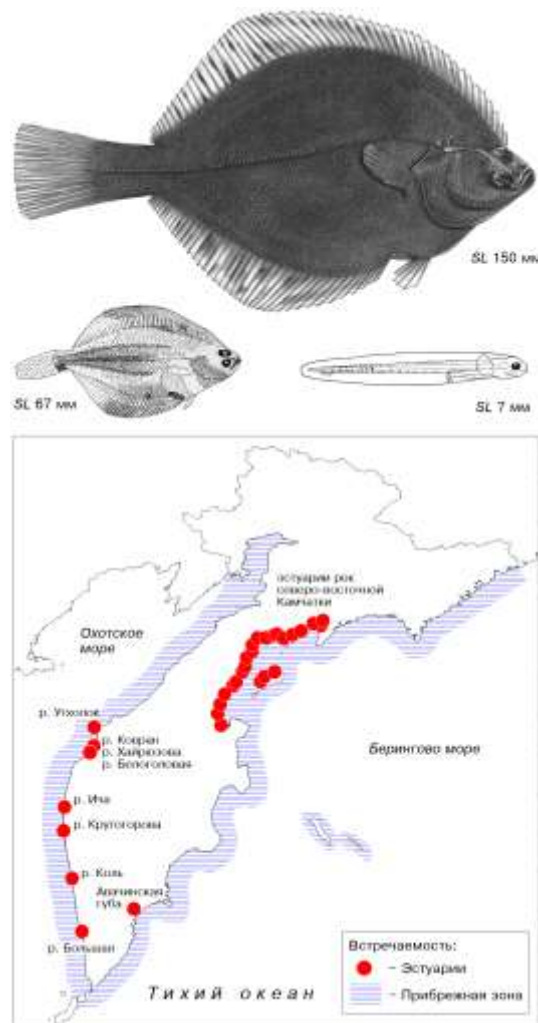
4.5.33. Полярная камбала *Liopsetta glacialis* (Pallas, 1776) [Pleuronectidae]

Группировка: морской эстуарно-зависимый; морской эстуарно-адаптированный

Признаки: *D* 48–64; *A* 33–46; *P* 8–12; *V* 6; *sb* 2–4 + 7–9; *vert* 11–13 + 26–27 (37–41); *ll* 73–100. Тело типичное для камбал, покрыто гладкой циклоидной чешуей. Боковая линия со слабым (почти прямым) изгибом над грудными плавниками. Глазная сторона тела бурая или темно-оливковая с темными расплывчатыми пятнами. Слепая сторона тела обычно белая, реже с темными пятнами. Достигает длины 35 см (чаще 15–20 см) и возраста 12 лет.

Распространение и образ жизни. Широко распространена в прибрежных водах Камчатки, но относительно немногочисленна. Встречается в большинстве эстуариев региона, однако пока не была отмечена в устьях рек, расположенных на северо-западном побережье (зал. Шелихова и Пенжинская губа). Обитает на мелководье в прибрежной зоне (редко глубже 20 м) на опресненных участках, прилегающих к устьям рек. Часто заходит в реки, по которым иногда поднимается довольно высоко. Наиболее холодолюбивая из камбал. Имеет циркумполярный ареал, в пределах которого выделено несколько подвигов. Для прикамчатских вод описан подвиг *L. glacialis glacialis*, биология которого слабо изучена. В целом известно, что эта камбала в море больших миграций не совершает. Как и другие виды семейства, в летний период смещается ближе к берегу, а осенью отходит на более глубоководные участки. Совершает суточные миграции, связанные с приливно-отливными течениями. Нерестится в январе–марте подо льдом при отрицательной температуре воды. Икра донная, клейкая. Молодь в теплое время года активно использует эстуарии как временные местообитания, где в основном питается мелкими донными организмами (молодью бокоплавов, червей, мизид, кумовых раков, креветок и др.). В пище взрослых рыб в море доминируют небольшие двустворчатые моллюски, ракообразные, многощетинковые черви, а также мелкая рыба.

Промысловое значение. Промысловый вид, однако хозяйственное значение незначительно. Точных данных об общей численности и состоянии запасов на Камчатке нет. Вполне вероятно, что полярная камбала в небольших количествах вылавливается при промысле других видов камбал, однако ее доля в общем вылове статистикой не учитывается.



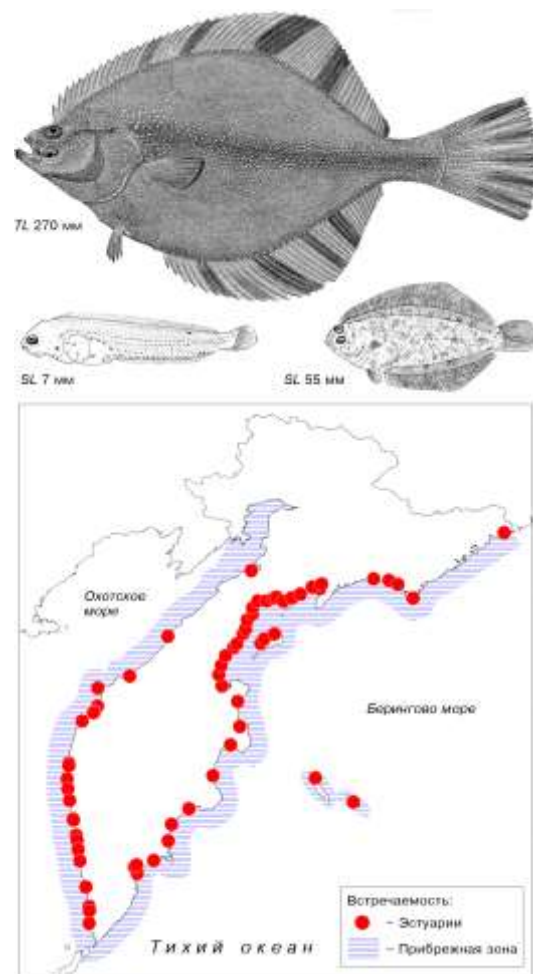
4.5.34. Звездчатая камбала *Platichthys stellatus* (Pallas, 1788) [Pleuronectidae]

Группировка: морской эстуарно-зависимый; морской эстуарно-адаптированный

Признаки: *D* 51–68; *A* 35–51; *P* 9–12; *V* 6; *sb* 0–6 + 6–10; *vert* 10–12 + 23–26 (34–38); *ll* 58–83. Тело высокое, обычно левостороннее, густо покрытое (вместо чешуи) шиповатыми звездчатыми пластинками. Окраска глазной стороны коричневая или темно-оливковая, слепая белая. На плавниках яркие черные полосы, видимые с обеих сторон тела. Крупная и долгоживущая камбала. Максимальные размеры 91 см и 9,1 кг (обычно 30–45 см и 0,4–1,2 кг), возраст – не менее 40 лет.

Распространение и образ жизни. На Камчатке встречается повсеместно, однако в целом немногочисленна. При этом является одной из доминирующих рыб в эстуариях региона, поскольку способна переносить колебания солености воды от пресной до морской. Считается, что у этой камбалы имеются две экологические формы – морская и прибрежная (Фадеев, 2005). Морская форма (как и многие другие виды камбал) зимует на глубинах до 300 м, а весной мигрирует в прибрежную зону, где обычно нагуливается и нерестится на глубине 10–100 м. Прибрежная форма распространена на меньших глубинах, чем морская. В летний период она массово заходит в реки, а ее молодь встречается на значительно большем расстоянии от их устьев, чем все другие морские рыбы. Имеются также сведения и о размножении звездчатой камбалы в эстуариях некоторых рек, хотя специфика такого нереста практически не изучена. У морских группировок размножение приурочено к ранней гидрологической весне и зачастую протекает при наличии ледового покрова или сразу же после распада льда. Икрометание порционное. Икринки мелкие, пелагические с гладкой оболочкой. Предличинки выходят из икры через несколько суток. Метаморфоз заканчивается при длине 10–11 мм, после чего мальки оседают на дно. На ранних этапах они потребляют в пищу в основном мелких ракообразных. В питании взрослых особей преобладают черви, моллюски, иглокожие, крабы, а также мелкая рыба.

Промысловое значение. Невелико, т.к. этот вид редко образует промысловые скопления. В большинстве районов Камчатки доля звездчатой камбалы составляет менее 5% или не более 10–15% общего улова всех камбал. Часто является приловом на прибрежном промысле других видов рыб, а также служит одним из наиболее частых объектов спортивной морской рыбалки.



4.5.35. Четырехбугорчатая камбала *Pleuronectes quadrituberculatus* (Pallas, 1814)

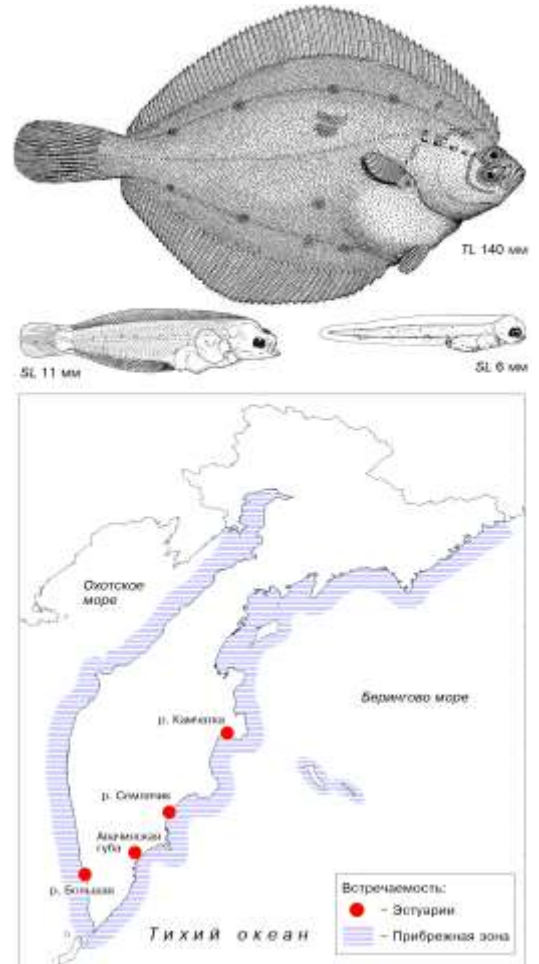
[Pleuronectidae]

Группировка: собственно морской

Признаки: *D* 61–74; *A* 46–56; *P* 8–13; *V* 6–7; *sb* 1–4 + 4–7; *vert* 12 + 27–29 (39–42); *ll* 73–88. Тело широкое, относительно толстое, покрытое циклоидной чешуей. От других видов камбал отличается наличием 4–6 костных бугорков позади верхнего глаза (отсюда основное название), а также желтой окраской слепой стороны тела (второе название вида – желтобрюхая камбала). Глазная сторона, а также спинной, анальный и хвостовой плавники серо-коричневые. Одна из наиболее крупных камбал: достигает длины 62 см и массы ≈3,5 кг. Живет до 22 лет.

Распространение и образ жизни. Распространена вдоль всего побережья Камчатки. Сравнительно холоднолюбивая и эвригалинная рыба, но избегающая опресненных вод. Видимо, поэтому пока была отмечена только в четырех камчатских эстуариях: в Авачинской губе, а также в устьях рек Большая, Семлячик и Камчатка. Обитает преимущественно на шельфе, однако зимой часть рыб может уходить на материковый склон на глубины до 300–500 м и ниже. В весенне-летний период, как и другие камбалы, подходит к берегу и распределяется по мелководью на глубинах от 20 до 70 м. Размножается с апреля по июль, но массовый нерест у берегов Камчатки приходится на вторую половину апреля – первую половину мая на глубинах от 100 до 200 м до начала миграции в прибрежные воды. Икрометание единовременное. Икра пелагическая, ее развитие в зависимости от температуры продолжается ≈3–4 недели. После выклева личинки держатся в пелагиали. При длине 11–12 мм происходит метаморфоз, и молодь оседает на дно у берегов на глубине 5–20 м. На этих участках она держится до осени, после чего отходит на большие глубины. По характеру питания относится к группе типичных бентофагов, потребляет в основном многощетинковых червей и двустворчатых моллюсков, при их недостатке переходит на питание иглокожими, мелкими рыбами и планктонными ракообразными.

Промысловое значение. Важный объект прибрежного рыболовства. В некоторых промысловых районах Камчатки доля этого вида в уловах может составлять до 15–25%. В целом по Камчатке в последние годы ежегодный промзапас желтобрюхой камбалы оценивался на уровне 40–75 тыс. т, фактический вылов составлял ≈10–13 тыс. т.



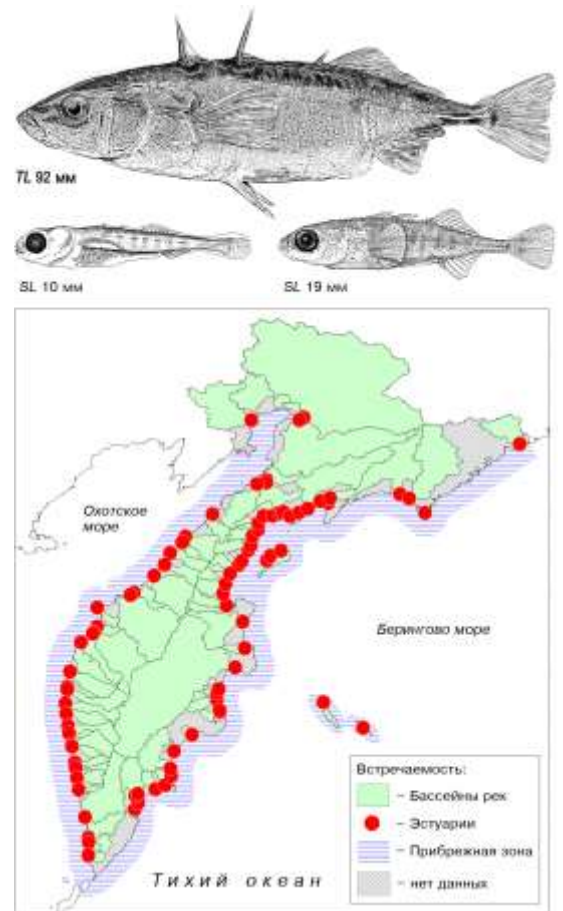
4.5.36. Трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758 [Gasterosteidae]

Группировка: анадромный; собственно пресноводный; собственно морской

Признаки: *D* III 10–14; *A* I 7–11; *P* 10–11, *V* I 1; *rb* 3; *sb* 19–27; *pc* 1–3; *vert* 30–34; на боках тела 31–35 крупных вертикальных костных пластинок. Тело высокое, уплощенное с боков. Впереди спинного плавника три колючки, брюшные плавники в виде колючек. Зимой окраска серебристо-белая, летом темно-зеленая. Во время нереста у самцов глаза ярко-синие, низ головы и брюхо красные. Доживает до 4–5 лет (обычно 2–3 года); достигает длины 11–12 см и массы 10–15 г.

Распространение и образ жизни. Широко распространена по всей Камчатке и является одной из наиболее многочисленных рыб в камчатских эстуариях. Отличается чрезвычайным полиморфизмом и экологической пластичностью. Встречается в море, в эстуариях и в бассейнах рек. У вида выделяют три основные экологические формы: морская (весь жизненный цикл проходит в море); анадромная (морфотип *trachurus*) и пресноводная (*leiurus*). В эстуариях доминирует анадромная форма, которая заходит из моря на нерест в нижнее течение рек в конце мая – июле. Нерест порционный, включает до 10 актов размножения за сезон. После нереста часть особей погибает, остальные скатываются обратно в море. Трехиглая колюшка строит нерестовые гнезда, поэтому места ее обитания и размножения приурочены к биотопам с высшей водной растительностью, укрытиями и невысокой скоростью течения. Самцы охраняют гнезда и вентилируют кладки грудными плавниками. Эмбриональное развитие длится 8–12 дней, затем в течение 5–7 дней после выклева самцы охраняют личинок до их перехода к активному питанию. Сеголетки скатываются из рек осенью. В море анадромная колюшка проводит 2–3 года. Зимует как у берегов, так и вдали от них над большими глубинами. Пища колюшки крайне разнообразна, в том числе может включать собственную икру, а также икру и личинок других рыб. Служит важным объектом питания хищных рыб (гольцы, навага, треска, щука, налим).

Промысловое значение. Ранее в отдельных районах Камчатки являлась объектом специализированного промысла. Например, в бассейне р. Камчатка добывалась во время массового нерестового хода и использовалась для получения кормовой муки, жира или как корм для ездовых собак и удобрение в подсобных хозяйствах. В настоящее время промысла нет.



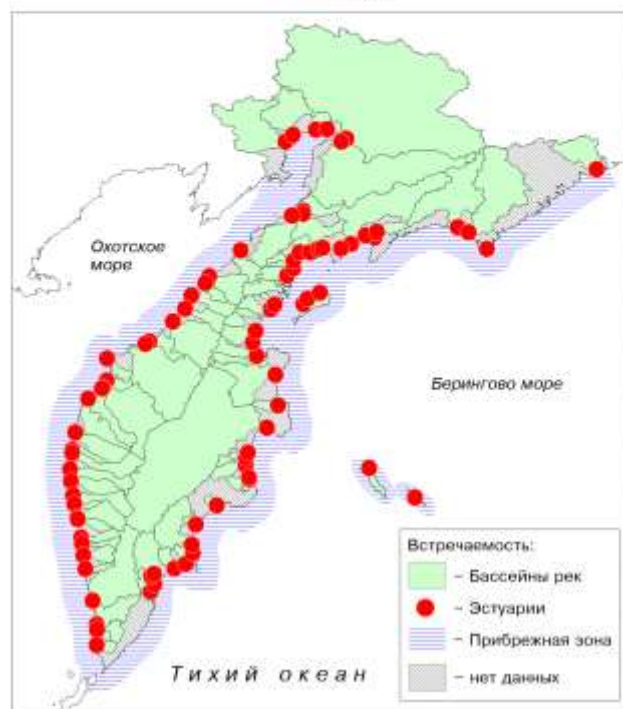
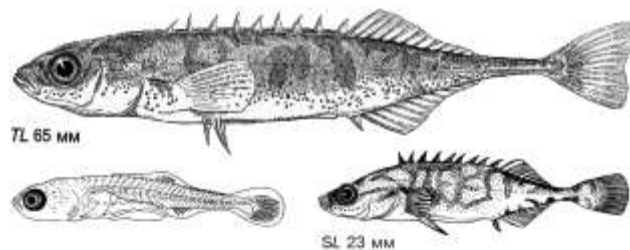
4.5.37. Девятииглая колюшка *Pungitius pungitius* (Linnaeus, 1758) [Gasterosteidae]

Группировка: анадромный; собственно пресноводный; полуанадромный

Признаки: *D* IX–XII 9–12; *A* I 8–11; *P* 9–11; *V* I 1; *rb* 3; *sb* 9–14; *pc* 0; *vert* 31–35; боковых пластинок в передней части тела 2–6; на хвостовом стебле 8–15. Тело прогонистое, овальное в поперечном сечении. На спине ряд из 10–12 колючек; брюшные плавники также в виде колючек. Вне нерестового сезона тело серебристо-белое. Во время нереста самцы чернеют. Предельный возраст 5 лет; длина 9 см, масса 7–8 г.

Распространение и образ жизни. На Камчатке распространена повсеместно. Многочисленный, эвригалинный и эвритермный вид. Встречается в большинстве эстуариев и пресноводных водоемов и частично – в морских прибрежных водах. Как и трехиглая колюшка, образует множество морфотипов и адаптивных форм. В эстуариях могут встречаться как анадромная, так и пресноводная жилая форма, которая летом использует их для нагула. Пресноводная форма предпочитает речные биотопы со слабым течением и подводными укрытиями. Нерестится главным образом в пойменных водоемах, расположенных в нижнем течении рек. Анадромная форма обитает в прибрежной зоне морей, а размножается либо в солоноватых устьевых водоемах, либо поднимается выше по течению рек и нерестится в пресной воде. Массовый нерест всех форм девятииглой колюшки проходит в июне–июле. Характер размножения сходен с таковым у трехиглой колюшки, но гнезда подвешиваются на водную растительность или сооружаются на галечных прибрежных отмелях, где нет укоренившихся растений. После нереста анадромная форма уходит на нагул и зимовку в море, пресноводная остается в реках. Спектр питания девятииглой колюшки весьма разнообразен и включает практически все группы водных организмов поверхности, толщи воды и дна. В период размножения взрослые рыбы часто поедают и собственную икру. Сама колюшка зачастую служит объектом питания других рыб (гольцы, навага, зубатая корюшка, щука, налим).

Промысловое значение. На Камчатке хозяйственного значения никогда не имела. По всей видимости, это связано с тем, что таких массовых нерестовых скоплений, как у трехиглой колюшки, этот вид не образует.



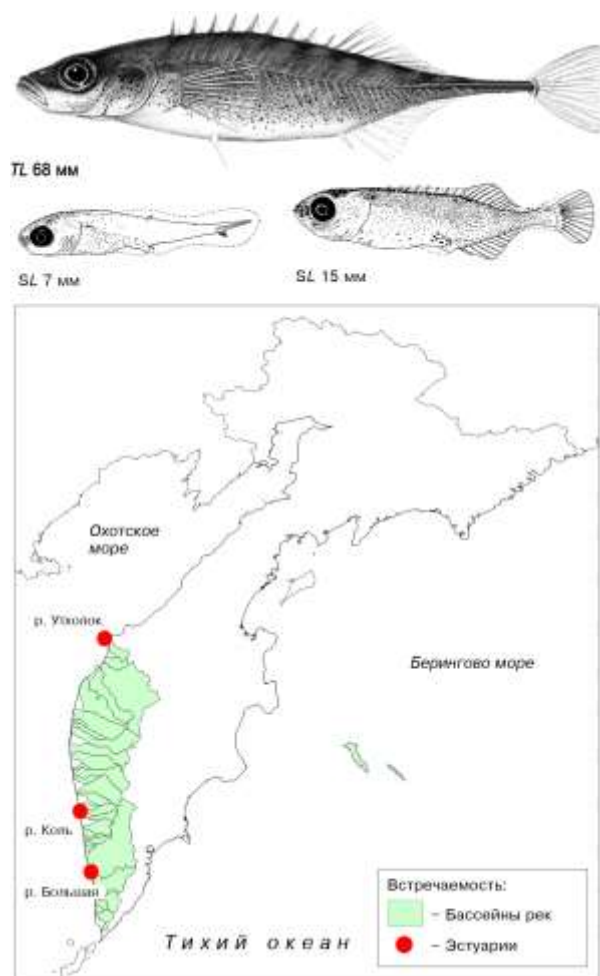
4.5.38. Амурская колюшка *Pungitius sinensis* (Guichenot, 1869) [Gasterosteidae]

Группировка: собственно пресноводный; пресноводный эстуарно-адаптированный

Признаки: *D* VIII–XI 8–13; *A* I 8–11; *P* 9–10; *V* I 1–2; *rb* 3; *sb* 8–12; *pc* 0; *vert* 31–34. Внешне очень похожа на девятииглую колюшку. Отличается от нее полным рядом боковых пластинок, которых обычно 30–34 (аналог морфотипа *trachurus*). Брюшные колючки длинные. Голова сверху и туловище зеленовато-черные, брюхо светлое. В период размножения самцы становятся почти черные, брюшные колючки белые. Максимальный возраст 4–5 лет; вырастает в пресной воде до 6–7 см и 1,5–3,0 г, в морской – до 8–9 см и 7–8 г.

Распространение и образ жизни. По литературным данным, встречается в бассейнах рек, расположенных на западном побережье Камчатки (от р. Озерная на юге до р. Утхолок на севере), в которых достаточно многочисленна. О встречаемости в других реках края достоверных данных пока нет. Живет преимущественно в пресной воде, но есть указания на проходной и морской образ жизни (Новиков и др., 2002; Атлас..., 2003). Имеются сведения о поимках амурской колюшки в эстуарии р. Большая (Атлас-определитель..., 2015), а также в устьях рр. Утхолок и Коль (Павлов и др., 2009, 2016), в которых она отмечалась совместно с девятииглой колюшкой. Однако позднее было показано (Пичугин, 2014), что *P. sinensis* западно-камчатских популяций тяготеет к более теплым участкам рек, чем *P. pungitius*, поэтому типичные биотопы их обитания перекрываются лишь частично, а в холодные летние сезоны могут вообще не совпадать. При этом *P. sinensis*, даже обитая в непосредственной близости от камчатских эстуариев, их, как правило, избегает. Биология и экология амурской и девятииглой колюшек во многом сходны, а в местах их совместного обитания встречаются даже гибриды промежуточного морфотипа (аналогичны *semiarmatus*). Это затрудняет специальное изучение биологии и экологии *P. sinensis* на ареале и в водоемах Камчатки. Поэтому этих колюшек часто рассматривают в ранге комплексного вида *P. pungitius complex*. В таких случаях при описании ихтиофауны конкретного водоема обычно ограничиваются родовым уровнем «девятииглая колюшка» без уточнения видового статуса.

Промысловое значение. Как и девятииглая колюшка, промыслового значения не имеет.



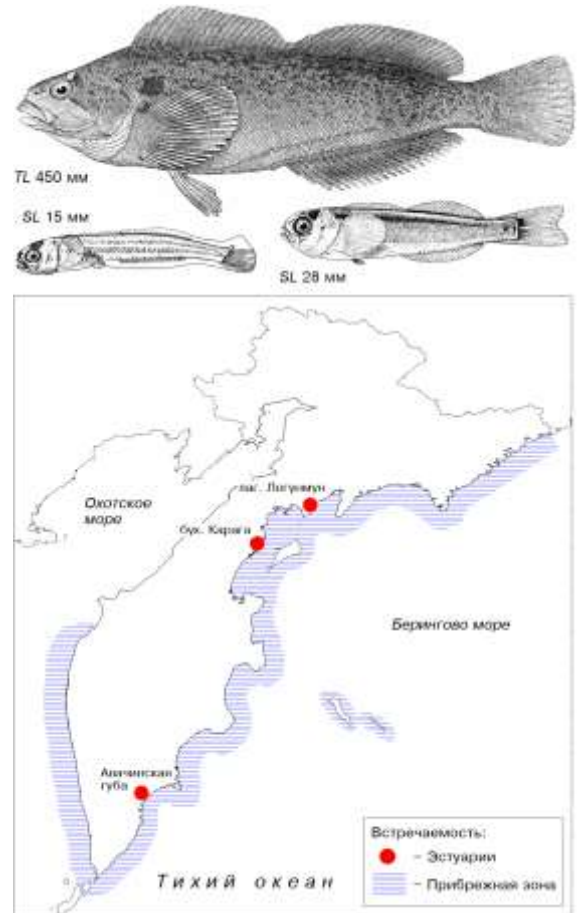
4.5.39. Зайцеголовый терпуг *Hexagrammos lagocephalus* (Pallas, 1810) [Hexagrammidae]

Группировка: собственно морской

Признаки: *D* XIX–XIII 20–25; *A* 0–I 21–25; *P* 18–21; *V* I 5; *sb* 14–18; *pc* 6–7; *vert* 52–57. Тело массивное с притупленной и закругленной головой. Спинной плавник с выемкой посередине, хвостовой – закругленный. Для вида характерна широкая вариация окраски тела – от лимонно-желтой до фиолетовой (у самцов чаще всего преобладают вишнево-красные, а у самок – буровато-зеленые тона). Средних размеров рыба: максимальный возраст 11–12 лет, длина 61 см и масса до 3 кг.

Распространение и образ жизни. По имеющимся сведениям, широко распространен вдоль побережья Камчатки, но пока был отмечен только в трех крупных эстуариях восточного побережья: Авачинская губа и бух. Карага (эстуарии морского типа) и лаг. Легунмун (лагунно-лиманый эстуарий). Обитает от приливно-отливной зоны до глубины 600 м. В мае и июне мигрирует для размножения в прибрежные районы, где держится в интервале глубин от 7 до 25 м (преимущественно 10–15 м). После нереста в октябре–декабре уходит на зимовку на изобаты 200–350 м. Нерестится в июне–сентябре в прибрежной полосе (на глубине 3–16 м), на скалистых и каменистых участках с сильным течением, обычно среди зарослей водорослей, которые служат нерестовым субстратом. Икрометание порционное (4 и более порций в течение сезона), в связи с чем нерест сильно растянут. Крупные самцы охраняют кладки до появления личинок, которые после выклева относятся течениями на значительное расстояние от берега. Молодь обитает в пелагиали, но по мере роста приближается к берегу и переходит к донному образу жизни. В эстуариях встречается только на нижней («морской») границе, куда может эпизодически попадать из прибрежной зоны в течение нерестового сезона. По типу питания – бентофаг-полифаг, пищевой спектр которого разнообразен и включает беспозвоночных и рыб. В репродуктивный период на нерестилищах потребляет в основном икру других рыб (терпуги, рогатковые и др.).

Промысловое значение. Специализированного лова нет, поэтому промысловое значение невелико. Добывается в качестве прилова на прибрежном промысле. В населенных районах является обычным объектом морского удебного любительского рыболовства. Точные данные о численности отсутствуют, поэтому оценку состояния запаса отдельно для этого вида не проводят.



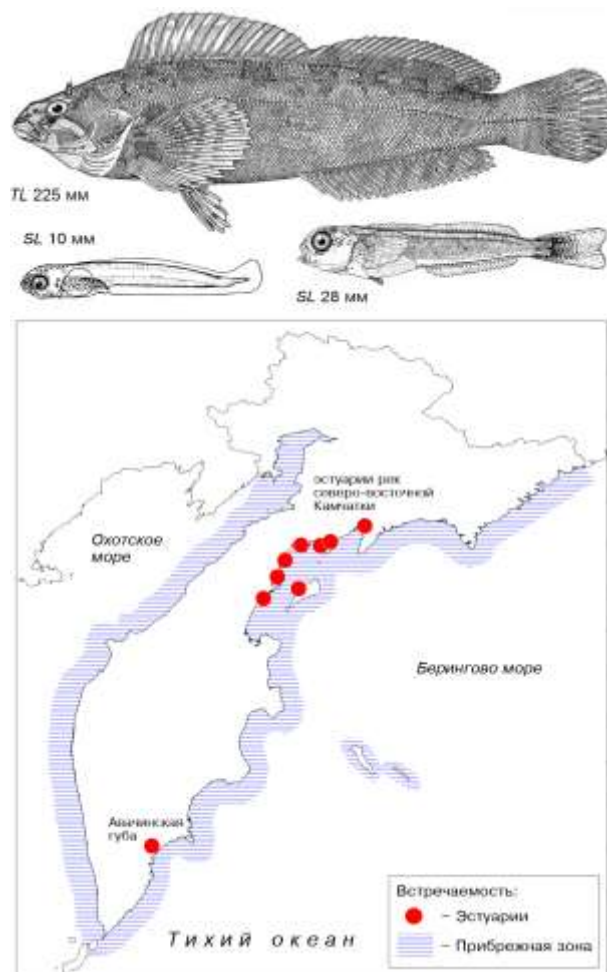
4.5.40. Бурый терпуг *Hexagrammos octogrammus* (Pallas, 1814) [Hexagrammidae]

Группировка: собственно морской

Признаки: *D* XVII–XX 22–25; *A* 23–26; *P* 18–19; *V* I 5; *sb* 14–17; *vert* 50–54. Тело массивное. Хвостовой стебель высокий, толстый, хвост закруглен. Спинной плавник длинный с хорошо заметной выемкой. Окраска зеленовато-бурая или коричневая с бурыми пятнами неправильной формы. Глаза красноватые, от них на голове расходятся темно-бурые полосы. Самый мелкий из терпугов: максимальная длина 42 см (но чаще не более 30 см и массой не свыше 300 г); предельный возраст оценивается в 8–12 лет.

Распространение и образ жизни. Один из самых массовых и широко распространенных видов терпугов. Как и другие представители семейства, наиболее многочислен у берегов Восточной Камчатки, что, очевидно, связано с особенностями морфологии прибрежной зоны этого района и наличием здесь подходящих биотопов обитания для всех видов терпугов. Был пока отмечен только в Авачинской губе и в отдельных эстуариях Северо-Восточной Камчатки. Морской сублиторальный вид. Обитает у самого берега, среди подводных скал, встречается в зарослях морских трав и водорослей. Не ведет стайного образа жизни, относится к территориальным рыбам. Пресных вод избегает и в реки, как правило, не заходит. Поэтому несмотря на высокую численность, этот терпуг (впрочем, как и другие представители семейства) не является массовым видом в эстуариях региона. Весной, с потеплением воды, подходит к берегам для нереста. Размножается на глубинах 1–6 м в зарослях водорослей, икра откладывается на камни в гнезда, в которых может быть от 2 до 6 кладок. Самец охраняет гнездо. Икра донная, клейкая. Выклев личинок на 25-е сутки. Молодь в теплый период года обитает на литорали на глубинах менее 5 м, а взрослые рыбы держатся на глубинах от 5 до 20 м, изредка опускаясь до 50 м. Всеяден, основную пищу молоди составляют мелкие ракообразные; взрослые особи потребляют донных беспозвоночных, рыб, а также остатки хозяйственной деятельности человека.

Промысловое значение. Второстепенная промысловая рыба. Является обычным приловом в ставных и закидных неводах на прибрежном промысле. Хорошо и очень часто ловится на удочку, поэтому служит важным объектом спортивной морской рыбалки в населенных районах.



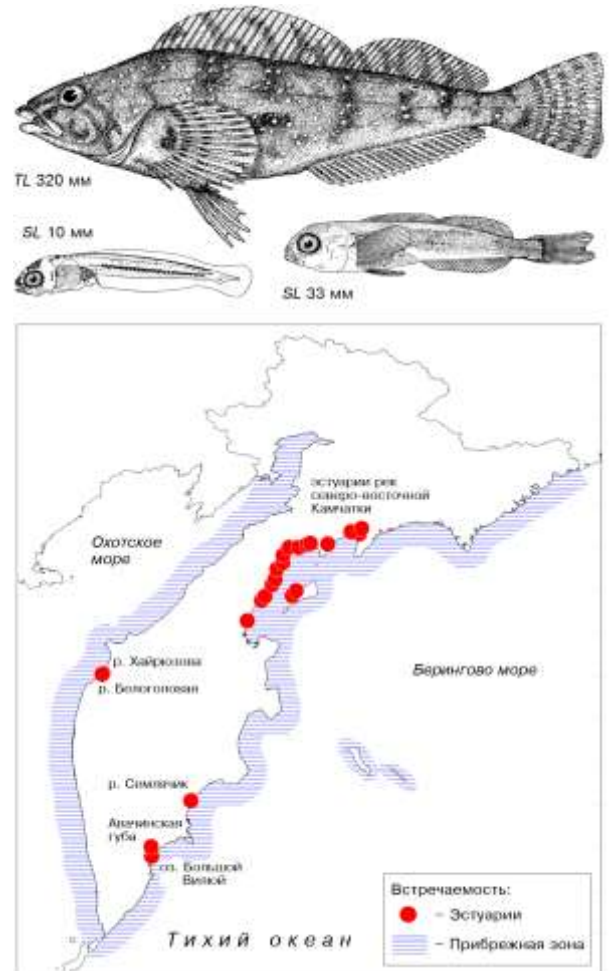
4.5.41. Пятнистый терпуг *Hexagrammos stelleri* Tilesius, 1810 [Hexagrammidae]

Группировка: морской эстуарно-адаптированный

Признаки: *D* XX–XXV 18–22; *A* 22–25; *P* 18–20; *V* I 5; *sb* 16–20; *pc* 12–13; *vert* 51–56. Тело стройное, хвостовой стебель невысокий. Хвостовой плавник слегка выемчатый; спинной – длинный, разделен выемкой. Окраска тела коричнево-оливковая с разбросанными по всему телу многочисленными светлыми пятнами. Спинной, хвостовой и грудные плавники серовато-бурые. У переднего края спинного плавника темное пятно. Среднего размера рыба: достигает возраста 6 лет (возможно больше), длины 48 см и массы 1,6 кг (обычно 25–35 см и 0,7–0,9 кг).

Распространение и образ жизни. На Камчатке встречается повсеместно, однако, как и другие виды терпугов, наиболее многочислен у восточных ее берегов. Морской холодолюбивый вид, не избегающий и опресненных вод (в американской части ареала был отмечен даже в водоемах с пресной водой). Обитает в прибрежной зоне, нередко симпатрично с бурым терпугом. Населяет преимущественно глубины от 5 до 80 м с каменистыми грунтами. Держится у скалистых берегов, рифов и в зарослях водной растительности. Часто заходит в устьевые лагуны и эстуарии. Отдельные крупные особи в зимний период отмечаются на глубинах до 200 м и более. В летний период основная масса рыб держится в пределах 20–50 м. Нерестится вблизи побережья на глубине 3–9 м, в местах с сильными приливными течениями. Икра клейкая, прилипающая к камням и водорослям. Самцы охраняют кладку. Выклюнувшиеся личинки, мальки и молодь ведут пелагический образ жизни и могут встречаться вдали от берега. При достижении возраста 6–7 месяцев они переходят к донному образу жизни. Пища состоит из полихет, креветок, гидроидов, червей, ракообразных, мелких рыб, икры сельди. Среди мелких ракообразных преобладают копеподы, амфиподы, декаподы, среди рыб – молодь минтая и светящихся анчоусов.

Промысловое значение. Самостоятельного промысла нет. Вылавливается только как прилов при промысле других видов рыб. Повсеместно также ловится рыбаками-любителями на удочки. Как для зайцевого и бурого терпугов, точных данных о численности пятнистого терпуга нет, поэтому состояние промыслового запаса для этого вида отдельно не оценивают.



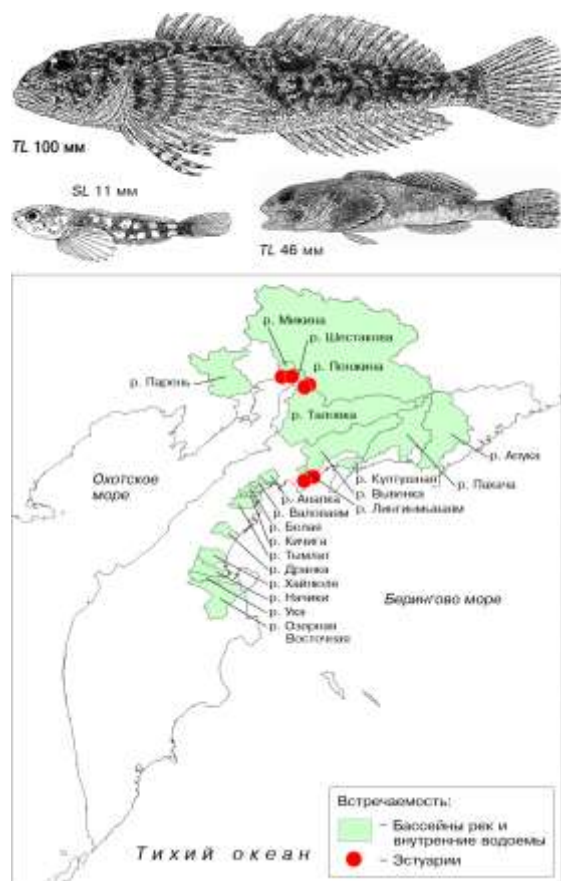
4.5.42. Пестроногий подкаменщик *Cottus cf. poecilopus* Heckel, 1837 [Cottidae]

Группировка: пресноводный эстуарно-адаптированный

Признаки: *D* I 8–10; *D* II 16–18; *A* 13–14; *P* 12–17; *VI* 4; *rb* 6; *sb* 4–5; *pc* 4–6; *vert* 34–35; число пор в канале боковой линии 12–25. Тело голое, голова крупная, приплюснутая, глаза большие. На голове снизу многочисленные черные пятнышки. Окраска пестрая, изменяется в зависимости от окружающего грунта. Мелкая рыба: достигает длины 12–14 см, массы 20 г и возраста 8 лет.

Распространение и образ жизни. Встречается в северных реках Камчатки. Пока был отмечен в бассейнах рек, впадающих в кутовую часть Пенжинской губы (Охотское море), а также в отдельных реках на участке побережья от р. Озерная Восточная на юге до р. Апука на севере (Берингово море). Таксономический статус подкаменщика, обитающего в реках Камчатки, до конца не выяснен, т.к. в составе видовой группы “*Cottus poecilopus*” сейчас известно как минимум 7 видов (Токранов и др., 2019). Для рек Магаданской области был недавно переописан как *C. kolyomensis* (Сиделева, Гото, 2009, 2012). Подкаменщика из рек Камчатки традиционно принято считать видом *C. cf. poecilopus* (Шейко, Федоров, 2000; Атлас-определитель..., 2015). Пресноводный эвригалинный вид, многочисленный. Биология изучена слабо. Заселяет русловую часть рек и их притоков от устья до верховьев. В эстуариях может встречаться на всем их протяжении – вплоть до устьев рек. Имеются также сведения о нагуле в прибрежной зоне моря (Черешнев, 1996а). Предпочитает чистые, быстрые ручьи и речки с каменистым грунтом, реже заходит в ледниковые и пойменные озера. Чувствителен даже к незначительному загрязнению воды. Ведет оседлый, малоподвижный образ жизни, не совершая протяженных сезонных миграций. Взрослые особи обитают под камнями и в других укрытиях, молодь выходит на мелководья. Наиболее многочислен на обширных галечных косах и в речных заливах. Размножение в июне–июле. Самка откладывает икру в виде грозди на внутреннюю поверхность крупного камня, самец ее оплодотворяет и в дальнейшем охраняет, аэрируя грудными плавниками. Личинки, как и взрослые рыбы, ведут донный образ жизни, прячась под камнями. Питается преимущественно бентосными организмами, среди которых доминируют личинки амфибиотических насекомых (хирономиды, типулиды, ручейники, веснянки, поденки), кроме них в пище присутствуют также мелкие моллюски, икра, личинки и мальки рыб. Служит объектом питания хищных пресноводных рыб (щуки, налима и, вероятно, других).

Промысловое значение. Не имеет из-за небольших размеров. Взрослые особи иногда попадаются в качестве прилова при промысле других видов рыб. В пищу не используется.



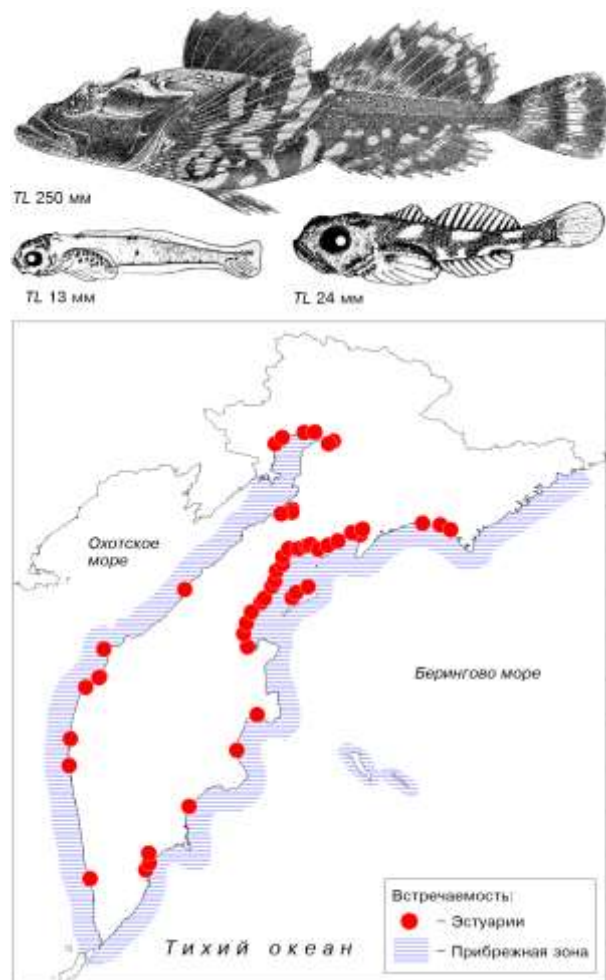
4.5.43. Плоскоголовая широколобка *Megalocottus platycephalus* (Pallas, 1814) [Cottidae]

Группировка: морской эстуарно-зависимый

Признаки: *D* IV–X 12–15; *A* 11–13; *P* 15–18; *V* I 3; *pc* 6–7; *ll* 36–43. Тело умеренно удлинненное, вальковатое, выше боковой линии покрыто колючими костными бляшками. Голова плоская. Спина и голова темные, часто почти черные. На брюхе и над анальным плавником мелкие светлые пятна. Плавники темные со светлыми пятнами и полосками. Самцы окрашены более ярко, чем самки. Небольшой рыбы: достигает длины 42 см и массы 1,1 кг (максимальный возраст пока не установлен).

Распространение и образ жизни. Встречается по всему побережью Камчатки и является одним из самых массовых видов рыб в эстуариях. Биология плохо изучена. Известно, что этот вид экологически замещает в дальневосточных морях ледовитоморского четырехрогого бычка *Triglops quadricornis* (Linnaeus, 1758), имея с ним черты сходства не только в биологии, но и в некоторых морфологических признаках. Широколобка свободно переносит значительные колебания солености и ведет придонный образ жизни. Обитает в прибрежной зоне и в эстуариях, но может заходить и в нижнее течение рек. В море обычно держится в предустьевых пространствах на глубинах менее 30 м, предпочитая илистые грунты. Значительных миграций не совершает. Нерест происходит поздней осенью или зимой в прибрежной полосе, выклев личинок – весной. Сначала личинки ведут пелагический образ жизни, потом (к середине июня) опускаются на дно и держатся в устьях рек в приливной зоне. В их пище преобладает зоопланктон, при этом сами личинки могут играть существенную роль в питании других рыб. Молодь постепенно переходит на питание бентосными и нектобентосными ракообразными, а взрослые рыбы по характеру питания – типичные факультативные хищники-засадчики, подстерегающие свою добычу, закопавшись в грунт. Основу их рациона составляют молодь рыб и крупные беспозвоночные.

Промысловое значение. Специализированного промысла нет, хотя численность этого вида должна быть довольно велика. Вероятно, некоторое количество широколобки может прилавливаться во время прибрежного промысла вместе с другими видами рогатковых рыб. Может представлять ограниченный интерес как объект местного любительского удебного лова.



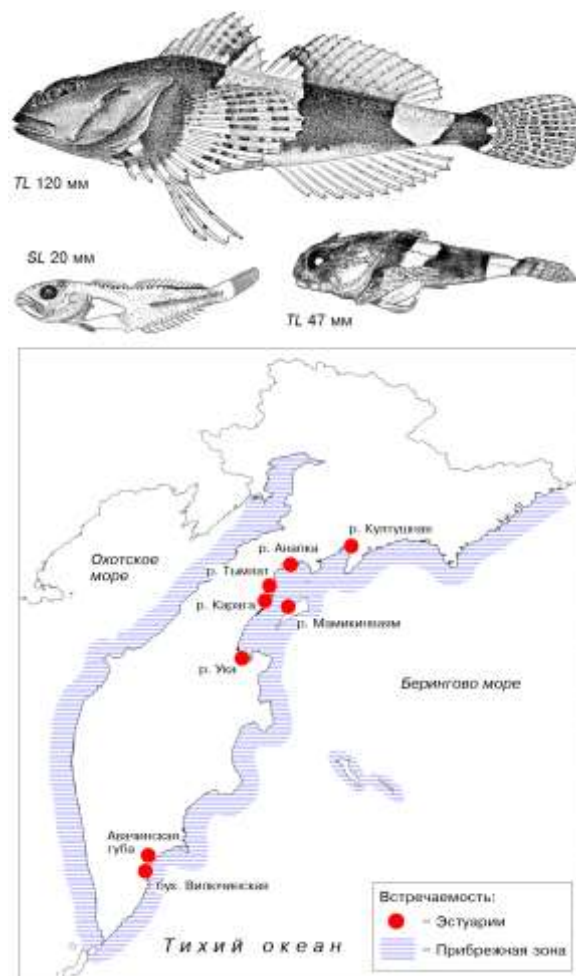
4.5.44. Седловидный бычок *Microcottus sellaris* (Gilbert, 1896) [Cottidae]

Группировка: морской эстуарно-адаптированный

Признаки: *D* VII–IX 12–14; *A* 10–12; *P* 15–18; *V* I 3; *II* 32–34. Тело голое, только ниже боковой линии имеются многочисленные выступающие из кожи слабо шиповатые чешуевидные придатки. Голова большая, с характерным седловидным профилем (отсюда название). В окраске характерно отсутствие мелких пятен: поперек тела проходят три темные широкие полосы, разделенные более узкими светлыми промежутками. Мелкая рыбка, длина тела не превышает 15–17 см, масса – 80 г.

Распространение и образ жизни. По имеющимся сведениям, широко распространен в прибрежных водах Камчатки. Литоральный вид. Пока был отмечен только в эстуариях, расположенных на восточном побережье исследуемого региона: в бух. Вилючинская и Авачинской губе, а также в некоторых эстуариях Северо-Восточной Камчатки (рр. Ука, Карага, Тымлат, Анапка, Култушная и Маикинваям). Биология практически не изучена. Известно лишь, что седловидный бычок обычен в прибрежной зоне до глубины около 30 м и переносит значительное опреснение. Ведет донный образ жизни и может отмечаться в солоноватоводных лагунах и лиманах. Вероятно, нерест седловидного бычка происходит в прибрежье, а его личинки и мальки заходят в устья рек с приливами. По данным, полученным в эстуариях Северо-Восточной Камчатки в летний период, его мальки встречались в уловах при температуре воды от 8,3 до 19,7 °C и солености от 0 до 33‰ (Максименков, 2007). Пища мальков была разнообразна и включала представителей речного дрифта, зоопланктона, бентоса и нектобентоса (в основном, бокоплавов и равноногих раков), а также личинок и молодь рыб (главным образом мойвы, трехиглой колюшки и звездчатой камбалы). С изменением длины тела мальков их пищевой спектр изменялся. Более мелкие особи чаще питались небольшими по размерам и массе организмами, которых потребляли в большем количестве, чем крупные особи. Отмечено, что в эстуариях рек с более соленой водой пища седловидного бычка была более разнообразна, чем в пресной воде, а средняя масса жертв – меньше.

Промысловое значение. Не имеет из-за небольших размеров. Вероятно, может прилавливаться во время прибрежного промысла вместе с другими видами рогатковых рыб.



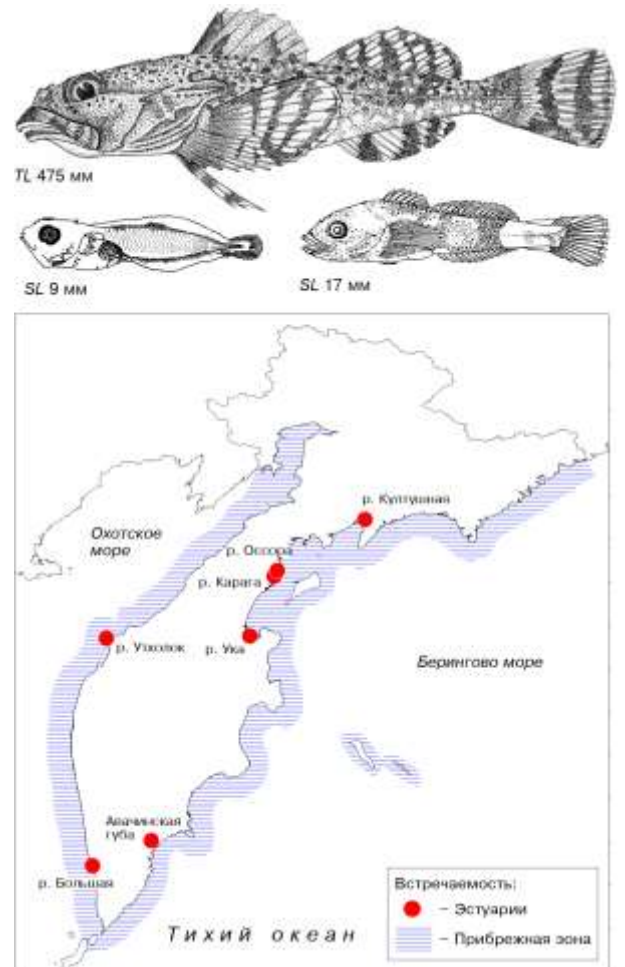
4.5.45. Керчак-яок *Myoxocephalus jaok* (Cuvier, 1829) [Cottidae]

Группировка: морской эстуарно-адаптированный

Признаки: *D* VIII–X 14–17; *A* 13–15; *P* 16–18; *V* I 3; *vert* 35–38; *Il* 35–42. Тело вальковатое. Выше боковой линии имеются костные бляшки с зубчиками по краю. На теле мелкие темные пятна и разводы. Голова и нижняя часть тела светлые с белыми пятнами. Все плавники с темными полосами. Крупная рыба: достигает длины 74 см и массы 8 кг (чаще 30–55 см и 0,5–2,5 кг). Предельный возраст 20 лет.

Распространение и образ жизни. Обычный и широко распространенный у берегов Камчатки массовый морской вид. Ведет донный образ жизни. Обитает в прибрежной зоне и на шельфе на глубинах от 0 до 250 м и более. Совершает сезонные вертикальные миграции: весной из районов зимовки и нереста, расположенных у нижней кромки шельфа и на материковом склоне, смещается на мелководье для нагула, осенью отходит обратно. Молодь и неполовозрелые особи держатся в более мелководных районах, чем взрослые рыбы. С приливом могут заходить в устья рек и эстуарии, а с отливом, как правило, возвращаются обратно в прибрежную зону. Скопления взрослых рыб в летний период наблюдаются на глубинах 25–50 м. У берегов Камчатки нерест керчака-яока происходит в декабре–январе на глубине 80–140 м. Икра донная, клейкая, откладывается на каменистом или песчано-каменистом грунте. Личинки появляются в мае–июне. После вылупления они перемещаются ближе к берегу, где и развиваются у поверхности. В этот период в пище личинок (как и у других рогатковых рыб) преобладает зоопланктон. К июлю по мере роста молодь керчака переходит к донному образу жизни и становится бенто- и нектобентофагом. Взрослый керчак – типичный хищник-засадчик, питается рыбой (минтай, мелкие рогатковые, лисички, камбалы, волосозуб, мойва, песчанка) и крупными беспозвоночными (крабы, креветки и др.).

Промысловое значение. Промысловый вид. Существующие объемы вылова невелики, запасы недоиспользуются. Добывается попутно при промысле камбал и других донных рыб. Реализуется в пищу в свежем виде, а также используется в качестве сырья при производстве кормовой и технической продукции.



4.5.46. Многоиглый керчак *Myoxocephalus polyacanthocephalus* (Pallas, 1814) [Cottidae]

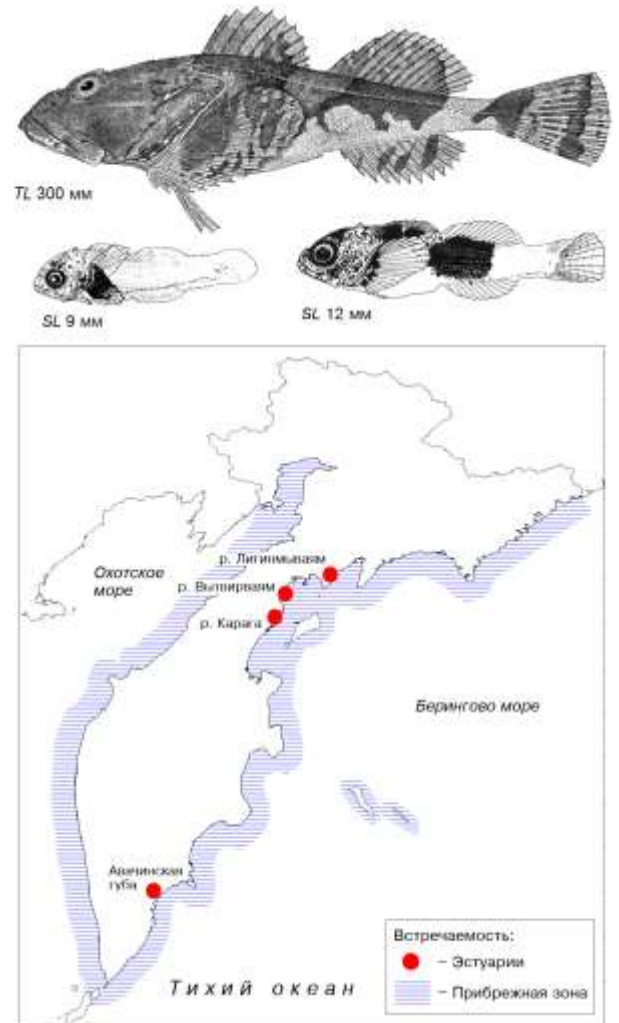
Группировка: собственно морской

Признаки: *D* VIII–X 13–16; *A* 11–13; *P* 16–18; *VI* 3; *vert* 36–39; *ll* 36–40. Тело массивное, голое, с высокой, неуплощенной головой. На теле широкие поперечные полосы коричневого цвета. Верх головы и бока серые, вдоль боков тела обычно три больших темных пятна. Хвостовой плавник окаймлен белой полосой. Самый крупный бычок: максимальная длина до 80 см и масса до 9 кг; живет 13 и более лет.

Распространение и образ жизни. Широко распространен в прибрежных и шельфовых водах Камчатки. Морская донная холодолюбивая рыба. Обитает на шельфе и в верхнем отделе материкового склона в диапазоне глубин от 0 до 650 м (чаще 50–100 м). Совершает сезонные вертикальные миграции: летом смещается на малые глубины для откорма, зимой уходит в нижние участки шельфа и на материковый склон для нереста и зимовки.

Неполовозрелые особи, как правило, придерживаются более мелководных участков и часто встречаются в прибрежной зоне. Нерестится в январе–феврале в нижней части шельфа на глубинах 100–170 м на песчаном грунте. Нерест единовременный. Икра донная, клейкая, довольно крупная, различных оттенков: от желтовато-оранжевого до красного. Личинки появляются в планктоне ранней весной вместе с личинками других видов керчаков. К началу лета опускаются на дно и обитают в основном в прибрежной полосе. Личинки могут случайно попадать в эстуарии с приливами, а мальки специально мигрировать туда для нагула. На пелагической стадии личинки питаются зоопланктоном, молодь потребляет преимущественно донных беспозвоночных и мальков массовых видов рыб. Основу рациона взрослых особей составляют бентосные животные (ракообразные, черви, моллюски, иглокожие и др.), а также рыба (молодь трески и камбал, корюшка, сельдь, навага, колюшки), которую они подстерегают из засады.

Промысловое значение. Промысловый вид. Образует плотные скопления у Западной Камчатки. Самостоятельного промыслового значения не имеет, часто попадает во время прибрежного промысла в прилове вместе с другими донными рыбами. Улов либо не идет в обработку, либо используется для выработки технической продукции.



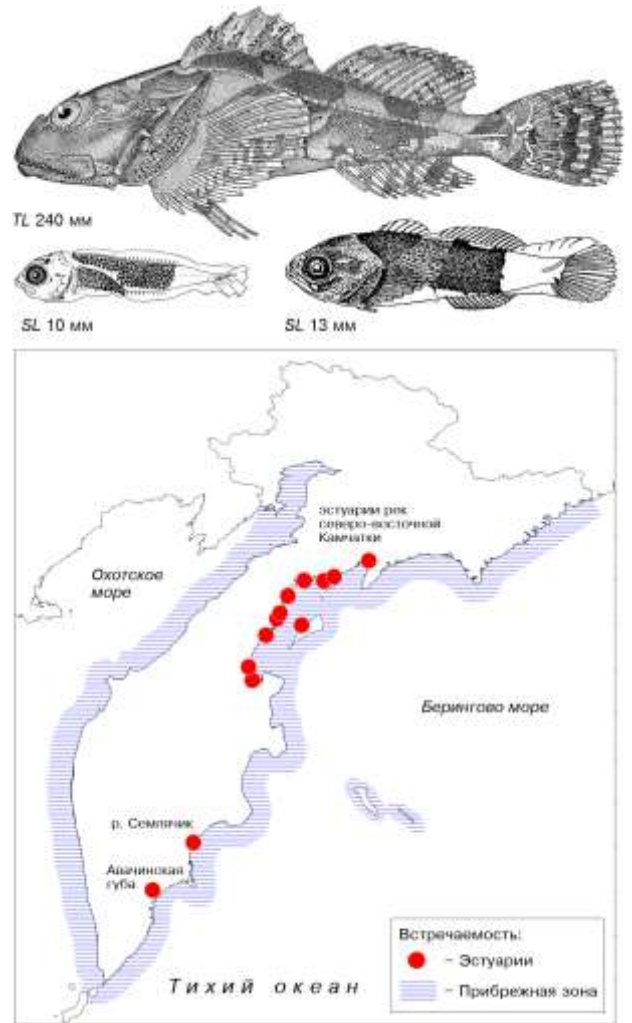
4.5.47. Мраморный керчак *Myoxocephalus stelleri* (Tilesius, 1811) [Cottidae]

Группировка: собственно морской

Признаки: *D* VIII–X 14–17; *A* 11–14; *P* 15–18; *V* I 3; *vert* 37; *II* 34–41. Тело широкое, массивное, слегка уплощенное спереди. На верхней части головы многочисленные бородавчатые поры. Окраска сильно варьирует. На теле темные широкие поперечные перевязи и крупные молочно-белые пятна. На хвостовом стебле заметна белая полоска. Низ головы мраморно-пестрый, чего нет у других керчаков. Среднеразмерный представитель рогатковых рыб: максимальная длина до 62 см (чаще 28–38 см), масса 3,2 кг, предельный возраст – 12 лет.

Распространение и образ жизни. Широко распространен в прибрежных водах Камчатки и считается здесь многочисленным видом. Вместе с тем пока был отмечен только в отдельных эстуариях, расположенных на восточном побережье. По имеющимся данным, является одним из массовых рыб на литорали Авачинской губы. Морской донный прибрежный вид, который держится в основном у самого берега на скалистых или каменистых грунтах и редко встречается на глубинах более 50 м. Способен переносить значительные колебания солености и температуры воды, поэтому иногда заходит в устья рек. Нерестится в начале зимы. Икру откладывает на грунт в виде компактной кладки, которую охраняет самец. Личинки появляются в планктоне в апреле–мае. К началу июня планктонная стадия развития личинок заканчивается, они приобретают пеструю окраску и переходят к придонному образу жизни. Мальки и молодь в процессе своего роста придерживаются прибрежной полосы. Наиболее часто их можно встретить среди каменисто-галечного грунта, у прибрежных скал и в литоральных ваннах. Половозрелые особи обитают в более приглубых районах. Молодь мраморного керчака питается в основном мелкими ракообразными; взрослый керчак – типичный хищник-засадчик, потребляющий преимущественно различных креветок, крабов и мелких рыб.

Промысловое значение. Второстепенный промысловый вид. Обычно встречается в небольших количествах в уловах промысловых судов при добыче других донных видов рыб. Также может служить объектом любительского лова, но в пищу используется редко.



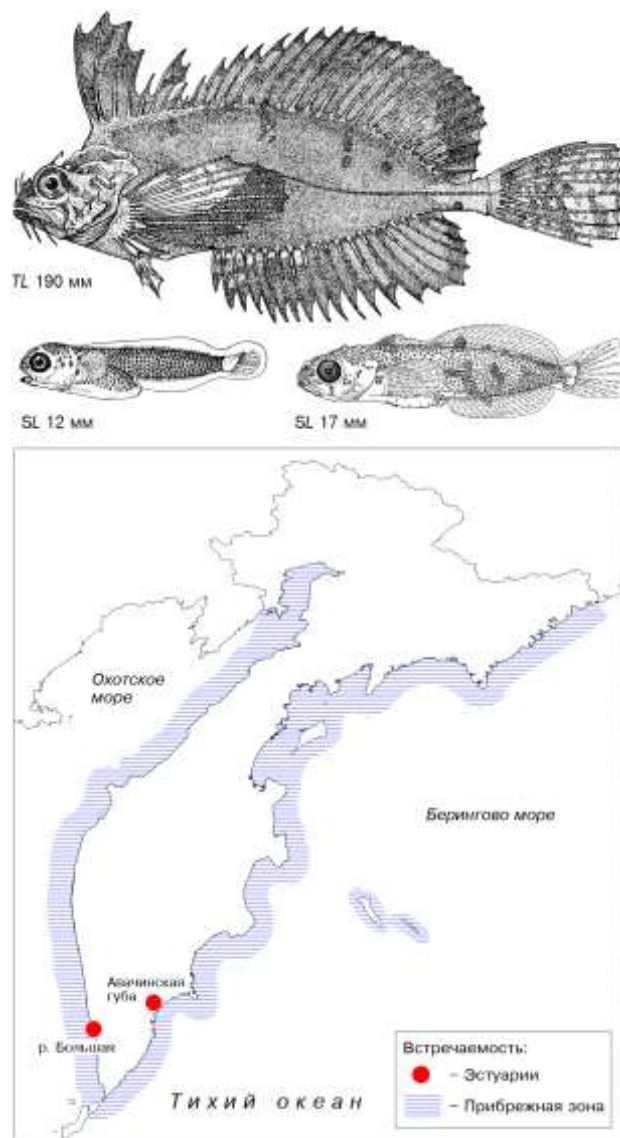
4.5.48. Усатый бычок *Blepsias cirrhosus* (Pallas, 1814) [Agonidae]

Группировка: собственно морской

Признаки: *D* VI–X 20–25; *A* 18–22; *P* 11–14; *V* I 3; *vert* 37–39; *ll* 43–57. Тело сравнительно высокое, сжатое с боков, покрыто кожными выростами различной формы и размера. Голова относительно маленькая, на рыле и подбородке расположены длинные усики. Спинные плавники слиты, но с двумя глубокими вырезами в передней части. Общий тон окраски коричневато-оливковый с разбросанными по телу светлыми пятнами. Небольшая рыбка: достигает длины 20 см и массы 90 г, предельный возраст 6 лет.

Распространение и образ жизни. По имеющимся данным, может встречаться вдоль всего побережья Камчатки, однако к настоящему моменту был отмечен только в двух эстуариях региона – в Авачинской губе и в р. Большая. Биология изучена слабо. Известно, что она во многом сходна с другим видом рода – двулопастным бычком *B. bilobus*. Морской прибрежный вид. Обитает на глубинах менее 50 м. В теплое время года держится в зоне прибрежного мелководья, главным образом среди зарослей морских трав и водорослей, искусно маскируясь среди них. Зимой, с резким охлаждением прибрежных вод, откочевывает на глубины 30–40 м. Нерестится в прибрежье в конце зимы и ранней весной. Икра донная, клейкая, относительно крупная. Откладывается среди камней, водорослей и в гастральной полости губок. Личинки длиной 11 мм вылупляются из икры в мае–июне. Молодь, как и взрослые рыбы, также держится в основном в зарослях прибрежной морской растительности. В пресненные воды эстуариев усатый бычок, по-видимому, может попадать только во время приливов. В питании рыб всех возрастов доминируют мелкие планктонные ракообразные (например, гиперииды и эвфаузииды), а также бентосные и нектобентосные организмы с преобладанием бокоплавов и изопод. В виде второстепенных кормовых объектов выступают также копеподы, мизиды и полихеты. Крайне редко в желудках можно встретить и личинок рыб.

Промысловое значение. Не имеет. За красивый внешний вид усатого бычка часто содержат в морских аквариумах и океанариумах.

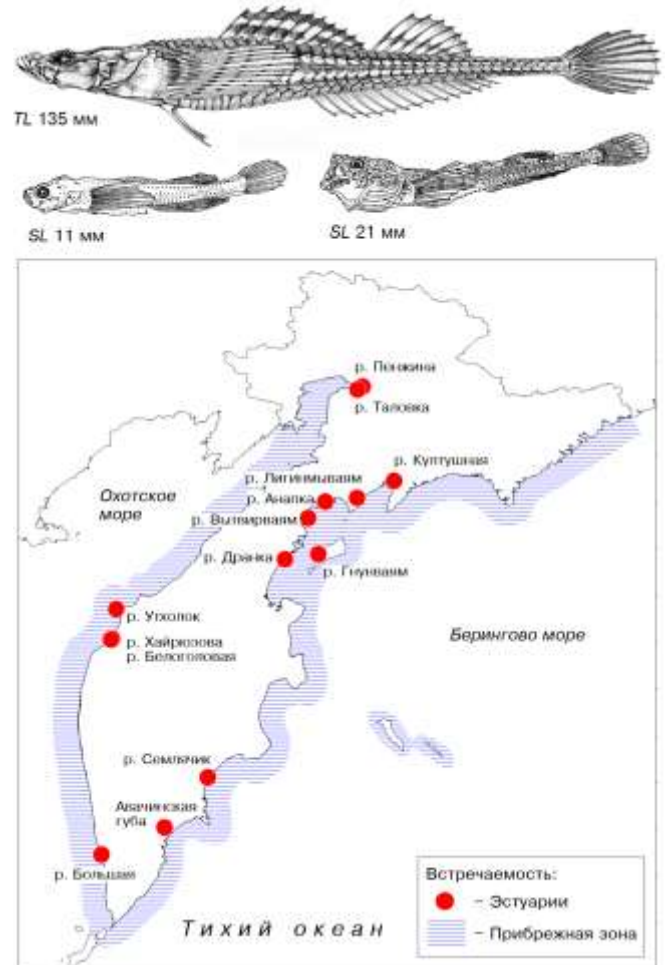


4.5.49. Двенадцатигранная лисичка *Ocella dodecaedron* (Tilesius, 1813) [Agonidae]

Группировка: морской эстуарно-адаптированный

Признаки: *D* VIII–XI 6–9; *A* 13–16; *P* 14–16; *vert* 37–40; *ll* 37–44. Тело спереди сплющенное, постепенно утончающееся к хвосту, покрытое костными пластинками, грани которых образованы шипами с острыми вершинами. Рыло длинное, трубкообразное, заканчивается маленьким, направленным косо вверх ртом. Общий цвет тела темно-оливково-коричневый с более темной спиной, хвостовой плавник темно-коричневый, другие плавники светлые. Небольшая рыбка длиной до 22 см (чаще 14–17 см), максимальный возраст не менее 9 лет.

Распространение и образ жизни. На Камчатке встречается повсеместно. Морской вид, способный выносить значительное опреснение. Биология слабо изучена. В целом этот вид



может быть охарактеризован как прибрежная донная рыба, которая в летне-осенний период держится от уреза воды и до глубины примерно 30–40 м. Места обитания приурочены к песчаным или илистым грунтам, а также к зарослям ламинарии. Массовых скоплений не образует и обычно держится одиночно в водах с положительной температурой. Часто встречается в биотопах среди группировок червей и ракообразных, связанных с прибрежными песками, а также морских звезд и крупных брюхоногих моллюсков. Отмечена также среди группировок красных губок, кораллов и аммоний. Имеются сведения о весеннем нересте в Беринговом море (апрель–май). Для размножения заходит в закрытые бухты и морские заливы. В период нереста половозрелые особи, а также личинки и мальки двенадцатигранной лисички могут использовать камчатские эстуарии как места для временного нагула. В питании взрослых особей в прибрежной зоне преобладают нектобентосные ракообразные (мизиды, амфиподы, изоподы, десятиногие раки и др.). Молодь в эстуариях также потребляет преимущественно мелких бентосных и нектобентосных ракообразных, но в ее рационе значительную роль может играть также и рыбная пища (например, личинки мойвы или сельди).

Промысловое значение. Не имеет. Из-за причудливой формы и своеобразного кожного покрова иногда может использоваться (как и другие виды лисичек) для изготовления сувениров.

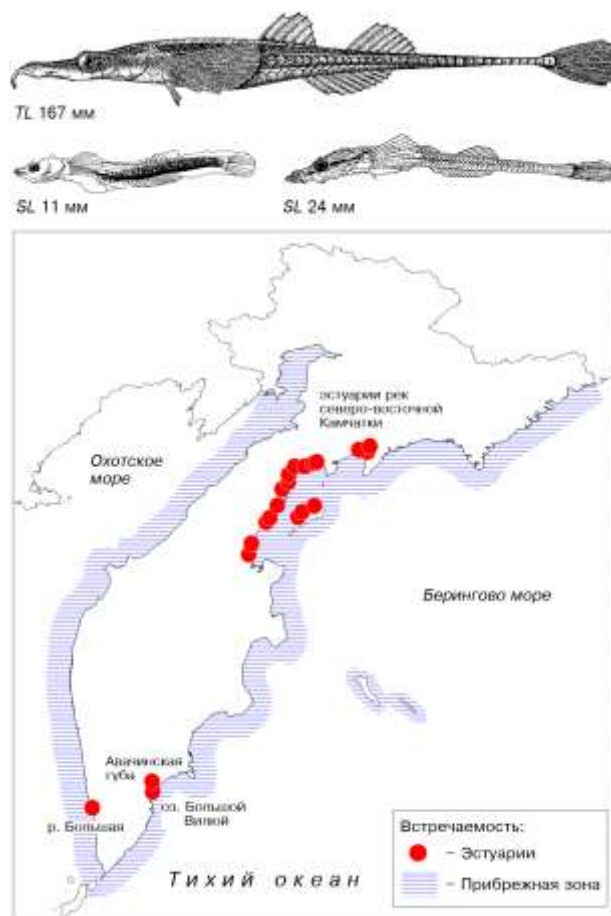
4.5.50. Игловидная лисичка *Pallasina aix* Starks, 1896 [Agonidae]

Группировка: морской эстуарно-адаптированный

Признаки: *D* IV–IX 6–9; *A* 8–14; *P* 10–13; *vert* 42–52; *II* 44–54. Тело иглообразное, тонкое, длинное, слегка расширено и приплюснуто в передней части. Окраска, как правило, грязного травянисто-зеленого цвета с желтоватым брюхом и серебристым пятном над глазом. Окраска может варьировать, в зависимости от места обитания. Голова удлинённая, рыло вытянуто в трубку, подбородок с усиком. Продолжительность жизни 5 лет; максимальная длина до 21 см и масса до 60 г (обычно не более 15–20 г).

Распространение и образ жизни. Широко распространена вдоль побережья Камчатки. Многочисленный, эвригалинный и эвритермный вид. По имеющимся данным, является обычным видом рыб на прибрежном мелководье в морских бухтах Восточной Камчатки (например, в бухтах Русская, Вилучинская, Саранная, Авачинская, Бичевинская) (Виноградов, 1947), а также озерах лагунного типа (например, в оз. Большой Виллой) (Мешкова, Смирнов, 2003). Прибрежная морская рыба. Ведет донный скрытный образ жизни. Батиметрический диапазон простирается от приливно-отливной зоны до глубины 80 м. В теплое время года держится, как правило, на мелководье от уреза воды до глубины 10–15 м в закрытых бухтах с зарослями морской травы зостеры (реже среди ламинарий). Нередко встречается в эстуариях рек, главным образом в спокойных, сильно опресненных устьевых лагунах и лиманах, а также в прибрежных солоноватых озерах с обильной водной растительностью. В устьевых водоемах держится преимущественно среди скоплений отмерших частей водной растительности у самого дна. На зиму отходит от берега на большие глубины, где зимует в основном на песчаных и песчано-галечных грунтах. Нерестится в летние месяцы. Икра донная, довольно крупная (размером 1,5–1,8 мм). Основными объектами питания игловидной лисички повсеместно служат различные мелкие придонные ракообразные – главным образом мелкие мизиды, а также молодь креветок размером до 20–30 мм. Как и у других представителей семейства, значительную долю в пище могут также составлять личинки массовых видов морских рыб (например, сельди и мойвы).

Промысловое значение. Не имеет.

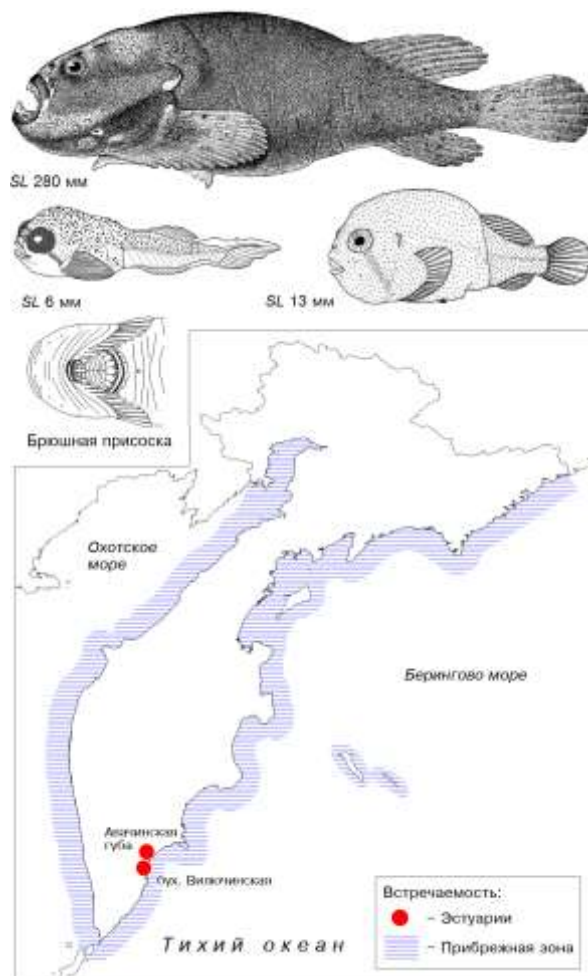


4.5.51. Рыба-лягушка *Aptocyclus ventricosus* (Pallas, 1769) [Cyclopteridae]

Группировка: собственно морской

Признаки: *D* IV–VI 8–12; *A* 6–9; *P* 19–22; *C* 9–12; *vert* 27–29. Тело толстое, голое, имеет шарообразную форму. В случае опасности может заглатывать воду и за счет этого значительно увеличиваться в размерах. Брюшные плавники в виде присоски, которая у самцов крупнее, чем у самок. Окраска темно-коричневая, брюшная поверхность палевая, по спине и бокам тела рассеяно много черных пятен. Наиболее крупный представитель семейства круглоперовых рыб: достигает длины 42 см, массы более 3 кг; предельный возраст не установлен.

Распространение и образ жизни. Морской эврибатный вид, многочисленный. В водах Камчатки встречается повсеместно, но из эстуариев региона пока был отмечен только в Авачинской губе и в бух. Виллючинская, где является обычным видом на литорали (Григорьев и др., 2023). Вполне вероятно,



может встречаться и в других камчатских эстуариях, особенно на восточном побережье полуострова. Обитает в широком диапазоне глубин от поверхности до 1700 м. Совершает протяженные сезонные нерестовые миграции. Основную часть жизни проводит в открытых морских водах над большими глубинами. Весной половозрелые особи крупнее 20 см подходят к побережью для нереста. Размножение происходит в конце апреля – начале мая в приливной зоне на глубинах до 2–3 м. Самки откладывают икру между крупными прибрежными камнями с зарослями водорослей и после завершения нереста либо погибают, либо покидают нерестилища. Самцы остаются охранять отложенную икру и берут на себя дальнейшую заботу о потомстве. Выклюнувшиеся предличинки имеют длину 6–7 мм. Личинки после выклева некоторое время малоподвижны, прикрепляются к камням. С ростом переходят к пелагическому образу жизни и могут встречаться даже в поверхностных слоях воды. По достижении длины 20–30 мм молодь отходит от берегов. Пищу рыбы-лягушки в пелагиали составляют преимущественно мелкие медузы и гребневики, а на прибрежных участках – донные беспозвоночные и черви.

Промысловое значение. В настоящее время непромысловый вид. По историческим свидетельствам, ранее рыба-лягушка могла использоваться в пищу коренными жителями (в частности, на Командорских о-вах), которые добывали ее в период нереста в приливной зоне.

4.5.52. Трехзубый липарис *Liparis callyodon* (Pallas, 1814) [Liparidae]

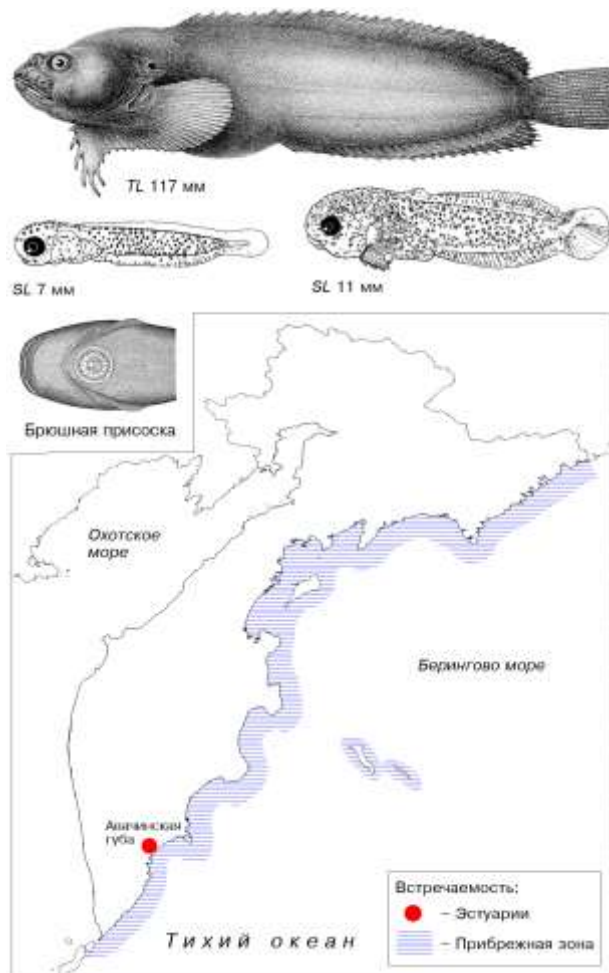
Группировка: собственно морской

Признаки: *D* 33–35; *A* 25–27; *P* 29–31; *pc* 42–66.

Тело имеет «головастиковидную» форму с прозрачной, рыхлой кожей и без колючек. Брюшные плавники образуют присасывательный диск. Окраска сильно варьирует от сплошной оливково-коричневой до фиолетовой с нерезким отливом. Тело и плавники темные, с брюшной стороны бледнее, часто со светло-коричневыми пятнами или мелкими черными крапинками на боках и спине. Небольшая рыбка длиной не более 12–13 см; продолжительность жизни неизвестна.

Распространение и образ жизни. В большинстве литературных источников указано, что на Камчатке трехзубый липарис распространен только у восточного побережья, где является обычным видом на литорали. По последним данным, этот вид был также обнаружен и в Охотском море (по крайней мере, в прибрежной зоне Курильских о-вов с охотоморской их стороны) (Чернова, Назаркин, 2016). Из камчатских эстуариев, как и рыба-лягушка, пока был найден только в Авачинской губе, где обычно встречается симпатрично с другими представителями семейства (липарисом Бражникова *L. brashnikovi*, охотским широколобым *L. latifrons* и малоротым *L. miostomus* липарисами; и др., см. табл. 4.1), но является среди них самым массовым видом (Токранов, Шейко, 2015). Поэтому вполне вероятно, может встречаться в приливной зоне и в других эстуариях Восточной Камчатки. О биологии данного вида сейчас практически ничего не известно. Установлено только, что трехзубый липарис это литоральный вид, который предпочитает скальные грунты с зарослями водной растительности. Молодь и взрослые особи многочисленны в отливных лужах, где встречаются совместно с другими обычными для этих биотопов видами рыб (мелкими керчаками, стихеями и маслюками). В прибрежной зоне, по-видимому, и проходит весь жизненный цикл трехзубого липариса, поскольку по результатам многочисленных тралений он не встречается на глубинах более 20 м. Наиболее вероятно, что по типу питания этот вид (как и другие небольшие прибрежные липарисы) бентофаг, и основу его пищи составляют мелкие донные беспозвоночные (бокоплавы, креветки, черви и т.п.).

Промысловое значение. Непромысловый вид.

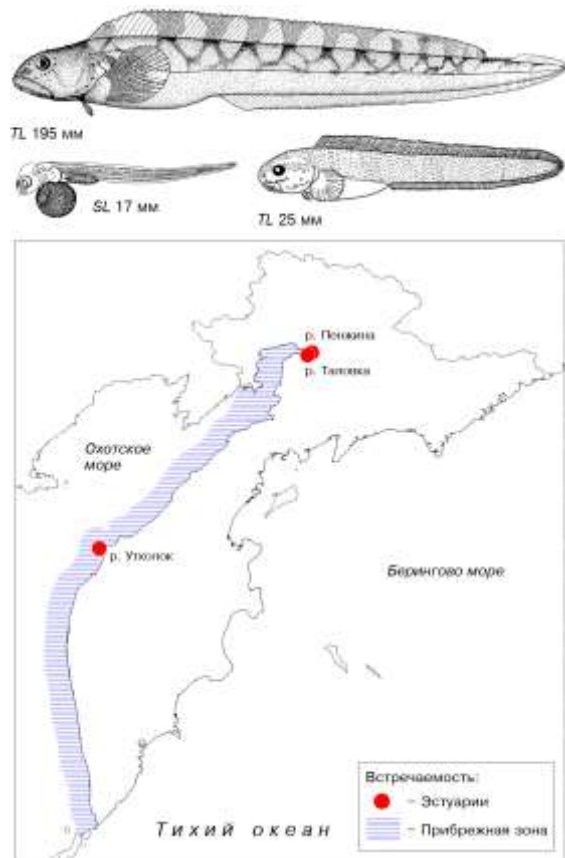


4.5.53. Восточная бельдюга *Zoarces elongatus* Kner, 1868 [Zoarcidae]

Группировка: морской эстуарно-адаптированный

Признаки: *D* 85–90, IX–XIV 25–30; *A* 98–103; *P* 17–20; *vert* 117–130. Тело удлиненное, сжатое с боков, утончающееся в задней части. Спинной плавник длинный с колючими лучами. Окраска зеленовато-серая или коричнево-серая с рядом пятен на спинной стороне тела, заходящих на спинной плавник. Достигает длины 56 см, массы 700–800 г, возраста 10 лет.

Распространение и образ жизни. По имеющимся литературным данным, восточная бельдюга распространена у западного побережья Камчатки и является здесь обычным видом. Однако ее поимки были указаны пока только для двух эстуариев этого района: устьев рек Пенжина и Таловка, а также р. Утхолок. В то же время по мнению некоторых систематиков (Черешнев, Поезжалова-Чегодаева, 2011), в



Охотском море обитают еще два вида бельдюг, *Z. fedorovi* и *Z. andriashevi*, которых, ввиду их существенного биологического сходства, зачастую путают между собой. Поэтому видовая принадлежность рыб, отмеченных в указанных эстуариях, сейчас дискуссионна. Биология бельдюг в прикамчатских водах мало изучена. В целом известно, что это морские рыбы, которые обитают в литоральной зоне и верхних горизонтах сублиторали (редко глубже 20–30 м). Ведут донный оседлый образ жизни и значительных сезонных миграций не совершают. Предпочитают каменистые и песчаные грунты с зарослями водорослей. Некоторые виды бельдюг способны переносить существенные колебания солености, поэтому часто заходят в устья рек, заливы и лиманы с опресненной водой. Во время отлива могут оставаться в литоральных «ваннах» и под камнями. Относятся к живородящим видам. Спаривание бельдюг в северной части Охотского моря происходит в апреле–мае, вымет мальков – в ноябре–декабре (их средняя длина составляет ≈30 мм). Мальки сразу переходят к донному образу жизни и питаются мелкими придонными ракообразными и их личинками. Взрослые особи потребляют прибрежных беспозвоночных (чаще всего амфипод и мелких моллюсков), икру и мальков рыб. Половозрелые рыбы отличаются агрессивностью (в том числе и по отношению к сородичам) и каннибализмом.

Промысловое значение. В отличие от близкородственной европейской бельдюги *Z. viviparous*, которая является промысловым видом в Европе, бельдюги на Дальнем Востоке России (в том числе и на Камчатке) сейчас промыслового значения не имеют.

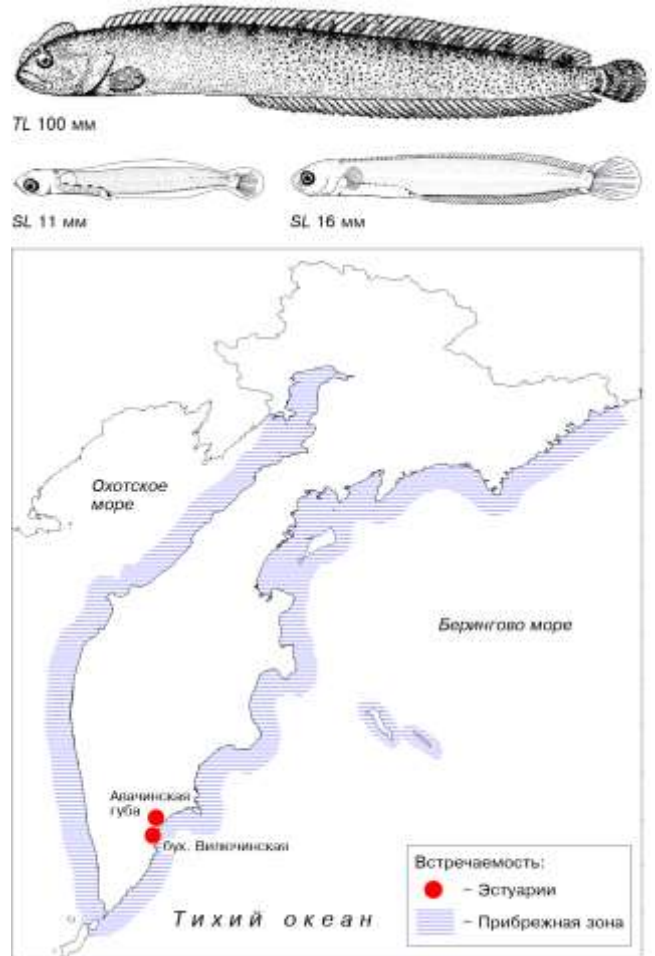
4.5.54. Морской петушок *Alectrias alectrolophus* (Pallas, 1814) [Stichaeidae]

Группировка: собственно морской

Признаки: *D* LIX–LXVI; *A* I 42–45; *P* 9–11; *V* I 0; *rb* 5; *vert* 65–69. Тело удлиненное, сжатое с боков, равномерно понижающееся к задней части. По голове между глазами проходит высокий кожный гребень. Окраска тела изменчивая, от серой до почти черной или узорчато-пятнистой. Вдоль тела часто проходит темная извилистая линия. Небольшая рыба: достигает длины 14–15 см, массы 16 г, возраста 7 лет.

Распространение и образ жизни. Согласно имеющимся сведениям, широко распространен и многочислен у берегов Камчатки. Однако пока был отмечен только в двух морских эстуариях: в Авачинской губе и в бух. Вилучинская. В устьях рек, расположенных на западном побережье полуострова, по-видимому, не заходит. Биология неплохо изучена только в районе Авачинской губы. Морской, типично литоральный вид (хотя известны его находки на глубине до 100 м). Постоянно обитает в период открытой воды в приливной зоне, оставаясь здесь в укрытиях под камнями и в лужах во время отливов. В Авачинской губе и у берегов Юго-Восточной Камчатки в галечно-валунных биотопах он считается массовым видом, который в период с мая по сентябрь постоянно встречается в приливно-отливных лужах. Поэтому вполне вероятно, что этот вид можно встретить и в других эстуариях этого района. Нерест петушка в Авачинской губе проходит в апреле. Икра обычно откладывается в один слой правильными рядами на фукусах или на камнях. Есть сведения, что некоторые виды петушков охраняют кладки своей икры, оставаясь рядом с ними до выклева личинок. К началу июня завершается пелагическая стадия развития личинок, и они переходят к донному образу жизни на литорали. По типу питания – бентофаг, потребляющий различных мелких донных беспозвоночных, в первую очередь, бокоплавов, червей и мелких моллюсков. Иногда в питании могут присутствовать личинки и молодь рыб (в том числе своего вида). Существенного и длительного опреснения, по-видимому, не переносит, однако значительно лучше многих других представителей ихтиофауны способен приспосабливаться к загрязнению и стрессовым ситуациям среды обитания.

Промысловое значение. Не имеет.



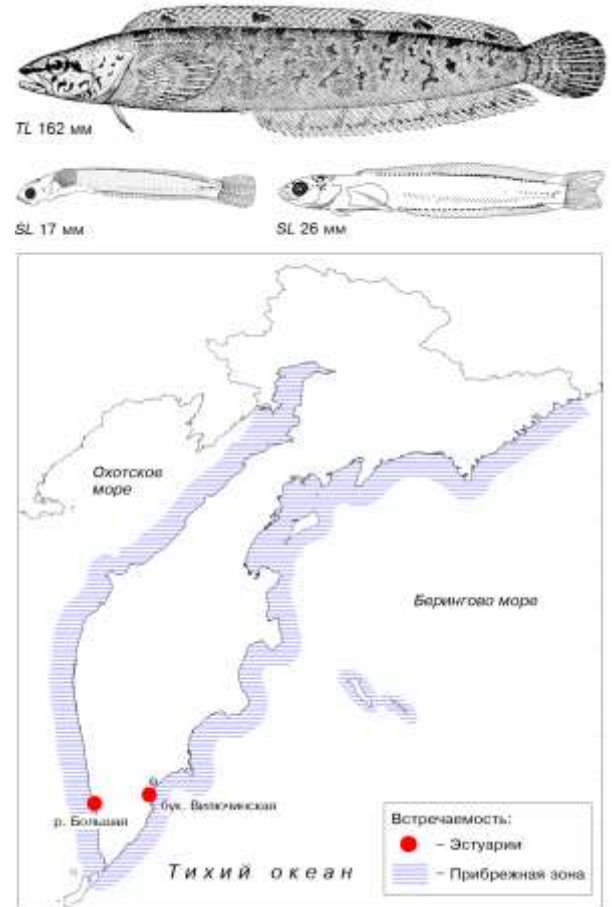
4.5.55. Пятнистый стихей *Stichaeus punctatus* (Fabricius, 1780) [Stichaeidae]

Группировка: собственно морской

Признаки: *D* XLVI–LI; *A* I–II 32–37; *P* 15–16; *V* I 4; *rb* 6; *vert* 51–55. Тело умеренно удлинненное, сжатое с боков, суживающееся к задней части. Окраска тела и плавников сероватая, на боках есть крупные неясные бурые отметины. На спинном плавнике четыре синеватых пятна большого размера и несколько мелких пятен. Небольшая по размерам рыба: длина до 17,5 см и масса до 25 г; максимальный известный возраст 5 лет.

Распространение и образ жизни. По имеющимся сведениям, широко распространен и многочислен в Охотском и Беринговом морях, а также у Юго-Восточной Камчатки. Вместе с тем достоверно отмечен пока только в двух эстуариях южной части полуострова: в устье р. Большая и в бух. Вилючинская. Отличается высоким морфологическим полиморфизмом. Известно, что северную часть Атлантического океана, Арктику и Берингово море населяет подвид *S. punctatus punctatus*, в Охотском море широко распространен *S. punctatus pulcherrimus*, которые различаются по нескольким меристическим признакам. Биология в дальневосточных морях изучена очень слабо. В целом известно, что пятнистый стихей – это морской сублиторальный вид, который распространен на шельфе от 0 до 100 м, но обычно встречается на глубинах менее 55 м. Ведет донный, вероятно, территориальный образ жизни. Предпочитает биотопы с россыпями камней, покрытых водной растительностью или водорослями, но может обитать и на галечных, песчаных и илистых грунтах. Совершает незначительные миграции: летом смещается на мелководье, к зиме мигрирует на более глубокие участки. Способен переносить незначительное опреснение, поэтому иногда встречается в солоноватой воде. Информация о размножении и раннем развитии отсутствует. Известно, у пятнистого стихея икра донная, достаточно крупная (1,5–2 мм). После вылупления личинки ведут пелагический образ жизни, а затем опускаются на дно. В питании личинок на пелагической стадии преобладают зоопланктонные ракообразные (в основном, копеподы). С началом донного образа жизни рыбы переходят на питание бентосом и нектобентосом, и впоследствии основу их рациона составляют амфиподы, полихеты, изоподы, мизиды и остракоды.

Промысловое значение. Не имеет.

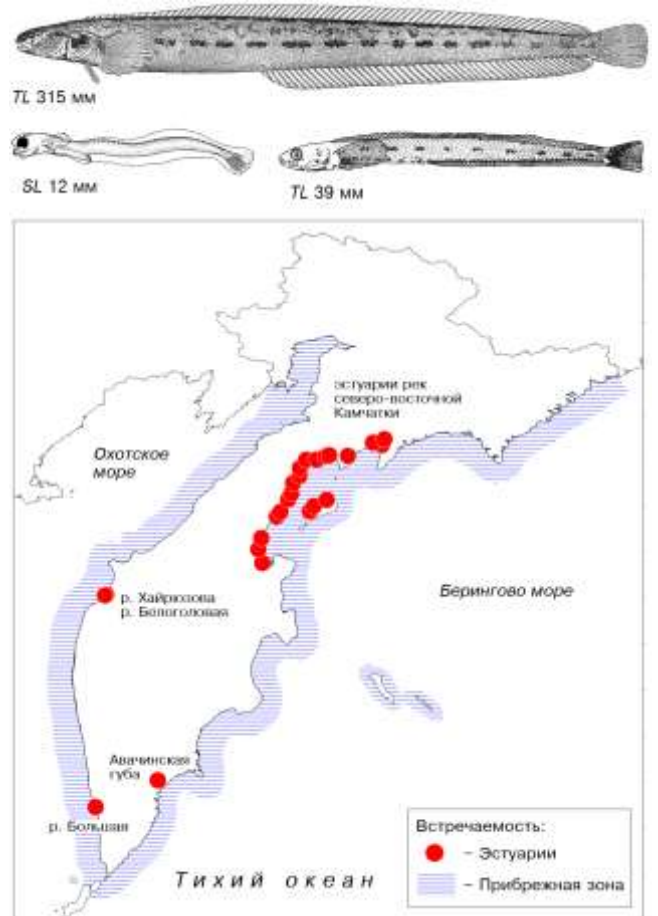


4.5.56. Колючий люмпен *Acantholumpenus mackayi* (Gilbert, 1896) [Lumpenidae]

Группировка: морской эстуарно-адаптированный

Признаки: *D* LXVIII–LXXVI; *A* II 41–48; *P* 13–16; *V* I 3; *rb* 6; *vert* 76–80. Тело удлиненное, лентовидное. В передней части анального и в брюшных плавниках крупные колючки (отсюда название). Голова низкая и узкая. Под спинным плавником проходит сплошная темная полоса, а по середине тела – прерывистая, с неясным рядом пятен между ними. Наружный край спинного плавника также темный. Наиболее крупный представитель семейства: предельный размер 60 см и возраст 12 лет (обычные длина и масса взрослых рыб 35–40 см и 200–250 г.).

Распространение и образ жизни. На Камчатке широко распространен, но относительно немногочислен. На западном побережье отмечен



в эстуариях рек Хайрюзова, Белоголовая и Большая; на восточном – в Авачинской губе, а также в большинстве эстуариев Северо-Восточной Камчатки. Морской вид, не избегающий опресненных вод. Биология практически не изучена. Сейчас известно, что колючий люмпен обитает на шельфе в широком диапазоне глубин от 0 до 200 м. Предпочитает илистые или песчаные грунты. Совершает незначительные сезонные миграции. Летом держится преимущественно на глубинах менее 30 м в пределах сравнительно хорошо прогретых прибрежных вод. С понижением температуры воды в осенне-зимний период отходит на приглубые места. Встречается в морских и солоноватых бухтах и заливах, часто заходит в устья рек. Как и все другие стихеевые, колючий люмпен – это сравнительно малоподвижная донная рыба, обладающая относительно маленьким ртом, что накладывает отпечаток на характер его питания. В пище рыб всех возрастов преобладают в основном мелкие, закапывающиеся в грунт донные организмы, в первую очередь, полихеты, несколько реже – амфиподы и небольшие двустворчатые моллюски.

Промысловое значение. Не имеет, хотя является перспективным объектом промысла, т.к. обладает высокими пищевыми качествами. По некоторым оценкам, современная численность колючего люмпена на шельфе Западной Камчатки оценивается на уровне 3 тыс. т. Иногда он встречается в качестве прилова при промысле других видов рыб, и в таких случаях может использоваться в пищу местными рыбаками, которые зачастую путают его с миногой.

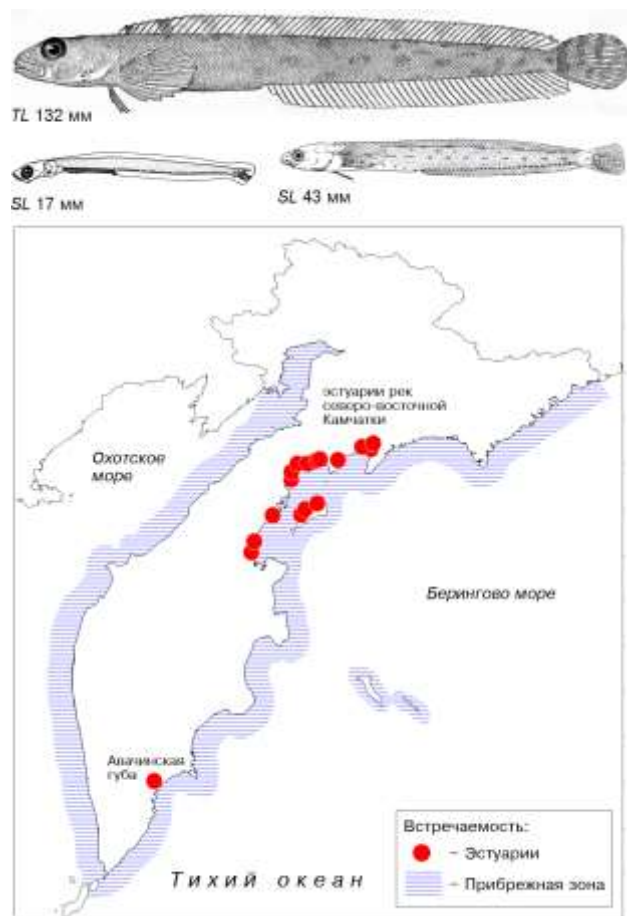
4.5.57. Стреловидный люмпен *Lumpenus sagitta* Wilimovsky, 1956 [Lumpenidae]

Группировка: собственно морской

Признаки: *D* LXIV–LXXII; *A* I–II 44–50; *P* 13–17; *V* I 3; *rb* 6; *vert* 75–80. Тело вытянутое, голова крупная, без кожистых придатков. Грудные плавники большие, хвостовой плавник свободный и не слит с анальным и спинным. На боках размытые темные пятна и полосы, в верхней части грудного плавника черное пятно. Лучи спинного плавника имеют темную кайму. Средних размеров рыба: достигает длины 51 см (обычно не более 25–30 см). Предельный известный возраст 8 лет.

Распространение и образ жизни. Морской сублиторальный вид, ведущий придонный образ жизни. Согласно литературным данным, встречается вдоль всего побережья Камчатки и является здесь одним из самых массовых представителей стихеевых рыб. Может переносить существенные изменения солености – от почти пресной до морской. Однако пока был найден только в некоторых эстуариях Северо-Восточной Камчатки, а также в Авачинской губе (но, вероятно, может населять и другие эстуарии этого района). Встречается от берега до глубины 425 м, но в основном обитает на глубинах 20–40 м. Предпочитает песчаные или илистые грунты, но отмечен также и среди зарослей подводной растительности, на мелкой гальке, ракушечнике или голом дне. Совершает незначительные сезонные миграции: летом смещается на мелководье, к зиме уходит обратно на глубину. По имеющимся данным, нерест весной. Как и у других стихеев, после вылупления личинки сначала держатся в толще воды и иногда поднимаются даже к поверхности воды. При длине 48–52 мм происходит метаморфоз, и мальки опускаются в придонные горизонты. Рацион личинок в пелагиали почти полностью состоит из копепод. Основу пищи молоди и взрослых рыб в прибрежной зоне составляют различные донные беспозвоночные (полихеты, гаммарусы, моллюски, остракоды, харпактициды и др.), а также икра и личинки различных донных видов рыб.

Промысловое значение. На Камчатке промыслового значения не имеет. Может попадаться в качестве прилова при промысле других видов морских рыб (например, камбал или минтая). В некоторых районах Дальнего Востока России (например, в Приморье) может встречаться в продаже на рыбных рынках под ошибочным названием «морской угорь».



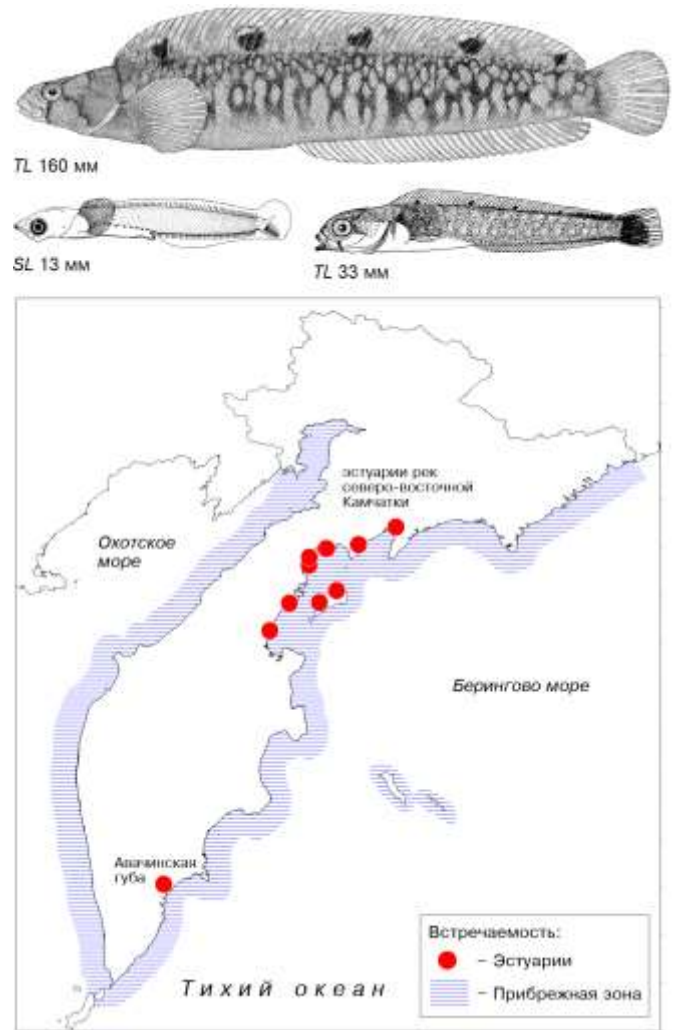
4.5.58. Глазчатый опистоцентр *Opisthocentrus ocellatus* (Tilesius, 1811) [Opisthocentridae]

Группировка: собственно морской

Признаки: *D* LV–LXII; *A* II 33–39; *P* 18–21; *V* 0; *rb* 5; *vert* 61–67. Тело умеренно удлинненное. Брюшной плавник отсутствует. Спинной плавник длинный, состоит только из колючих лучей. Окраска красновато-серая, на боках сетчатые серые пятна. На спинном плавнике 5–6 глазчатых пятен (отсюда название). Глаз пересечен бурой полоской, направляющейся от затылка к подбородку, такая же полоска отходит от заднего края глаза к углу крышечной кости. Небольшая рыба: достигает длины 17 см, максимальный возраст не установлен.

Распространение и образ жизни. По имеющимся данным, широко распространен вдоль побережья Западной и Восточной Камчатки и является здесь обычным видом. Однако, как и стреловидный люмпен, пока был отмечен только в Авачинской губе, а также в некоторых эстуариях Северо-Восточной Камчатки, что, очевидно, связано с наличием здесь подходящих биотопов для его обитания. Донная прибрежная рыба. Образ жизни и биология изучены очень слабо. Установлено, что этот вид кратковременно способен переносить существенные изменения солености. Обитает в литорали и сублиторали от уреза воды до глубины 60 м, среди зарослей ламинарии, красных водорослей, губок, мшанок и асцидий. Чаще всего встречается в зоне валунов и каменных россыпей, поросших морскими травами. Как и другие виды прибрежных стихеев, способен совершать незначительные сезонные миграции в пределах прибрежной зоны, связанные с весенне-летним прогревом и осенне-зимним охлаждением. В более южных районах обитания (например, в водах Приморья) нерест глазчатого опистоцентра проходит в осенне-зимний период на песчано-илистых грунтах. Икра клейкая, откладывается на грунт и охраняется самкой. Диаметр икры 1,9–2,1 мм. Личинки длиной 10–12 мм появляются в планктоне в марте–апреле. Молодь держится в зоне прибрежного водорослевого пояса. В питании личинок на ранних стадиях развития преобладают зоопланктонные ракообразные. Молодь и взрослые особи опистоцентра питаются в основном мелкими придонными беспозвоночными.

Промысловое значение. Не имеет.

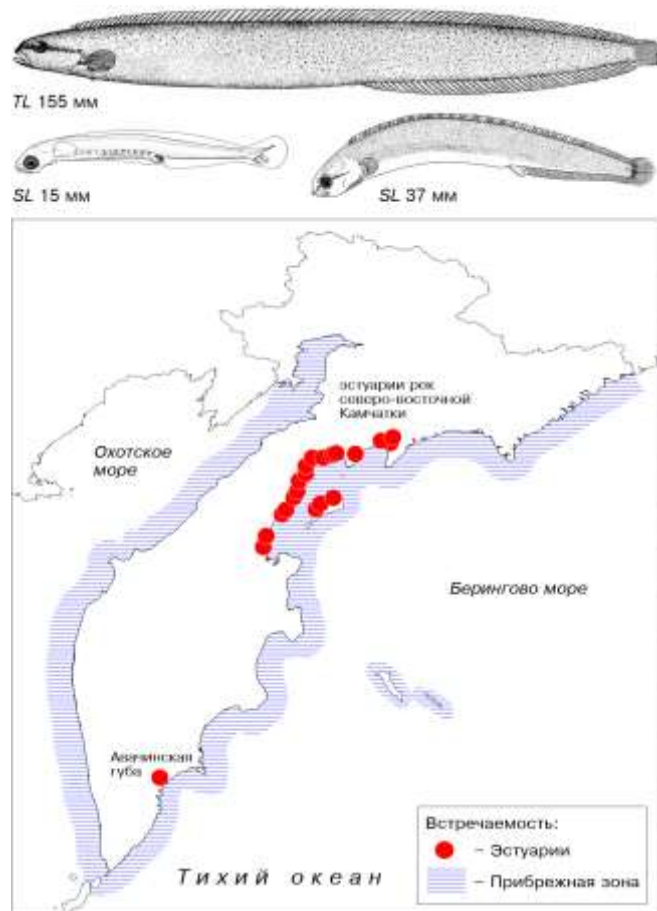


4.5.59. Длиннобрюхий маслюк *Rhodymenichthys dolichogaster* (Pallas, 1814) [Pholidae]

Группировка: собственно морской

Признаки: *D* LXXX–XCVI; *A* II–III 40–51; *P* 13–15; *V* I 1; *vert* 37–45 + 48–57 (87–101). Тело удлиненное, сильно сжатое с боков. Голова маленькая, без кожистых придатков. Рот небольшой, косой. Окраска красноватая, иногда коричнево-оливковая, по бокам тела мелкие темные пятна и полосы, по середине тела – ряд беловатых округлых пятен. От глаза к основанию грудного плавника проходит темная полоска. Небольшая рыбка с длиной тела до 25 см и массой до 80 г. Предельный возраст не установлен.

Распространение и образ жизни. Морской сублиторальный вид. У берегов Камчатки широко распространен и многочислен. В связи со скрытным образом жизни, пока был пойман



только в некоторых эстуариях, расположенных на восточном побережье Камчатки. В устья рек западного побережья, по-видимому, не заходит и может встречаться здесь только в прибрежной зоне. Биология изучена довольно слабо. Известно, что длиннобрюхий маслюк – очень юркая и подвижная рыба, легко передвигается в воде и среди камней за счет змеевидного изгибания тела. Держится в приливно-отливной зоне и на прибрежном мелководье до глубин 40–50 м. Во время отлива остается в осушной зоне, зарываясь в грунт или прячась под камнями. Грунты в местах обитания этих рыб различные: камни, песок, галька с песком, черный ил. Много длиннобрюхого маслюка в водорослевых поясах вблизи берега (на восточном побережье Камчатки в отдельных литоральных лужах площадью менее одного квадратного метра нередко можно встретить по 2–3 десятка особей этого вида). Размножение происходит поздней осенью. Самки откладывают всего около 100–200 прозрачных бесцветных икринок круглыми комками между камнями или в пустые раковины двустворчатых моллюсков. Кладки некоторое время охраняются обоими родителями. Выклюнувшиеся личинки почти полгода ведут пелагический образ жизни и на этой стадии ветрами и течениями могут относиться далеко от берега. По достижении длины более 30 мм мальки переходят к придонному образу жизни. Питаются маслюки преимущественно мелкими прибрежными рачками, молодью креветок и червями.

Промысловое значение. Непромысловый вид.

4.5.60. Обыкновенный волосозуб *Trichodon trichodon* (Tilesius, 1813) [Trichodontidae]

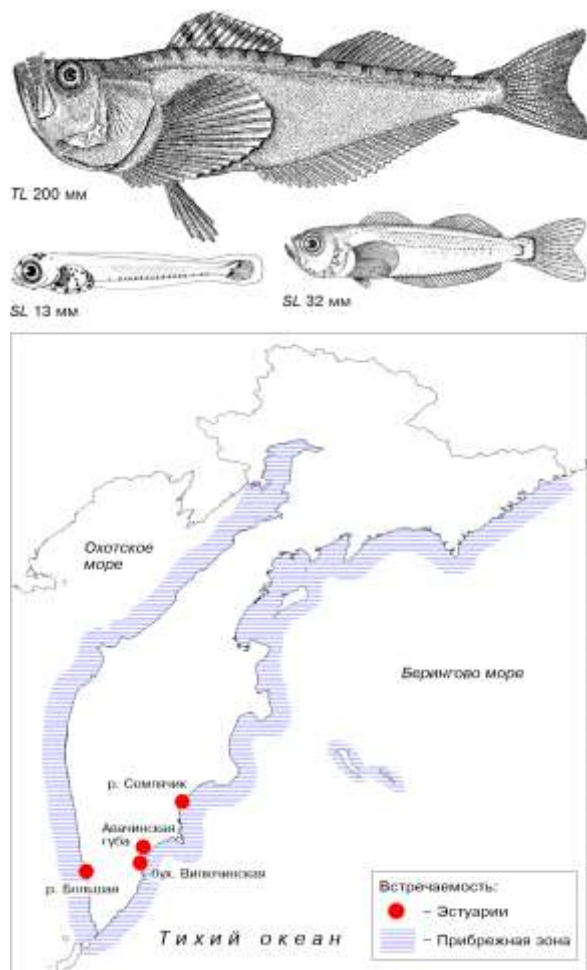
Группировка: собственно морской

Признаки: *D* XIII–XVI 18–20; *A* I 28–31; *P* 21–24; *V* I 5; *sb* (4–5) + (12–14); *vert* 44–47. Тело продолговатое, сильно сжатое с боков, голое. Рот большой, почти вертикальный, с бахромчатыми губами и острыми тонкими зубами. Спина желтовато-коричневая с коричневыми пятнами, бока и брюхо серебристые. Некрупная рыба: максимальная длина 30–31 см (чаще 16–22 см), масса 150–180 г.

Распространение и образ жизни. Широко распространен в прикамчатских водах, однако пока был отмечен только в отдельных эстуариях, расположенных на юге Камчатки (р. Большая, бух. Вилучинская, Авачинская губа и р. Семлячик). Массовый прибрежно-морской вид, ведущий придонный образ жизни. Биология мало изучена. Известно, что она во многом сходна с таковой у близкородственного вида — японского волосозуба *Arctoscopus japonicus*. Обитает в прибрежной зоне на глубинах менее 100–150 м (в летние месяцы — до 30–

50 м) на участках с песчаными и песчано-илистыми грунтами. Нередко образует довольно плотные скопления в толще воды и у поверхности. О продолжительности жизни и особенностях нереста обыкновенного волосозуба точных данных нет. Японский волосозуб нерестится в ноябре — середине декабря. Для размножения выходит на прибрежное мелководье на глубины 1–10 м, где самки откладывают на водоросли шаровидный мешок с крупной желтой икрой. После нереста взрослые особи возвращаются на обычные для себя глубины. Выклев личинок происходит весной. Мальки и молодь держатся у берега среди зарослей водорослей и ведут пелагический образ жизни. Достигнув длины 3–4 см, молодь покидает побережье, смещаясь на большие глубины, где обитают взрослые особи. Основу пищи волосозуба составляют мелкие придонные ракообразные, а также молодь рыб (рогатковые, терпуги, песчанка, мойва). Подстерегая добычу, способен зарываться в песок, выставляя на поверхность только глаза и бахромчатый рот.

Промысловое значение. Промысловый вид, однако в России специализированного промысла нет. Может встречаться в качестве прилова при прибрежном промысле других рыб, но в пищу используется крайне редко. Японский волосозуб добывается в некоторых азиатских странах (например, в Японии и Корее), где его годовые уловы могут составлять до 10–20 тыс. т.



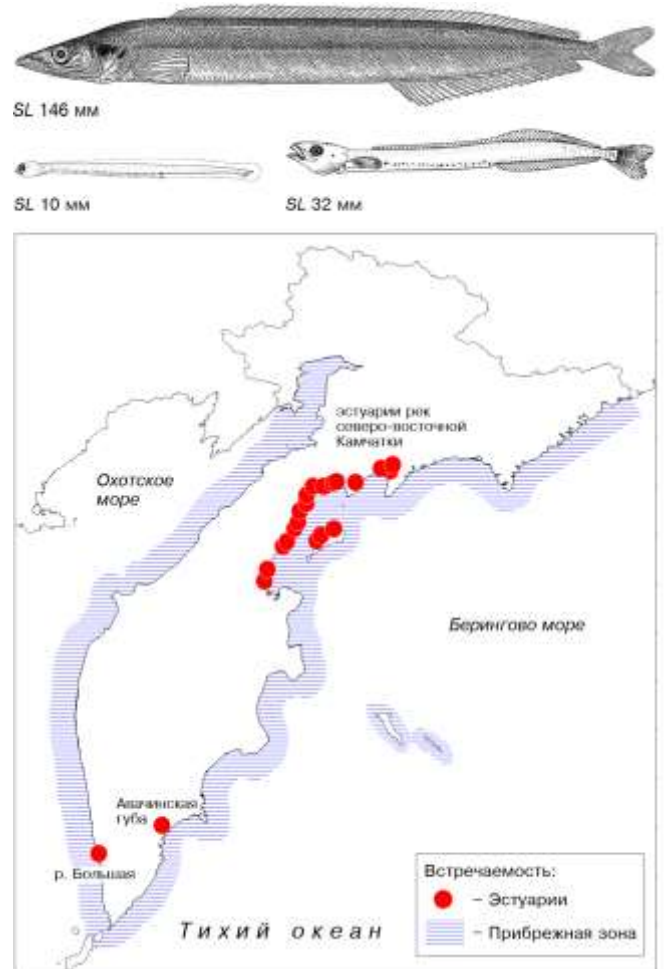
4.5.61. Тихоокеанская песчанка *Ammodytes hexapterus* (Pallas, 1814) [Ammodytidae]

Группировка: собственно морской

Признаки: *D* 54–63; *A* 24–32; *P* 13–16; *V* 0; *sb* 3–6 + 15–23 (20–28); *vert* 65–74. Тело сильно удлинненное, сжатое с боков. Голова с заостренным рылом. Спинной плавник очень длинный и тянется вдоль всего тела. Окраска серовато-зеленая, темная на спине и более светлая, серебристая на боках и брюхе. Достигает размеров 28 см и 80 г, возраста 10–11 лет.

Распространение и образ жизни. На Камчатке широко распространена и многочисленна, но чаще всего встречается в эстуариях, расположенных на восточном побережье. Морская стайная придонная рыба. Обитает в прибрежных водах преимущественно на глубинах от 30 до 100 м, где в летние месяцы образует плотные нагульные скопления. Распределение тесно связано с температурой воды и расположением донных осадков. Предпочитает участки с песчаным грунтом, в который периодически закапывается (отсюда идет название вида). При изменении внешних условий уходит в места с более благоприятным режимом. Нерест проходит в весенний период при низкой (около нуля) температуре воды. Икра донная, с длительным инкубационным периодом. Мальки и молодь держатся на меньших, чем взрослые рыбы, глубинах. Подростая молодь в летне-осенний период смещается на более глубоководные участки, присоединяясь к взрослым рыбам. По типу питания песчанка типичный планктофаг. В период летнего нагула интенсивно питается пелагическими ракообразными (копеподами, эвфаузидами) и другими планктонными организмами, совершая суточные вертикальные миграции: ночью поднимается в толщу воды, днем опускается на грунт. Сама служит важным объектом питания многих донных и пелагических рыб (трески, рогатковых, некоторых камбал, скатов, акул, лососей), а также птиц и млекопитающих.

Промысловое значение. Является перспективным объектом промысла, однако на Камчатке специализированно не добывается. Ранее в других районах Дальнего Востока (в водах Приморья и у берегов Сахалина) в ходе прибрежного промысла ежегодно вылавливалось до 8–14 тыс. т песчанки. В больших количествах (до 100–150 тыс. т ежегодно) добывается японскими и корейскими рыбаками, использующими для ее лова электросвет и различные ловушки.



Из представленных выше кратких видовых очерков всех рыб камчатских эстуариев можно сделать вывод, что эстуарная ихтиофауна этого региона отличается большим биологическим и экологическим разнообразием. В эстуариях Камчатки можно встретить рыб разных размеров, с разной продолжительностью и образом жизни, обладающих различной численностью, типами миграций, стратегиями размножения и питания. 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 девятииглая 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) (табл. 4.3).

Для некоторых камчатских рыб эстуарии являются только временными местами обитания на ранних этапах жизни или уже в половозрелом возрасте (главным образом, это относится к анадромным, а также пресноводным жилым или морским видам). Другие рыбы могут проводить в эстуариях значительную часть жизненного цикла (например, отдельные виды лососей и гольцов, рогатковых или камбал, а также корюшки и колюшки) и даже нереститься (сельдь, мойва, навага, камбалы и др.). 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.) (табл. 4.3). 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 (таким как рогатковые, камбалы, 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 животные (табл. 4.3), что, очевидно, 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

Таблица 4.3. Основные биологические и экологические характеристики рыб камчатских эстуариев.

№ Латинское название	Икра		Предли- чинки		Молодь		Неполо- возрелые		Взрослые рыбы			Возраст, лет		Плодови- тость, тыс. икр.	Тип икры ¹	Характер питания ²	
	$L_X, \text{ мм}$	$L_X, \text{ мм}$	$L_X, \text{ мм}$	$L_X, \text{ мм}$	$L_X, \text{ мм}$	$L_X, \text{ см}$	$L_X, \text{ см}$	$L_X, \text{ см}$	$W_X, \text{ г}$	$L_{max}, \text{ см}$	$W_{max}, \text{ кг}$	СЗР	МАХ			Молодь	Взрослые
1 <i>Lethenteron camtschaticum</i>	0,5–0,6	3–4	4–12	12–150	15–25	25–35	50–60	79	1,10	3–5	7	80–100	ДОН	ЗП/ИД	ПР	ЗП/ИД	ПР
2 <i>Clupea pallasii</i>	1,3–1,7	5–10	10–35	35–75	7,5–15	15–26	200–300	50	1,09	2–6	19	9–78	СУБ	ЗП/НБ	НБ/ЗП	ЗП/НБ	НБ/ЗП
3 <i>Carassius gibelio</i>	1,6–1,8	4–6	6–16	16–70	7–15	15–35	300–500	45	1,75	3–4	15	160–383	СУБ	ЗП/ЗБ	ЗБ/ИД	ЗП/ЗБ	ЗБ/ИД
4 <i>Cyprinus rubrofasciatus</i>	1,7–2,3	4–6	6–14	14–200	15–30	28–75	1500–2500	100	32,0	3–5	30	90–1800	СУБ	ЗП/ЗБ	ЗБ/ИД	ЗП/ЗБ	ЗБ/ИД
5 <i>Phoxinus phoxinus</i>	1,3–1,4	3–7	7–15	15–20	2–4	4–6	1,0–1,2	12	0,032	1–2	5	0,3–1,1	ДОН	ЗП/ЗБ	ЗБ/ИД	ЗП/ЗБ	ЗБ/ИД
6 <i>Esox lucius</i>	2,0–3,0	3–15	15–30	30–200	20–40	40–70	500–2300	130	20,0	3–4	15	3–215	СУБ	ЗП/РП	ХЩ/РП	ЗП/РП	ХЩ/РП
7 <i>Coregonus pidschian</i>	1,8–1,9	8–10	10–20	20–70	7–30	30–45	300–1500	55	3,0	5–9	15	3–50	ДОН	ЗБ/НБ	ЗБ/НБ	ЗБ/НБ	ЗБ/НБ
8 <i>C. nasus</i>	2,5–4,5	7–18	18–30	30–80	8–30	30–60	400–3000	86	12,0	4–5	16	6–135	ДОН	ЗБ/НБ	ЗБ/НБ	ЗБ/НБ	ЗБ/НБ
9 <i>C. subautumnalis</i>	нд	8–20	20–25	25–70	7–30	30–40	500–1000	47	1,80	4–6	11	30–180	ДОН	НБ/ЗБ	НБ/ЗБ	НБ/ЗБ	НБ/ЗБ
10 <i>C. sardinella</i>	1,4–1,6	7–19	19–25	25–80	8–30	30–40	300–700	49	1,30	3–6	13	7–70	ДОН	НБ/ЗП	НБ/ЗБ	НБ/ЗБ	НБ/ЗБ
11 <i>Prosopium cylindraceum</i>	2,4–2,9	10–15	15–25	25–100	10–25	25–40	100–600	51	2,00	5–6	10	2–15	ДОН	ЗБ/НБ	ЗБ/НБ	ЗБ/НБ	ЗБ/НБ
12 <i>Thymallus mertensii</i>	2,5–3,0	8–16	16–26	26–80	8–25	25–40	150–800	52	1,40	4–5	11	3–40	ДОН	ВС/НБ	ВС/НБ	ВС/НБ	ВС/НБ
13 <i>Oncorhynchus gorbuscha</i>	4,0–7,9	19–24	24–30	30–40	4–40	40–50	1100–1300	76	5,50	2	2	0,6–2,9	ГРТ	НБ/ЗП	ЗП/РП	НБ/ЗП	ЗП/РП
14 <i>O. keta</i>	6,0–10,0	20–25	25–35	35–80	8–50	55–65	2000–3200	90	9,00	3–8	8	0,9–8,0	ГРТ	НБ/ЗБ	ЗП/РП	НБ/ЗБ	ЗП/РП
15 <i>O. nerka</i>	4,5–6,6	20–25	25–30	30–100	10–50	55–65	2000–3200	75	4,10	4–6	6	1,2–6,5	ГРТ	НБ/ЗП	ЗП/РП	НБ/ЗП	ЗП/РП
16 <i>O. kisutch</i>	4,5–7,9	19–24	24–30	30–150	15–55	55–65	2500–3500	80	7,00	3–5	5	1,2–7,6	ГРТ	НБ/РП	ХЩ/РП	НБ/РП	ХЩ/РП
17 <i>O. tshawytscha</i>	6,5–8,0	20–24	25–35	35–150	15–65	65–75	3500–6500	120	30,0	3–6	8	1,7–17,0	ГРТ	НБ/РП	ХЩ/РП	НБ/РП	ХЩ/РП
18 <i>O. masou</i>	4,5–5,0	18–24	24–30	30–150	15–45	45–50	1500–2000	79	9,00	3–4	7	1,4–5,2	ГРТ	НБ/РП	ХЩ/РП	НБ/РП	ХЩ/РП
19 <i>Parasalmo mykiss</i>	4,5–6,0	12–19	19–25	25–150	15–65	65–75	2500–4500	100	12,0	4–5	9	5–13	ГРТ	НБ/РП	ХЩ/РП	НБ/РП	ХЩ/РП
20 <i>Salvelinus malma</i>	3,2–6,0	8–12	12–27	27–100	10–30	30–50	300–1500	120	12,0	4–6	15	1–8	ГРТ	НБ/РП	ХЩ/РП	НБ/РП	ХЩ/РП
21 <i>S. leucomaenis</i>	4,0–6,0	8–15	15–30	30–150	15–40	40–60	400–3500	120	15,0	5–7	17	0,5–20,0	ГРТ	НБ/РП	ХЩ/РП	НБ/РП	ХЩ/РП
22 <i>S. levanidovi</i>	нд	нд	нд	30–100	10–40	40–50	700–1500	67	2,20	5–6	10	2,5–7,5	ГРТ	НБ/РП	ХЩ/РП	НБ/РП	ХЩ/РП
23 <i>Hypomesus olidus</i>	0,9–1,0	3–5	5–6	10–30	3–6	8,5–14,5	4–30	20	0,05	1–2	6	1,2–3,8	СУБ	ЗП/НБ	ЗП/НБ	ЗП/НБ	ЗП/НБ
24 <i>H. japonicus</i>	0,9–1,0	6–7	7–15	15–50	5–12	12–22	30–100	25	0,15	1–2	9	8,5–35	СУБ	ЗП/НБ	ЗП/НБ	ЗП/НБ	ЗП/НБ
25 <i>Mallotus catervarius</i>	0,8–1,2	4–6	6–40	40–80	8–13	13–16	15–25	23	0,04	1–3	6	3–22	ДОН	ЗП/НБ	ЗП/РП	ЗП/НБ	ЗП/РП
26 <i>Osmerus dentex</i>	0,8–1,3	4–8	8–30	30–75	7,5–20	20–25	50–150	36	0,43	3–4	11	9–112	СУБ	ЗП/НБ	НБ/РП	ЗП/НБ	НБ/РП
27 <i>Lota lota</i>	0,9–1,0	3–5	5–35	35–150	15–45	45–65	500–2000	120	24,0	3–4	24	50–3000	ДМС	НБ/ЗБ	ХЩ/РП	НБ/ЗБ	ХЩ/РП
28 <i>Eleginus gracilis</i>	0,8–1,7	3–21	21–27	27–130	13–20	20–35	50–350	54	1,30	2	15	5–690	ДМС	НБ/ЗБ	ЗБ/РП	НБ/ЗБ	ЗБ/РП
29 <i>Gadus macrocephalus</i>	0,8–1,4	3–25	25–35	35–180	18–50	50–80	2000–5000	125	25,0	2	17	140–6400	ДМС	НБ/ЗБ	ЗБ/РП	НБ/ЗБ	ЗБ/РП
30 <i>G. chalcogrammus</i>	1,2–1,8	3–25	25–40	40–100	10–30	30–50	300–700	107	5,70	2–3	20	58–1400	ПЛГ	ЗП/НБ	ЗП/РП	ЗП/НБ	ЗП/РП

Окончание таблицы 4.3

31	<i>Hippoglossus stenolepis</i>	2,9–3,8	7–15	15–25	25–120	12–45	45–80	2000–6000	267	345,0	4–14	35	60–4000	ПЛГ	НБ/ЗП	ХЩ/РП	ПР
32	<i>Limanda aspera</i>	0,8–0,9	2–5	5–15	15–80	8–22	22–35	150–550	49	1,80	3–5	19	295–3600	ПЛГ	НБ/ЗП	ЗБ/НБ	ПР
33	<i>Liopsetta glacialis</i>	1,5–1,7	3–6	6–17	17–105	10,5–15	15–20	50–100	35	0,65	4–5	12	50–200	ДОН	НБ/ЗБ	ЗБ/НБ	ПР
34	<i>Platichthys stellatus</i>	0,9–1,3	2–5	5–12	12–70	7–30	30–45	400–1200	91	9,10	3–4	40	99–3670	ПЛГ	НБ/ЗБ	ЗБ/НБ	ПР
35	<i>Pleuronectes quadrituberculatus</i>	1,6–2,2	5–8	8–15	15–60	6–25	25–45	300–1400	62	3,50	3–4	22	55–630	ПЛГ	НБ/ЗБ	ЗБ/НБ	ПР
36	<i>Gasterosteus aculeatus</i>	1,8–2,0	4–6	6–15	15–40	4–8	8–10	5–10	12	0,015	1	5	0,17–1,00	ГНЗ	НБ/ЗП	ВС/НБ	ПП
37	<i>Pungitius pungitius</i>	1,7–1,9	4–5	5–11	11–30	3–5	5–7	1–2,5	9	0,008	1	5	0,35–0,96	ГНЗ	НБ/ЗП	ВС/НБ	НП
38	<i>Pungitius sinensis</i>	1,6–1,7	4–5	5–10	10–20	2–4,5	3,5–6,5	0,5–2	9	0,008	1	5	0,20–0,50	ГНЗ	НБ/ЗП	ВС/НБ	НП
39	<i>Hexagrammos lagocephalus</i>	2,0–2,6	7–15	15–30	30–80	8–35	40–50	850–1500	61	3,00	3–4	12	14–103	ГНЗ	НБ/ЗП	ВС/НБ	ПР
40	<i>H. octogrammus</i>	1,5–2,0	7–15	15–30	30–50	5–15	15–25	50–200	42	0,70	2–3	12	1,6–9,0	ГНЗ	НБ/ЗП	ВС/НБ	ПР
41	<i>H. stelleri</i>	1,6–1,9	7–15	15–30	30–60	6–17	17–30	70–350	48	1,60	2–3	>6	1,1–12,4	ГНЗ	НБ/ЗП	ВС/НБ	ПР
42	<i>Cottus cf. poecilopus</i>	2,0–2,4	5–7	7–12	12–25	2,5–6	6–8	2–6	14	0,02	3–4	8	0,1–0,5	ГНЗ	ЗБ/НБ	ЗБ/НБ	НП
43	<i>Megalocottus platycephalus</i>	2,0–2,5	5–8	8–15	15–80	8–20	20–30	150–450	42	1,10	нд	нд	18–57	ДМС	ЗБ/НБ	ХЩ/РП	ПР
44	<i>Microcottus sellaris</i>	1,8–2,3	6–8	8–12	12–30	3–8	8–12	7–25	17	0,08	нд	нд	нд	ДМС	ЗБ/НБ	ЗБ/НБ	НП
45	<i>Myoxocephalus jaok</i>	1,2–2,6	7–10	10–20	20–100	10–30	30–50	500–2500	74	8,00	4–7	20	22–269	ДМС	ЗБ/НБ	ХЩ/РП	ПР
46	<i>M. polyacanthocephalus</i>	1,5–2,2	7–12	12–20	20–120	12–35	35–65	700–3000	80	9,00	5–7	13	48–423	ДМС	ЗБ/НБ	ЗБ/РП	ПР
47	<i>M. stelleri</i>	1,8–2,2	7–9	9–15	15–80	8–28	28–38	350–1000	62	3,20	3–4	12	1,2–30	ДМС	ЗБ/НБ	ХЩ/РП	ПР
48	<i>Blepiasis cirrhosus</i>	3,0–3,2	10–12	12–17	17–35	3,5–13	13–18	30–75	20	0,09	нд	6	0,23–0,40	СУБ	ЗП/НБ	ЗП/НБ	НП
49	<i>Ocella dodecaedron</i>	1,5–2,0	5–7	7–14	14–40	4–12	12–17	10–30	22	0,07	3–4	9	1,2–5,3	ДМС	НБ/ЗБ	НБ/РП	НП
50	<i>Pallasina aix</i>	1,5–1,8	5–7	7–23	23–40	4–10	10–15	5–20	21	0,06	2–3	5	0,4–0,5	ДМС	НБ/ЗБ	НБ/РП	НП
51	<i>Aptocyclus ventricosus</i>	2,2–2,5	5–6	6–20	20–80	8–20	20–30	600–1100	42	3,00	нд	нд	30–50	ДМС	ЗП/НБ	ЗП/НБ	ПП
52	<i>Liparis callyodon</i>	1,7–1,8	5–12	12–20	20–30	3–8	8–11	5–15	13	0,02	нд	нд	0,4–0,5	ДМС	ЗБ/НБ	ЗБ/НБ	НП
53	<i>Zoarces elongatus</i>	1,6–2,0	28–30	30–40	40–80	8–20	20–30	50–150	56	0,75	2	10	0,02–0,19	ЖВР	ЗБ/НБ	ЗБ/РП	ПП
54	<i>Alectrias alectrolophus</i>	0,9–1,2	8–12	12–30	30–60	6–8	8–10	3–5	14,5	0,016	2–3	7	0,35–0,75	ГНЗ	ЗБ/НБ	ЗБ/НБ	НП
55	<i>Stichaeus punctatus</i>	1,5–2,0	8–15	15–30	30–80	8–11	11–13	7–12	17,5	0,03	2	5	1,6–2,5	ДОН	ЗП/НБ	ЗБ/НБ	НП
56	<i>Acantholumpenus mackayi</i>	1,0–1,4	10–15	15–35	35–80	8–35	35–40	200–250	60	0,80	2	14	нд	ДОН	ЗБ/НБ	ЗБ/НБ	ПП
57	<i>Lumpenus sagitta</i>	нд	5–20	20–35	35–100	10–25	25–35	60–200	51	0,60	2–3	8	нд	ДОН	ЗБ/НБ	ЗР/РП	ПП
58	<i>Opishocentrus ocellatus</i>	1,9–2,1	9–10	10–30	30–50	5–10	10–13	5–11	17	0,025	нд	нд	0,7–3,3	ДОН	ЗБ/НБ	ЗБ/НБ	НП
59	<i>Rhodymenichthys dolichogaster</i>	1,4–3,0	12–14	14–30	30–45	4,5–15	15–20	17–40	25	0,08	нд	нд	0,1–0,2	ДОН	ЗБ/НБ	ЗБ/НБ	НП
60	<i>Trichodon trichodon</i>	3,3–3,5	10–13	13–25	25–70	7–15	15–25	40–215	31	0,43	2–3	8	4,0–7,3	ДМС	ЗП/НБ	НБ/РП	ПП
61	<i>Ammodytes hexapterus</i>	0,7–0,9	4–13	13–35	35–100	10–15	15–20	10–30	28	0,08	2–3	11	6–60	ДМС	ЗП/НБ	ЗП/НБ	ПП

Условные обозначения: L_x – средние размеры (диаметр икринки или длина тела рыб); I_{χ} – средняя масса; I_{max} – максимальная масса; СЗР – возраст созревания; МАХ – максимальный возраст; нд – нет данных; ¹ ПЛГ – пелагическая; ДМС – демерсальная; ДОН – донная; СУБ – откладывается на субстрат; ГРТ – закапывается в грунт; ГНЗ – откладывается в гнезда; ЖВР – живородящие; ² указаны группы организмов, доминирующие в питании рыб эстуариях, или общий характер питания рыб в течении жизненного цикла (ЗП – зоопланктон; ЗБ – зообентос; НБ – нектобентос; ИД – ил, детрит; РП – рыбная пища; ХЩ – хищный; ВС – всеядный; ПР – промысловое значение; ПР – паразитический); ПЗ – паразитический; ПП – потенциально промысловый; НП – не промысловый; ОХ – охраняемый.

(особенно в периоды размножения массовых полупроходных видов или миграции молоди анадромных рыб из рек в море) 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 состав пищи рыб в камчатских эстуариях во многом зависит как от видовой специализации и доступности кормовых организмов, так и может меняться и в течении жизненного цикла рыб – по мере роста и развития организма: от детрита и планктона (у личинок и молоди), через бентос и нектобентос (у старшей молоди и незрелых рыб), до нектона (у взрослых особей) (табл. 4.3). Однако некоторые виды рыб в течении всей жизни могут потреблять все вышеперечисленные группы организмов. Кроме того, большинство видов рыб отличаются высокой адаптивностью в своем кормовом поведении, поэтому состав их рациона может заметно различаться в зависимости от того, какой источник пищи им наиболее доступен и особенно распространен в водоеме (Ивлев, 1955; Никольский, 1974а). Таким образом, характер пищевых связей рыб в эстуариях Камчатки, а также их значение в трофических сетях эстуариев, как и в других регионах мира, могут быть очень разнообразными и существенно меняться в зависимости от внешних условий и биологического состояния самих особей (Максименков, 2007; Коваль и др., 2012, 2015а, б, 2017, 2018; Elliott et al., 2002; Potter et al., 2016; Whitfield et al., 2022b, c; и др.).

Основными промысловыми объектами в эстуариях и в прибрежной зоне Камчатского края являются ценные анадромные виды рыб (тихоокеанские лососи, гольцы, корюшки, мойва, озерная сельдь). Наряду с ними наиболее важные объекты промышленного рыболовства в прибрежных районах, прилегающих к устьям камчатских рек – морские промысловые рыбы (тресковые, камбалы, палтусы, прибрежная форма сельди, терпуги, рогатковые). Их совокупный промышленный вылов на Камчатке может достигать ежегодно нескольких сотен тысяч тонн, что подтверждает их важнейшее значение для рыбной промышленности региона. Несмотря на то, что общий вылов типично пресноводных рыб (сиговые, хариус, щука или налим) на Камчатке относительно невелик (в настоящее время он не превышает нескольких тонн) и они добываются только в рамках любительского рыболовства в отдельных локальных районах (в основном в бассейнах северных рек), однако для местного населения или коренных народов Камчатки эти рыбы всегда были важным дополнительным источником пищи.

Таким образом, роль эстуариев и эстуарных рыб в экосистемах Камчатского края может быть многогранной и во многом зависит как от окружающих условий, так и от собственных биологических и экологических особенностей рыб, а также их хозяйственного значения. Все эти факторы в совокупности определяют общие закономерности формирования сообществ рыб в эстуариях Камчатки, а также общее состояние и продуктивность их популяций (включая промысловые виды) и поэтому, безусловно, заслуживают специального изучения.

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

Важнейшие задачи изучения ихтиофауны любого географического региона заключаются в выяснении истории ее происхождения и зоогеографии рыб (Микулин, 2003). Такие исследования позволяют установить не только общие закономерности формирования ихтиофауны исследуемого региона, но и выявить основные причины современного распространения рыб на его территории (Дарлингтон, 1966; Паттерсон, 1988; Brigs, 1995). Помимо теоретического интереса, изучение вопросов зоогеографии рыб имеет 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 управлении хозяйственным использованием рыбных ресурсов в интересах рыболовства (Никольский, 1974б, 1980; Дьяков, 2011; Животовский, 2022). Зоогеография может также помочь и в понимании воздействия на рыб разнообразных экологических факторов, в том числе потенциальных последствий человеческой деятельности (например, интродукции чужеродных видов в природные сообщества, разрушения среды обитания, эксплуатации рыбных ресурсов, глобальных изменений климата и т.п.) (Albouy et al., 2012). Поэтому результаты зоогеографических исследований необходимы для мониторинга за состоянием ихтиофауны и служат основой для разработки мер по сохранению таксономической структуры и биологического разнообразия природных ихтиоценов (Черешнев, 1996а; 1998; Feyrer et al., 2015; Harrison, Whitfield, 2022).

В силу биологических и экологических особенностей рыб, и связанной с ними спецификой их обитания в различных водных экосистемах, зоогеографические исследования в ихтиологии долгие годы были разделены на два основных направления. Одна часть ихтиологов традиционно специализировалась на изучении зоогеографии только морских, а другая – пресноводных рыб (Briggs, 1995; Spalding et al., 2007; Abell et al., 2008). Зоогеографический анализ ихтиофауны эстуариев долгое время оставался вне поля зрения большинства исследователей, поскольку она отличается сложной структурой, и состоит из множества видов, среди которых есть морские, мигрирующие (диадромные/проходные)²⁵, пресноводные, а также резидентные рыбы (см. разд. 1.6). Данное направление начало активно развиваться только в последние пару десятилетий после того, как был накоплен достаточный объем знаний об эстуарных рыбах (Euryhaline Fishes, 2013; Fish..., 2022). В этот период в ряде исследований были изучены основные экологические факторы и общие закономерности географического распространения этих рыб в от-

²⁵ – Этих рыб, по сути, нельзя отнести ни к типично морским ни к типично пресноводным видам, поэтому большинство исследователей обычно рассматривали их в рамках «морской» или «пресноводной» зоогеографии (более подробно этот вопрос будет рассмотрен ниже в разд. 5.2).

дельных регионах мира, включая западное и восточное побережье Северной Америки (Horn, Allen, 1976; Nordlie, 2003; Horn et al., 2006), Южную Африку (Harrison, 2002; Whitfield, 2005), острова Тасмания (Edgar et al., 1999) и Новая Зеландия (McDowall, 2010; Francis et al., 2011), Европу (Coates et al., 2004; Nicolas et al., 2010), Австралию (Sheaves, Johnston, 2009; Tweedley et al., 2017), Бразилию (Vilar et al., 2013, 2017), Ирландию (Connor et al., 2019), Японию (Kume et al., 2021) и др. В нашей стране подобные работы были выполнены пока только в некоторых районах, например, в Приморье (Барабанщиков, Магомедов, 2002; Шедько, 2001; Колпаков, Милованкин, 2010; Колпаков, 2018; Милованкин, 2019; 2020; Kafanov et al., 2000; 2001) или на о. Сахалин (Никифоров, 2001; Долганов, Земнухов, 2007; Сафронов и др., 2024). В результате, накопленные по всему миру данные послужили основой для ряда обобщающих работ по зоогеографии эстуарных рыб в глобальном масштабе, опубликованных в последние годы за рубежом (Pasquaud et al., 2015; Vasconcelos et al., 2015; Henriques et al., 2017a, 2017b; Levings, 2016; Harrison, Whitfield, 2022; 2024)²⁶ (рис. 5.1).

История формирования ихтиофауны и вопросы зоогеографии рыб п-ова Камчатка и сопредельных территорий (включая прилегающие моря) также были предметом изучения в прошлые годы. Эти исследования выявили многие факторы и механизмы, определяющие современное распространение морских, анадромных и пресноводных рыб на Камчатке. В частности, исследованы таксономический состав и эволюционная история ихтиофауны, выявлены основные закономерности современного распределения рыб по территории, разработаны схемы зоогеографического районирования региона, установлены границы ареалов отдельных видов и популяций (прежде всего, самых массовых или промысловых видов), в общих чертах выяснены основные экологические факторы, влияющие на биологическое разнообразие фауны рыб в отдельных районах прикамчатских вод и во внутренних водоемах Камчатки и т.п. Результаты указанных исследований изложены в ряде обобщающих работ. Из крупных обобщений, содержащих данные по зоогеографии морских рыб камчатского шельфа, следует упомянуть работы (Солдатов, Линдберг, 1930; Андрияшев, 1939, 1954; Виноградов, 1947; 1949б; Шмидт, 1948; 1950; Федоров, 1973; Шейко, Федоров, 2000; Кафанов и др., 2004; Дьяков, 2011, 2025; Иванов, Суханов, 2015; Григорьев, Седова, 2020; Токранов, 2020; Шунтов, 2022), а по анадромным и пресноводным рыбам (Берг, 1948; Куренков, 1965; 1984; Линдберг, 1972; Черешнев, 1996а, 1998; Шейко, Федоров, 2000; Черешнев и др., 2002; Токранов, 2012; Есин, Маркевич, 2017; Животовский, 2022). В то же время роль эстуариев в распространении рыб в этом регионе до сих пор не оценивалась, поскольку видовой состав и условия среды их обитания в устьях камчатских рек оставались малоизученными. Однако полученные нами результаты позволяют

²⁶ – Следует сказать, что в публикации (Harrison, Whitfield, 2024) были использованы материалы, полученные российскими учеными в эстуариях Приморья (Колпаков, Милованкин, 2010).

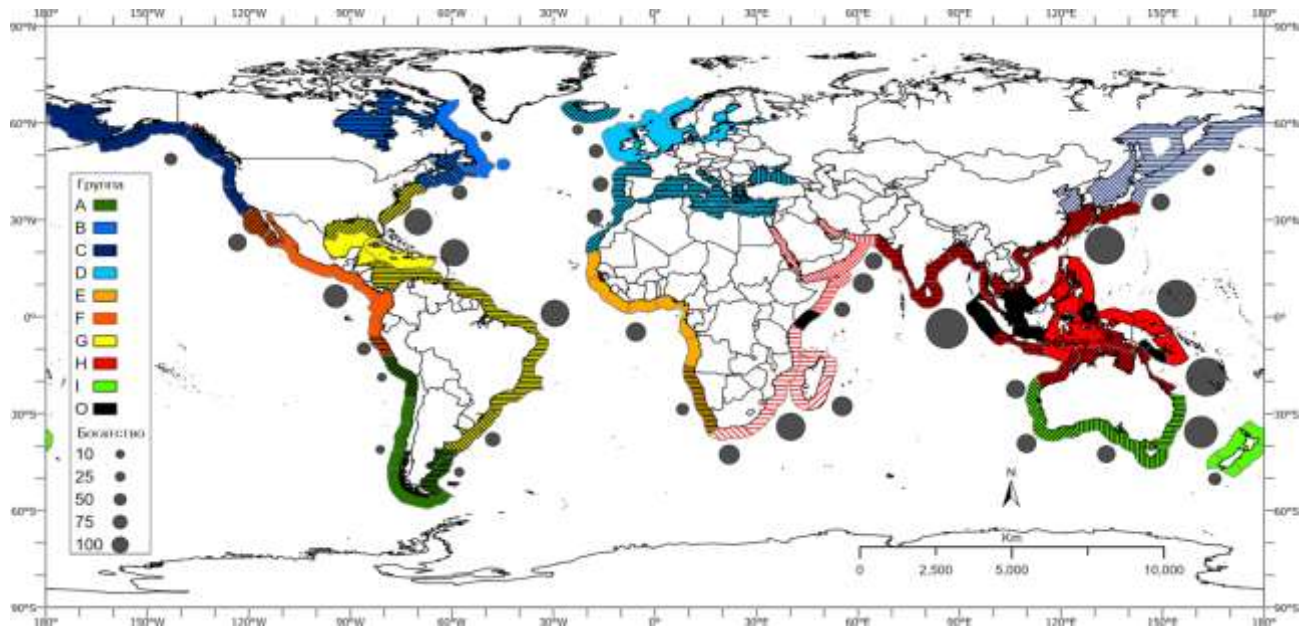


Рис. 5.1. Географическое распределение видов рыб, связанных с эстуариями, на основе многомерного анализа метасообществ рыб в отдельных морских экорегионах (заштрихованные области представляют собой подгруппы экорегионов; среднее видовое богатство рыб в группах экорегионов указано рядом с каждой биогеографической группировкой) (Harrison, Whitfield, 2022).

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 различных видов рыб на Камчатке (а возможно, и в других регионах мира) (Коваль, 2024б). Настоящая глава посвящена обсуждению этих вопросов, и включает краткий очерк истории формирования и современной зоогеографии ихтиофауны Камчатки в контексте рыбного населения эстуариев, а также оценку вклада этих водных объектов в формирование биоразнообразия морских, анадромных и пресноводных рыб данного региона.

5.1. Краткий очерк истории формирования п-ова Камчатка и его ихтиофауны

В разделе 1.1 уже упоминалось, что устьевые области рек и эстуарии представляют собой эфемерные природные системы, существование которых в геологическом масштабе времени обычно крайне непродолжительно (Паули, 1954; Hedgpeth, 1982). По этой причине, ихтиофауну эстуариев составляют рыбы, основное эволюционное развитие которых происходило за их пределами – в более стабильной морской или пресной среде. Таким образом, для изучения истории формирования рыбного населения эстуариев отдельного региона необходимо, прежде всего, иметь общее представление о происхождении и эволюции морских, диадромных/проходных и пресноводных рыб на его территории (Whitfield, 1994; см. разд. 1.8–1.9).

Процесс формирования природных комплексов Камчатки (включая фауну рыб), как и любых других географических регионов, всегда был неразрывно связан с геологической исто-

рией Земли, которая определяла все широкомасштабные палеобиогеографические события, происходившие в северной части Тихого океана в прошлые эпохи (Андрияшев, 1939, 1954; Шмидт, 1948; 1950; Линдберг, 1955; 1972; Куренков, 1965; Черешнев, 1996а, 1998; Кафанов, Кудряшов, 2000; Сметанин, Демидов, 2007; Есин, Маркевич, 2017; Briggs, 1974, 1995; и др.). Так, геологические данные свидетельствуют, что во второй половине мезозойской эры (~160–120 млн л.н.) на месте п-ова Камчатка располагался древний океан (Геология СССР, 1964; Камчатка..., 1974). Первые острова появились здесь в конце мелового периода ~80–70 млн л.н., а первые крупные участки суши возникли примерно ~67–65 млн л.н. (Камчатка..., 1974; Сметанин, Демидов, 2007) (рис. 5.2). Именно этим геологическим периодом датируются самые первые ископаемые остатки морских рыб, которые были обнаружены в мезозойских отложениях (верхний мел) на побережье в северной части п-ова Камчатка, а также на о. Карагинский (Основы палеонтологии, 1964; Ископаемые костистые..., 1980; Назаркин, 2024).

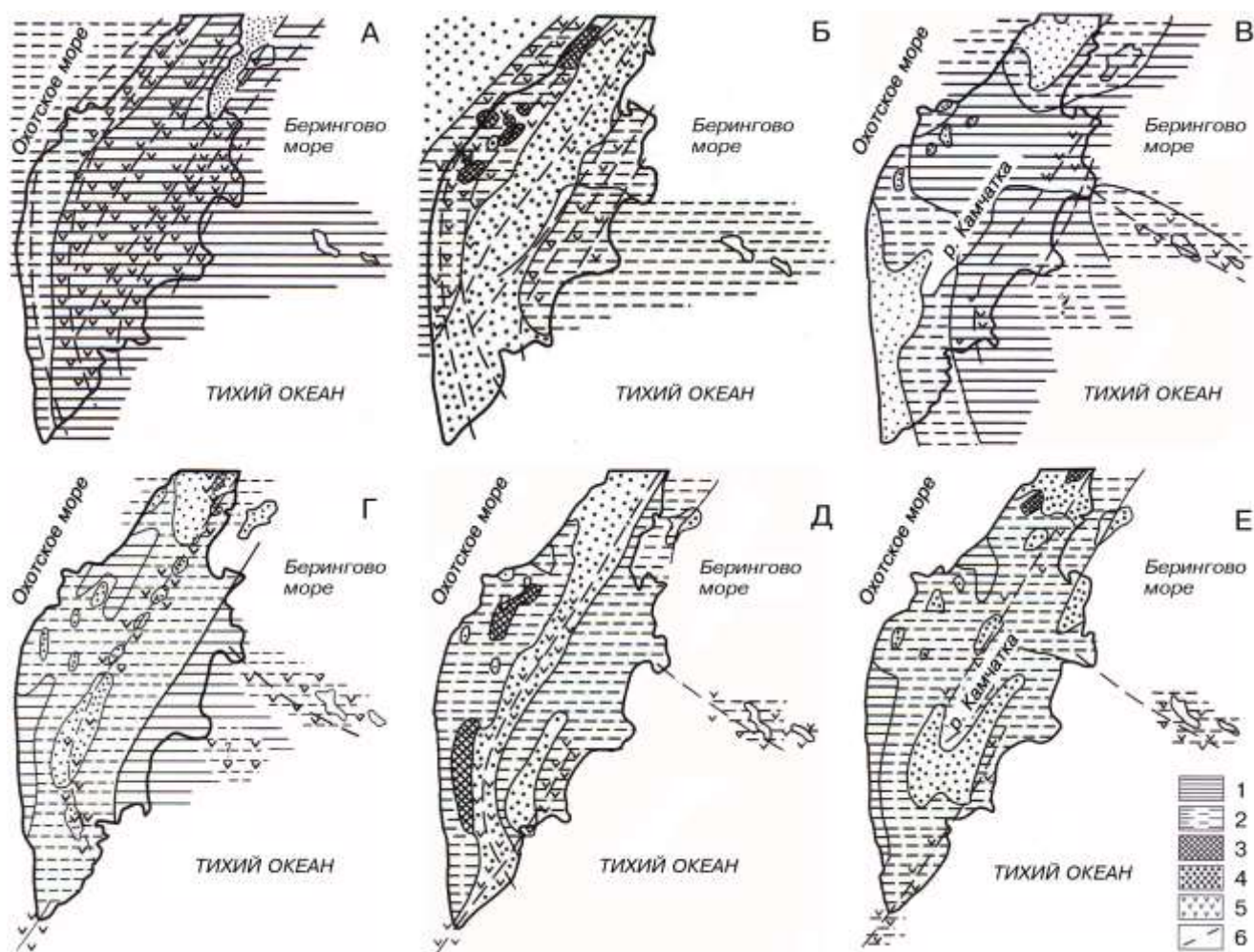


Рис. 5.2. Палеогеографические схемы Камчатки в конце мезозоя – кайнозой (А – начало сенонской эпохи, 85–75 млн л.н.; Б – раннепалеогеновая эпоха, 60–50 млн л.н.; В – олигоценная эпоха, 38–25 млн л.н.; Г – эпоха раннего миоцена, 24–15 млн л.н.; Д – эпоха среднего миоцена, 15–11 млн л.н.; Е – эпоха позднего миоцена, 11–5 млн л.н.; условные обозначения в легенде: 1 – относительно глубокое море; 2 – мелкое море; 3 – участки угленакопления; 4 – суша и острова; 5 – участки вулканической деятельности; 6 – глубоководные разломы) (Сметанин, Демидов, 2007).

В дальнейшем, на протяжении почти 60 млн л., происходили неоднократные палеогеографические перестройки этого региона, когда существенно изменялись площадь суши, рельеф и ландшафты, климат, гидрологический режим рек, очертания берегов, площадь шельфа, океанологические условия у побережья и т.п. (рис. 5.3). Такие внешние трансформации, естественно не могли не влиять на состав и эволюцию наземной и водной биоты Камчатки в отдельные геологические эпохи (Сметанин, Демидов, 2007). При этом, формирование собственно п-ова Камчатка в его современных очертаниях завершилось, по-видимому, только в конце плиоцена ~2,5–2,0 млн л.н. после того, как в процессе начавшегося несколько ранее (~2,9–2,4 млн л.н.) широкомасштабного похолодания в Северном Полушарии произошла мощная океаническая регрессия и образовался перешеек между палео-Камчаткой и материком (Камчатка..., 1974; Hopkins, 1972; Kobayashi, Takano, 2001; Manfred, Maureen, 2005). С этим событием по времени совпали также мощная интенсификация вулканической деятельности и поднятие Срединного (водораздельного) хребта на полуострове (Мелекесцев, 1974; Певзнер, 2015).

Если рассматривать эволюционную историю морской ихтиофауны Камчатки, то согласно общепринятой схеме биогеографического районирования, воды континентального шельфа, прилегающие к полуострову, по своему флоро-фаунистическому составу и ландшафтному облику относятся к Тихоокеанской области умеренно-холодного (северо-бореального) царства (Кафанов, Кудряшов, 2000; Ekman, 1953; Briggs, 1974, 1995; Golikov et al., 1990) (рис. 5.4). По времени своего формирования, это царство считается самым молодым среди всех биогеографических комплексов мира (Golikov et al., 1990; Briggs, 1995). Процесс его образования, по разным оценкам, начался в период от среднего эоцена (примерно 47–45 млн л.н.; Stickley et al., 2009) до раннего олигоцена (35 млн л.н.; Zachos et al., 2001) после неоднократных глобальных похолоданий, которые привели к понижению температуры воды на поверхности моря в Северном Ледовитом океане, северной части Тихого океана, Северной Атлантике, а также в водах, окружающих Антарктический континент. В результате, теплые умеренные воды были вытеснены в более низкие широты, что привело к широтному ограничению тропических морей и формированию новой холодно-температурной зоны, а затем, и уникальной умеренно-холодной флоры и фауны в каждом полушарии (Шмидт, 1948; 1950; Briggs, Bowen, 2012). Тихоокеанская область считается самой древней и разнообразной в северо-бореальном царстве (ее возраст составляет, как минимум, 14 млн л.), поскольку большинство обитателей Северной Атлантики и арктических морей (в том числе рыб, включая наиболее древних и многочисленных), очевидно, имеют тихоокеанское происхождение (Андряшев, 1939; 1954; Briggs, 2003, 2004; Vermeij et al., 2019).

Например, сейчас известно, что рыбы семейств Salmonidae, Osmeridae, Hexagrammidae, Cottidae, Agonidae, Liparidae, Zoarcidae, Stichaeidae и Pholidae, зародились в северной части Тихого океана, но во время трансарктического обмена привнесли один или несколько видов

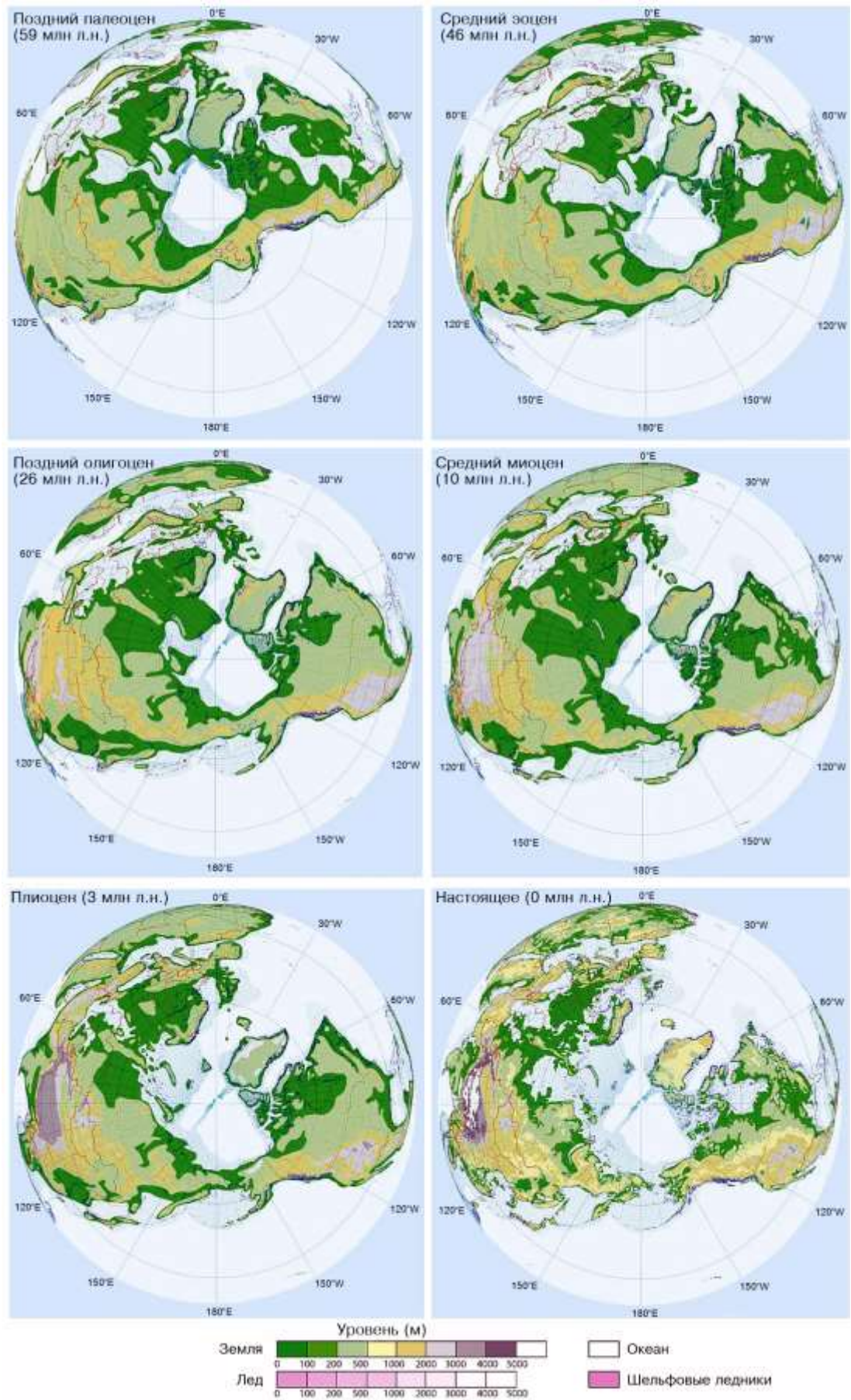


Рис. 5.3. Палеогеографические изменения Северной Пацифики и Арктики в конце палеоцена – голоцене в контексте положения суши, палеоклимата и палеоэкологии Северного полушария (адаптировано из Wen et al., 2016).

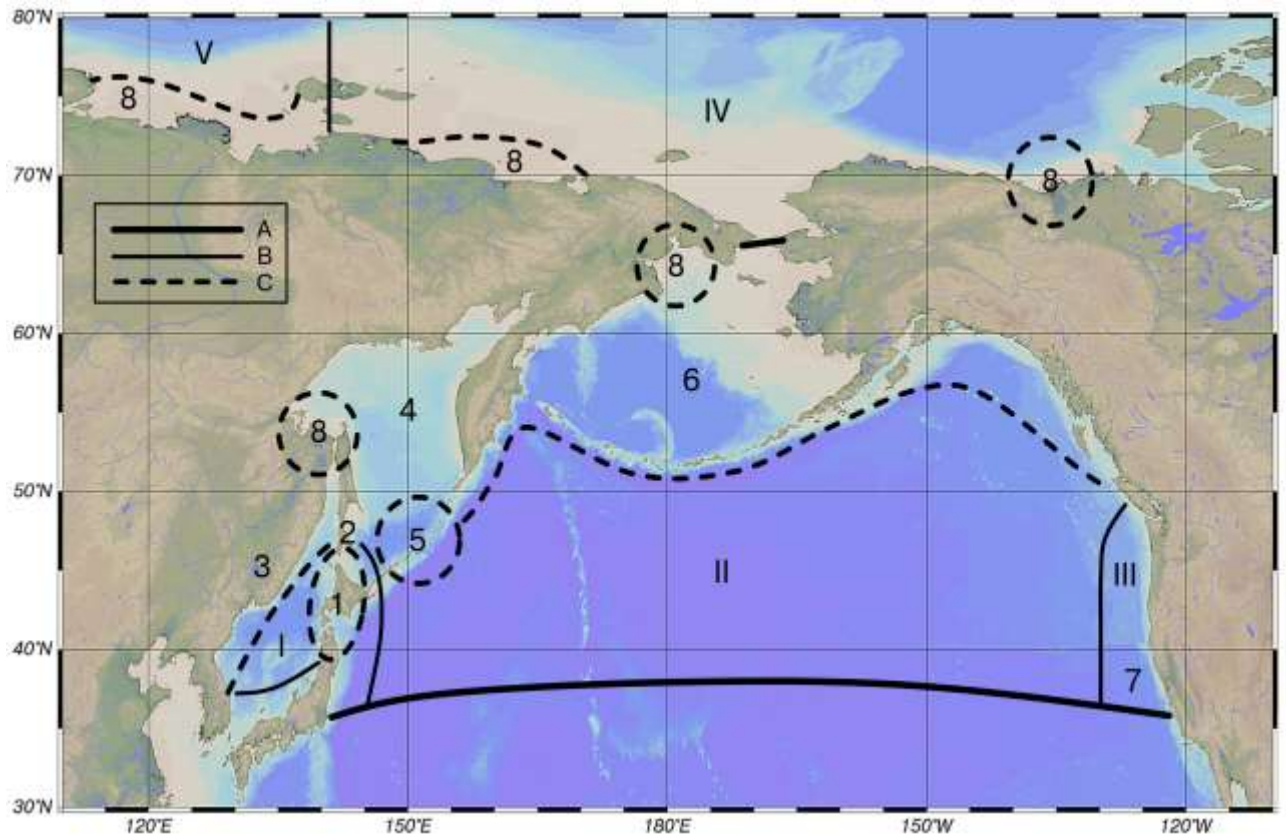


Рис. 5.4. Биogeографическое районирование северной части Тихого океана и прилегающих морских вод Арктического бассейна на флоро-фаунистическо-генетической основе (по Golikov et al., 1990). Условные обозначения: А – границы областей; В – границы подобластей; С – границы провинций; Тихоокеанская бореальная область: I – Азиатско-Тихоокеанская низкобореальная подобласть; 1 – Северо-Японская провинция; 2 – Курило-Сахалинская провинция; 3 – Приморская провинция; II – Тихоокеанская высокобореальная подобласть: 4 – Охотоморская провинция; 5 – Средне-Курильская провинция; 6 – Алеутско-Камчатская провинция; III – Орегонско-Тихоокеанская низкобореальная подобласть: 7 – Орегонская провинция; Арктическая область: IV – Амеразиатская подобласть: V – Евразийская подобласть; 8 – Эстуарно-Арктическая межзональная провинция).

в Северную Атлантику (Андрияшев, 1939; 1954; Шмидт, 1948, 1950; Клюканов, 1977; Поезжалова-Чегодаева, 2011; Briggs, 2003, 2004; и др.). Из рыб, которые сейчас широко распространены в северной Атлантике, но имеют северотихоокеанское происхождение можно упомянуть следующие таксоны: палтусы pp. *Hippoglossus* и *Reinhardtius* (Grant et al., 1984; Fairbairn, 1986), мойвы р. *Mallotus* (Stergiou, 1989; Dodson et al., 2007), морские окуни р. *Sebastes* (Johns, Avise, 1998), зубатки р. *Anarhichas* (McCusker, Bentzen, 2010), морские ликоиды р. *Lycodes* (Møller, Gravlund, 2003), а также недавно обнаруженную в Арктике тихоокеанскую песчанку р. *Ammodytes* (Falardeau et al., 2017). К другим видам, которые, как считается, колонизировали Атлантику по завершении последнего ледникового периода, относятся виды из pp. *Osmerus* и *Hypomesus* (Taylor, Bentzen, 1993; Taylor, Dodson, 1994; Ilves, Taylor, 2008), а также тихоокеанская минога *L. camtschaticum* (Makhrov, Lajus, 2018). Однако такое расселение шло и в обратном направлении. Так, семейства Clupeidae и Gadidae развивались преимущественно в Северной Атлантике и принесли два вида (сельдь и треска) в Северную Пацифику (Световидов, 1948, 1952; Строганов,

2020; Строганов и др., 2024; Brigs, 2003, 2004). Кроме того, некоторые северотихоокеанские виды путем изотермического погружения (т.е. возможности поддерживать подходящую температуру, перемещаясь на большой глубине) обошли экваториальную область и проникли в холодные воды Южного полушария. Например, отдельные представители семейств Sebastidae, Cottidae, Liparidae и Zoarcidae, которые имеют северотихоокеанское происхождение, широко распространены сейчас также в антарктических и субантарктических водах. Аналогичная ситуация могла сложиться и с рыбами, которые встречаются в настоящее время в северной части Тихого океана, но, вероятно, имеют южное происхождение (например, некоторые представители сем. Rajidae) (Long, 1994). Все эти виды рыб, по-видимому, расселялись между двумя полушариями в результате массовых глубоководных миграций, которые могли происходить как через западную, так и восточную часть Тихого океана в течение последних 200 тыс. л., а возможно и значительно ранее (еще в позднем миоцене и плиоцене) (Bolin, 1952; Eschmeyer, Hureau, 1971; Nelson, 1985; Anderson, 1988; Rocha-Olivares et al., 2001; Vermeij et al., 2019).

Следует сказать, что общая тенденция ко все большему похолоданию климата высоких широт планеты от мела к позднему неогену, хорошо подтверждается палеонтологическими находками ископаемых морских рыб, обнаруженных в различных районах Северной Пацифики (Основы палеонтологии, 1964; Гладенков, 1972, 2004; Ископаемые костистые..., 1980). Так, например, ближайшие современные родственники акул, обнаруженных в меловых и раннепалеогеновых отложениях на п-ове Камчатка, о. Сахалин и Курильских о-вах, в настоящее время населяют тропические и субтропические области Тихого океана и лишь изредка достигают севера Южной Японии. Находки некоторых других теплолюбивых рыб (плащеносных *Chlamydoselachus* sp. и пилоносных Pristiophoridae акул, а также барракуд Sphyrnidae) в позднеэоценовых отложениях (возрастом ~30 млн л.н.) на о. Карагинский также свидетельствуют, что в тот период в исследуемом регионе все еще сохранялся теплый субтропический температурный режим (Nazarkin, 2021). Однако в тех же горизонтах в комплексе уже начинают встречаться и бореальные виды рыб (например, макруры современного рода *Coryphaenoides*) (Гречина, 1973; Ископаемые костистые..., 1980). Более поздние отложения (с датировкой ~25–23 млн л.н.) характеризуются присутствием бореально-субтропических видов (например, сардины р. *Eosardinella*). В миоценовых отложениях (~20–5 млн л.н.) уже наблюдается обилие широкобореальных таксонов, современные представители которых живут приблизительно на тех же широтах, где жили ископаемые. В указанный геологический период в прибрежном мелководных сообществах дальневосточных морей (включая Камчатку и Сахалин) начинают доминировать представители семейств сельдевые Clupeidae, корюшковые Osmeridae, камбаловые Pleuronectidae, колюшковые Gasterosteidae, керчаковые Cottidae, собачковые Blenniidae, стихеевые Stichaeidae и др. (Сычевская, Гречина, 1981; Назаркин, 2000, 2024) (рис. 5.5).

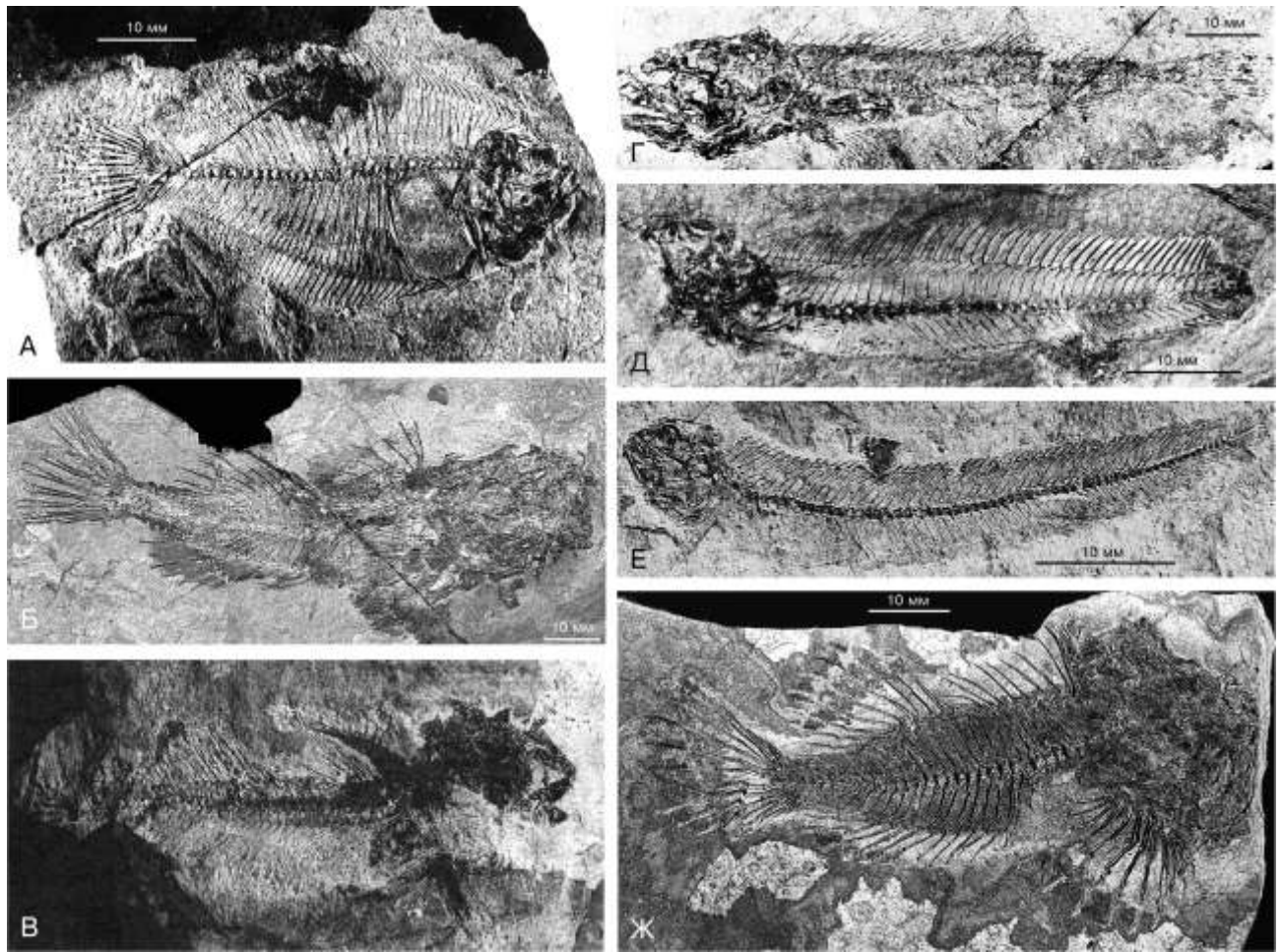


Рис. 5.5. Ископаемые остатки прибрежных морских рыб из миоценовых отложений о. Сахалин: А – камбала *Pleuronectes asperoides*, Pleuronectidae (Nazarkin, 1997); Б – рогатый бычок *Enophrys hoplites*, Cottidae (Назаркин, 2017); В – волосозуб *Diaphantes tilesii*, Trichodontidae (Назаркин, Воскобойникова, 2000); Г – терпуг *Paraophiodon nessovi*, Hexagrammidae (Nazarkin, 1997a); Д – стикей *Stichaeus brachigrammus*, Stichaeidae (Nazarkin, 1998); Е – маслюк *Agnevichthys gretchinae*, Pholidae (Nazarkin, 2002); Z – большеротый бычок *Hemitriptera granulate*, Hemitripterae (Nazarkin, 1999).

Такой состав ископаемых рыбных сообществ говорит о том, что климатические условия в северной части Тихого океана в конце миоцена уже в большой степени напоминали современные. Тем не менее, присутствие в неогеновых отложениях некоторых теплолюбивых рыб, обитающих в настоящее время значительно южнее, позволяет предположить, что границы климатических зон неогена были смещены на 6–8° широты к северу по сравнению с современными. Это совпадает с реконструкциями, основанными на составе сообществ других гидробионтов (например, моллюсков и фораминифер), согласно которым климат миоцена в исследуемом регионе характеризовался как умеренно теплый или субтропический (Геология СССР, 1964; Голиков, Кусякин, 1978; Голиков, 1980, 1982, 1985). Плиоценовые и плейстоценовые местонахождения морских рыб на Дальнем Востоке пока не известны (Назаркин, 2024).

Вполне вероятно, что на историческое формирование и распространение флоры и фауны (включая фауну рыб) в прибрежных районах дальневосточных морей (в том числе и на Камчатке) существенное влияние, могли оказать также изменения уровня Мирового океана (Линдберг,

1955, 1972; Голиков, 1974, 1976; Красюкова, 1982; Кафанов, Кудряшов, 2000; Микулин, 2003; Briggs, 1995). Так, в период морских регрессий, сопутствовавших образованию крупных океанических впадин, площади, занимаемые морскими мелководьями, резко сокращались, а на прилежащих материках мог устанавливаться сравнительно сухой континентальный климат. В такие периоды в море должны были господствовать относительно стабильные условия, что способствовало формообразованию стенобионтных морских видов, распространенных как на шельфе и свале глубин, так и в глубоководных районах. Наоборот, во время трансгрессий, по-видимому сопровождавшимися крупными тектоническими поднятиями морского дна, увеличивалась площадь мелководных участков, которые занимали огромные пространства и образовывали на побережье бухты, заливы и водоемы лагунного типа, которые были связаны между собой через прибрежную зону моря. На прилежащих материках увеличивалась влажность климата, а в прибрежной зоне доминировали изменчивые в отношении температуры, солености и других гидрологических факторов условия. Такая ситуация должна была способствовать образованию сравнительно мелководных эвритермных и эвригалинных («эстуарных») видов. Именно в такие периоды, вполне вероятно, могло также происходить и наиболее активное расселение морских и солоноватоводных организмов по территории дальневосточных морей через обширные морские мелководья (Линдберг, 1970; Голиков, 1974, 1976).

Помимо глобальных изменений климата Земли и уровня Мирового океана, на формирование северотихоокеанской бореальной морской фауны определяющее влияние оказали и широкомасштабные палеогеографические перестройки земной поверхности (Кафанов, Кудряшов, 2000; Wen et al., 2016; Vermeij et al., 2019). Так, например, сближение Северной Америки с Евразией на запад из-за открытия Северной Атлантики, привело к образованию сухопутного соединения между этими континентами в районе Берингова пролива. По-видимому, впервые это произошло еще в конце мелового периода, т.е. ~80 млн л.н. (Кожевников, Железнов-Чукотский, 1995; Zonenshain, Napatov, 1989). После образования сухопутного моста (часто называемого Берингией) (рис. 5.3), произошло отделение морской биоты теплой умеренной зоны северной части Тихого океана от биоты Арктики и Северной Атлантики. Принято считать, что Берингия продолжала выполнять роль биогеографического барьера вплоть до открытия морского пути между Арктикой и Северной Пацификой в плиоцене (~3,5 млн л.н.) (Линдберг, 1972; Черешнев, 1986а, Herman, Hopkins, 1980; Vermeij, Motani, 2018), а, возможно, и значительно ранее – во второй половине неогенового периода (~12–6 млн л.н.) (Гладенков, Гладенков, 2004; Harrison, Crespi, 1999; Kafanov, 1999; Marinkovitch, Gladenkov, 1999; Briggs, 2003; Vermeij et al., 2019).

Когда Берингов пролив только открылся, он, возможно, был мелководным и обеспечивал лишь ограниченный проход из Арктики в Тихий океан (Петров, 1976), но к середине плиоцена

(~3,5 млн л.н.) пролив, очевидно, позволил неограниченно смешиваться биотам, которые были разделены более 70 млн л. н. Это событие было названо «Великим трансарктическим биотическим обменом» (Vermeij, 1991; Vermeij et al., 2019). В это время Северный Ледовитый океан был свободен ото льда, и в нем все еще преобладали бореальные (умеренно-холодные) условия (Golikov, Scarlato, 1989). Однако окончательное закрытие Панамского перешейка примерно ~3,1 млн л.н. укрепило систему Гольфстрима и способствовало началу оледенения на северных континентах (Barry, 1989), которое достигло своего максимума между ~2,9 и 2,4 млн л.н. (Raup, 1994). В результате большинство бореальных видов, до этого обитавших в полярных районах, было уничтожено, и начала формироваться современная арктическая фауна и образовалась новая холодноводная Арктическая биогеографическая область (Андрияшев, 1939, 1954; Шмидт, 1948; Кафанов, 1979; Golikov et al., 1990; Briggs, 2004; Briggs, Bowen, 2012; Vermeij et al., 2019).

В современных условиях арктическая биота в Беринговом море распространена на юг вплоть до м. Олюторский на западе и о. Нунивак на востоке, а в Северной Атлантике – до пр. Белль-Айл на западе и до Кольского залива на востоке. Сюда же входят все воды вокруг Гренландии и северная половина Исландии (Briggs, 1995). В каждом океане эти южные расширения означали, что первоначальные плиоценовые бореальные области были разделены на две части – одну на востоке, а другую на западе. Типичные бореальные виды больше не могли поддерживать амфипацифические и амфиатлантические ареалы, и эволюционные изменения стали происходить отдельно в каждом регионе. Именно поэтому сейчас можно выделить бореальные области по обе стороны каждого океана с точки зрения эндемичных видов (Микулин, 2003; Golikov et al., 1990; Brigs, 2003; Briggs, Bowen, 2012) (рис. 5.6). Причем для Северной Пацифики характерен более высокий уровень биологического разнообразия по сравнению с Северной Атлантикой, что обусловлено ее большими размерами и более умеренными колебаниями

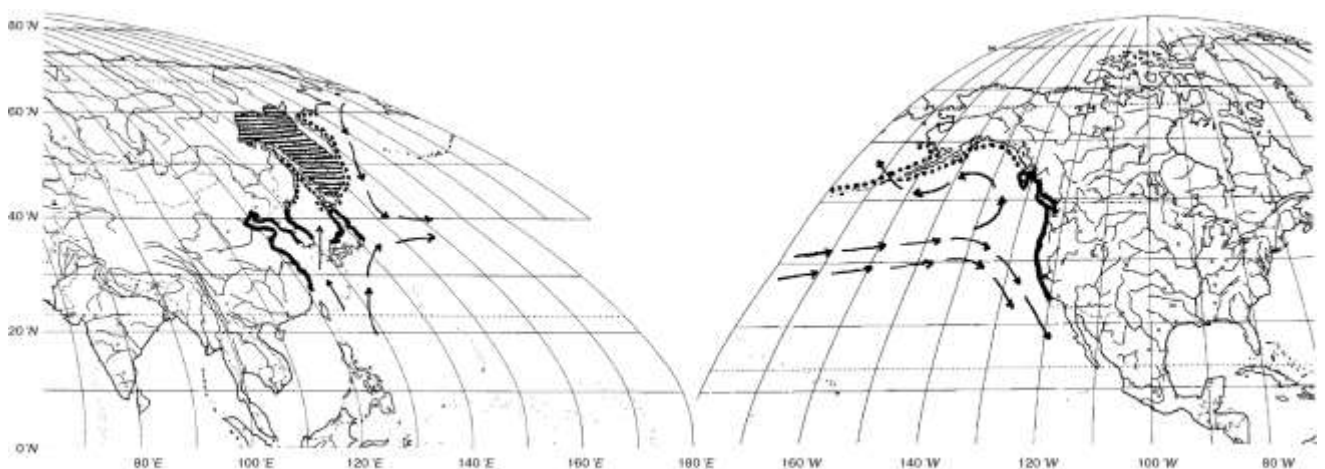


Рис. 5.6. Биогеографическое районирование северной части Тихого океана (в западной части региона выделены Юго-Восточная, Охотская и Курильская провинции, а в восточной – Орегонская и Алеутская провинции; стрелками указана схема основных течений на поверхности) (по Brigs, 1995).

температуры. Этот регион имеет большой бюджет тепла, а во время ледниковых периодов был защищен от влияния Северного Ледовитого океана Берингийским барьером (Brigs, 1974; 1995; 2003; Vermeij, 1991; Vermeij et al., 2019).

Формирование ихтиофауны во внутренних водоемах п-ова Камчатка также имеет длительную геологическую историю, и началось, по-видимому, с момента появления на его месте первых островов и крупных участков суши (т.е. ~65–45 млн л.н.). Эти острова и суша представляли новую территорию, возможную для заселения древними рыбами, которое, очевидно, началось из моря. Так, среди эоценовых и среднемиоценовых отложений в различных районах Камчатки, вместе с морскими рыбами, были найдены также и ископаемые остатки некоторых проходных/анадромных рыб: трехиглой колюшки *Gasterosteus orientalis* Sytchevskaya (весьма сходной с современным видом *G. aculeatus*) (Сычевская, 1980; Сычевская, Гречина, 1981), а также древнейшего предка лососевых рыб *Eosalmo kamchikensis* Sytchevskaya, 1986 (с датировкой ~45–40 млн л.), который сочетал признаки Salmoninae и Thymallinae (Сычевская, 1986) (рис. 5.7, А). Другой вид этого вымершего рода – *E. driftwoodensis* Wilson, ранее был описан из отложений примерно такого же возраста, но на противоположном берегу Тихого океана в Британской Колумбии (Wilson, 1977; Wilson, Li, 1999; Wilson, Williams, 2010) (рис. 5.7, Б–Г).

Со временем первого заселения п-ова Камчатка древней ихтиофауной примерно совпало и начало эволюционной истории наиболее важной для внутренних водоемов и эстуариев полуострова группы рыб сем. Salmonidae. Так, согласно данным последних филогенетических исследований, в конце палеоцена – начале эоцена (~60–50 млн л.н.) произошла геномная дупликация и началась радиация этого семейства, которая в последствии привела к возникновению основных крупных таксонов: сиговых (Coregoninae), хариусовых (Thymallinae) и лососевых (Salmoninae) (Животовский, 2015; 2015a, 2021) (рис. 5.8). Позднее, уже в олигоцене (~30–25 млн л.н.), сформировалась тихоокеанская ветвь лососевых, отделившаяся от атлантической ветви с начавшимся похолоданием вод Северного Ледовитого океана (Stearley, 1992). Примерно в ту же геологическую эпоху начинают формироваться и отдельные монофилетические клады гольцов (*Salvelinus*), тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus*) и форелей (*Oncorhynchus/Parasalmo*), которые, по современным представлениям, являются сестринскими (Животовский, 2015; Crespi, Fulton, 2004; и мн. др.). Последняя, из вышеуказанных групп, разделилась на филумы «тихоокеанских лососей» и «тихоокеанских форелей» в начале – середине миоцена (~20–15 млн л.н.) (Животовский, 2015; Есин, Маркевич, 2017) (рис. 5.8).

Вполне вероятно, что активная радиация лососевых рыб тихоокеанского бассейна, была связана с начавшимися в палеоцене массивными тектоническими преобразованиями северной части Тихого океана (рис. 5.2, 5.3), которые фрагментировали побережье и способствовали большей изоляции и более высоким темпам филетических преобразований и видообразования

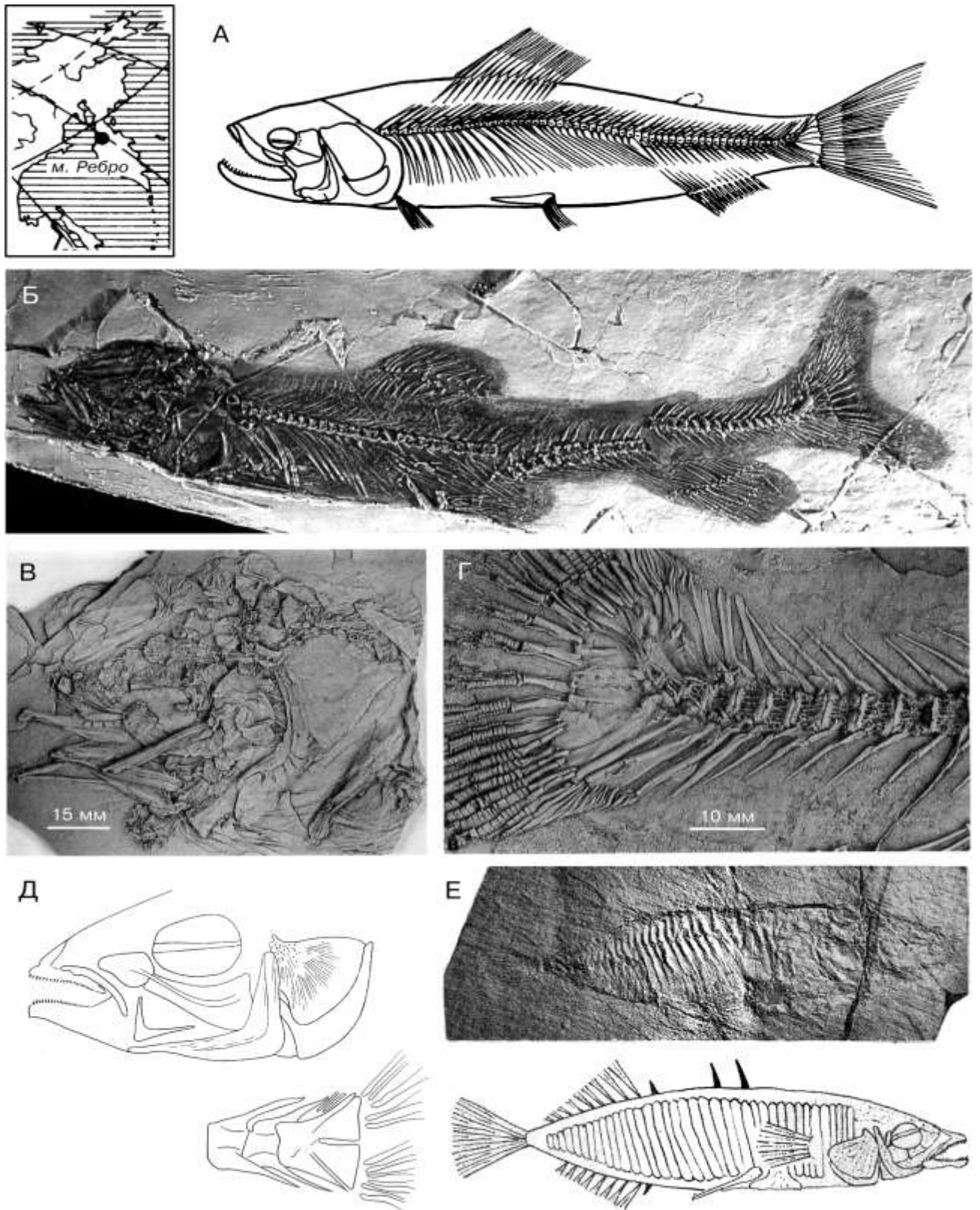


Рис. 5.7. Некоторые ископаемые анадромные рыбы из третичных отложений Северной Пацифики: А – лосось *Eosalmo kamchikensis*, Salmonidae (Западная Камчатка, мыс Ребро, средний эоцен; схема скелета, SL – 185–227 мм) (Сычевская, 1986); Б–Г – *E. driftwoodensis* (Б – Британская Колумбия, озерно-речные отложения; общий вид (Wilson, Williams, 2010); В – некоторые черепные кости; Г – хвостовой скелет (Wilson, Li, 1999)); Д – колюшка *Gasterosteus orientalis*, Gasterosteidae (Западная Камчатка, березовская свита, средний миоцен, скелеты черепа и хвостового плавника, SL – 50–60 мм, морфотип близкий к *semiarmatus*); Е – *G. abnormis* (Западный Сахалин, агневская свита, средний миоцен, общий вид и схема скелета, SL – 80 мм, морфотип *trachurus*) (Сычевская, Гречина, 1981).

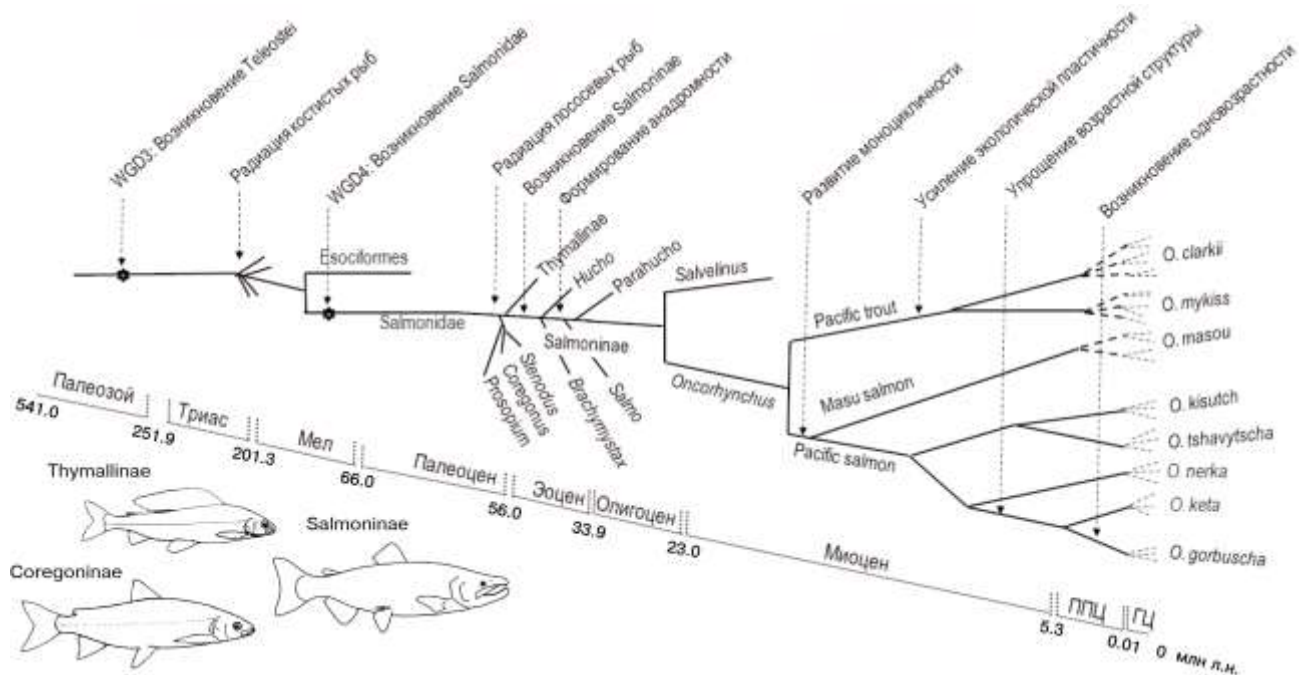


Рис. 5.8. Филогения лососевых рыб, а также основные эволюционные события и датировки согласно данным о нуклеотидных последовательностях фрагментов митохондриальной ДНК и ядерных генов (расположение и длины стратиграфических подразделений на шкале даны с различными масштабами для разных периодов и эпох, чтобы можно было осуществить привязку филогенетического дерева к палеонтологической шкале; для датировок использована схема периодизации Международной стратиграфической комиссии «International Stratigraphic Chart» 2023 г. <https://stratigraphy.org/timescale/>; условные обозначения: ППЦ – плиоцен + плейстоцен, ГЦ – голоцен) (по Животовский, 2015).

(Майр, 1968; Никольский, 1980; Животовский, 2015; Есин, Маркевич, 2017; Montgomery, 2000). Причем, разделение группы лососевых рыб на основные существующие сейчас таксономические единицы произошло, по всей видимости, к моменту образованию п-ова Камчатка в его современном виде, т.е. во второй половине плиоцена (~2,5–2,0 млн л.н.) (Сметанин, Демидов, 2007; Hopkins, 1972). Именно с этого этапа и началось окончательное формирование современной ихтиофауны во внутренних водоемах Камчатки, а также на сопредельных территориях, включая Чукотку и Аляску. Наиболее вероятно, что к концу плиоцена речные бассейны этого региона уже были заселены всеми видами и экологическими формами, которые встречаются здесь в настоящее время. К таким видам можно уверенно отнести представителей родов *Lethenteron*, *Phoxinus*, *Esox*, *Coregonus*, *Thymallus*, *Prosopium*, *Oncorhynchus/Parasalmo*, *Salvelinus*, *Osmerus*, *Hypomesus*, *Mallotus*, *Lota*, *Pungitius*, *Gasterosteus*, *Cottus* (исключая из состава этих родов азиатские эндемичные виды) (Основы палеонтологии, 1964; Ископаемые костистые..., 1980; Черешнев, 1996а, 1998; Есин, Маркевич, 2017).

На формирование ландшафтного облика Камчатки и ее природы в целом (включая фауну рыб) в недавнем геологическом прошлом, помимо неотектонических событий и вулканизма, важнейшее воздействие оказали также глобальные оледенения и изменения уровня Мирового океана (Линдберг, 1955, 1972; Брайцева и др., 1970; Наумов и др., 1990; Черешнев, 1996а; Гро-

свальд, 1983, 1989, 1999, 2009; Есин, Маркевич, 2017; Glushkova, 2011; Slobodin et al., 2017). Так, по данным последних палеогеографических реконструкций, с конца плиоцена на Камчатке прослеживаются следы как минимум трех масштабных оледенений (первое из которых было полупокровным, а последующие – горно-долинными), а также трех глобальных океанических регрессий–трансгрессий (Глушкова, 1986; Гросвальд, 1999, 2009; Леонов, Кобренков, 2003; Elias, Brigham-Grette, 2013; Slobodin et al., 2017) (рис. 5.9). В результате этих оледенений и колебаний уровня моря происходили неоднократные изменения береговой линии, объединение и переформирование бассейнов и устьев рек, образовывались вершинные и боковые перехваты в приводораздельных районах речных систем, возникали переливания рек в сторону тектонически обусловленных наклонов отдельных участков межгорных впадин и т.п. (Баранова и др., 1968; Ананьев и др., 1984; Наумов и др., 1990; Черешнев, 1986а, 1996а, 1998; Марченко, 2024;

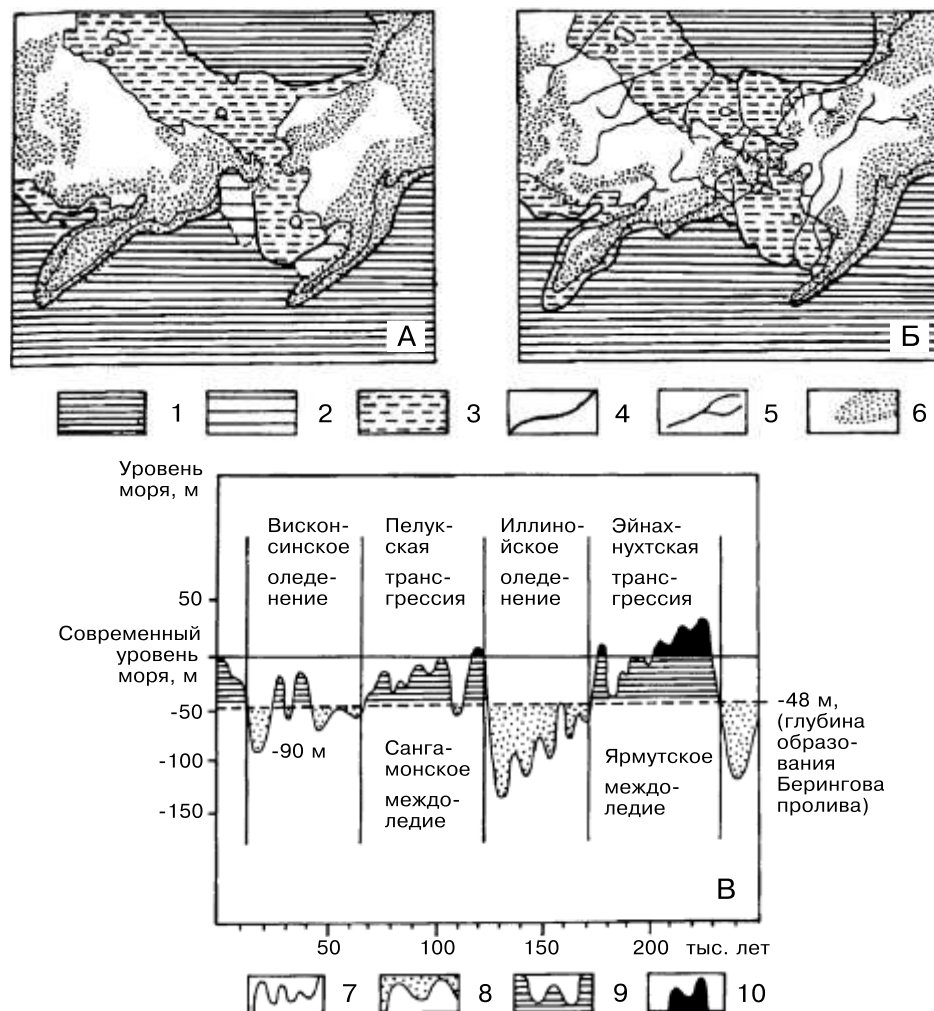


Рис. 5.9. Топография и гидрография приберингийских территорий (включая п-ов Камчатка) в периоды Иллиноийского (средний плейстоцен) (А) и Висконсинского (поздний плейстоцен) (Б) оледенений, а также кривая изменения уровня моря в районах приберингийских территорий за последние 250 тыс. лет (В) (по Хопкинс, 1976). Условные обозначения: 1 – море; 2 – морские мелководья; 3 – шельф; 4 – граница шельфа; 5 – речная сеть; 6 – ледники; 7 – изменение уровня моря; 8 – периоды существования Берингийской суши; 9 – трансгрессии моря после образования Берингова пролива; 10 – трансгрессии, превышающие современный уровень моря (Черешнев, 1996а).

Lambeck et al., 2002). Кроме этого, изменялась площадь шельфовой зоны и эпизодически возникали участки сильного распреснения у морского побережья в результате таяния ледников (Линдберг, 1955; 1972). Очевидно, что под воздействием указанных внешних факторов, происходили изменения в составе прибрежно-морских и эстуарных ихтиоценов, а также создавались и разрушались возможные водные пути, необходимые для расселения пресноводных и анадромных рыб во внутренних водоемах полуострова. При этом, нового затопления перешейка, соединяющего Камчатку с материком, и превращения ее снова в остров, больше уже никогда не происходило. Об этом свидетельствует анализ геологического строения восточной всхолмленной части Паропольского дола, где были обнаружены только ледниковые отложения плейстоцена, но не морские отложения (Мелекесцев, 1974).

По существующим сейчас представлениям, комплекс пресноводных рыб, которые уже могли заселить реки и озера северной части Камчатки до среднего плейстоцена, полностью исчез в процессе лимитирующего воздействия серии последних оледенений, первое из которых началось примерно ~700–600 тыс. л.н. и на Камчатке приобрело, вероятно, черты полупокровного (Брайцева и др., 1968; Черешнев, 1996а; Гросвальд, 1999, 2009; Flint, 2008). Уровень моря в тот период упал более чем на 200 м, а береговая линия у побережья местами отступила от современной на расстояние свыше 100 км (Гросвальд, 1983). В таких условиях должна была осушиться значительная часть Карагинского залива в районе пр. Литке, а также Пенжинская губа с частью зал. Шелихова. Охотское и Японское моря при этом могли превратиться в опресненные, полужамкнутые водоемы с озерно-речной сетью на осушенных шельфах (Линдберг, 1955, 1972; Черешнев, 1996а; Kobayashi, Takano, 2001) (рис. 5.10–5.11). На юге Камчатки в тот же геологический период шел процесс ее соединения с северными Курильскими о-вами Шумшу и Парамушир, ставший возможным в результате осушения мелководных проливов. Первым самостоятельным островом Курильской гряды все это время оставался о. Онекотан, отделенный от палео-Камчатки проливом шириной не более 45 км (современная ширина 54 км) (Камчатка..., 1974; Сметанин, Демидов, 2007; Есин, Маркевич, 2017).

Последующие два оледенения на Камчатке были менее мощными и имели горно-долинный характер. Так, во время Самаровско–Тазовского (Иллинойского) оледенения, начавшегося примерно ~185 тыс. л.н., ледники далеко стекали с хребтов по крупным долинам, достигая морских берегов. Незамерзающими сохранялись р. Камчатка и крупные водотоки арктического стока и Анадырско-Пенжинской низменности (Кириллов и др., 2008). В Казанцевское (Сангамонское) межледниковье (~130–100 тыс. л.н.) произошла новая вспышка вулканизма, обусловленная сводно-глыбовым поднятием водораздельного хребта Камчатки и Корякии. В это время сформировался современный расчлененный горный рельеф территории (Геология СССР, 1964; Мелекесцев, 1974; Сметанин, Демидов, 2007).

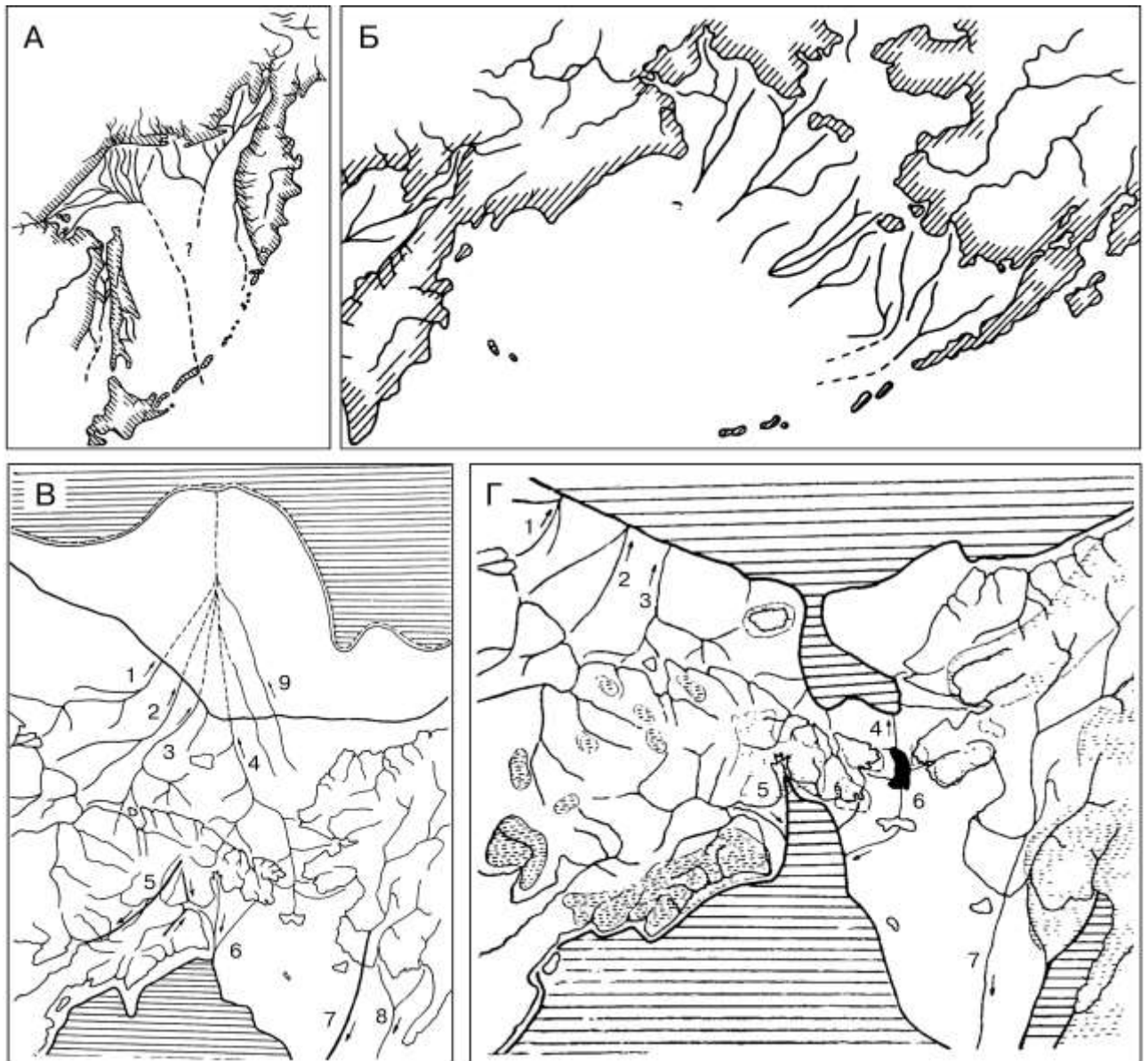


Рис. 5.10. Схема расположения предполагаемых подводных долин палео-Амура на дне Охотского (А) и палео-Юкона на дне Берингова (Б) морей (по Линдбергу, 1972), а также топография и гидрография Берингии в среднем плиоцене (В) и в период оледенений в среднем и позднем плейстоцене при уровне моря $-55-60$ м (Г) (по Черешневу, 1986а). Условные обозначения на рис. В–Г: современная речная сеть и затопленные речные палеодолины изображены сплошными линиями, гипотетическая речная сеть на чукотском аваншельфе – пунктирными линиями, море – прямой штриховкой, ледники – пунктирной штриховкой; стрелками показано направление стока; в Полярном бассейне море находится у границ чукотского аваншельфа, в Тихоокеанском – у границ современного шельфа; 1 – палео-Индигирка, 2 – палео-Алазея, 3 – палео-Колыма, 4 – палео-Хоуп, 5 – палео-Анадырь, 6 – речная палеосистема шельфа Анадырского залива, 7 – палео-Юкон, 8 – палео-Кускоквим, 9 – оз. Мерклина.

Последнее оледенение в Северном Полушарии началось примерно ~ 100 тыс. л.н. и по современным представлениям состояло из двух основных ледниковых максимумов: Зырянского (Ранневисконсинского; $\sim 80-60$ тыс. л.н.) и Сартанского (Поздневисконсинского; $\sim 20-18$ тыс. л.н.), разделенных Каргинским межледниковьем (Галанин, 2012; Глушкова, Смирнов, 2021; Slobodin et al., 2017). В целом эти оледенения были менее мощными, чем все предыдущие, тем не менее, в отдельных районах Северной Азии их площадь была довольно значительной

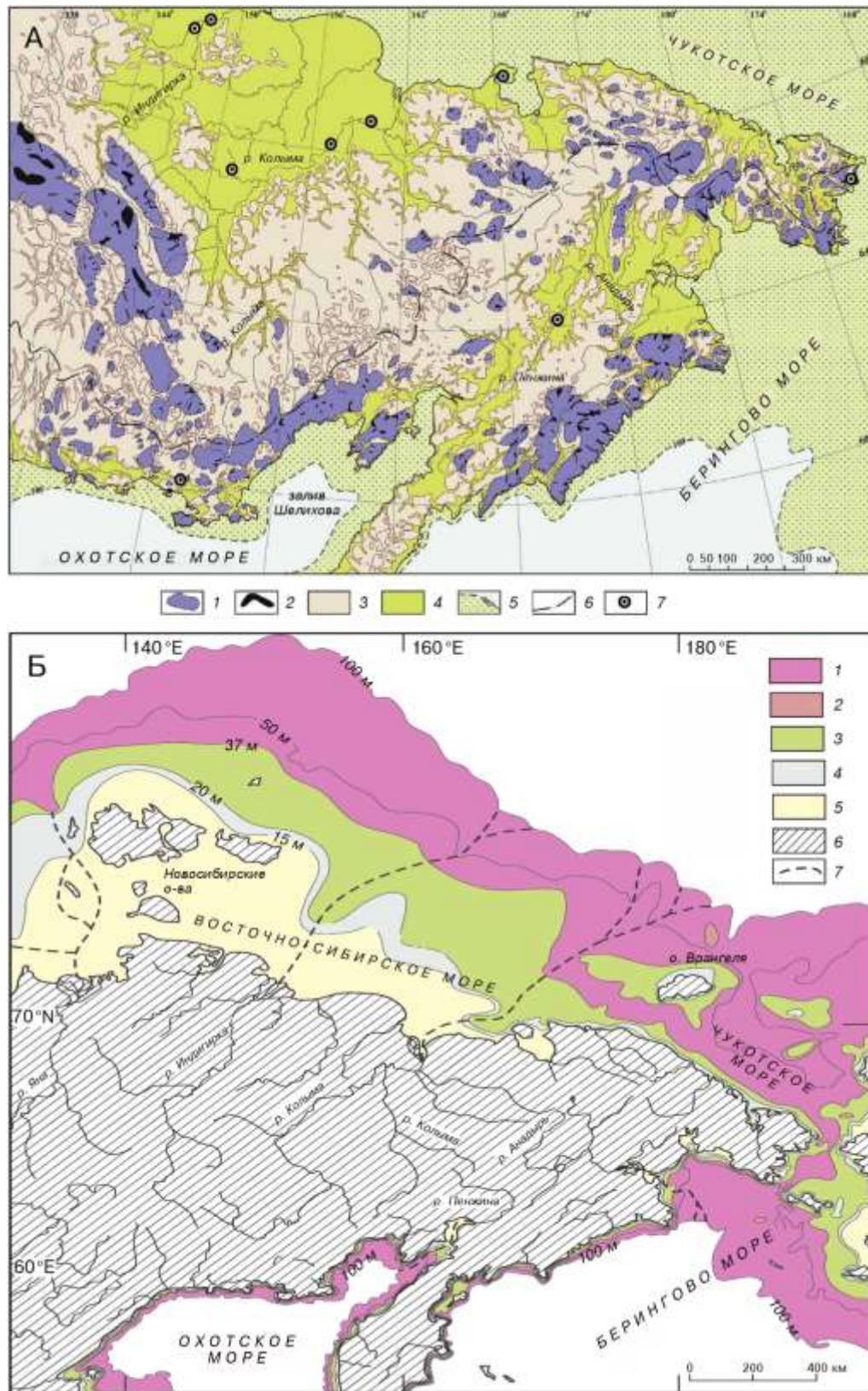


Рис. 5.11. Палеогеографическая схема последнего (Сартанского) ледникового максимума (20–18 тыс. л.н.; А), а также карта изменений уровня моря на Северо-Востоке Азии (18–8,5 тыс. л.н.; Б). Условные обозначения на рис. А: 1 – участки оледенений в горных хребтах; 2 – крупнейшие ледники; 3 – горы и предгорья (>200 м над уровнем моря); 4 – равнины и низменности (<200 м над уровнем моря); 5 – граница возникшего шельфа; 6 – главный водораздел между Тихоокеанским и Арктическим бассейнами; 7 – местонахождения мамонтовой фауны. Обозначения понижений уровня моря на рис. Б: 1 – 100 м (18 тыс. л.н.); 2 – 50 м (15 тыс. л.н.); 3 – 37 м (12 тыс. л.н.); 4 – 20 м (10 тыс. л.н.); 5 – 15 м (8,5 тыс. л.н.); 6 – современная суша; 7 – палеореки (адаптировано из Slobodin et al., 2017).

(Glushkova, 2011). На Камчатке эти оледенения носили горно-долинный характер и ледниками была покрыта только часть горных районов полуострова (Леонов, Кобренков, 2003). На прибрежные равнины ледники выходили лишь в районе Корякского побережья (Брайцева и др., 1968; Мелекесцев, 1974; Glushkova, 2011; Elias, Brigham-Grette, 2013) (рис. 5.11–А). Во время Сартанского ледникового максимума уровень Мирового океана понизился на 100–110 м, что вновь привело к обнажению обширных участков шельфов. Так, на арктическом побережье Берингии море отступило примерно на ~1000 км от современной линии побережья. У берегов северной Камчатки ширина обнаженного шельфа, как правило, не превышала ~40–60 км (Glushkova, 2011; Slobodin et al., 2017) (рис. 5.10, 5.11–Б).

Вполне вероятно, что в процессе последних оледенений, пресноводные рыбы, которые уже смогли заселить п-ов Камчатка до их начала, выжили только в немногих рефугиумах на северо-востоке региона, в водоемах Срединного хребта, а также в бассейнах рек Центрально-Камчатской низменности (Черешнев, 1996а, 1998; Атлас-определитель..., 2015). При этом сохраняющиеся на севере ледники мешали расселению новых видов пресноводных жилых рыб с материка на п-ов Камчатка (Черешнев, 1996а, Есин, Маркевич, 2017). Основные миграции этих рыб в камчатские реки могли происходить во время морских регрессий, когда на северо-западе региона осушались значительные участки шельфа в районе Пенжинской губы и зал. Шелихова (рис. 5.10–5.11). Считается, что в такие периоды целый ряд материковых рек (включая Парень и Кенгевэем), камчатских рек (возможно, вплоть до р. Лесная), а также бассейны рр. Пенжина и Таловка объединялись в единую крупную речную систему (палео-Пенжину) (Куренков, 1965; Линдберг, 1955, 1972; Черешнев, 1996а). До конца плейстоцена все указанные реки совместно с р. Анадырь образовывали единую колоссальную Анадырско-Пенжинскую речную сеть, в состав которой входили также притоки верхнего течения р. Яна (в настоящее время впадает в море Лаптевых) и р. Тауй (впадает в Тауйскую губу Охотского моря) (Баранова и др., 1968; Линдберг, 1972; Берингия..., 1976; Черешнев, 1996а) (рис. 5.10–А). На шельфе Северо-Восточной Камчатки предполагалось существование примерно в тот же геологический период другой крупной палеоречной системы (так называемой, Правывенки), по своим масштабам сопоставимой с р. Камчатка, в состав которой могли входить все современные реки на участке побережья от р. Карага до р. Вывенка (Куренков, 1965; Черешнев, 1996а). Именно наличием в прошлом этих двух крупнейших палеоречных систем сейчас принято объяснять основное расселение пресноводных жилых рыб с материка на п-ов Камчатка, происходившее в межледниковые периоды (Куренков, 1965; Линдберг, 1972; Черешнев, 1996а; 1998; Есин, Маркевич, 2017).

Во время глобального потепления, которое началось на Северо-Востоке Азии в начале голоцена, климат Камчатки характеризовался значительными флуктуациями (Хотинский, 1977; Соломина, 1999; Andrén et al., 2015; Klimaschewski et al., 2015). Так, за последние 10 тыс. л. вы-

деляется до трех сравнительно коротких периодов значительного похолодания, которые датируются временем ~8,5 (Brooks et al., 2015) (по другим данным, ~6,8) (Barr, Solomina, 2015), ~4,2 (наиболее сильное похолодание голоцена) и ~1,9–0,7 тыс. л.н. (т.н. малый ледниковый период). В такие периоды ледники могли продвигаться на многие километры вниз по речным долинам (Hoff et al., 2015; Klimaschewski et al., 2015). Современный уровень моря в регионе установился примерно ~3–4 тыс. л.н., причем подъем вод последней трансгрессии был относительно медленный – ~6 м за 1 тыс. л. (Хопкинс, 1976; Черешнев, 1996а, 1998; Глушкова, Смирнов, 2021) (рис. 5.9).

Предполагается, что в голоцене расселение пресноводных жилых рыб по территории региона с большой вероятностью могло осуществляться через низменные водораздельные пространства с цепями тундровых озер, расположенных в верховьях р. Ваега (бассейн р. Анадырь) и р. Белая (левый приток р. Пенжина), и далее на юго-запад через низменные водоразделы рек, впадающих в Пенжинскую губу Охотского моря (рр. Пенжина, Таловка, Куйнвиваям, Уйвинвиваям и Рекинники). По сходным водным путям пресноводные рыбы могли распространяться также между реками Западного и Восточного побережья Камчатки (например, Таловка и Вывенка; Рекинники и Анапка), а также между отдельными речными системами, верховья которых расположены в пределах Центрально-Камчатской депрессии (Ука, Озерная Восточная, Камчатка и Большая) (Куренков, 1965; Черешнев, 1996а). На Северо-Востоке Камчатки пресноводная связь могла возникать в моменты окончания ледниковых периодов в результате появления цепей перигляциальных ледниковых озер и спиллвеев в районе Корякского нагорья. Так, наибольшее число таких водоемов до сих пор сохранилось на водоразделах между истоками р. Пенжины и реками Арктического бассейна (Омолон и Олой), а также между истоками р. Белая и реками Берингийского стока (Пахача, Апука и Хатырка) (Есин, Маркевич, 2017; Коваль и др., 2018б).

В качестве еще одного из вероятных путей расселения пресноводных эвригалинных рыб между реками Северо-Восточной Камчатки в голоцене, указывается также возможность их миграции из одного речного бассейна в другой через опресненные прибрежные участки моря, образовавшиеся в результате морских трансгрессий при таянии ледников (Егорова, 1989) (рис. 5.10–5.11). Считается, что в такие периоды район пр. Литке и частично Карагинский залив могли превращаться в распресненный полузамкнутый водоем, через который осуществлялась связь между отдельными речными системами, расположенными в Корфо-Карагинском р-не Берингова моря (Линдберг, 1972; Черешнев, 1996а) (рис. 5.12).

В целом, переформирование речной сети и прибрежных районов на севере п-ова Камчатка под действием оледенений и морских регрессий–трансгрессий, а также сложный горный характер этой территории, послужили серьезными географическими барьерами для свободного

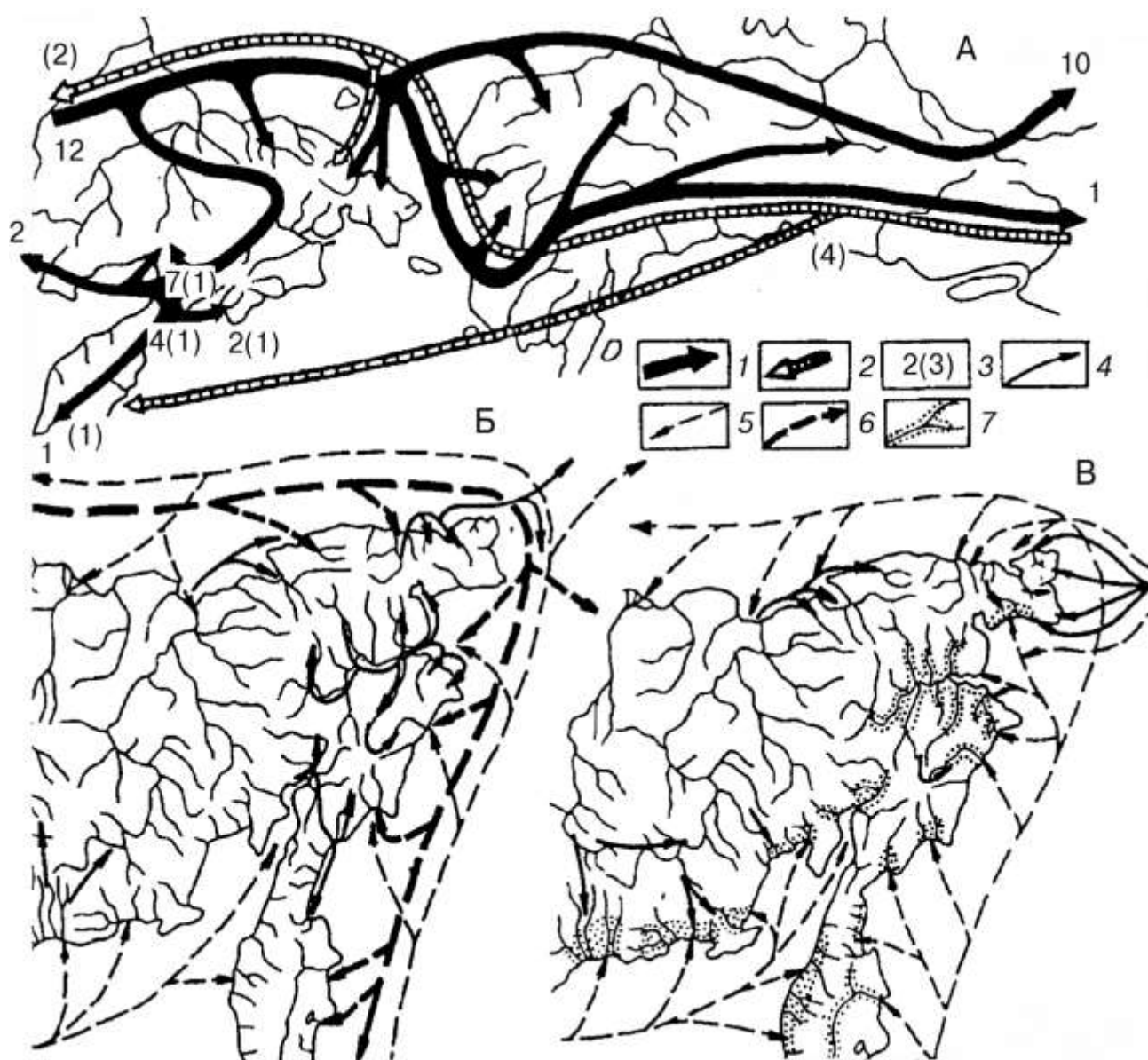


Рис. 5.12. Гипотетические пути расселения пресноводных рыб в водоемах приберингийских территорий и Северо-Востока России (А – середина-конец плиоцена; Б – ранний плейстоцен; В – средний-поздний плейстоцен, голоцен). Условные обозначения в легенде: 1 – расселение из Азии; 2 – расселение из Америки; 3 – предполагаемое количество вселенцев (американские по происхождению таксоны приведены в скобках); 4 – расселение между смежными речными бассейнами по перехватам верховьев или при слиянии на осушенном шельфе; 5, 6 – расселение по опресненным побережьям и морским акваториям (для эвригалинных рыб); 7 – основные районы воспроизводства проходных лососевых и корюшковых рыб (Черешнев, 1996а).

расселения пресноводных жилых рыб с материка на полуостров в постплейстоценовую эпоху (Черешнев, 1996а, 1998). В результате, заселение внутренних водоемов Камчатки всегда происходило, преимущественно, из моря за счет анадромных видов рыб (рис. 5.12), которые связаны с пресными водами в важнейший период их жизни – во время размножения (Куренков, 1965; 1984; Черешнев, 1986, 1996; Атлас-определитель..., 2015). Поэтому для ихтиофауны пресных вод этого региона характерны «островные» черты, и она сформирована, главным образом, эвригалинными лососевыми рыбами, а также их пресноводными дериватами (Линдберг, 1955; 1972;

Куренков, 1965, 1984; Черешнев, 1996а, 1998; Атлас-определитель..., 2015). Причем общее похолодание, которое произошло на северо-востоке Азии во второй половине плейстоцена, очевидно, способствовало расцвету именно этой группы холодолюбивых и эврибионтных рыб. Можно предположить, что интенсивное формо- и видообразование у лососевых сопровождалось увеличением общей численности популяций и активным расселением в поисках свободных экологических ниш и пищевых ресурсов в межледниковые эпохи (Черешнев, 1996а; Животовский, 2015; 2015а; Есин, Маркевич, 2017). Наиболее интенсивно этот процесс начался в водоемах Крайнего Севера с момента повышения температуры в результате отступления ледников в конце плейстоцена – начале голоцена ~12–10 тыс. л.н. (Milner, 1987; Pielou, 1991). Холодоустойчивые анадромные рыбы были заранее адаптированы к использованию ставших доступными новых мест обитания. Эта устойчивость позволила им жить у границ бореальных ледниковых покровов, на какой бы широте они ни находились (McDowall, 2008). Кроме того, анадромность позволяла этим рыбам легко достигать новых мест обитания, которые становились доступными по мере улучшения климата, путем миграции через устья рек и морские акватории. Им не нужно было зависеть от трансформации пресноводных систем, возникающих в результате геоморфологических изменений ландшафта. Все эти процессы широко обсуждались для бореальных широт как Тихого, так и Атлантического океанов (Никольский, 1980; Мина, 1986; Савваитова, 1989; Черешнев, 1996а, 1998; Есин, Маркевич, 2017; Myers, 1953; Black et al., 1986; Lindsey, McPhail, 1986; McDowall, 1988, 1996, 1999, 2008; Bernatchez, Wilson 1998; Hendry et al., 2004; Kinnison, Hendry 2004; Ferguson, 2006; Griffiths, 2006; Trout..., 2019; и др.). Большая часть таких обсуждений была посвящена лососевым рыбам сем. Salmonidae, хотя очевидно, что аналогичные принципы могут быть применимы и к другим таксономическим группам анадромных рыб, которые составляют основу численности в северных реках, включая п-ов Камчатка (например, сем. Osmeridae и Gasterosteidae) (Клюканов, 1977; McDowall, 1997, 1999а). Границы ареалов популяций этих рыб могли смещаться на север или юг по мере потепления и похолодания климата, занимая отдельные реки вдоль континентальных берегов быстро адаптируясь к изменению температурного режима в местах обитания путем расселения через эстуарии и прибрежные моря (McDowall, 1988, 1997, 1999а, 2008).

В результате своей исторической экспансии, анадромные рыбы смогли освоить практически все реки и водоемы Камчатского края, причем многие из них (особенно представители сем. Salmonidae) благодаря своей чрезвычайной биологической изменчивости и экологической пластичности, послужили основой для дальнейшей эволюции и появления во внутренних водоемах региона новых вторичнопресноводных (по классификации Д. Майерса, см. разд. 1.9) видов и экологических форм, которые не встречаются в других районах мира (Савваитова, 1989; Есин, Маркевич, 2017). В то время как у тихоокеанских лососей р. *Oncorhynchus* в процессе эволюции развивалась строгая моноцикличность (т.е. единократный нерест и последующая гибель) и уси-

ливались дальние миграции в высокопродуктивные воды северной части Пацифики, тихоокеанские форели р. *Parasalmo* и гольцы *Salvelinus* эволюционировали в сторону большей адаптации к гетерогенной среде пресноводных бассейнов (Черешнев, 1996а, 1998; Есин, 2024) (рис. 5.13). В силу этого у них возникла полицикличность (многократный нерест) и образовались многочисленные пресноводные подвиды и популяции, интенсивно осваивающие различные экологические ниши рек и озер (Павлов и др., 2001; Животовский, 2015; Есин, Маркевич, 2017; Есин, 2024; Schultz, McCormick, 2013). Обособление жилых форм и популяций лососевых рыб от проходных происходило независимо в каждом конкретном озере или речном бассейне, а их специализация шла в уникальном направлении (Есин, 2024). В результате сейчас эндемизм в ихтиофауне Камчатки проявляется, главным образом, на уровне локальных озерных популяций некоторых видов тихоокеанских лососей (например, нерки и кижуча), а также в составе нескольких полнокомплексных видов (групп) мальмоидных гольцов, поскольку здесь совместно обитают несколько узкоареальных эндемиков из близкородственных полиморфных таксонов, имеющих разное происхождение: берингийское, арктическое и тихоокеанское (Викторовский, 1978; Глубоковский, Черешнев, 1981; Савваитова, 1989; Глубоковский, 1995; Черешнев, 1996а, 1998; Есин, Маркевич, 2017; Есин, 2024) (рис. 5.13).

Таким образом, п-ов Камчатка представляет очень молодой в геологическом отношении регион, а мозаика биологического разнообразия его ихтиофауны все еще продолжает формироваться. В современный период эта территория является важной составной частью Палеоарктической области Берингийского сектора Голарктики, где в недавнем геологическом прошлом (особенно в последний четвертичный период), происходили значительные палео- и биогеографические события (Черешнев, 1986а; 1996; Кафанов, Кудряшов, 2000; Сметанин, Демидов, 2007; Ерман, 1953). Так, неоднократное образование сухопутного перешейка в районе Берингова пролива, на длительный период объединившего Евразию и Северную Америку в единый суперконтинент (см. рис. 5.3), во многом определило историческое развитие и современный облик флоры и фауны (включая фауну рыб) всего Северного Полушария. С одной стороны, Берингийский барьер долгое время служил географической преградой для взаимного обмена морской биотой между водами Северной Атлантики, Арктики и Тихого океана, а с другой – своеобразным «мостом», по которому наземные и пресноводные организмы расселялись между азиатским и североамериканским континентами (Кожевников, Железнов-Чукотский, 1995; Черешнев, 1986; 1986а; Есин, Маркевич, 2017) (рис. 5.12). Данный регион сыграл важнейшую роль в формировании морской умеренно-холодной ихтиофауны, поскольку являлся составной частью одного из крупнейших мировых центров происхождения и расселения бореальных морских рыб в пределах континентального шельфа (Световидов, 1948, 1952; Шмидт, 1948, 1950; Строганов, 2020; Строганов и др., 2024; Briggs, 1995, 2003). Внутренние водоемы п-ова Камчатка служили одним из центров эволюционного развития лососевых рыб, поэтому в этом регионе сейчас

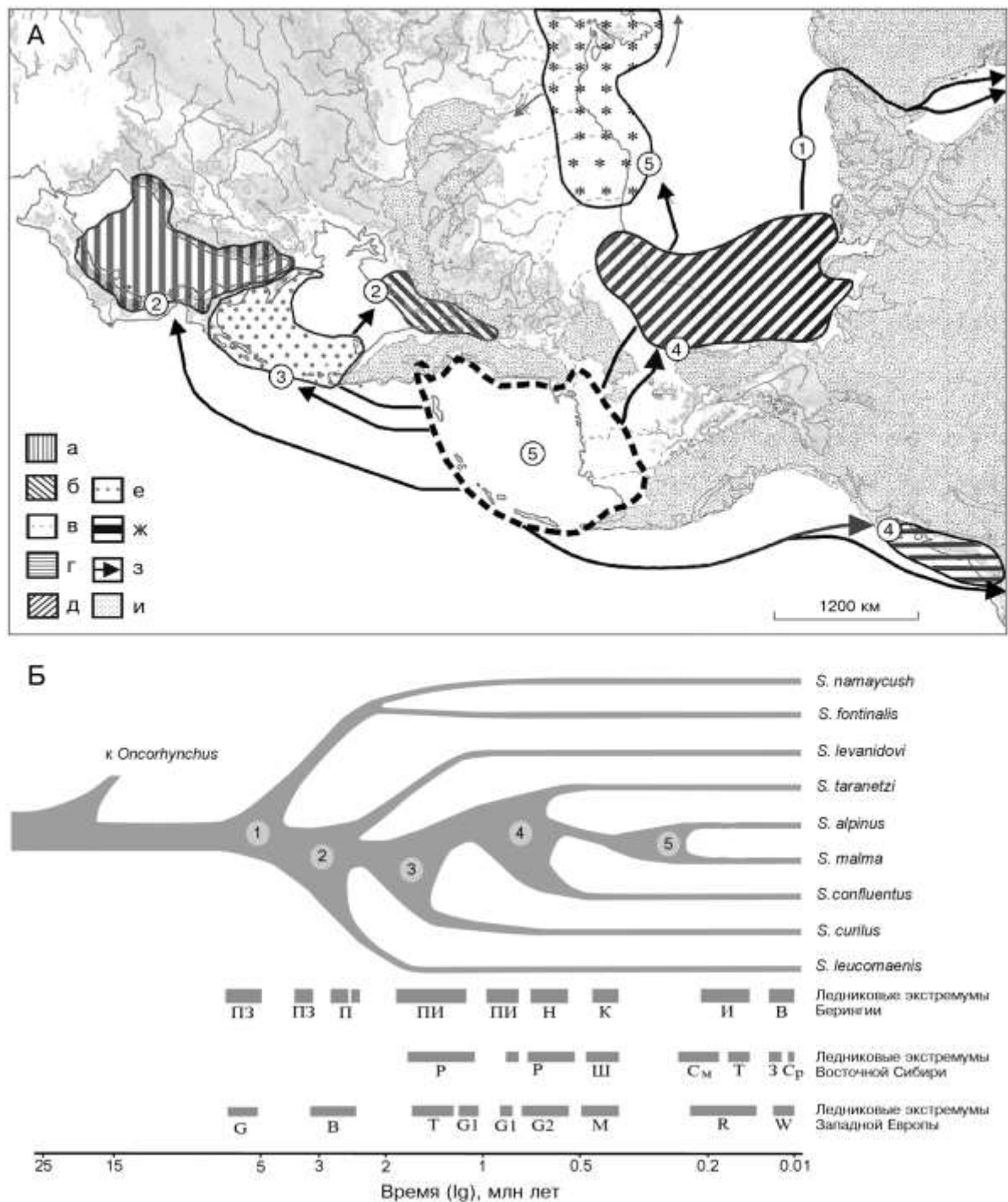


Рис. 5.13. Карта-схема гипотетических центров происхождения (А) и дендрограмма потенциальной эволюционной дивергенции (Б) гольцов *Salvelinus* (Условные обозначения на рисунке А. Центры исторической эволюционной радиации основных филогенетических групп в границах рассматриваемого сектора Голарктики: а – *S. leucomaenis*, б – *S. levanidovi*, в – *S. curilus*, г – *S. confluentus*, д – *S. taranetzi* sensu lato, е – *S. alpinus*, ж – *S. malma* (з); стрелки, указывающие на сектора вне карты, а именно к атлантическому водосбору в Америке (1: *S. fontinalis* + *S. namaycush*), к югу Британской Колумбии и водосбору Берегового хребта (4: *S. confluentus*), в бассейн Северной Атлантики (5: *S. alpinus*); береговая линия (уровень моря –100 м от современного) и положение ледников (и) приведены по Kaufman et al. (2011) и Barr, Clark (2012). Условные обозначения на рисунке Б. Примерные даты периодов похолодания в Берингии: ПЗ – Пре-зандкийский, П – Пьячензский, ПИ, Н и К – Пре-иллинойские, И – Иллинойский, В – Висконсинский; в Восточной Сибири: Р – Ранне-шайтанский и Тильтимский, Ш – Шайтанский, См – Самарский, Т – Тазовский, З – Зырянский, Ср – Сарпанский; в Западной Европе: Г – Жильбер, В – Бибер, Т – Тиглиан, G1 – Гюнц 1, G2 – Гюнц 2, М – Миндель, Р – Рисс, В – Вюрм. Номера 1–5 на рисунках указаны этапы дивергенции) (по Esin, Markevich, 2018).

наблюдается их максимальное биологическое разнообразие (включая, большое количество вторичнопресноводных форм и популяций) (Атлас-определитель, 2015; Красная книга..., 2018). Пресноводные жилые рыбы Камчатского края различаются по возрасту происхождения и географии, биологическим и экологическим особенностям. Здесь много эндемиков разного таксономического ранга (в особенности из группы лососевых рыб), а также редких видов, у которых на этой территории расположены краевые участки ареалов (Есин, Маркевич, 2017; Коваль и др., 2015б; 2018б). Поэтому изучение зоогеографии рыб Камчатки представляет чрезвычайный интерес для мировых эволюционных и биогеографических исследований (Черешнев, 1986а, б, 1990, 1992а, б, 1996, 1998; Есин, Маркевич, 2017; Есин, 2024).

5.2. Общая зоогеографическая характеристика современной ихтиофауны Камчатки

Если обобщить имеющиеся в настоящее время данные о современном биологическом разнообразии ихтиофауны Камчатки и прилегающих к ней морских акваторий, можно сделать вывод, что она достаточно богата и разнообразна и включает более 500 видов и подвидов рыбообразных и рыб. Ее до сих пор формируют, главным образом, нативные рыбы, из которых пока только три пресноводных вида (карась, сазан, и сибирский усатый голец *Barbatula toni* (Dybowski, 1869)²⁷; т.е. суммарно лишь ~0,5% от общего числа всех видов рыб) являются чужеродными. Наиболее богата морская ихтиофауна Камчатки, которая насчитывает как минимум ~480 видов (93%) (рис. 5.14). Рыбное население пресных вод региона на порядок ниже и включает по разным оценкам не более 35 видов или подвидов (7%), из них большая часть – это анадромные эвригалинные рыбы или их пресноводные дериваты (главным образом, сем. Salmonidae), которые преобладают во внутренних водоемах региона. В камчатских эстуариях всего были отмечены 1 вид круглоротых и до 99 видов рыб (~20%) разных экологических групп (включая морские, анадромные и пресноводные виды) (см. табл. 4.1). Из них только 60 видов (12%), относящиеся к 44 родам и 23 семействам, можно считать собственно эстуарной ихтиофауной региона (см. табл. 4.2). Причем от этого числа рыб только половина (30 видов, или ~6%) встречается в устьях рек в достаточно массовом количестве, и поэтому формирует основу биологического разнообразия ихтиофауны эстуариев Камчатки в региональном масштабе (рис. 5.14). В настоящем разделе представлена краткая зоогеографическая характеристика и рассмотрены основные экологические факторы формирования современной ихтиофауны Камчатки отдельно для вышеуказанных экологических групп рыб.

²⁷ – Из указанных рыб только карась и сазан отмечены в камчатских эстуариях (см. разд. 4.2). Сибирский усатый голец – это типично пресноводная жилая рыба, которая, по имеющимся сейчас данным, населяет притоки среднего течения р. Камчатки, а в эстуарии этой реки пока не отмечена. Пути интродукции этого вида на п-ов Камчатка до сих пор не известны. Предполагается, что его икра или молодь могли попасть на полуостров вместе с сазаном при его акклиматизации в бассейне р. Камчатка в 1955–1970 гг. (подробнее см. разд. 5.4.4).

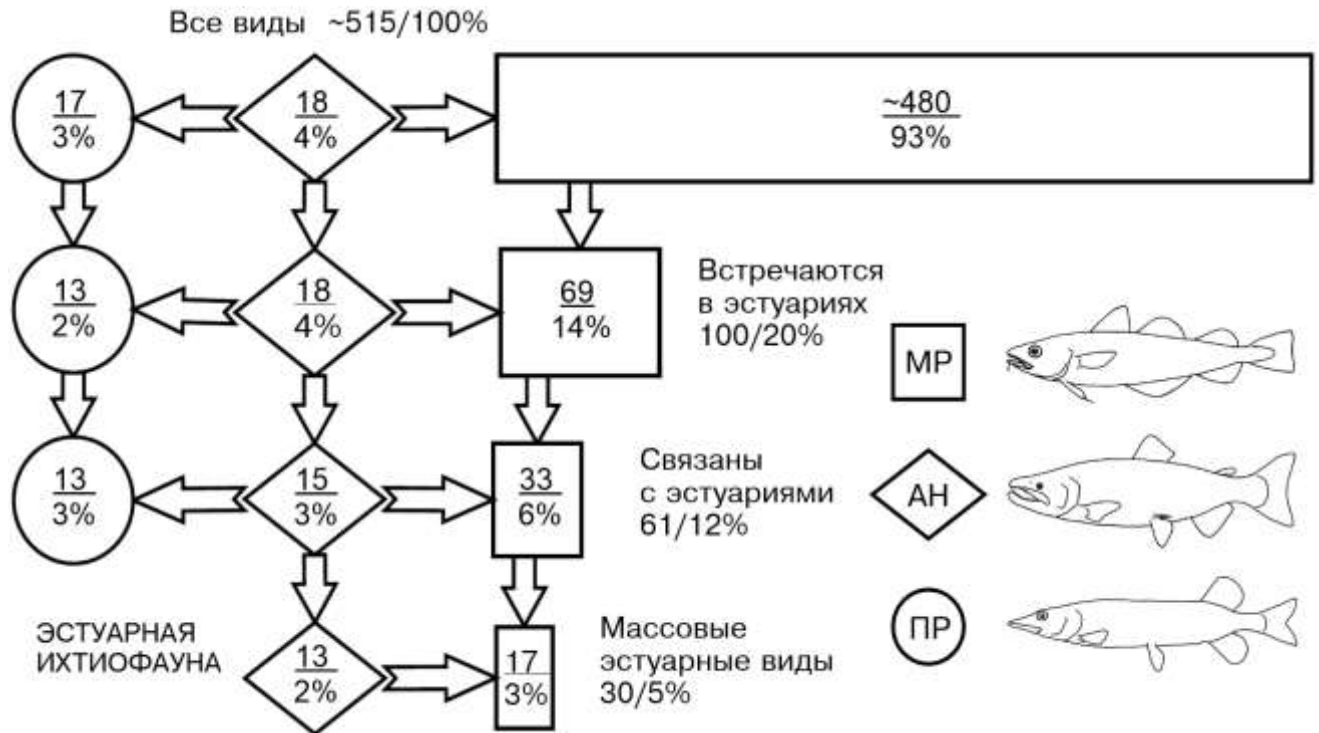


Рис. 5.14. Обобщенная структура видового разнообразия ихтиофауны Камчатки в контексте рыбного населения эстуариев (Условные обозначения: МР – морские; АН – анадромные; ПР – пресноводные; доля в % рассчитана от общего числа всех видов рыб $n=515$).

5.2.1. Морские рыбы. Теоретические аспекты формирования морской ихтиофауны, а также роль основных океанографических факторов, определяющих распространение морских рыб на континентальном шельфе Камчатки, детально рассмотрены во множестве обобщающих работ (Солдатов, Линдберг, 1930; Андрияшев, 1939; 1954; Виноградов, 1947; 1949б; Шмидт, 1948, 1950; Федоров, 1973; Борец, 1997; Датский, Андронов, 2007; Дьяков, 2011; 2024; Иванов, Суханов, 2015; Датский, 2016; Григорьев, Седова, 2020; Строганов, 2020; Токранов, 2020б; Шунтов, 2022; и др.) (рис. 5.15). На основании результатов данных исследований было выполнено зоогеографическое районирование прикамчатских вод по составу морских рыб (включая отдельные систематические или экологические группы). Эти результаты могут различаться в деталях, но, в целом, они выявили следующие закономерности.

Биологическое разнообразие морской ихтиофауны камчатского шельфа (как минимум ~480 видов рыб) определяется факторами, общими для всех дальневосточных морей (Шунтов, 2022). Из океанографических факторов – это, прежде всего, температурные условия, а также морфология шельфовой зоны и широкомасштабная циркуляция вод, которые во многом обеспечивают возможности адаптаций морских рыб к среде обитания и их расселения (как на ранних стадиях развития, так и взрослых особей) в пределах континентального шельфа (Шмидт, 1950; Никольский, 1980; Микулин, 2003; Иванов, Суханов, 2015; Абросимова и др., 2020; Григорьев, Седова, 2020; Briggs, 1974; 1995; Briggs, Bowen, 2012). К основным биотическим

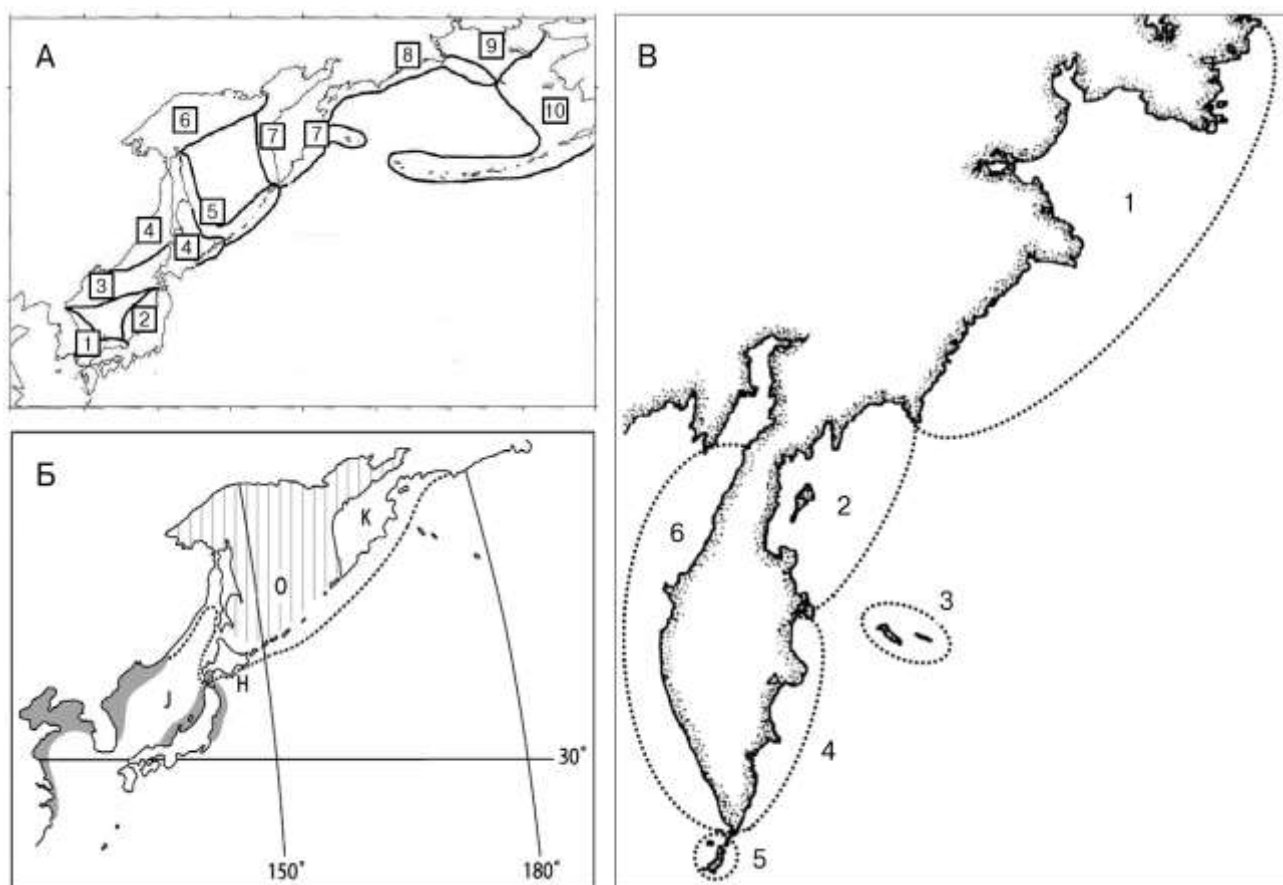
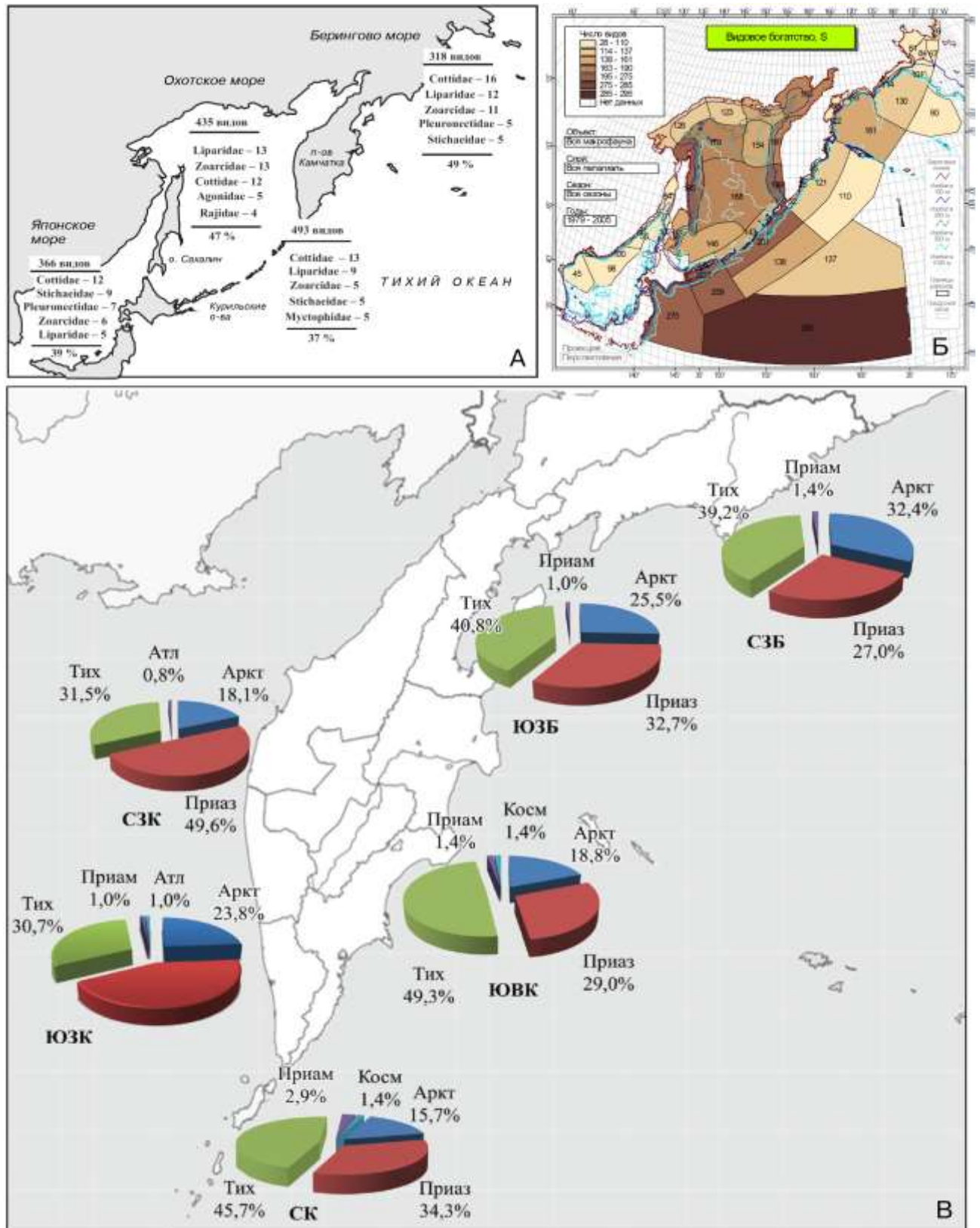


Рис. 5.15. Некоторые примеры зоогеографического районирования дальневосточных морей (включая воды, прилегающие к Камчатке) по фауне морских рыб: А – районирование по составу камбалообразных рыб (Дьяков, 2011); зоогеографические районы, прилегающие к Камчатке: 5 – Сахалино-Курильский; 7 – Камчатский; 8 – Западно-беринговоморский; Б – провинции северо-западной части Тихого океана, выделенные по составу морских рыб (Briggs, Bowen, 2012); согласно данной схеме, воды, прилегающие к Камчатке, относятся к Охотской провинции (О), а также к Курильской провинции, которая простирается через тихоокеанскую часть п-ова Камчатка (К) до южной оконечности о. Хоккайдо (Н) и Японского (J) моря; В – границы участков литоральной зоны прикамчатских вод и северо-западной части Берингова моря, выделенные на основании видового состава литоральных рыб (Токранов, 2020б); 1 – северо-западная часть Берингова моря от Берингова пролива до м. Олюторский; 2 – юго-западная часть Берингова моря от м. Олюторский до м. Африка; 3 – побережье Командорских о-вов; 4 – восточная Камчатка от м. Африка до м. Лопатка; 5 – северные Курильские о-ва от м. Лопатка на юг до 4-го Курильского пролива; 6 – западная Камчатка от м. Лопатка на север до Пенжинской губы.

факторам следует отнести биологические и экологические особенности рыб, которые определяют места их обитания (прежде всего, нагула и нереста), и, соответственно, – ареалы в море (Никольский, 1974а; Федоров и др., 2003; Фадеев, 2005; Дьяков, 2011).

Самые заметные различия по составу морских рыб наблюдаются между Охотским и Беринговым морями, что очевидно связано с их большей удаленностью друг от друга, а также географической изолированностью, по сравнению с тихоокеанскими водами Камчатки (Шейко, Федоров, 2000; Федоров и др., 2003; Дьяков, 2011; Парин и др., 2014; Шунтов, 2022) (рис. 5.16). Высоки также различия между северной частью Охотского и западной частью Берингова морей



(выше м. Олюторский) с другими, более южными, участками камчатского шельфа (Андрияшев, 1939, 1954; Шмидт, 1948; Федоров и др., 2003; Briggs, Bowen, 2012). В данном случае это обусловлено более суровым гидрологическим режимом указанных районов, которые по своим условиям близки к арктическим морям (см. разд. 3.3). Высокое видовое богатство морских рыб, обитающих у Юго-Восточной Камчатки, можно объяснить более мягким климатом, а также близостью к местам распространения низкобореальной фауны (см. рис. 5.3). Благодаря этому, в составе сообщества морских рыб в данном районе присутствует большое число южных видов (Шейко, Федоров, 2000; Иванов, Суханов, 2013; 2015; Шунтов, 2022).

Наиболее близкими по видовому составу фауны морских рыб можно считать следующие районы Камчатки: 1 – север Охотского моря и Западную Камчатку (Охотоморский бассейн); 2 – Восточную Камчатку и западную часть Берингова моря (Берингоморский бассейн); 3 – Южную и Восточную Камчатку с северными Курильскими о-вами (Тихоокеанский бассейн) (Шейко, Федоров, 2000; Григорьев, Седова, 2020; Токранов, 2020б). В то же время, несмотря на выявленные различия, общее сходство видового состава морской ихтиофауны во всех районах камчатского шельфа все же достаточно высокое (значение коэффициента фаунистической общности приближается к единице) (Григорьев, Седова, 2020) (рис. 5.16). Это обусловлено, прежде всего, присутствием в составе сообщества морских рыб большого числа эвритермных бореальных или арктически-бореальных видов рыб, ареалы которых не имеют разрывов и простираются вдоль всего побережья Камчатки (Шмидт, 1948; Шейко, Федоров, 2000; Федоров и др., 2003). Поэтому с точки зрения зоогеографии рыб, эту акваторию часто принято рассматривать как единый «камчатский» биографический район (Дьяков, 2011; Григорьев, Седова, 2020). Следует сказать, что для широких биогеографических исследований также принято использовать более масштабную схему районирования прикамчатских вод по составу флоры и фауны, на которой воды Юго-Восточной и Восточной Камчатки, а также западная часть Берингова моря, объединены в отдельный морской экорегион (рис. 5.17).

Несомненно, что на повсеместное распространение одних и тех же видов морских рыб (или, по крайней мере, их надвидовых таксонов и самых массовых представителей) на шельфе Камчатки существенное влияние оказывает его относительное единство, по сравнению с районами, где шельфовая зона разделена обширными водными пространствами с большими глубинами (Нессис, 1982; Кафанов, Кудряшов, 2000). Вторым важнейшим внешним фактором следует считать в целом схожие океанологические условия на различных участках камчатского шельфа (прежде всего, его термохалинные характеристики) (см. разд. 3.3.4). Указанная ситуация способствует тому, что между различными районами прикамчатских вод отсутствуют серьезные географические и экологические барьеры для распространения морских рыб и создаются благоприятные условия для свободного обмена ихтиофауной.

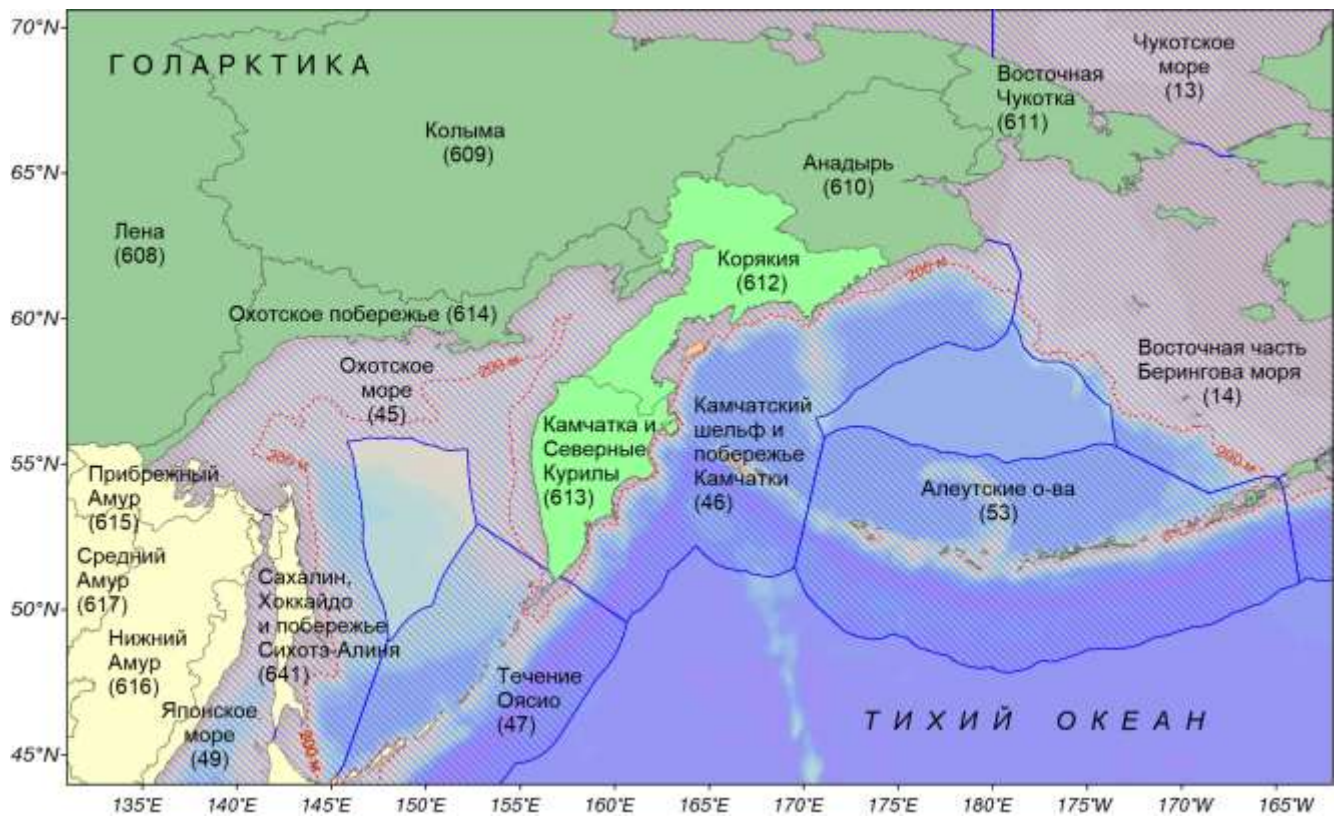


Рис. 5.17. Морские и пресноводные экорегионы, выделенные на континентальном шельфе в северо-западной части Тихого океана и на суше Дальнего Востока России (по данным из Spalding et al., 2007; Abell et al., 2008; источники ГИС-данных: www.marineregions.org; www.feow.org).

5.2.2. Анадромные рыбы. Благодаря важному эволюционному значению, а также исключительной роли для водных экосистем и экономики Дальнего Востока России, анадромные рыбы этого региона всегда были объектом всесторонних фундаментальных и прикладных рыбохозяйственных исследований (Гриценко, 2002; Животовский, 2022). Так, на Камчатке, широкомасштабное изучение этой группы рыб (прежде всего, наиболее ценных в промысловом отношении тихоокеанских лососей р. *Oncorhynchus*) насчитывает уже почти вековую историю, начиная с 30-х гг. прошлого века (Токранов, 2004а; Бугаев, 2025). В результате, достаточно детально были изучены основные черты их биологии и экологии как в пресноводный, так и морской периоды жизни, а также установлены границы ареалов отдельных видов и популяций во внутренних водоемах Камчатки и на акватории прилегающих морей и Тихого океана (рис. 5.18). Обсуждению этих вопросов посвящена обширная литература, включая множество крупных монографий. Из основных работ, которые помимо общей биологической информации по анадромным рыбам Камчатки, содержат также данные по их эволюции, филогенетическим связям, зоогеографии или популяционной структуре, следует упомянуть следующие публикации (Берг, 1948; Линдберг, 1955, 1972; Географическое..., 1955; Куренков, 1984; Викторский, 1976; Коновалов, 1980; Бирман, 1985; Савваитова, 1989; Зюганов, 1991; Бугаев, 1995, 2011; Глубоковский, 1995; Черешнев, 1996а, 1998; Василец, 2000; Шейко, Федоров, 2000; Павлов и

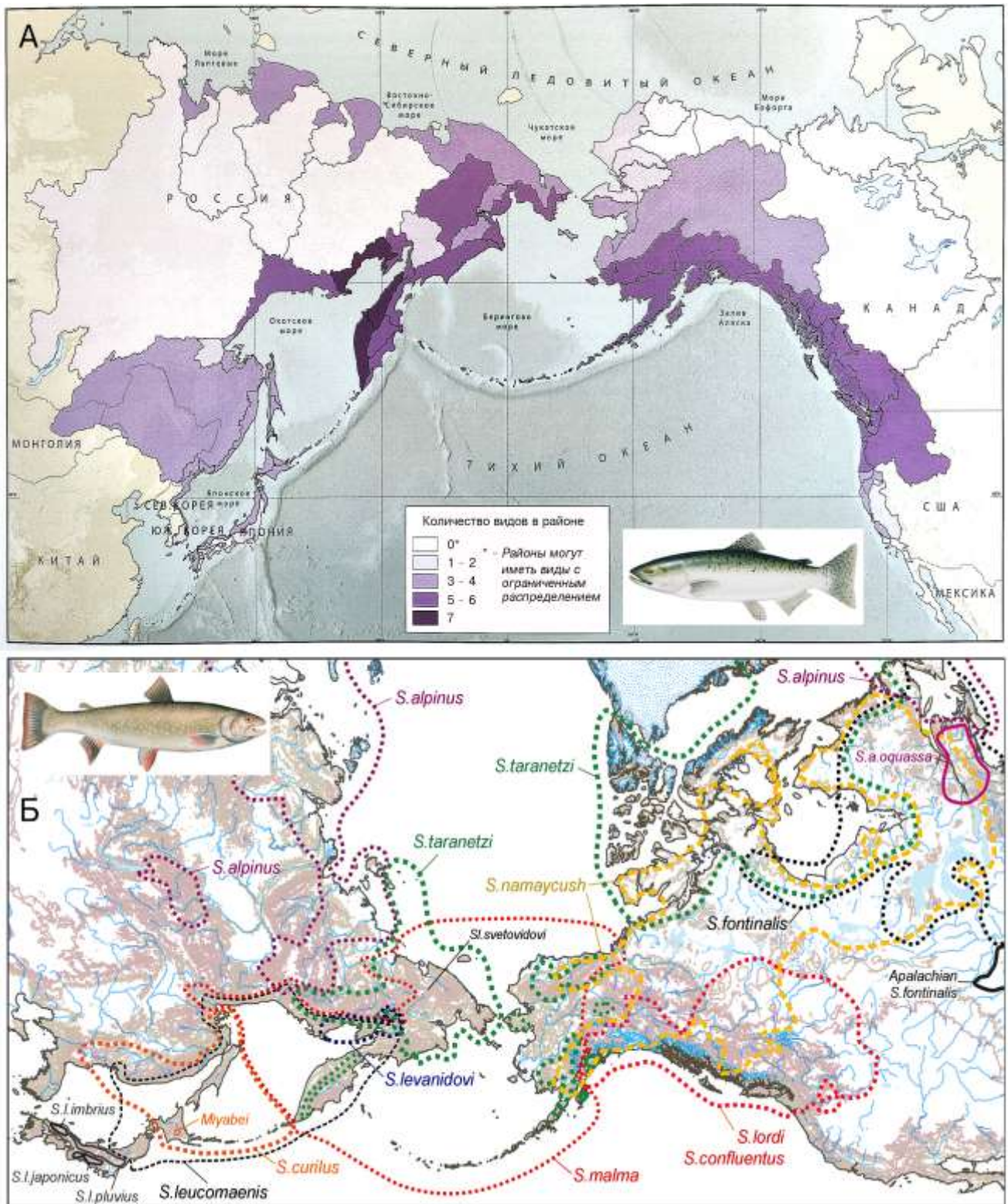


Рис. 5.18. Биологическое разнообразие и границы ареалов тихоокеанских лососей (А; Атлас..., 2009) и голец (Б; Есин, Маркевич, 2017) в пацифическом секторе Голарктики (Примечание для рис. А – степень видового разнообразия может выглядеть завышенной из-за особенностей структуры отдельных локальных районов; например, только камчатская часть района «Залив Шеликова» содержит все семь видов лососей; для рис. Б – шрифтом на рисунке указаны видовые название голец *Salvelinus*).

др., 2001; 2009; Черешнев и др., 2002; Атлас..., 2002, 2003, 2009; Федоров и др., 2003; Варнавская, 2006; Бугаев и др., 2007; Бугаев, Кириченко, 2008; Шунтов, Темных, 2008; 2011; Зорбиди,

2010; Токранов, Бугаев, 2011; Шевляков, Маслов, 2011; Атлас-определитель..., 2015; Животовский, 2015; 2022; Есин, Маркевич, 2017; Карпенко, Бонк, 2020; Ocean ecology..., 2018).

Сейчас к типично анадромным видам (т.е. таким, которые размножаются в пресноводных водоемах, а нагуливаются в море), обитающим на Камчатке, можно отнести 1 вид круглоротых и 14 видов рыб (см. табл. 4.1). Большая часть из них (10 видов) принадлежит семейству Лососевых. Два других семейства (Корюшковые и Колюшковые) представлены только четырьмя видами (по два вида в каждом семействе). Наиболее широко распространены и многочисленны на Камчатке тихоокеанская минога, горбуша, кета, кижуч, мальма, малоротая и зубатая корюшки, трехиглая и девятииглая колюшки (см. разд. 4.5). Достоверные данные о встречаемости нерки и чавычи в речных системах, расположенных на северо-западе Камчатского края (в реках бассейна Пенжинской губы), пока отсутствуют (Коваль и др., 2015б, 2018б). Кунджа не встречается на Восточной Камчатке севернее зал. Корфа. Ареал симы на Западной Камчатке ограничен с севера бассейном р. Кинкиль, а на Восточной – р. Дранка. У камчатской семги эта граница проходит на западе по р. Кахтана, а на востоке – по р. Начики. Голец Леванидова является узкоареальным эндемиком северной части Охотского моря и заходит на нерест только в реки зал. Шелихова и Пенжинской губы (см. разд. 4.5).

Морская часть ареалов тихоокеанских лососей Камчатки охватывает, главным образом, восточную и южную часть Охотского моря, западную часть Берингова моря, а также северо-западную часть Тихого океана (рис. 5.19). Гольцы, корюшки и колюшки нагуливаются в море в основном, в прибрежных водах (рис. 5.20), и могут периодически мигрировать на нагул в устьевые области рек с приливами, а в отлив вновь выходить в море. Речная часть ареалов у отдельных групп анадромных рыб также различается. Наиболее широко бассейны камчатских рек осваивают самые крупноразмерные рыбы – тихоокеанские лососи и проходные гольцы. Нерест взрослых рыб и речной период жизни их молоди может охватывать практически всю протяженность рек – от речной части эстуариев и вплоть до самых отдаленных от устья горных притоков. Более мелкоразмерные корюшки и колюшки для нереста используют обычно только эстуарии или нижнее течение рек и высоко по ним не поднимаются. Молодь этих рыб в реках также обычно долго не задерживается и сеголетками скатывается в море (см. разд. 4.5).

Такой характер распространения на Камчатке отдельных видов анадромных рыб, очевидно, связан с целым комплексом как биологических, так и экологических причин. Так, все анадромные рыбы с широким географическим ареалом принадлежат к группе эврибионтных видов, и поэтому могут обитать в самом широком диапазоне внешних условий. В то же время для большинства северо-бореальных анадромных видов рыб крайние границы диапазона температурных адаптаций, расположены в интервале от -2°C до $+23^{\circ}\text{C}$, с оптимумом в районе $+6$ – $+15^{\circ}\text{C}$ (Голованов, 2013; Koval et al., 2022) (рис. 5.21). Однако существует ряд более

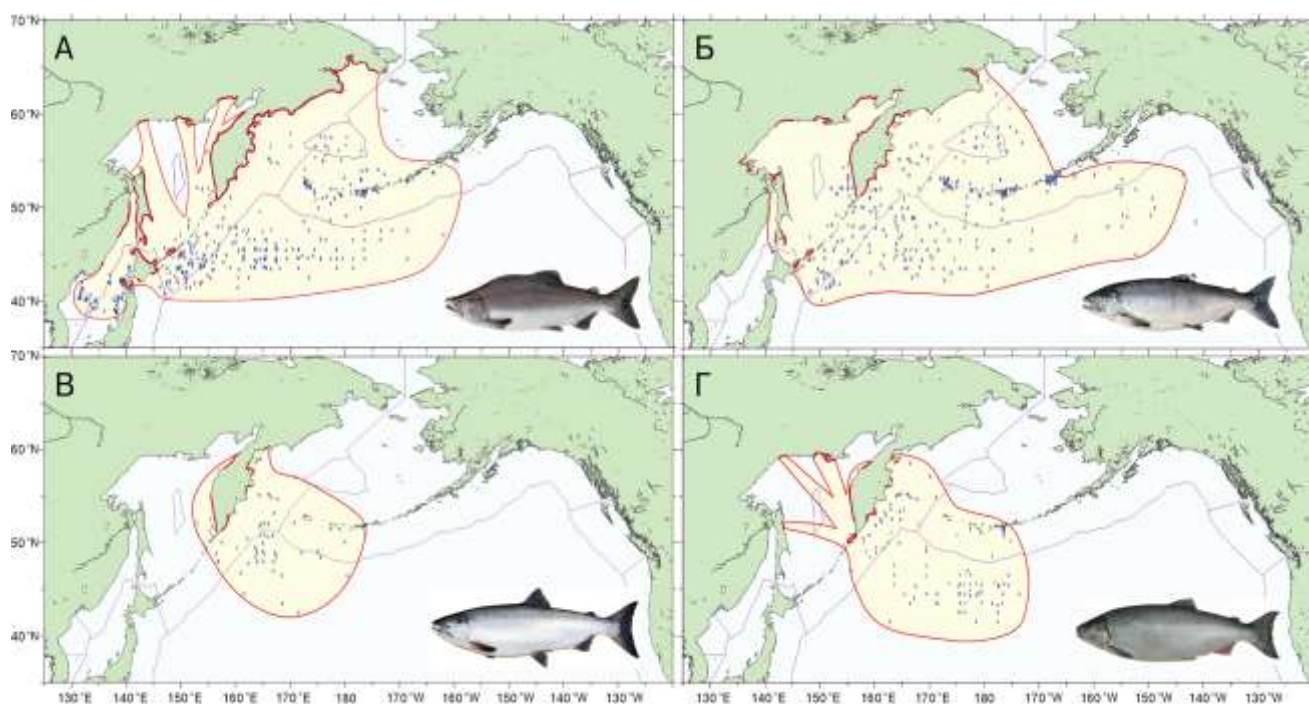


Рис. 5.19. Границы распространение азиатских стад горбуши (А), кеты (Б), нерки (В) и кижуча (Г) в период весенне-летних миграций в водах Северной Пацифики (Атлас..., 2002).

теплолюбивых видов (например, сима, и, по-видимому, камчатская семга), температурный оптимум жизнедеятельности которых может быть сдвинут в сторону более высоких значений. Интересно отметить, что по результатам большинства филогенетических исследований, именно сима по целому ряду морфологических, молекулярно-генетических, популяционных и экологических признаков выделяется в отдельную кладу, которая более близка к тихоокеанским форелям, чем к тихоокеанским лососям (Глубоковский, 1995; Осин, 2002; Осин, Лебедев, 2004; Животовский, 2015; 2015a; Wilson, Williams, 2010; Alexandrou et al et al., 2013; и др.) (см. рис. 5.8). Кроме того, жизненный цикл симы также, скорее, форелевый, поскольку ее проходная форма мигрирует недалеко в море, а жилая не обязательно погибает после нереста (Павлов и др., 2001; Животовский, 2015; 2015a; McKay et al., 1998; см. разд. 4.5.18 и 4.5.19). Видимо в силу такого высокого видового сходства, ареал симы и камчатской семги охватывает только южную часть п-ова Камчатка, где экологические условия обитания (прежде всего температурный режим) для них более благоприятны (Черешнев, 1996a; Павлов и др., 2001). В северных районах Камчатки, а также на североохотоморском побережье, воспроизводству симы и семги, по всей видимости, препятствует, низкая температура воды и высокая ледовитость в морском прибрежье в начале лета (см. рис. 3.16), которые способны вызвать повышенную элиминацию покатной молоди этих теплолюбивых рыб на начальных этапах морского нагула (Черешнев, 1996a; Карпенко, 1998; Волобуев, Марченко, 2011).

Кроме этого, было отмечено, что помимо индивидуальных биолого-экологических особенностей, на распространение различных видов анадромных рыб по территории Камчатского

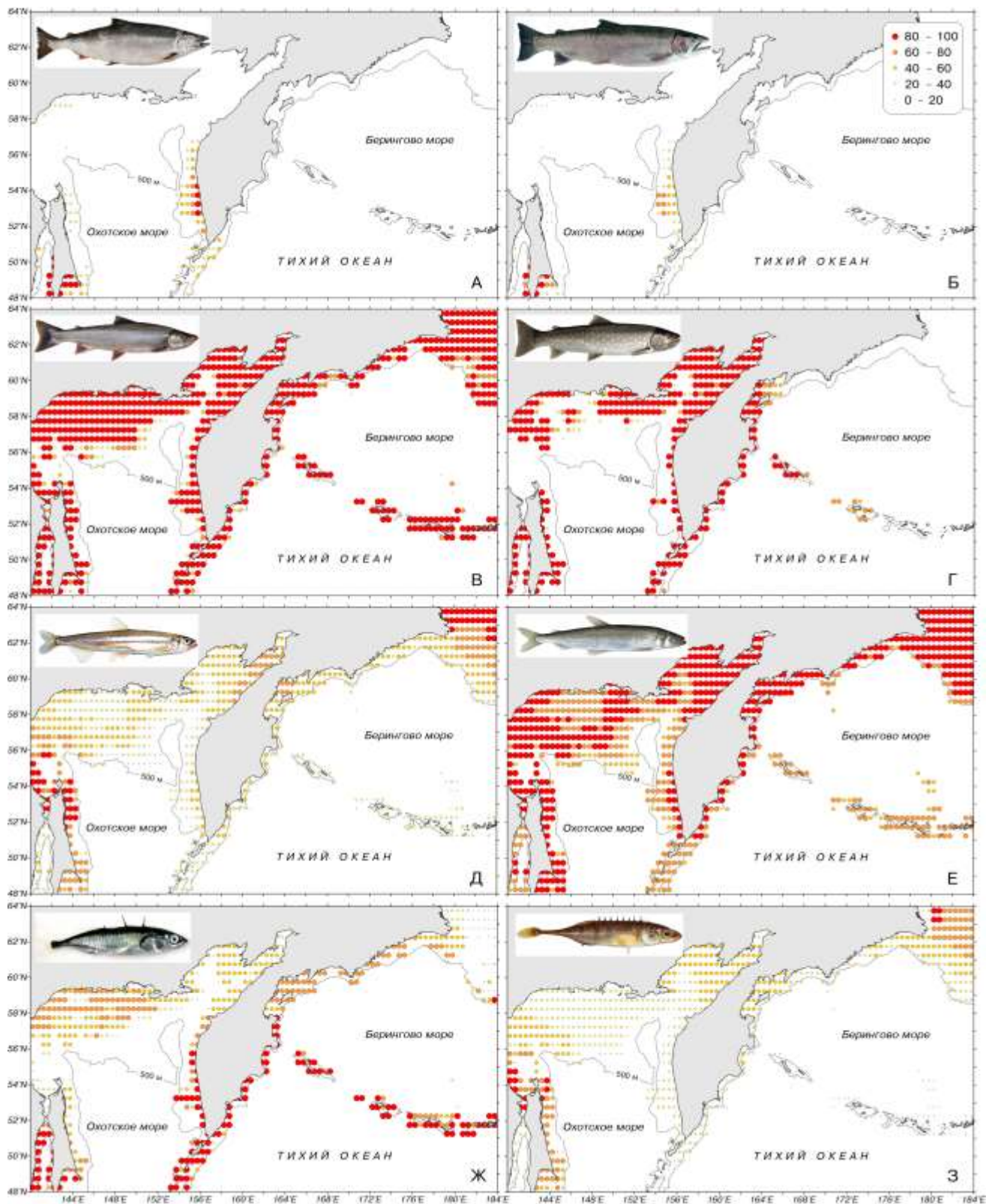


Рис. 5.20. Относительная встречаемость (%) симы (А), камчатской семги (Б), мальмы (В), кунджи (Г), малоротой (Д) и зубатой (Е) корюшек, трехиглой (Ж) и девятииглой (З) колюшек в водах, прилегающих к Камчатке (по данным с сайта www.aquamaps.org).

края могут влиять и более масштабные географические факторы. Так, например, горбуша (самый массовый вид тихоокеанских лососей и основной объект лососевого промысла) наиболее эффективно воспроизводится в небольших горных реках, поскольку для молоди этого вида

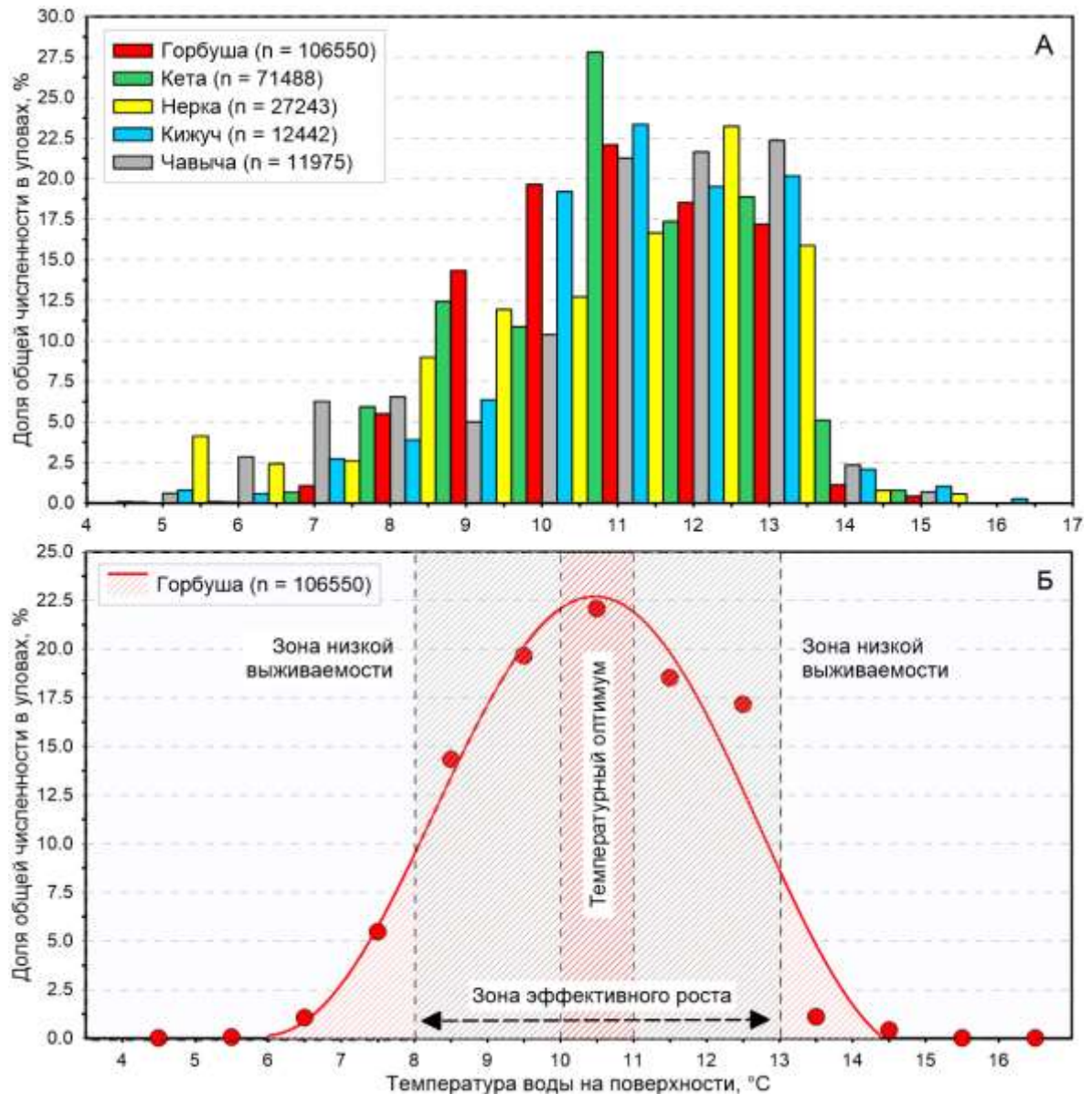


Рис. 5.21. Температурный оптимум обитания тихоокеанских лососей на примере камчатской горбуши: А – встречаемость молоди тихоокеанских лососей (% от общей численности в уловах) при различных значениях температуры воды на поверхности в прикамчатских водах Охотского и Берингова морей (по интегрированным данным траловых учетных съемок КамчатНИРО в июне–октябре 1981–2020 гг.); Б – встречаемость горбуши на траловых съемках (% в улове) при различных значениях температуры воды, а также кривая температурного оптимума ее обитания в море (по материалам Koval et al., 2022).

очень важно быстро скатиться в море, где она уже в основном переходит на внешнее питание (Карпенко, 1998; Иванков и др., 1999; Карпенко др., 2013; Коваль, Горин, 2020). Продуктивность популяций кеты, чавычи и кижуча наиболее высока в бассейнах крупных рек (на Камчатке это рр. Камчатка, Вывенка, Большая, и нек. др.). Такая специфика их распространения может быть связана с некоторыми биологическими и экологическими особенностями. Во-первых, это виды с продолжительным периодом пресноводного нагула (например, сеголетки кеты могут задерживаться в реке все лето), и поэтому их молоди в речной период жизни необходимо наличие достаточных пищевых ресурсов, которые лучше могут обеспечить крупные речные систе-

мы. И во-вторых, половозрелые особи этих рыб отличаются крупными размерами и достаточными запасами энергии, чтобы освоить все нерестовые площади, расположенные в бассейнах крупных рек, включая самые удаленные от устья притоки (Зорбиди, 2010; Бугаев и др., 2017). Для успешного воспроизводства нерки, необходимо присутствие в бассейне нерестовой реки подходящих нагульно-выростных водоемов для молоди, которая на ранних этапах онтогенеза ведет, в основном, пелагический образ жизни (Бугаев, Кириченко, 2008). Поэтому ее численность максимальна только в некоторых речных системах, имеющих в своем составе крупные озера, которые молодь нерки может использовать как нагульные водоемы (на п-ове Камчатка это бассейны рр. Камчатка, Озерная и Палана). В других реках нерка также встречается, но представлена в основном речными популяциями, численность которых не очень высокая (Бугаев, 2011). Трехиглой колюшке для размножения и строительства нерестовых гнезд требуются пространство и водная растительность, поэтому этот вид обычно наиболее многочислен в крупных равнинных реках со слабым течением и обилием пойменных водоемов (например, большинство равнинных рек западнокамчатской низменности, р. Камчатка, и нек. др.).

Таким образом, возможность освоения анадромными рыбами отдельных речных систем или участков побережья Камчатки может быть напрямую связана как с их индивидуальными биологическими особенностями, так и локальными физико-географическими условиями, которые в комплексе позволяют реализовать потенциал естественного воспроизводства популяций в рамках видовых жизненных стратегий (Павлов, Савваитова, 2010; Коваль, Горин, 2020). Все эти процессы существенно подкреплены также эффектом «хominga», т.е. способностью многих анадромных видов рыб возвращаться для размножения в места своего рождения. Установлено, что этот феномен является фундаментальной поведенческой характеристикой у анадромных видов (который, вероятно даже может быть напрямую связан с анадромностью), позволяя им повторно возвращаться и использовать исторически наиболее продуктивные места нереста (McDowall, 1988, 2001, 2002, 2008). Особенно ярко выражен хоминг у лососевых (прежде всего, у тихоокеанских лососей и гольцов) (Животовский, 2015; 2022; Салменкова, 2016; Hasler, Scholz, 1983; Stabell, 1984), но, вполне вероятно, он может наблюдаться также и у других представителей этой экологической группы рыб (например, корюшек и колюшек) (McDowall, 2008).

В заключение следует сказать, что зоогеографическое деление территории Камчатского края по районам распространения анадромных видов рыб (включая бассейны и устья нерестовых рек), всегда являлось составной частью общего биогеографического районирования этой территории по пресноводной ихтиофауне (см. след. раздел), поскольку все специалисты всегда рассматривали две эти экологические группы рыб неразрывно (Берг, 1948, 1949, 1949а, 1962; Линдберг, 1955; 1972; Куренков, 1965, 1984; Черешнев, 1996а, 1998; Атлас..., 2002, 2003, 2009; Атлас-определитель..., 2015; Есин, Маркевич, 2017; и др.).

5.2.3. Пресноводные рыбы. Первые обобщающие работы по истории происхождения и современной зоогеографии пресноводных рыб, обитающих во внутренних водоемах Камчатки, относятся к 1940–1960 гг. (Берг, 1948, 1949, 1949а, 1962; Линдберг, 1955; Савваитова, 1961; Куренков, 1965). В указанный период наиболее масштабное исследование на эту тему было выполнено Г.У. Линдбергом (1955, 1972), который разработал и применил биогеографический метод познания событий недавнего геологического прошлого и выдвинул гипотезу о роли крупных колебаниях уровня Океана в четвертичный период в формировании пресноводной ихтиофауны в различных регионах Евразии (включая Дальний Восток России и п-ов Камчатка). Впоследствии, данный метод и эта гипотеза получили свое развитие в фундаментальных работах И.А. Черешнева, обобщившего все имеющиеся к концу XX в. знания о биогеографии дальневосточных пресноводных рыб (включая, биологическое разнообразие, филогению и родственные связи, палеонтологические находки, районы современного распространения, биологические и экологические особенности, промысловое значение и пр.) (Черешнев, 1996а, 1998, 2008; Черешнев и др., 2001а, 2001б, 2002). Ему же принадлежат и наиболее обстоятельная реконструкция истории происхождения пресноводной ихтиофауны и подробная схема зоогеографического районирования территории Северо-Востока России (СВР) (включая п-ов Камчатка) по фауне пресноводных рыб (рис. 5.22), которые были выполнены на основании синтеза палео- и биогеографических данных, а также информации по систематике, составу и распределению этих рыб на территории СВР (Черешнев, 1996а, 1998). В последние десятилетия данное направление исследований (прежде всего, касающееся филогении, эволюции и зоогеографии лососевых рыб во внутренних водоемах Камчатки) было продолжено в работах Е.В. Есина и Г.Н. Маркевича (Есин, Маркевич, 2017; Есин, 2024; Markevich, Esin, 2019), а также некоторых других исследователей (Шейко, Федоров, 2000; Павлов и др., 2001; 2009; Атлас..., 2003; Федоров и др., 2003; Леман, Есин, 2008; Токранов, 2012; Кучерявый, 2008; 2014; Пичугин, 2014; Животовский, 2015, 2015а, 2022).

В результате было установлено, что по сравнению с морской ихтиофауной, рыбное население внутренних водоемов Камчатского края отличается обедненным видовым составом, и включает, по разным оценкам, всего лишь несколько видов миног и ок. 30–35 видов рыб (рис. 5.14). Причины, по которым таксономический состав пресноводных рыб Камчатки существенно различается в работах различных исследователей, обусловлены несколькими обстоятельствами. С одной стороны, все без исключения ихтиологи, изучавшие пресноводную ихтиофауну Камчатки, включали в ее состав анадромные виды рыб (т.е., примерно 15 видов, см. пред. раздел) (Берг, 1948; Линдберг, 1972; Куренков, 1965; Черешнев, 1996а, 1998; Черешнев и др., 2001; 2001а; 2002; Атлас..., 2003; Атлас-определитель, 2015). О жилых пресноводных рыбах (еще, как минимум, 13 видов), которые встречаются во внутренних водоемах Камчатского края

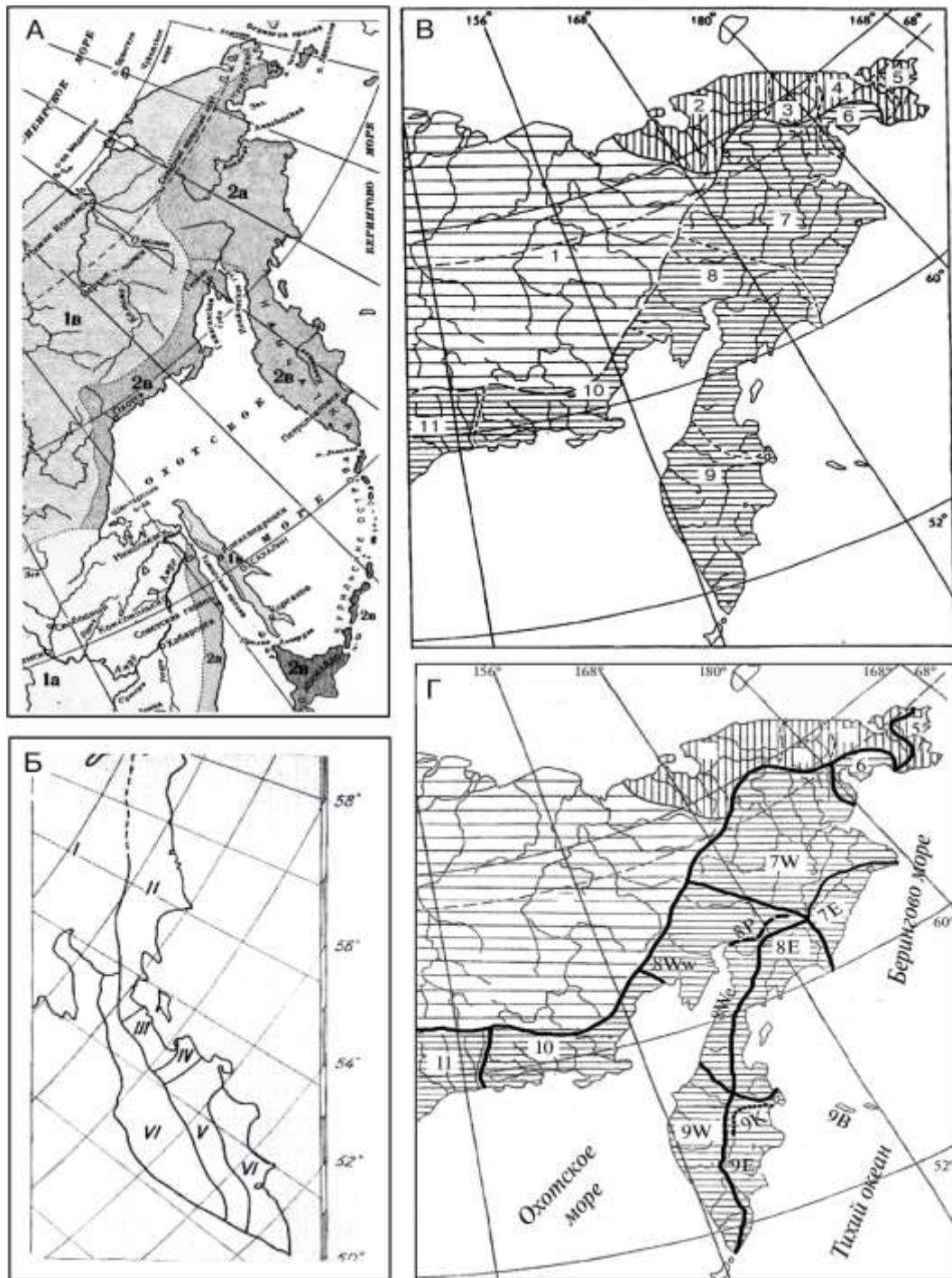


Рис. 5.22. Примеры зоогеографического районирования территории Дальнего Востока России (включая п-ов Камчатка) по фауне пресноводных рыб. Ниже указаны обозначения только тех районов, которые имеют отношение к территории Камчатского края: А – по Бергу (1949а); темносерым цветом выделены округа и провинции Голарктической области, округа – Анадырский (2а), Охотско-Камчатский (2в); Б – по Куренкову (1965); районы – Пенжинско-Анадырский (I), Восточно-Корякский (II), Карагинско-Укинский (III), Озерновский (IV), р-н Центральной Камчатской депрессии (V), прочие (VI); В – по Черешневу (1998); горизонтальной штриховкой выделена Палеарктическая область; районы – Корякский (8); Южнокамчатский (9); В – по Животовскому (2022); числовая нумерация в названиях экогеографических районов взята из (Черешнев, 1998); Корякский и Южнокамчатский районы на севере п-ова Камчатка подразделены по Срединному хребту, на юге – по Восточному хребту, образовав соответственно четыре района: северо-западный (8W), северо-восточный (8E), юго-западный (9W) и юго-восточный (9E); район 8W дополнительно разделен по р. Пенжина на два подрайона – 8Ww и 8We, бассейн р. Пенжина выделен в отдельный подрайон 8P, разделяющий оба указанных подрайона.

(особенно в самых северных труднодоступных его районах), долгое время не было достоверных научных сведений, а их видовые списки оставались не полными или достоверно не подтвержденными (Кагановский, 1933; Остроумов, 1962; Куренков, 1965, 1984; Черешнев, 1986, 1996; Коваль и др., 2015б, 2018б). Кроме этого, присутствие в составе ихтиофауны Камчатки некоторых пресноводных рыб до сих пор остается дискуссионным. В частности, до конца не выяснен таксономический статус некоторых видов миног сем. *Petromyzontidae* (Кучерявый, 2008, 2014), жилых пресноводных сигов р. *Coregonus*²⁸, а также эндемичных популяций вторичнопресноводных видов гольцов *Salvelinus* (Викторовский, 1978; Савваитова, 1989; Глубоковский, 1995; Черешнев, 1996а, 1998; Есин, Маркевич, 2017; Есин, 2024). Одновременно с этим, многие исследователи, в зависимости от собственных представлений, дополняли видовые списки пресноводной (≈речной) ихтиофауны Камчатки некоторыми морскими эвригалинными рыбами (примерно, от 2 до 7 видов), которые также могут использовать устьевые области камчатских рек для нагула или даже нереста (например, сельдь, мойва, навага, звездчатая и полярная камбалы, плоскоголовая широколобка, мраморной керчак, и нек. др.²⁹) (Куренков, 1965; Черешнев, 1996а; Леман, Есин, 2008; Атлас-определитель..., 2015) (см. разд. 4.5). В то же время следует согласиться с мнением И.А. Черешнева (1986б), который считал, что использование в биогеографическом анализе на равных правах всех видов речной ихтиофауны может привести к ошибочным построениям и выводам, т.к. преобладание в фауне эвригалинных рыб (что характерно, например, для ихтиофауны территорий СВР, включая Камчатку) над типично пресноводными маскирует истинные связи и пути расселения, т.е. историю становления фауны. Такое же заключение, несомненно, применимо и для чужеродных видов рыб (на Камчатке это карась, сазан и усатый голец), расселение которых во внутренних водоемах, как известно, определяется, преимущественно, антропогенными факторами (Микулин, 2003; Абросимова и др., 2020).

Также было установлено, что помимо указанных выше методических причин, различия (иногда весьма значительные) в размерах ареалов отдельных видов пресноводных рыб, а также в составе ихтиофауны между речными бассейнами и более крупными географическими районами Камчатки, могут быть обусловлены целым комплексом разнообразных экологических факторов, которые определили современный облик пресноводной ихтиофауны этого региона. К таким факторам, прежде всего, следует отнести абиотические условия среды обитания рыб во внутренних водоемах (температурный, газовый и ледовый режим, скорость течения, характер грунтов, глубина и размеры водоемов, мутность и т.д.), а также особенности биотического окружения и экологии рыб, позволяющие или не позволяющие им обитать или размножаться в

²⁸ – Например, до сих пор достоверно не подтверждено присутствие в ихтиофауне бассейнов некоторых северных рек Камчатки такого вида как сиг-востряк *Coregonus anaulorum* Chereshev, 1996, который был указан для них ранее (Черешнев и др., 2002; Токранов, 2012; Коваль и др., 2015б).

²⁹ – Согласно эколого-эволюционной классификации, предложенной Д. Майресом (1938, 1949а, 1951), таких рыб следует относить к категории «спорадических» (см. разд. 1.9).

конкретных речных системах (Черешнев, 1996а; Чалов и др., 2017; Коваль и др., 2018б; Коваль, Горин, 2020). Несмотря на то, что подавляющее большинство пресноводных рыб, обитающих на Камчатке, являются холодолюбивыми и экологически пластичными видами, способными существовать в довольно широком диапазоне параметров среды арктических, субарктических и бореальных пресных водоемов. Тем не менее, давно было отмечено, что далеко не всегда прослеживаются достаточно определенные закономерности характера их распространения по отдельным речным системам в зависимости от их абиотических и биотических условий. Так, на Камчатке есть множество внутренних водоемов, в которых вполне могли бы обитать большинство пресноводных видов рыб, и где они в настоящее время не встречаются (Остроумов, 1962; Куренков, 1965; 1984; Черешнев, 1996а; Токранов, 2012; Атлас-определитель..., 2015).

Если рассматривать нативные виды рыб, которых традиционно принято относить к пресноводному ихтиокомплексу Камчатского края, встречаемость которых здесь достоверно подтверждена, и которые имеют только пресноводные популяции (это гольян, щука, сиг-пыжьян, чир, омуль, ряпушка, валец, хариус, налим, подкаменщик, т.е. в сумме 10 видов³⁰; табл. 5.1), то сейчас известно, что эти рыбы распространены, главным образом, в речных системах северной (материковой) его части, а на самом п-ове Камчатка не имеют сплошных ареалов. По западному побережью Камчатки южная граница распространения большинства таких рыб (например, щуки, хариуса, налима, и некоторых видов сиговых) проходит по бассейнам рек Рекинники и Пустая (центральная часть Пенжинской губы) (табл. 5.1). На восточном побережье эта граница более размыта, и отдельные континентальные рыбы (например, хариус, подкаменщик, налим или валец) смогли проникнуть дальше на юг – вплоть до бассейнов рек Начики, Ука и Озерная Восточная. Южнее по Камчатке, в бассейнах рек Камчатка и Большая, из аборигенных пресноводных рыб сейчас встречается только хариус (Берг, 1948; Куренков, 1965, 1984; Черешнев, 1996а; Черешнев и др., 2001; 2001а; 2002; Токранов, 2012; Атлас-определитель..., 2015; Коваль и др., 2015б, 2018б) (табл. 5.1).

Такие особенности видового состава и характера распространения пресноводных рыб на Камчатке, позволили выделить эту территорию по составу пресноводной ихтиофауны в особый Камчатско-Корякский зоогеографический округ в составе Азиатской Тихоокеанской провинции Палеарктической области (Черешнев, 1996а, 1998; Атлас..., 2003; Атлас-определитель..., 2015) (рис. 5.23). Данный округ сейчас состоит из двух зоогеографических районов. Первый из них (Корякский р-н), включает территорию Корякского нагорья и Северной Камчатки, а к его пресноводной ихтиофауне в настоящее время относят ~34 вида круглоротых и рыб, из которых только 5 видов (гольян, щука, валец, хариус и налим), считаются типично пресноводными

³⁰ – В данном случае не были учтены чужеродные для ихтиофауны Камчатки виды рыб (карась, сазан и усатый голец), а также амурская колюшка, которая, как известно, наряду с пресноводной имеет также проходную форму (см. разд. 4.5.38).

Таблица 5.1. Встречаемость пресноводных жилых видов рыб в отдельных речных бассейнах Камчатского края (нд – нет данных).

Бассейн реки	Виды рыб										Всего видов	Первоисточники данных
	Ха-риус	Подка-менщик	Валек	Налим	Щука	Пыжь-ян	Го-льян	Ря-пушка	Чир	Омуль		
Пенжина	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	10	Полевые данные 2014–2015 гг.
Таловка	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	10	Полевые данные 2014–2015 гг.
Парень	+	+	+	+	+	–	+	–	–	–	6	Черешнев, 1996а; опросы
Куйнвиваям	+	нд	+	+	+	+	–	–	–	–	5	Отчет..., 1980
Уйвинвиваям	+	нд	+	+	+	+	–	–	–	–	5	Отчет..., 1980; опросы
Рекички	+	нд	+	+	+	+	–	–	–	–	4	Отчет..., 1980; опросы
Тылхой	+	нд	+	+	+	нд	нд	–	–	–	4	Опросы
Микина	+	+	–	–	–	–	–	–	–	–	2	Полевые данные 2015 г.
Шестакова	+	+	–	–	–	–	–	–	–	–	2	Полевые данные 2015 г.
Пустая	+	нд	–	–	–	–	–	–	–	–	1	Полевые данные 2015 г.
Большая	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	Остроумов, 1962; Куренков, 1965
Вывенка	+	+	+	+	+	–	–	–	–	–	5	Полевые данные 2021–2024 гг.
Пахача	+	+	+	+	–	–	–	–	–	–	4	Отчет..., 1964
Апука	+	+	+	+	–	–	–	–	–	–	4	Отчет..., 1970а
Ука	+	+	+	+	–	–	–	–	–	–	4	Отчет..., 1954 а, б; Токранов, 2019
Начики	+	+	+	+	–	–	–	–	–	–	4	Отчет..., 1954 а, б
Култушная	+	+	+	+	–	–	–	–	–	–	3	Отчет..., 1967
Тымлат	+	+	–	–	+	–	–	–	–	–	3	Отчет..., 1973
Хайлюля	+	+	+	–	–	–	–	–	–	–	3	Отчет..., 1954а, 1976
Озерная Восточная	+	+	+	–	–	–	–	–	–	–	3	Куренков, 1965
Опуха	+	–	–	–	–	+	–	–	–	–	2	Черешнев, 1996а
Укэлят	–	–	–	–	–	–	+	+	–	–	2	Сообщение Е.В. Есина
Лингиниваям	+	+	–	–	–	–	–	–	–	–	2	Полевые данные 2024 гг.
Анапка	+	+	–	–	–	–	–	–	–	–	2	Отчет..., 1967
Валоваям	+	+	–	–	–	–	–	–	–	–	2	Отчет..., 1967
Кичига	+	+	–	–	–	–	–	–	–	–	2	Отчет..., 1973
Белая	+	+	–	–	–	–	–	–	–	–	2	Отчет..., 1973
Карага	+	нд	+	–	–	–	–	–	–	–	2	Отчет..., 1955в
Дранка	–	+	+	–	–	–	–	–	–	–	2	Отчет..., 1960б
Ивашка	+	нд	+	–	–	–	–	–	–	–	2	Отчет..., 1960а
Макаровка	+	нд	–	–	–	–	–	–	–	–	1	Отчет..., 1960а
Камчатка	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	Бугаев и др., 2007
Реки западного побережья о. Карагинский	+	нд	–	–	–	–	–	–	–	–	1	Куренков, 1965
Всего рек:	30	20	16	12	8	5	4	3	2	2	32	

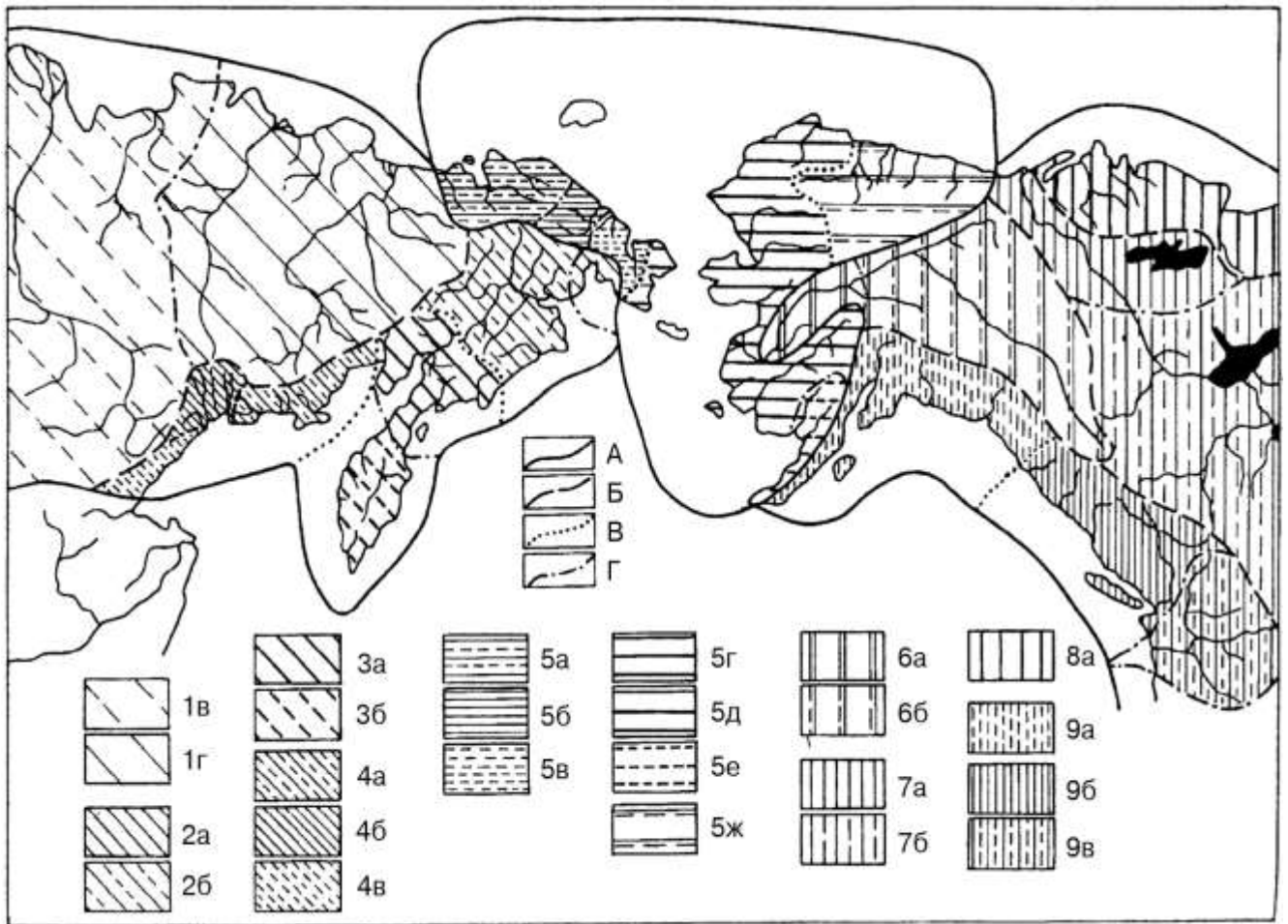


Рис. 5.23. Ихтиогеографическое районирование Северной Пацифики и Восточной Арктики (по Черешнев, 1996а). Условные обозначения границ: А – областей, Б – провинций, В – округов, Г – районов. Цифрами в легенде обозначены районы, представленные ниже:

Палеарктическая область (косая штриховка)	Берингийская область (горизонтальная штриховка)	Неарктическая область (вертикальная штриховка)
Евразийская ледовитоморская провинция	Берингийская провинция	Североамериканская ледовитоморская провинция
Сибирский округ	Восточно-чукотский округ	Провинция Юкон
Обский	5а. Чаунский	Округ Юкон
Енисейский	5б. Амгуэмский	6а. Нижнеюконский
1в. Ленский	5в. Колючинский	6б. Верхнеюконский
(включая Таймыр)	Центрально-берингийский округ	Провинция Маккензи
1г. Колымо-Индигорский	5г. Крайний Восточно-чукотский	Округ Маккензи
Азиатская Тихоокеанская провинция	5д. Западный Аляскинский	7а. Медвежьеозерский
Анадырский округ	5е. Бристольский	7б. Болшеневольничий
2а. Конергинский	Аляскинский округ	Канадский округ
2б. Анадырский	5ж. Арктический Аляскинский	8а. Арктический Канадский
Камчатско-Корякский округ		Североамериканская тихоокеанская провинция
3а. Корякский		Южный Аляскинский округ
3б. Южно-камчатский		9а. Южный Аляскинский
Охотский округ		Округ «Каскадия»
4а. Североохотский		9б. Северный
4б. Центрально-охотский		9в. Колумбийский
4в. Южно-охотский		

жилыми рыбами, 2 вида – узкоареальные эндемики (жилой пенжинский омуль и проходной голец Леванидова), а остальные – это анадромные, или некоторые пресноводные эстуарно-адаптированные (например, сиг-пыжьян, чир, ряпушка, налим и подкаменщик) или морские рыбы (сельдь, мойва, навага, и нек. др.) (Черешнев, 1996а; Черешнев и др., 2001а). Ихтиофауна внутренних водоемов второго (Южно-камчатского) района состоит из несколько меньшего числа видов рыб (всего примерно 30), из которых только 4 вида (хариус, покаменщик, налим и валек) принято считать типично пресноводными (табл. 5.1). Однако именно в этом районе существенно выше общее количество эндемичных таксонов вторичнопресноводных форм анадромных лососевых рыб (как минимум, 7 видов). Границу между двумя указанными зоогеографическими районами обычно принято проводить по бассейнам рек Кинкиль (западное побережье) и Озерная Восточная (восточное побережье Камчатки) (Черешнев, 1996а, 1998) или по Парапольскому долу (Атлас-определитель..., 2015), который разделяет Корякское нагорье и Срединный хребет. Следует сказать, что такая схема зоогеографического районирования Камчатского края по совокупной фауне пресноводных и анадромных рыб послужила основой для выделения на его территории двух масштабных экорегионов (612 – Корякия; 613 – Камчатка и Северные Курилы), которые (как и в случае с прибрежноморскими сообществами) используются сейчас в мировых биогеографических исследованиях пресноводных фаун (см. рис. 5.17).

Также совсем недавно, Л.А. Животовским (2022) был предложен новый алгоритм деления территории Дальнего Востока России и населяющей ее флоры и фауны на экогеографические районы (ЭГР) на основе ряда географических и экологических критериев (главным образом, на базе информации об основных районах воспроизводства тихоокеанских лососей с учетом их зоогеографических, популяционно-генетических и экологических особенностей). В соответствии с этим подходом, вся территория Дальнего Востока была разделена на более чем 30 ЭГР, которые приняты за отдельные территориальные комплексы нерестовых озерно-речных систем. Согласно этой схеме, на территории Камчатского края выделяются 8 экогеографических регионов, расположение которых в целом соответствует существующей схеме зоогеографического районирования этого региона по фауне пресноводных рыб, выполненного И.А. Черешневым (рис. 5.22). Эти же ЭГР во многом совпадают и с основными районами промысла тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке РФ (Шевляков, Маслов, 2011; Животовский, 2022).

5.3. Географические и экологические особенности распространения рыб в эстуариях Камчатки

Выше было показано, что эволюция и палеогеографическое развитие территории являются одними из важнейших причин современного распространения рыб в различных регионах мира, включая Камчатку. В разделе 1.4 также упоминалось, что среди современных географи-

ческих составляющих, определяющих состав фауны рыб в эстуариях, наиболее важное значение имеют следующие гидролого-морфологические элементы: размеры водных объектов, их форма, глубина, конфигурация устьев и основные характеристики гидрологического режима, а также характер и глубина прилегающей прибрежной зоны моря (рис. 5.24). Кроме этого, важны биология и экология самих рыб (прежде всего, их эвригалинность, см. разд. 1.8–1.9), которые определяют возможность использования эстуариев этими видами. На общие оценки разнообразия эстуарной ихтиофауны могут влиять и степень изученности отдельных водных объектов (что связано с нарастанием числа известных видов с увеличением объема выборки), а также масштабный эффект, когда большая площадь эстуариев и многообразие внешних условий создают большое количество разнообразных мест обитания и экологических ниш, которые могут быть использованы рыбами разных функциональных группировок (см. разд. 1.6).

Также было отмечено, что в ихтиофауне эстуариев в большинстве регионов мира преобладают рыбы морского происхождения. Причем более половины от общего числа всех видов или суммарной численности особей в эстуариях, составляют рыбы из группировок/гильдий *морские эстуарно-зависимые*, *морские эстуарно-адаптированные* или *собственно эстуарные* (Potter et al., 2015). Однако из этого правила всегда будут исключения. Так, например, в эстуарных системах с высоким речным стоком и олигогалинными условиями (что является обычным свойством для рек бореальной, субарктической и арктической зон) часто преобладают пресноводные и/или диадромные/проходные, а также амфидромные рыбы (Сафронов и др., 2024; McDowall, 1976; Jellyman et al., 1997; Garcia et al., 2003; De Moura et al., 2012). Доля пресноводных или проходных



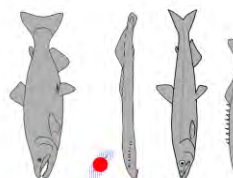
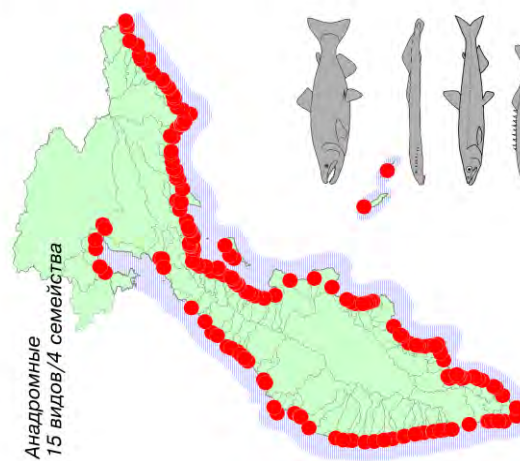
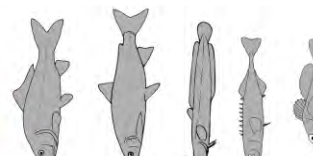
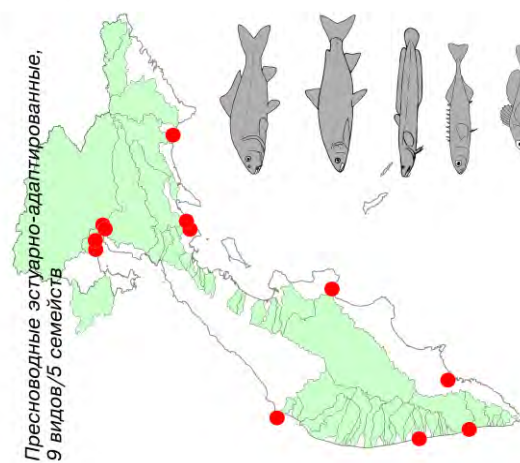
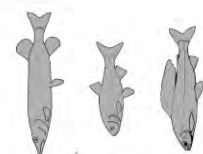
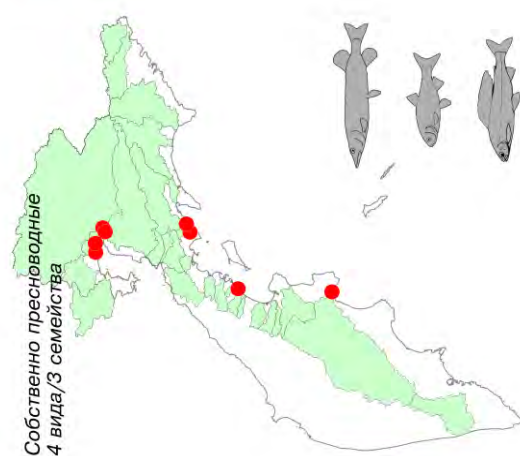
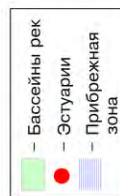
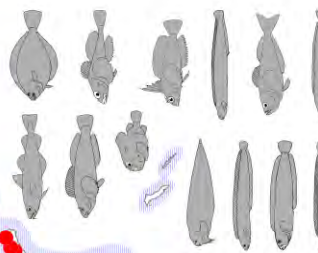
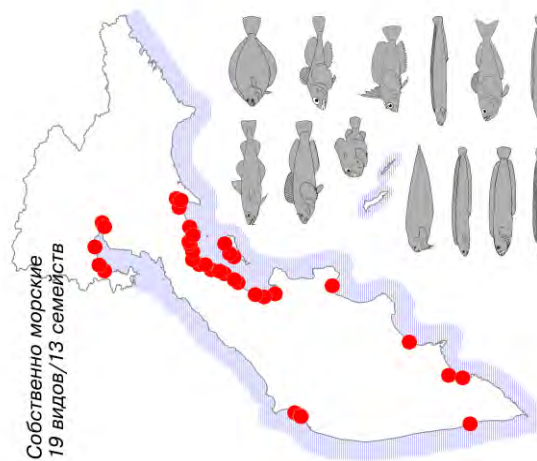
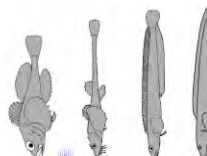
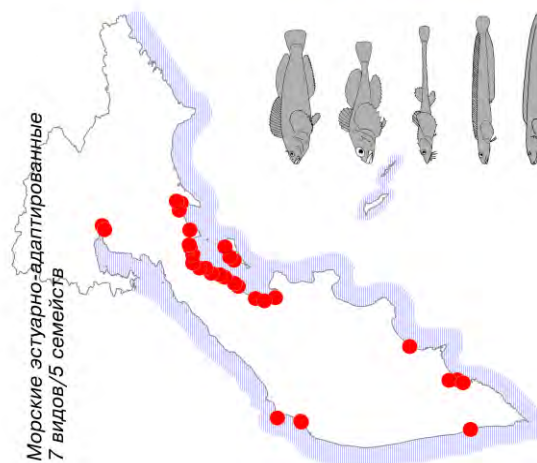
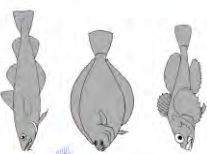
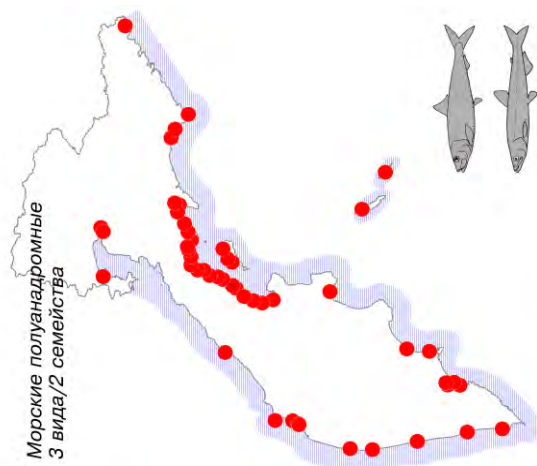
Рис. 5.24. Схематическая интерпретация факторов, влияющих на среду обитания и формирование сообществ эстуарных рыб (геоморфологические и гидрологические условия взяты из Teichert et al., 2017, а физико-химические переменные модифицированы из Whitfield, 2019; экологический контекст включен для иллюстрации более широкого взгляда на экосистему (Able et al., 2022).

видов рыб в таких эстуариях может возрасти с увеличением речного стока, а доля морских видов, наоборот – снижаться (Ter Morshuizen et al., 1996).

Полученные нами результаты свидетельствуют, что все вышеуказанные закономерности в полной мере характерны и для эстуариев Камчатки. Так, из рисунка 5.25 следует, что среди всех представителей круглоротых (1 вид) и рыб (60 видов), которых можно отнести к эстуарной ихтиофауне этого региона (см. табл. 4.2), наибольшим таксономическим разнообразием и широким распространением в камчатских эстуариях характеризуются рыбы из экологических группировок *собственно морские* (19 видов из 13 семейств) и *анадромные* (15 видов, 4 семейства) (разд. 4.4). Из рыб морского происхождения наиболее высокую численность в эстуариях имеют *морские эстуарно-адаптированные/эстуарно-зависимые* рыбы (8 видов, 7 семейств/4 вида, 3 семейства), которые наиболее широко распространены в устьях камчатских рек. *Пресноводные эстуарно-адаптированные* (9 видов, 5 семейств) и *собственно пресноводные* рыбы (4 вида, 3 семейства) встречаются только в некоторых эстуариях Камчатки (рис. 5.25).

Анализ состава эстуарной ихтиофауны в отдельных водных объектах Камчатского края в целом показал (табл. 5.2, рис. 5.26), что максимальным видовым разнообразием рыбного населения (31 морских, 14 анадромных и 1 пресноводный вид) характеризуется Авачинская губа – крупнейший и наиболее изученный морской эстуарий этого региона, благодаря большому числу видов морских рыб, отмеченных в данном водном объекте (см. табл. 4.1). Существенным своеобразием по составу рыбных сообществ (7 морских, 10 анадромных и 10 пресноводных видов) отличается также крупнейший гиперприливной русловой эстуарий, расположенный в устьевой области двух наиболее значительных рек северной части края – Пенжина и Таловка, в основном за счет большого числа видов пресноводных жилых рыб, которые обитают в бассейнах этих рек.

В результате анализа степени сходства состава ихтиофауны в отдельных эстуариях Камчатки, расположенных на разных ее побережьях, выполненных различными статистическими методами (табл. 5.3, рис. 5.27) было также установлено, что на западе региона (побережье Охотского моря) наиболее близки по всем показателям макроприливные воронкообразные (рр. Утхолок и Хайрюзова–Белоголовая), а также мезоприливные лагунно-русовые эстуарии (рр. Ича, Крутогорова и Коль). Высокая степень сходства рыбного населения в этих эстуариях определяется главным образом большим числом одних и тех же видов анадромных рыб. Несколько отличаются от других водных объектов сообщества рыб в небольших лагунно-лиманных эстуариях Западной Камчатки (рр. Ковран и Озерная), а также в крупном лагунно-русовом эстуарии, расположенном в устье р. Большая. В первом случае такие различия обусловлены отсутствием в составе ихтиофауны в мелководных лагунных эстуариях некоторых прибрежных морских рыб, а во втором – значительно большим видовым богатством сообщества рыб в крупном и достаточно хорошо изученном эстуарии р. Большая (см. рис. 4.1).



5.25. Встречаемость рыб различных экологических группировок в бассейнах рек, эстуариях и прибрежной зоне моря Камчатского края.

Таблица 5.2. Видовое разнообразие ихтиофауны эстуариев Камчатки, оцененное по индексам Шеннона (H) и Симпсона (D) (по собственным данным).

Эстуарий	Размер выборки	Видовое богатство (<i>N</i>)	Индекс Шеннона (<i>H</i>)	Min–Max	<i>s_x</i>	Индекс Симпсона (1 – <i>D</i>)	Min–Max	<i>s_x</i>	
Западная Камчатка	ПТ	405	27	2,168	0–0,352	0,081	0,847	0–0,071	0,010
	МИ	7	13	2,043	0–0,356	0,083	0,846	0–0,076	0,011
	ШС	8	12	1,705	0–0,362	0,075	0,747	0–0,185	0,024
	КВ	9	14	1,653	0–0,364	0,079	0,747	0–0,178	0,023
	ХБ	104	21	2,091	0–0,366	0,080	0,828	0–0,108	0,014
	ИЧ	20	18	1,957	0–0,347	0,082	0,817	0–0,064	0,012
	КР	23	15	1,237	0–0,366	0,065	0,599	0–0,288	0,039
	БО	109	32	0,750	0–0,260	0,042	0,338	0–0,645	0,082
	ОЗ	49	7	0,252	0–0,092	0,015	0,092	0–0,907	0,115
Восточная Камчатка	БВ	17	20	1,578	0–0,323	0,063	0,639	0–0,318	0,040
	АГ	23	45	2,613	0–0,338	0,073	0,951	0–0,053	0,009
	КА	47	25	1,815	0–0,365	0,077	0,765	0–0,172	0,022
	ЛГ	10	36	1,485	0–0,313	0,063	0,613	0–0,343	0,044
	ВВ	134	18	0,653	0–0,156	0,030	0,251	0–0,744	0,095
	ВИ	5	5	0,298	0–0,061	0,016	0,112	0–0,888	0,113
Σ/ <i>Cp.</i>	970	61	2,036	0–0,361	0,071	0,766	0–0,197	0,025	

Условные обозначения: Min–Max – минимум–максимум; s_x – стандартное отклонение; Эстуарии: ПТ – Пенжина-Таловка; МИ – Микина; ШС – Шестакова; КВ – Ковран; ХБ – Хайрюзова-Белоголовая; ИЧ – Ича; КР – Крутого-рова; БО – Большая; ОЗ – Озерная; БВ – Вилучинская; АГ – Авачинская губа; КА – Камчатка; ЛГ – Легунмун; ВВ – Вывенка; ВИ – Вивнитунваям.

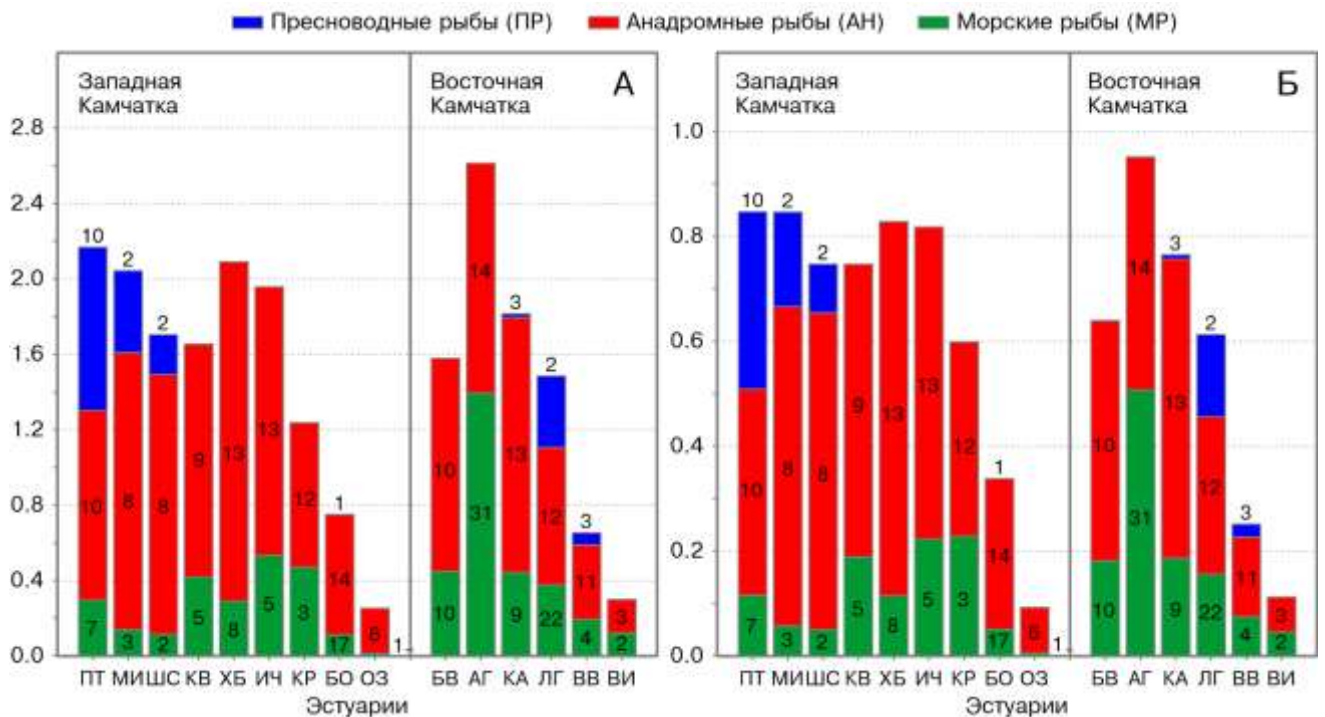


Рис. 5.26. Изменение индексов Шеннона (А) и Симпсона (Б) с учетом общего вклада различных экологических групп рыб в видовое разнообразие ихтиофауны в отдельных эстуариях Камчатки (цифрами на рисунках указано количество видов рыб отдельных экологических групп, отмеченных в данном эстуарии; условные обозначения эстуариев те же, что и в табл. 5.2).

Таблица 5.3. Диагональная вторичная матрица (диаграмма Чекановского) степени сходства видового состава ихтиофауны в эстуариях Камчатки по индексу Чекановского-Сьеренсена (по Песенко, 1982).

Район	Тип эстуария	Эстуарии и количество видов рыб (п), отмеченных в данном водном объекте																						
		эстуарии → ↓ n	ПТ	МИ	ШС	УТ	КВ	ХБ	ИЧ	КР	КО	БО	ОЗ	БВ	ВЛ	АГ	КТ	СМ	КА	СВ	ЛГ	ВВ		
Западная Камчатка	ГИП	РУС	ПТ	–																				
	ГИП	ЛАГ	МИ	0,65	–																			
	ГИП	ЛАГ	ШС	0,62	0,96	–																		
	МАК	РУС	УТ	0,52	0,44	0,46	–																	
	МАК	ЛАГ	КВ	0,59	0,74	0,69	0,65	–																
	МАК	РУС	ХБ	0,54	0,59	0,55	0,77	0,80	–															
	МАК	ЛАГ	ИЧ	0,49	0,58	0,60	0,83	0,81	0,87	–														
	МАК	ЛАГ	КР	0,43	0,57	0,59	0,74	0,76	0,83	0,91	–													
	МЕЗ	ЛАГ	КО	0,51	0,55	0,50	0,88	0,76	0,83	0,89	0,86	–												
	МЕЗ	ЛАГ	БО	0,51	0,44	0,41	0,76	0,61	0,75	0,68	0,64	0,77	–											
Восточная Камчатка	МИК	ЛАГ	ОЗ	0,24	0,30	0,32	0,47	0,48	0,50	0,56	0,64	0,52	0,36	–										
	МИК	МОР	БВ	0,47	0,48	0,56	0,65	0,65	0,68	0,74	0,74	0,75	0,69	0,52	–									
	МИК	ЛАГ	ВЛ	0,50	0,60	0,62	0,65	0,71	0,79	0,74	0,81	0,76	0,65	0,58	0,76	–								
	МИК	МОР	АГ	0,42	0,34	0,32	0,62	0,47	0,64	0,57	0,50	0,58	0,78	0,27	0,58	0,55	–							
	МИК	ЛАГ	КТ	0,49	0,59	0,62	0,70	0,71	0,74	0,81	0,83	0,76	0,61	0,67	0,76	0,90	0,47	–						
	МИК	ЛАГ	СМ	0,59	0,54	0,50	0,68	0,68	0,80	0,71	0,67	0,73	0,75	0,45	0,73	0,78	0,70	0,74	–					
	МИК	ЛАГ	КА	0,58	0,58	0,54	0,71	0,67	0,74	0,79	0,70	0,76	0,70	0,44	0,67	0,71	0,63	0,72	0,82	–				
	МИК	–	СВ	0,44	0,37	0,38	0,61	0,48	0,63	0,59	0,55	0,57	0,68	0,33	0,61	0,64	0,86	0,56	0,67	0,59	–			
	МИК	ЛАГ	ЛГ	0,54	0,49	0,46	0,61	0,56	0,70	0,63	0,55	0,61	0,68	0,33	0,57	0,60	0,84	0,56	0,73	0,69	0,89	–		
	МИК	ЛАГ	ВВ	0,58	0,65	0,67	0,68	0,75	0,77	0,83	0,79	0,79	0,60	0,56	0,68	0,74	0,48	0,75	0,67	0,70	0,56	0,63	–	
МИК	ЛАГ	ВИ	0,25	0,44	0,47	0,29	0,53	0,38	0,43	0,50	0,40	0,27	0,67	0,40	0,45	0,20	0,42	0,34	0,33	0,24	0,24	0,43		

Сходство:

1	0,2–0,3
2	0,3–0,4
3	0,4–0,5
4	0,5–0,6
5	0,6–0,7
6	0,7–0,8
7	0,8–0,9
8	0,9–1,0

Эстуарии: ПТ – Пенжина-Таловка; МИ – Микина; ПШ – Шестакова; УТ – Утхолок; КВ – Ковран; ХБ – Хайрюзова-Белоголовая; ИЧ – Ича; КР – Крутоголова; КО – Коль; БО – Большая; ОЗ – Озерная; БВ – Вилючинская; ВЛ – Большой Виллой; АГ – Авачинская губа; КТ – Калыгирь; СМ – Семлячик; КА – Камчатка; СВ – эстуарии северо-восточной Камчатки; ЛГ – Летунун; ВВ – Вывенка; ВИ – Вивинтунная; Типы эстуариев: ГИП – гиперприливный; МАК – макроприливный; МЕЗ – мезоприливный; МИК – микроприливный; РУС – русловой; ЛАГ – лагунный; МОР – морской.

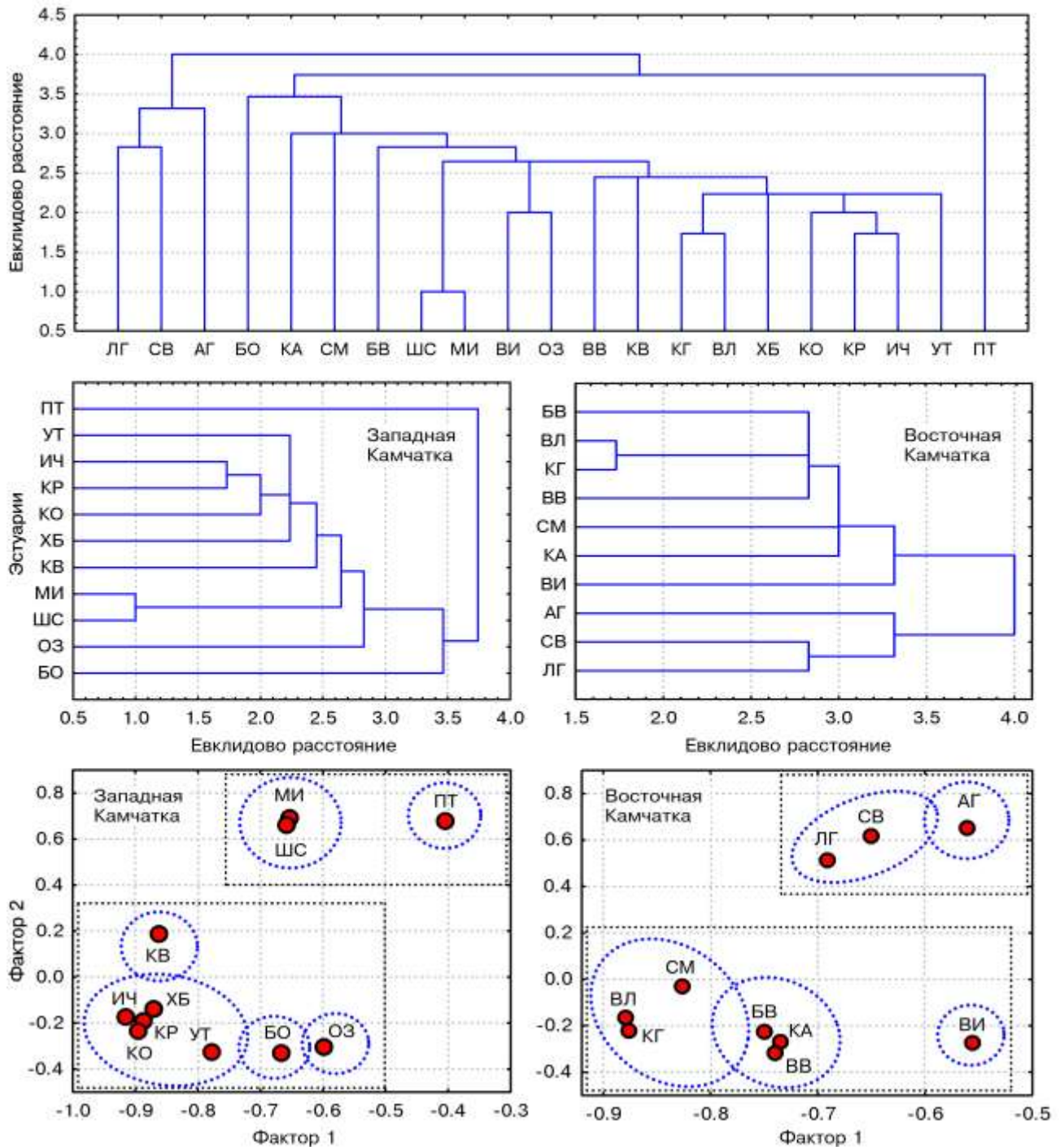


Рис. 5.27. Степень сходства видового состава ихтиофауны в эстуариях Камчатки, рассчитанная на основании данных о видовом богатстве рыб и их кластеризации по евклидову расстоянию, а также по результатам многомерного анализа методом главных компонент (Эстуарии: ПТ – Пенжина-Таловка; МИ – Микина; ШС – Шестакова; УТ – Утхолок; КВ – Ковран; ХБ – Хайрюзова-Белоголовая; ИЧ – Ича; КР – Крутогорова; КО – Коль; БО – Большая; ОЗ – Озерная; БВ – Вилучинская; ВЛ – Большой Вилуй; АГ – Авачинская губа; КГ – Калыгирь; СМ – Семлячик; КА – Камчатка; СВ – эстуарии северо-восточной Камчатки; ЛГ – Легунмун; ВВ – Вывенка; ВИ – Вивнитунваям).

Для мезо- и микроприливных эстуариев Восточной Камчатки (побережье Тихого океана и Берингова моря) характерен несколько больший разброс значений видового разнообразия (табл. 5.2, рис. 5.26). Так, среди всех исследованных к настоящему моменту эстуариев этого района выделяются две основные категории водных объектов. В первую из них попадают не-

сколько лагунно-озерных эстуариев, расположенных на юго-восточном побережье Камчатки (оз. Большой Вилуй, оз. Калыгирь и лаг. Семлячик), а также эстуарии двух крупнейших рек восточного побережья – Камчатка и Вывенка. К этой же категории достаточно близки по составу фауны рыб небольшой фьордовый эстуарий бух. Вилючинская (Юго-Восточная Камчатка), и в значительно меньшей степени – малый лагунно-лиманый эстуарий, расположенный в устье р. Вивнитунваям (зал. Корфа, Северо-Восточная Камчатка). Вторая категория водных объектов включает группу эстуариев (главным образом лагунного типа), расположенных в устьях рек Северо-Восточной Камчатки, а также крупный лагунно-лиманый эстуарий этого же района лаг. Легунмун (находится в юго-западной части зал. Корфа). Высокое сходство видового состава ихтиофауны во всех указанных водных объектах (как и в морских эстуариях), определяется в основном встречаемостью в них одних и тех же видов прибрежно-морских и анадромных видов рыб (табл. 5.3, рис. 5.27).

Для выявления ключевых внешних факторов (Фактор 1 и Фактор 2 на рис. 5.27), которые могут влиять на видовое богатство рыб в камчатских эстуариях, был проведен сравнительный анализ между отдельными географическими характеристиками и таксономическим составом рыбного населения в 20-ти эстуариях различных гидролого-морфологическими типов, расположенных на разных участках побережья Камчатского края (табл. 5.4).

На первом этапе для оценки особенностей условий обитания рыб в исследуемых эстуариях, были выполнены статистические расчеты по методике, которая была разработана ранее для макроэкологического анализа связей между видовым богатством рыб и экологическими градиентами в приливных эстуариях Европы (Nicolas et al., 2010). По аналогии с этим методом, в качестве ключевых параметров, имеющих отношение к морфологии исследуемых водных объектов (и которые сейчас для них известны), были использованы следующие показатели: общая площадь эстуария (S); максимальная ширина его устья в прилив ($B_{\max}$); максимальная глубина устья эстуария в прилив ($h_{\max}$); ширина шельфовой зоны в районе устья эстуария от береговой линии до глубины 200 м (b); длина реки (L); общая площадь речного бассейна (F) (табл. 5.4). В качестве основных гидрологических характеристик водных объектов использованы два показателя: максимальная высота прилива на побережье ($H_{\max}$) и среднегодовой расход воды в реке (Q)³¹. Для характеристики видового и экологического разнообразия ихтиофауны в исследуемых эстуариях использованы данные о встречаемости отдельных видов рыб в этих водных объектах, которые были объединены в три базовые экологические группы: морские (МР), анадромные (АН) и пресноводные (ПР) (табл. 5.4).

³¹ – В отличие от некоторых относительно крупных и хорошо изученных эстуарных систем Камчатки (например, эстуариев рр. Камчатка, Большая, Пенжина-Таловка, а также Авачинской губы), по многим другим эстуариям региона данные или отрывочны или отсутствуют совсем. Поэтому некоторые абиотические факторы среды, особенно относящиеся к гидрологии (такие как стратификация, химический состав воды и мутность, и т.п.), или биологическая информация (например, концентрация хлорофилла- a) в анализе не учитывались.

Таблица 5.4. Основные гидролого-морфологические характеристики эстуариев и речных систем, а также общее число видов рыб различных экологических групп, отмеченных в устьях рек Камчатского края за весь период наблюдений.

Водный объект	Эстуарии						
	Тип		S , км ²	$H_{\max}$, м	$B_{\max}$, км	$h_{\max}$, м	b , км
1 Пенжина–Таловка	ГИП	РУС	677,04	12,0	11,5	15,0–17,0	530
2 Камчатка	МИК	ЛАГ	586,46	1,9	0,25	12,0	12
3 Авачинская губа	МИК	МОР	272,19	1,8	2,80	15,0	8
4 Большая	МЕЗ	ЛАГ	87,25	2,6	0,18	7,0	85
5 Хайрюзова–Белоголовая	МАК	РУС	38,32	6,4	4,50	6,5–7,5	90
6 Легунмун	МИК	ЛАГ	38,28	1,9	1,10	6,5	105
7 Калыгирь	МИК	ЛАГ	19,99	1,8	0,05	2,5	25
8 Вывенка	МИК	ЛАГ	19,09	1,9	0,15	8,5	105
9 Ича	МАК	ЛАГ	18,18	5,1	0,10	4,0	80
10 Семлячик	МИК	ЛАГ	10,11	1,8	0,08	2,0	30
11 Большой Вилюй	МИК	ЛАГ	6,62	1,8	0,06	2,5	13
12 Утхолок	МАК	РУС	4,87	7,0	0,13	4,5	75
13 Крутогорова	МАК	ЛАГ	3,21	5,0	0,05	3,5	67
14 Озерная	МИК	ЛАГ	1,39	2,0	0,03	3,0	18
15 Вилючинская	МИК	МОР	1,31	1,8	1,40	15,0	19
16 Ковран	МАК	ЛАГ	0,89	6,5	0,50	3,0	90
17 Микина	ГИП	ЛАГ	0,72	12,0	0,20	6,0	475
18 Коль	МЕЗ	ЛАГ	0,44	3,0	0,04	3,5	93
19 Шестакова	ГИП	ЛАГ	0,29	12,0	0,15	5,0	500
20 Вивнитунваям	МИК	ЛАГ	0,01	1,9	0,01	1,5	105

Окончание таблицы 5.4

Эстуарий	Реки			Количество видов рыб			
	F , тыс. км ²	L , км	Q , м ³	МР	АН	ПР	Всего
1 Пенжина–Таловка	<u>73,50/24,10</u> ¹ (97,60)	<u>713/458</u> ¹ (1171)	<u>682,0/230,0</u> ¹ (912,0)	7	10	10	27
2 Камчатка	55,90	758	1030,0	9	13	3	25
3 Авачинская губа	<u>5,90/1,50</u> ² (7,40)	<u>122/81</u> ² (203)	<u>138,0/55,8</u> ² (193,8)	31	14	1	46
4 Большая	12,70	275	360,0	17	14	1	32
5 Хайрюзова– Белоголовая	<u>11,60/4,00</u> ³ (15,60)	<u>265/226</u> ³ (491)	<u>181,0/63,3</u> ³ (244,3)	8	13		21
6 Легунмун	<u>1,38/0,54*/0,76*</u> ⁴ (2,68)	<u>60/47/55</u> ⁴ (162)	<u>25,0/20,0*/22,0*</u> ⁴ (67,0)	22	12	2	36
7 Калыгирь	0,23	29	10,0	3	11		14
8 Вывенка	13,00	395	300,0	4	11	3	18
9 Ича	4,53	233	112,0	5	13		18
10 Семлячик	0,69	53	50,0*	12	12		24
11 Большой Вилюй	0,07	23	2,1	6	11		17
12 Утхолок	1,35	128	22,0	8	14	1	23
13 Крутогорова	2,65	169	69,2	3	12		15
14 Озерная	1,03	48	24,7	1	6		7
15 Вилючинская	0,15*	26	7,0*	10	10		20
16 Ковран	1,22	86	24,0	5	9		14
17 Микина	0,81	82	20,0*	3	8	2	13
18 Коль	1,58	122	48,0	5	14	1	20
19 Шестакова	0,61*	40	6,5*	2	8	2	12
20 Вивнитунваям	0,03*	16	3,5*	2	3		5
<i>Всего видов рыб:</i>				<i>33</i>	<i>15</i>	<i>13</i>	<i>61</i>

Примечания: ГИП – гиперприливной; МАК – макроприливной; МЕЗ – мезоприливной; МИК – микроприливной; РУС – русловой (воронкообразный); ЛАГ – лагунный; МОР – морской; S – площадь эстуария; $H_{\max}$ – макс. высота прилива на побережье; $B_{\max}$ – макс. ширина устья эстуария в прилив; $h_{\max}$ – макс. глубина устья эстуария в прилив; b – ширина шельфовой зоны в районе устья эстуария от береговой линии до глубины 200 м; L – длина реки, F – площадь водосбора (по данным из Гидрологическая изученность, 1964); Q – среднегодовой расход воды (фактические и ориентировочные расчеты с использованием метода гидрологической аналогии на основе многолетних данных Камчатского УГМС); * – собственные расчеты; ^{1–4} – значения для основных рек, образующих данный эстуарий: ¹ – Пенжина/Таловка; ² – Авача/Паратунка; ³ – Хайрюзова/Белоголовая; ⁴ – Лингинмываям/Навлигинмываям/Гатымынваям (снизу под чертой в скобках указано суммарное значение для этих рек); ПР – пресноводные; АН – анадромные; МР – морские рыбы.

Построение корреляционной матрицы (табл. 5.5), а также последующий факторный анализ на основе метода главных компонент (Nicolas et al., 2010) показали, что среди всех гидролого-морфологических характеристик исследуемых эстуариев, выделяются две группы факторов, описывающих 85,9% общей дисперсии. К первой из них (PCA1) относятся «морские» факторы – ширина шельфа (b) и величина прилива на побережье ($H_{\max}$), которые тесно коррелируют между собой ($r = 0,90$) (рис. 5.28, А–Б). Во вторую группу факторов (PCA2) попадают как «речные», так и собственно «эстуарные» характеристики, из которых наиболее взаимосвязаны площадь водосбора (F), длина (L) и среднегодовой расход (Q) реки ($r_{\text{ср}} = 0,94$). От этих «речных» показателей в значительной степени зависит также общая площадь эстуария (S ; $r_{\text{ср}} = 0,92$), и в несколько меньшей степени – ширина ($B_{\max}$; $r_{\text{ср}} = 0,72$) и глубина ($h_{\max}$, $r_{\text{ср}} = 0,63$) его устья. Причем все собственно «эстуарные» характеристики, в свою очередь, также достаточно тесно взаимосвязаны ($r_{S-B_{\max}} = 0,69$; $r_{S-h_{\max}} = 0,70$; $r_{B_{\max}-h_{\max}} = 0,63$).

На основании дальнейшей кластеризации по двум главным компонентам (PCA1 и PCA2), все двадцать исследуемых эстуариев разделились на пять основных групп объектов (рис. 5.28–В). В две отдельные категории вошли гиперприливные эстуарии Северо-Западной Камчатки – Пенжина–Таловка (№1), а также Шестакова и Микина (№2). К группе №3 были отнесены макроприливные эстуарии западного побережья Камчатки – Утхолок, Ковран, Хайрюзова–Белоголовая, Ича и Крутогорова (см. рис. 3.21). Группа №4 включала различные мезо- и микроприливные эстуарии, расположенные как на Западной, так и Восточной Камчатке (Коль, Большая, Озерная, бух. Вилучинская, Большой Виллой, Калыгирь, Семлячик, Легунмун, Вывенка, Вивнитунваям). И в последнюю категорию (№5) попали два крупнейших эстуария восточного побережья (Авачинская губа и Камчатка) (см. рис. 3.25). Таким образом, статистический анализ с высокой степенью достоверности подтвердил гидролого-морфологическую типизацию эстуариев Камчатки, выполненную на основании результатов полевых наблюдений (она была представлена в разделе 3.4), а также послужил дополнительным доказательством, что исследуемые эстуарии различаются по своим абиотическим условиям.

Таблица 5.5. Корреляционная матрица между основными гидролого-морфологическими характеристиками исследованных эстуариев ($n=20$; курсивом выделены корреляции при уровне значимости $p < 0,05$).

Параметр	S	$H_{\max}$	$B_{\max}$	$h_{\max}$	b	F	L
Площадь эстуария (S)	1	—	—	—	—	—	—
Высота прилива на побережье ($H_{\max}$)	0,18	1	—	—	—	—	—
Ширина устья эстуария ($B_{\max}$)	<i>0,69</i>	0,43	1	—	—	—	—
Глубина устья эстуария ($h_{\max}$)	<i>0,70</i>	0,11	<i>0,63</i>	1	—	—	—
Ширина шельфовой зоны в районе устья эстуария (b)	0,26	<i>0,90</i>	<i>0,47</i>	0,20	1	—	—
Площадь водосбора (F)	<i>0,94</i>	0,32	<i>0,80</i>	<i>0,63</i>	0,40	1	—
Длина реки (L)	<i>0,88</i>	0,30	<i>0,79</i>	<i>0,63</i>	0,34	<i>0,96</i>	1
Среднегодовой расход воды в реке (Q)	<i>0,93</i>	0,12	<i>0,58</i>	<i>0,63</i>	0,20	<i>0,92</i>	<i>0,93</i>

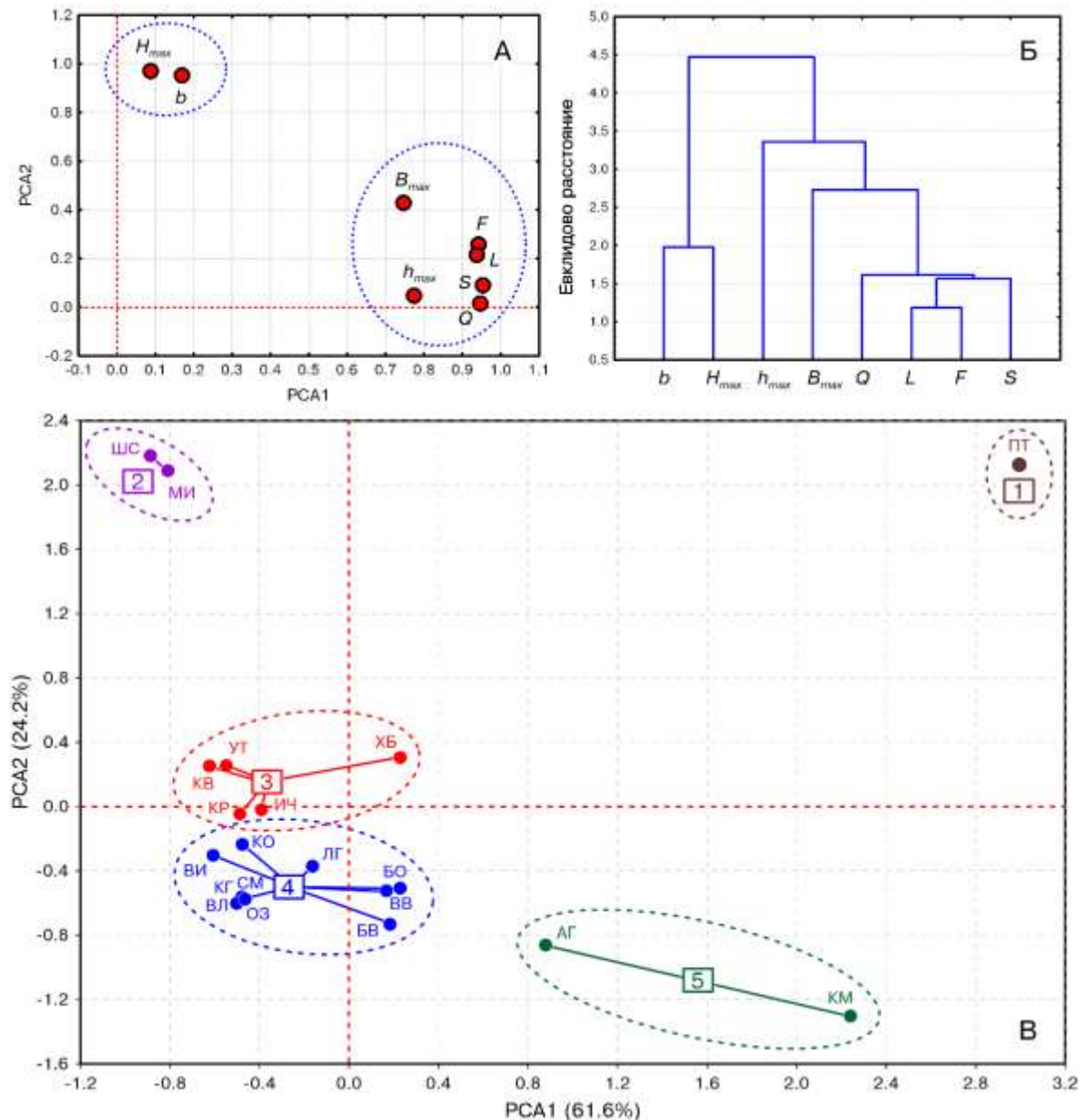


Рис. 5.28. График (А) и дендрограмма (Б), демонстрирующие взаимосвязи между основными гидролого-морфологическими характеристиками 20-ти исследованных эстуариев по двум главным компонентам (РСА), а также схема эстуариев, спроецированных на эти же две компоненты при 85,9% общей инерции. Пять кластеров были получены методом кластеризации Уорда (Nicolas et al., 2010). Цифрами обозначены центры инерции. Условные обозначения факторов те же, что и в табл. 5.5, а эстуариев те же, что и на рис. 5.27.

Последующий сравнительный анализ обобщенных данных о видовом составе и экологическом богатстве ихтиофауны в эстуариях Камчатки различных гидролого-морфологических типов в целом выявил следующие закономерности. Для *гипер*- (с величиной приливов $\Delta H \geq 6$ м) и *макроприливных* ($4 \leq \Delta H < 6$ м) русловых (воронкообразных) эстуариев, расположенных на северо-западном побережье Камчатского края, характерно минимальное таксономическое и экологическое разнообразие эстуарных ихтиоценов (табл. 5.4, рис. 5.29). Суммарно в этих водных объектах было зарегистрировано 27 видов рыб (7 морских, 10 анадромных и 10 пресноводных), которые были представлены всеми экологическими группировками (рис. 5.25), однако

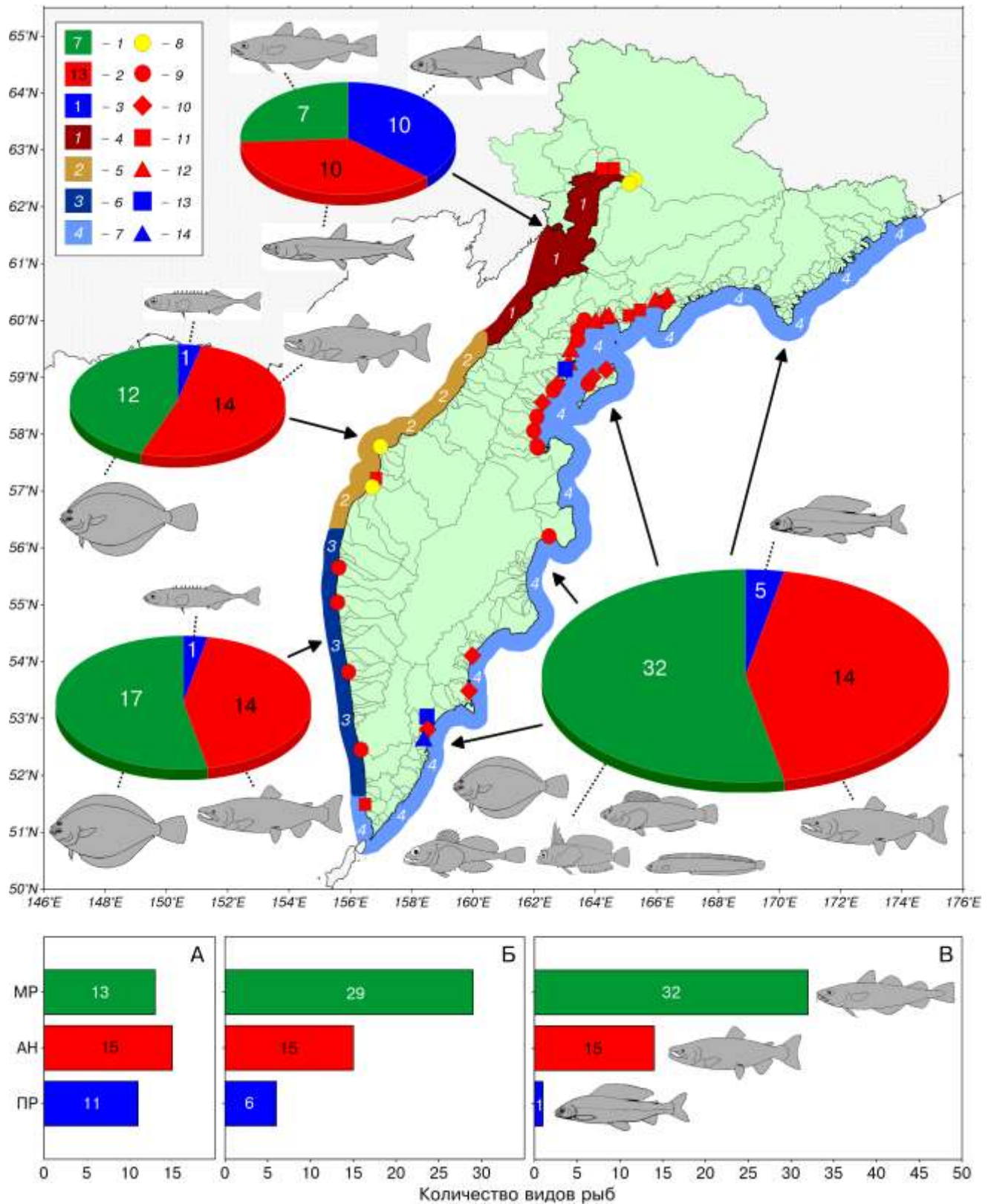


Рис. 5.29. Географические особенности распространения рыб в эстуариях Камчатки различных гидролого-морфологических типов (Условные обозначения в легенде. Экологические группы: 1 – морские (МР); 2 – анадромные (АН); 3 – пресноводные (ПР). Типы эстуариев: 4 – гиперприливные; 5 – макроприливные; 6 – мезоприливные; 7 – микроприливные; 8 – русловые с устьевым расширением (воронкообразные); 9 – лагунно-русловые; 10 – лагунно-озерные; 11 – лагунно-лиманские; 12 – собственно лагунные; 13 – собственно морские; 14 – морские фьорды; А – русловые/воронкообразные; Б – лагунные; В – морские. Пропорции циклограмм на рисунке соответствуют общему числу видов, зарегистрированных в эстуариях данного типа).

по численности здесь преобладали только эвригалинные анадромные виды рыб (табл. 5.4). Исключение составляют лишь устья рек, расположенные в северной части Пенжинской губы, которые в теплое время года находятся под существенным опресняющим воздействием речного стока двух наиболее значительных рек исследуемого региона – Пенжина и Таловка (Горин и др., 2015). В указанных эстуариях в летние месяцы в массовом количестве может нагуливаться молодь пресноводных жилых рыб, населяющих эти речные системы (Коваль и др., 2015а, 2017, 2018). Рыбы морского происхождения в эстуариях Северо-Западной Камчатки в целом встречаются редко, что, очевидно, связано с экстремальным гидрологическим режимом, который характерен для этих водных объектов (сильные приливные течения, значительные колебания солености и температуры, очень высокая мутность воды и т.п., см. разд. 3.4.1). Как известно, такие абиотические условия крайне неблагоприятны для большинства как морских, так и пресноводных организмов, и поэтому в гиперприливных эстуариях могут обитать лишь некоторые наиболее эврибионтные морские, пресноводные или анадромные рыбы (Potter et al., 2015; Whitfield, 2015; Able et al., 2022; Whitfield et al., 2022b).

Из рисунка 5.29 также следует, что по мере уменьшения приливов на побережье, видовое и экологическое богатство сообществ рыб в камчатских эстуариях возрастает, а в их составе начинают преобладать морские виды. Причем доля пресноводных жилых рыб в сообществах уменьшается до минимума, в то время как значение анадромных видов остается неизменным (рис. 5.25, 5.29). Очевидно, что такие закономерности напрямую связаны не только с географическими особенностями распределения отдельных видов рыб на исследуемой территории (прежде всего, пресноводной ихтиофауны, см. табл. 5.1), но и с существенными различиями абиотических условий, которые наблюдаются в эстуариях Камчатки различных типов. Так, в разделе 3.4 было показано, что на побережье Камчатки с *мезо*– ($2 \leq \Delta H < 4$ м) и *микроприливами* ($\Delta H < 2$ м) преобладают лагунные, а также морские эстуарии, гидрологические условия в которых значительно более подходят для обитания морских рыб. Это происходит благодаря тому, что в таких эстуариях существует значительно более четко выраженная зона смешения речных и морских вод, и наблюдается сильная стратификация (особенно в лагунно-озерных, лагунно-лиманских и морских эстуариях) (рис. 5.29). Именно такие внешние условия, по всей видимости, значительно лучше подходят для морских рыб, которые могут достаточно безопасно использовать эти водные объекты для нагула, а иногда и размножения, особенно в период максимальных сизигийных приливов.

Для оценки влияния отдельных географических факторов на таксономическое и экологическое богатство рыб в эстуариях Камчатки, были выполнены дополнительные статистические расчеты. Для этого использован новый набор данных. Во-первых, для данного анализа были оставлены только морские виды рыб (МР, см. табл. 5.4), поскольку именно они составляют более половины (54%) от общего числа всех видов, связанных с эстуариями, и поэтому в значи-

тельной степени определяют биологическое богатство и разнообразие ихтиоценов в исследуемых эстуариях (рис. 5.26, 5.30). Во-вторых, из всего набора гидролого-морфологических характеристик, были выбраны только четыре основных параметра, которые имеют тесные связи с другими близкими факторами (например, $H_{\max}$ и b ; S , $B_{\max}$ и $h_{\max}$; F , L и Q), наиболее просты для измерения (в частности, с использованием ГИС-технологий), и, в то же время могут иметь важнейшее значение для использования эстуариев морскими рыбами (Blaber, 1997, 2000; Nicolas et al., 2010; Whitfield, 2019; Fish..., 2022) – это высота прилива на побережье ($H_{\max}$; «морской» фактор), общая площадь эстуария (S) и ширина его устья ($B_{\max}$) (собственно «эстуарные» факторы), а также общая площадь речного бассейна (F ; «речной» фактор). И в-третьих, из статистических расчетов были исключены три крупнейших эстуария Камчатки – Пенжина–Таловка, Камчатка и Авачинская губа, которые, отличаются от всех других эстуариев региона своим масштабом, гидрологическими условиями, а также видовым составом рыбного населения, что связано, прежде всего, со спецификой современного распространения отдельных видов рыб на территории Камчатского края.

Вышеуказанный анализ в целом показал, что существует заметная обратная зависимость между величиной прилива на побережье ($H_{\max}$) и общим числом видов морских рыб, отмеченных в исследуемых эстуариях (рис. 5.31), что еще раз подтверждает данные, представленные на рисунке 5.29. В то же время выявлены положительные корреляции между количеством

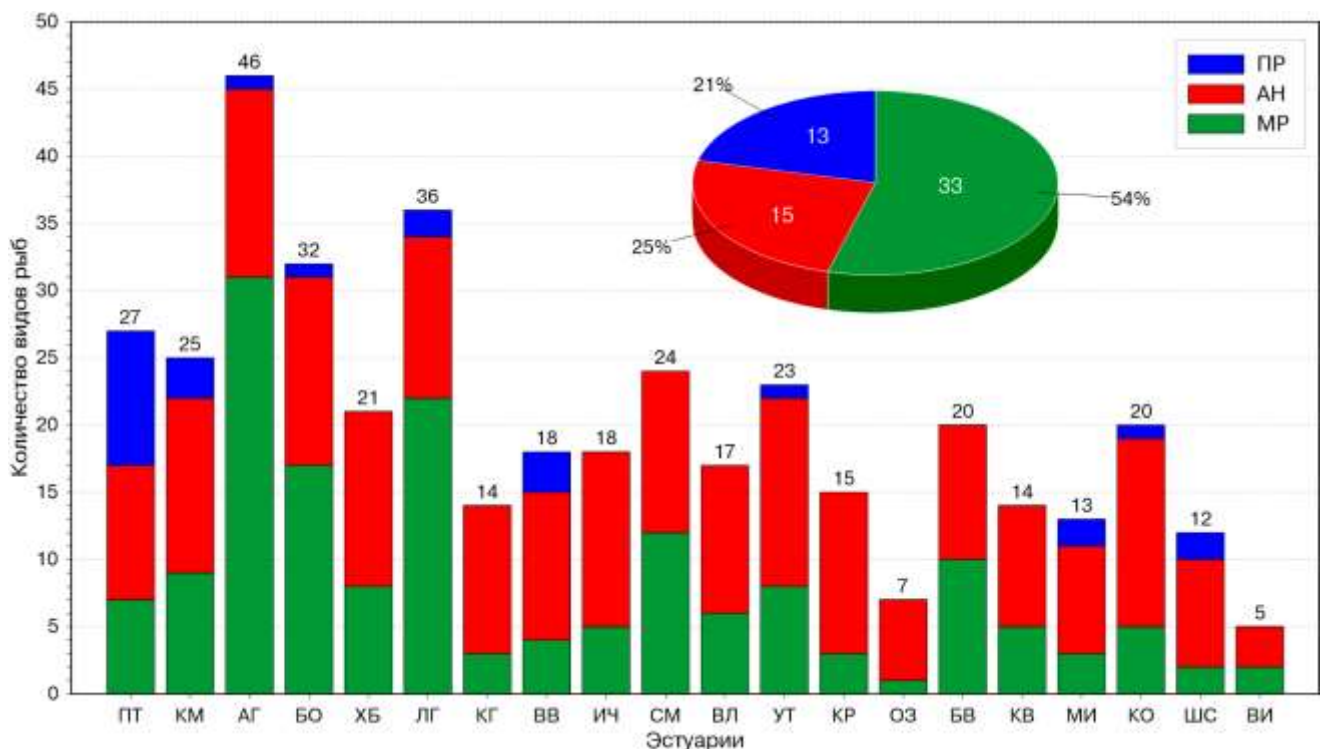


Рис. 5.30. Встречаемость морских (МР), анадромных (АН) и пресноводных (ПР) видов рыб, в различных эстуариях Камчатки (Цифрами на диаграмме указано общее число всех видов круглоротых и рыб, отмеченных в данном эстуарии, а на циклограмме – число и доля всех видов от общего богатства эстуарной ихтиофауны; условные обозначения эстуариев на диаграмме те же, что и на рис. 5.27).

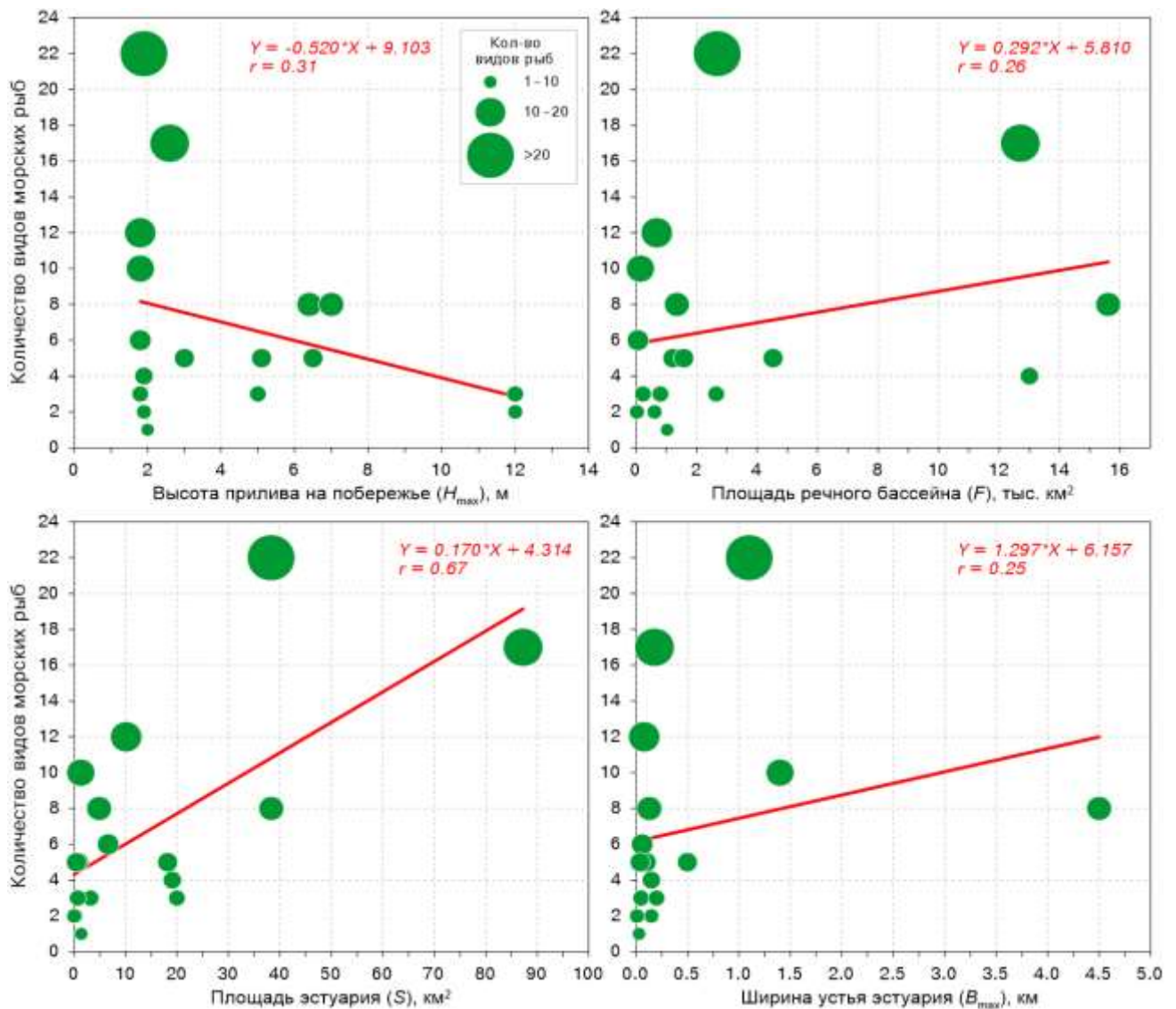


Рис. 5.31. Встречаемость различных видов морских рыб в исследуемых эстуариях ($n=17$) в зависимости от различных гидролого-морфологических факторов.

морских видов и общей площадью эстуариев (S), шириной их устьев ($B_{\max}$), а также общей площадью речных бассейнов (F), поскольку именно от размеров самой реки в значительной степени зависит также и площадь ее устьевой области (табл. 5.5). При этом, наиболее значительное влияние на видовое богатство морских рыб, а также и на общее экологическое разнообразие ихтиофауны в исследуемых эстуариях в целом, оказывает именно общая площадь водного объекта, поскольку связь между двумя этими показателями была наиболее высокой среди всех рассматриваемых факторов ($r = 0,67$) (рис. 5.31).

Таким образом, полученные результаты свидетельствуют, что самое высокое биологическое богатство и разнообразие ихтиофауны наблюдается в крупных эстуариях Камчатки, которые в значительной степени открыты со стороны моря и где происходит свободный водообмен с прибрежными морскими участками (например, некоторые морские или лагунно-русловые эстуарии, см. раздел 3.2). Поэтому в таких водных объектах создаются подходящие условия для

проникновения и обитания морских видов рыб. С другой стороны, все проходные или некоторые пресноводные эвригалинные виды, которые воспроизводятся в бассейнах тех же рек, также могут использовать эти же эстуарии в качестве местообитаний на отдельных этапах своего жизненного цикла (особенно во время весенне-летнего половодья и максимума стока камчатских рек). В наибольшей степени этот эффект проявляется в эстуариях крупнейших рек Камчатки, которые существенно в большей степени подвержены влиянию пресноводного стока. В результате, общее количество видов рыб, которые встречаются в крупных эстуариях Камчатки, обычно выше, по сравнению с небольшими водными объектами, водообмен которых с морем более ограничен.

Кроме этого было отмечено, что видовое богатство ихтиофауны значительно выше в эстуариях, расположенных на восточном побережье Камчатки, чем на западе региона (рис. 5.29). Например, в эстуариях Восточной Камчатки (с учетом всех экзотичных видов рыб, указанных для Авачинской губы, см. табл. 4.1) зарегистрировано 83 вида, тогда как на Западной Камчатке в сумме отмечено лишь 46 таких видов, причем как минимум 10 из них были представлены редкими для Камчатского края пресноводными жилыми рыбами, которые обитают только в реках, расположенных на крайнем северо-западе этого региона (см. рис. 4.1). Очевидно, данный факт связан с тем, что побережье Восточной Камчатки характеризуется большим разнообразием физико-географических условий прибрежной зоны и, соответственно, типологическим разнообразием эстуариев (см. рис. 3.12, 3.25). Это создает большое количество местообитаний и экологических ниш (см. рис. 1.13), которые могут быть успешно освоены рыбами различных экологических группировок (прежде всего, прибрежными морскими рыбами).

5.4. Значение эстуариев в формировании биоразнообразия ихтиофауны на п-ове Камчатка

История формирования фауны рыб на п-ове Камчатка (включая ихтиофауну эстуариев), а также роль основных экологических факторов, определяющих ее современный облик в отдельных географических районах в общих чертах рассмотрены в предыдущих разделах настоящей главы. Теперь необходимо более подробно остановиться на значении устьевых областей рек и эстуариев в зоогеографии камчатских рыб.

5.4.1. Морская ихтиофауна. Как следует из рисунка 5.14, из примерно 480 видов морских рыб, обитающих на шельфе Камчатки, всего около 70 видов (или ~14%) были отмечены в устьях рек, из них лишь 33 вида (~7%) можно считать связанными с эстуариями, и только 17 видов (~3%) могут встречаться там в достаточно массовом количестве. Следовательно, подавляющее большинство типично морских рыб прикамчатских вод никогда не заходят в устья рек и весь свой жизненный цикл проводят в море.

Считается, что помимо низкой устойчивости к изменениям солености воды (см. разд. 1.5), одной из главных причин слабой колонизации устьев рек типично морских рыбами, является отсутствие у них возможности эффективно размножаться в этих системах. Так, большинство морских костных рыб выметывают пелагическую икру, для развития которой необходимы относительно стабильные условия. В эстуариях же (включая Камчатку) наиболее часто встречаются таксоны, которые имеют донную или демерсальную икру, а также откладывают ее на субстрат, закапывают в грунт, строят гнезда или являются живородящими видами (Able, Fahay, 1998, 2010; Whitfield, 2019) (см. табл. 4.3). Очевидно, что такие репродуктивные стратегии направлены на удержание икры, эмбрионов и личинок в зоне нереста и на снижение их смертности от экстремальных гидрологических условий, которые наблюдаются в эстуариях (Houde et al., 2022). Эврибионтные морские рыбы, имеющие подобные адаптации, способны более эффективно использовать устья рек в качестве мест для нереста и раннего нагула, по сравнению с другими морскими видами. Но даже у этих рыб есть морские популяции, которые в случае неожиданной гибели эстуарной группировки (например, в результате экстремального паводка, выхолаживания или промерзания нерестилищ, заморных явлений и т.п.) могут обеспечить воспроизводство вида в целом. Наличие на отдельных участках побережья подходящих эстуариев для нереста или раннего нагула молодежи таких рыб, может способствовать увеличению общей численности их популяций в этих районах, а также более широкому распространению данного вида. Поэтому эстуарно-адаптированные морские рыбы достаточно часто формируют дискретные группировки или популяции, которые приурочены к отдельным эстуариям или участкам побережья. Но в то же время если в данном районе подходящие эстуарные водоемы для нереста или нагула этих рыб отсутствуют, они могут свободно расширять свой ареал, расселяясь вдоль берега через морские акватории (Fishes..., 2002; Houde et al., 2022; см. разд. 5.1).

На Камчатке самым типичным примером морских рыб, успешно освоившим воспроизводство в эстуариях, и для которых эти водные объекты являются необходимыми элементами побережья, является озерная форма тихоокеанской сельди *C. pallasii* (см. разд. 4.5.2). Сейчас на территории Камчатского края известно шесть популяций озерных сельдей, приуроченных к некоторым эстуариям, имеющих в своем составе крупные и относительно мелководные лагуны с обильной водной растительностью, которая служит основным нерестовым субстратом для этих рыб (рис. 5.33). Все эти водные объекты расположены в районе Корякского нагорья и вдоль юго-восточного берега Камчатки в заливах Озерный, Камчатский, Кроноцкий и Авачинский, т.е. на самых расчлененных участках побережья. В настоящее время в этих эстуариях сельдь нерестится и зимует и проводит большую часть года, а летом на несколько месяцев выходит на нагул в прибрежную зону моря (Трофимов и др., 2009; Коваль, Морозова, 2013). Места нагула озерной сельди расположены поблизости от устьев нерестовых водоемов на прилегающих

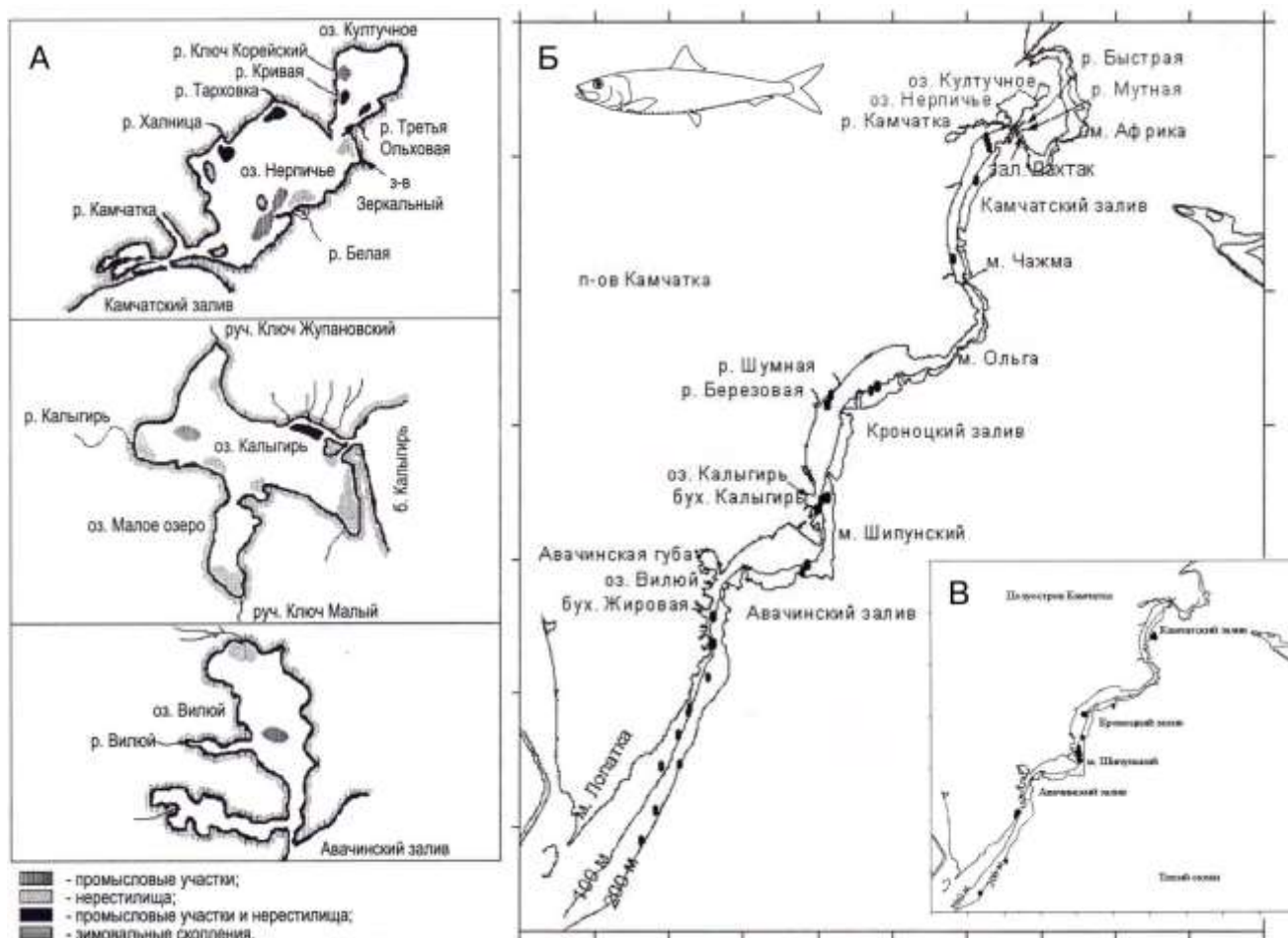


Рис. 5.33. Расположение основных промысловых участков, зимовальных скоплений и нерестилищ озерной сельди в лагунных эстуариях р. Камчатка, оз. Калыгирь и оз. Большой Вилуй (А), а также случаи поимки сельди у берегов Камчатки в летне-осенний (Б) и зимне-весенний (В) периоды по данным траловым и снюрреводных съемок в 1953–2002 гг. (по материалам из Трофимов, 2004б).

участках морских заливов Восточной Камчатки (рис. 5.33). В то же время на Западной Камчатке популяции озерных сельдей отсутствуют, хотя ее морская форма широко распространена в Охотском море (Науменко, 2001). При этом, многочисленные эстуарии западного побережья, посещаются сельдью лишь случайно во время летних нагульных миграций (Токранов, 1994; Коваль, 2007; Коваль и др., 2010б; см. табл. 4.1). Хотя ее нерест в этих районах периодически наблюдается в отдельные годы, но происходит он в море на участках сублиторали в непосредственной близости от устьев рек и лагунных протоков, но не в эстуариях (Трофимов, Науменко, 2000; Трофимов, 2004а, б, 2005).

Наиболее вероятно, что такой характер распространения озерной сельди на Камчатке обусловлен, прежде всего, морфодинамикой ее берегов в недавнем геологическом прошлом. Предполагается, что формирование популяций озерных сельдей на тихоокеанском побережье России (включая Камчатку) было связано с образованием лагунных эстуариев из морских заливов в результате тектонического поднятия суши, опережающего рост уровня моря в последние 6,5–7,0 тыс. л. Такое формирование могло идти двумя путями: в одном случае, оно происходи-

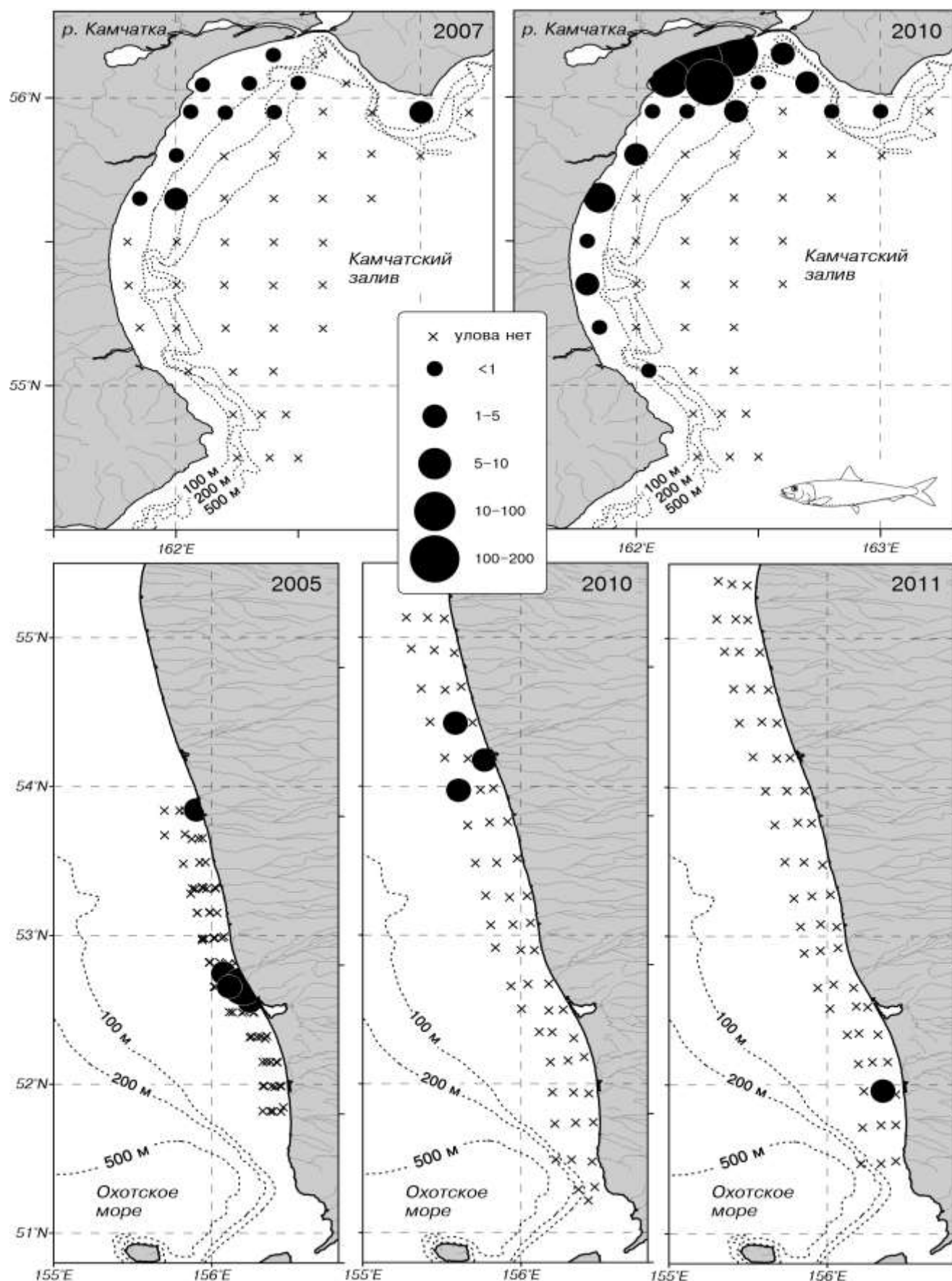


Рис. 5.33. Распределение тихоокеанской сельди в прибрежных водах Камчатского залива (тыс. экз./траление) в августе 2007 и 2010 гг. (верхние рисунки) и у побережья Западной Камчатки (экз./траление) в июле 2005, 2010 и 2011 гг. (нижние рисунки) по результатам траловых съемок, выполненных на НИС МРТК-316 (по материалам из Коваль, Морозова, 2013; Koval et al., 2011).

ло постепенно, вместе с образованием устьевых лагун из населенных сельдью морских заливов, а в другом – сельдь заселяла новые акватории, образовавшиеся в месте береговых депрессий, заполняемых водой (Трофимов, 2005). По-видимому морфологическое строение побережья Западной Камчатки, для которого характерна выровненная береговая линия без заливов и бухт, и определило отсутствие подходящих условий для формирования популяций озерных сельдей в этом районе. Следует отметить, что в северной части Охотского моря, где побережье вновь приобретает расчлененный рельеф, озерная сельдь снова появляется (Науменко, 2001; Трофимов, 2004а, 2005).

Таким образом, на примере озерной сельди Камчатки можно видеть, что для некоторых морских рыб этого региона эстуарии имеют достаточно важное значение в качестве мест нагула, а иногда и размножения. Наряду с сельдью, к таким рыбам можно отнести навагу (которая также имеет озерную и морскую формы), мойву, морскую малоротую корюшку, отдельные виды камбал и рогатковых, а также нек. др. рыб (Василец, 2000; Науменко, 2001; Черешнев и др., 2002; Фадеев, 2005; Дьяков, 2012; Великанов, 2018; Наумова, 2021; Новикова, 2021, 2023; Новикова и др., 2023; и др.). Однако даже эти рыбы используют эстуарии лишь факультативно, а основной нерест и большая часть их жизненного цикла (особенно у особей старших возрастных групп) проходят в прибрежной зоне моря (рис. 5.34). Более того, в случае если в отдельных эстуариях складываются неблагоприятные условия (как, например, это происходит в гипер- и макроприливных эстуариях Северо-Западной Камчатки; см. рис. 5.29), даже эстуарно-адаптированные морские рыбы избегают такие водные объекты и всю свою жизнь проводят за их пределами – в более стабильной морской среде. Поэтому невзирая на то, что для некоторых эврибионтных морских рыб способность обитать в эстуариях очевидно дает существенные преимущества, эти водные объекты в целом не играют решающего значения для формирования биологического разнообразия морской ихтиофауны Камчатки в региональном масштабе.

5.4.2. Анадромные рыбы. Несмотря на то, что анадромные рыбы составляют около половины (15 видов, ~54%) от общего числа всех таксонов, встречающихся в пресных водах Камчатского края (см. рис. 5.14), на большей части территории региона они формируют основу биологического разнообразия ихтиофауны пресных вод, а также доминируют в реках как по численности, так и по биомассе (Куренков, 1965, 1984; Черешнев, 1996а; Черешнев и др., 2002; Атлас-определитель..., 2015). На п-ове Камчатка есть множество речных систем, в которых кроме анадромных рыб (или их пресноводных дериватов) другие виды рыб отсутствуют (см. рис. 5.25). Но в то же время существуют отдельные районы, где, наоборот, некоторых анадромных рыб нет, либо они имеют низкую численность (см. разд. 5.2.2).

Как было показано в разделах 5.1–5.2, особенности современной зоогеографии анадромных рыб на Камчатке, с одной стороны, связаны с их эволюционной историей и способностью

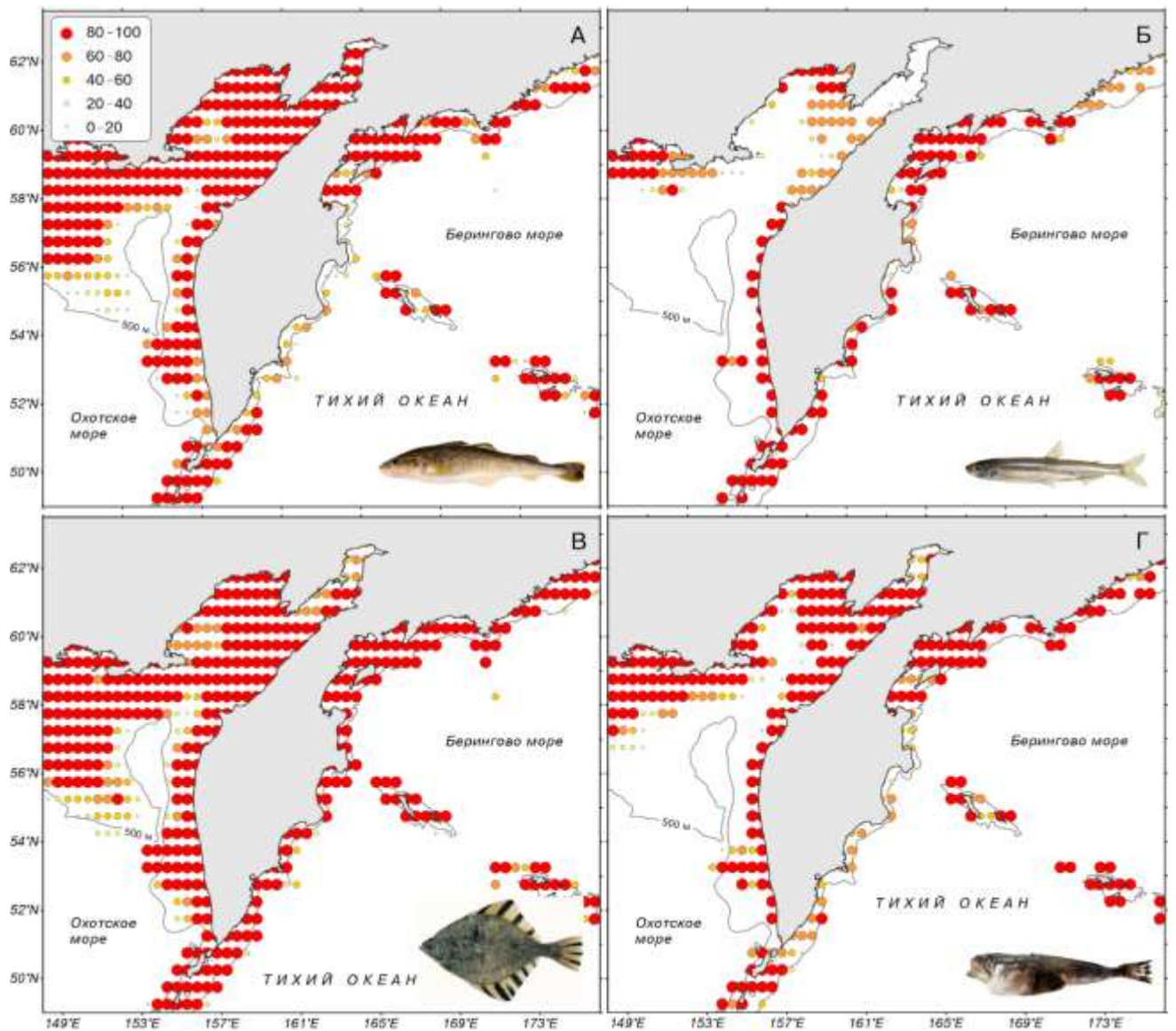


Рис. 5.34. Относительная встречаемость (%) наваги (А), морской корюшки (Б), звездчатой камбалы (В) и плоскоголовой широколобки (Г) в водах, прилегающих к Камчатке (по данным с сайта www.aquamaps.org).

активно расселяться через устья рек и морские акватории, а с другой – обусловлены внутривидовыми жизненными стратегиями рыб, а также современными физико-географическими условиями в отдельных речных системах (см. разд. 5.2.2). Наши исследования также показали, что в ряду важнейших факторов, способных в значительной степени регулировать распространение анадромных рыб на территории Камчатского края, являются гидролого-морфологические условия эстуариев и прибрежных морских участков (Коваль и др., 2012, 2020, 2023; Koval, Gorin, 2013, 2019, 2021). Значение этих условий лучше всего рассмотреть на примере горбуши *O. gorbuscha* – самого многочисленного представителя тихоокеанских лососей и наиболее важного промыслового объекта среди всех камчатских анадромных рыб (см. разд. 4.5.13).

Основываясь на концепции зависимости рыб от эстуариев, представленной в разделе 1.11, можно сделать вывод, что из всей ихтиофауны Камчатки, именно анадромных рыб (вклю-

чая горбушу) следует считать в наибольшей степени связанными с устьями рек. Если у собственно пресноводных или морских рыб есть возможность избегать эстуарии, то даже моноциклические анадромные рыбы, такие как горбуша, должны мигрировать через них как минимум два раза в жизни – во время ската молоди из рек в море и в период анадромной миграции половозрелых рыб обратно в реки (рис. 5.35). Самым критическим этапом в этом цикле традиционно считается ранний морской период жизни, который протекает в эстуариях и прибрежной зоне моря, и где происходит адаптация молоди к морским условиям, сопровождающаяся значительными физиологическими перестройками организма (Варнавский, 1990; Карпенко, 1998; Карпенко и др., 2013; Costa et al., 2002; Ray, 2005; Welch et al., 2013; Levings, 2016). На этом этапе у анадромных рыб с коротким пресноводным периодом нагула (к ним относится и горбуша) наблюдается максимальная популяционная смертность, которая, по некоторым оценкам, может достигать до 95–98% общей численности отдельных поколений (Карпенко, 1998; Шунтов, Темных, 2008; Волобуев, Марченко, 2011; Карпенко и др., 2013; Levings, 2016).

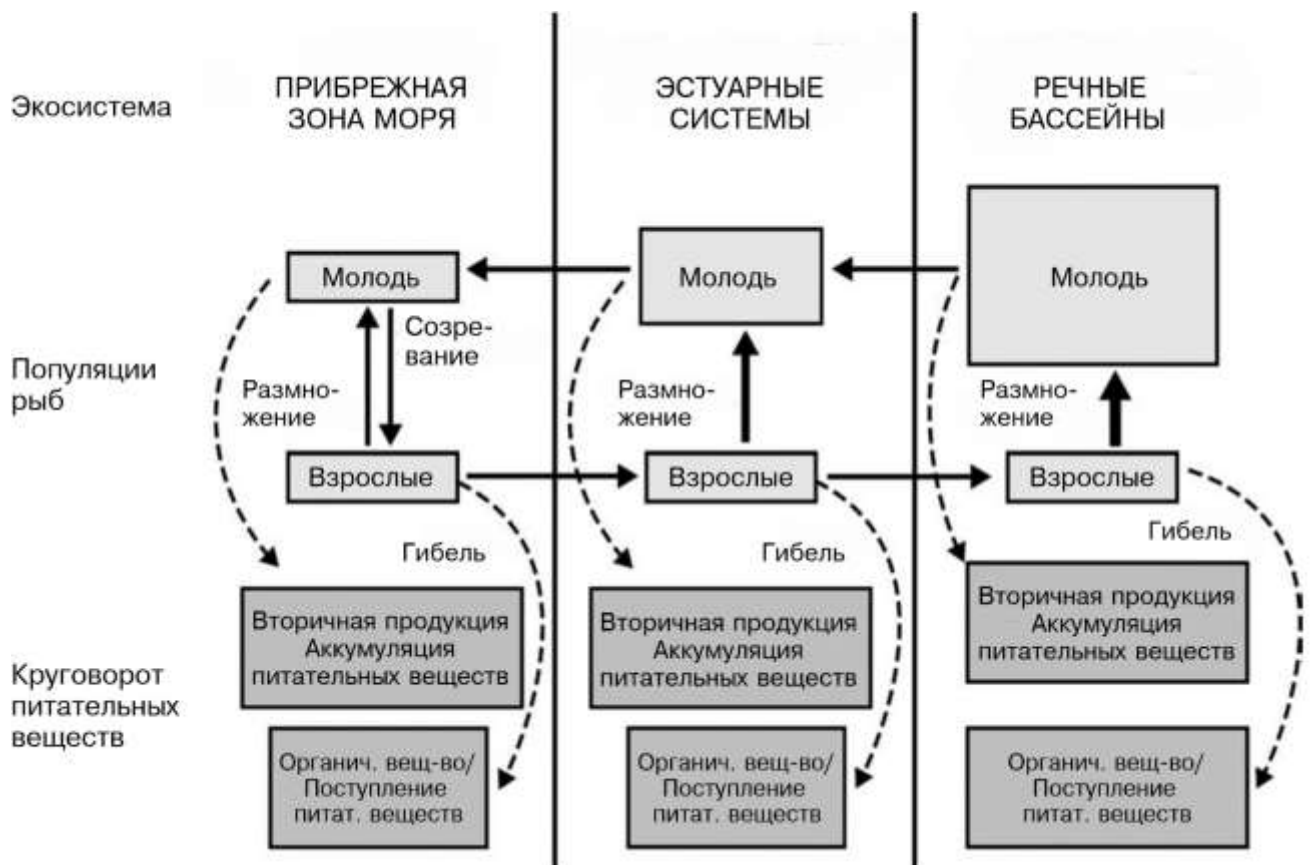


Рис. 5.35. Концептуальная модель взаимосвязей между анадромными рыбами сем. Salmonidae при переходе от пресной среды в морскую, в которой эстуарии занимают центральное и критическое положение. Молодь и взрослые особи встречаются во всех частях этой системы. Созревание рыб происходит в море. Большая часть молоди обитает в эстуариях и/или пресных водах, о чем свидетельствуют размеры серых квадратов на схеме. Органическое вещество и питательные вещества поступают в пресноводные водоемы и эстуарии в результате метаболических процессов и гибели отнерестившихся рыб, значительно увеличивая их первичную и вторичную продукцию (по материалам из Ray, 2005).

Считается, что основными лимитирующими факторами для молоди анадромных рыб в эстуариях в морском побережье являются экстремальные гидрологические условия, нестабильные состояние кормовой базы, внутри- и межвидовые пищевые конкурентные взаимоотношения, выедание хищниками, а в некоторых случаях и болезни (Добрынина и др., 1988; Карпенко, 1998; Максименков 2007; Волобуев, Марченко, 2011; Карпенко и др., 2013; Parker, 1968, 1971; Quinn, 2005; Ray, 2005; Levings, 2016; и др.). На завершающем этапе жизни, во время нерестовой миграции, взрослые анадромные рыбы вновь подвергаются повышенному риску в эстуариях. Основными факторами их популяционной смертности в этот период становится промысел, а также гибель от естественных хищников, например, хищных рыб, морских птиц или млекопитающих, которые концентрируются в прибрежной зоне и в устьях рек в период нерестового хода анадромных видов (Бурканов, 1990; Шевляков и др., 2006; Шулежко и др., 2011, 2018; Корнев, 2019; Коваль и др., 2020; Корнев, Миронова, 2023; Thorstad et al., 2008) (рис. 5.36)³².



Рис. 5.36. Примеры массовых скоплений тюленя ларги *Phoca largha* в различных эстуариях Камчатки в отдельные годы наблюдений (на карте цифрами обозначены места массовых скоплений ларги в нижнем течении и устьевой области р. Камчатка и в прилегающих водах Камчатского залива в июле 2019 г.: 1–2 – встречаемость ларги на плаву в устье р. Камчатка; 3–7 – залежки ларги в устьевой области и в нижнем течении р. Камчатка; 275, 276, 268, 1135 – встречаемость ларги в отдельных ставных неводах при промысле тихоокеанских лососей в Камчатском заливе) (по материалам из Шулежко и др., 2011, 2018; Коваль и др., 2015а, 2017, Коваль и др., 2020).

³² – Очевидно, что указанные закономерности формирования численности поколений камчатских проходных рыб могут быть применимы не только к лососевым рыбам сем. Salmonidae, но и к другим таксонам из экологических группировок анадромных или полуанандромных рыб (например, озерной сельди, мойве, корюшкам или колюшкам), для которых даже ориентировочные оценки популяционной смертности пока отсутствуют.

Если рассматривать собственно горбушу, то на Камчатке существует всего два района, где этот вид достигает своей максимальной численности – это юго-западное ее побережье (на участке от р. Кошегочек на юге до р. Ича на севере; район «ЮЗК» на рис. 5.37), а также Северо-Восточная Камчатка (в пределах заливов Карагинский, Уала, Анапка и Корфа; район «СВК», на рис. 5.37) (Остроумов, 1995, 1998, 1999; Шевляков, Маслов, 2011). Суммарная площадь бассейнов рек ($\sum F$), наиболее продуктивных в отношении горбуши на западном побережье Камчатки составляет $\approx 45,5$ тыс. км², а на восточном $\approx 37,1$ тыс. км², т.е. всего лишь около 9,8 и 8,0% (в сумме $\approx 17,8\%$) от общей площади Камчатского края ($\approx 464,0$ тыс. км²) соответственно. Однако эти реки в целом обеспечивают более 95% ежегодных возвратов производителей горбуши к побережью Камчатки³³, и являются основными районами ее промысла в регионе (Шевляков, Маслов, 2011; Карпенко, Бонк, 2022; Животовский, 2022; Лососи–2023, 2022; Бугаев и др., 2023а, 2024; рис. 5.37, А–Б). Среднемноголетнее относительное заполнение производителями горбуши речных бассейнов в этих районах составляет свыше 250–500 экз./км², а в отдельных случаях (как например, в некоторых малых водотоках Северо-Восточной Камчатки) может достигать ≈ 2500 экз./км², тогда как на остальной части Камчатского края этот показатель на порядок ниже и обычно не превышает 25–50 экз./км² (рис. 5.37–Б).

Согласно нашим наблюдениям, такие особенности распределения общей численности горбуши на исследуемой территории обусловлены сочетанием целого комплекса разнообразных экологических факторов, способных как лимитировать, так и содействовать увеличению уровня ее воспроизводства в отдельных районах Камчатки.

Главный естественный лимитирующий фактор связан с видовыми особенностями горбуши, которая считается самым «морским» видом среди всех лососевых рыб. Вышедшие из нерестовых гнезд личинки этого вида обычно сразу же мигрируют в море, где они уже переходят на внешнее питание мелким морским зоопланктоном (Андриевская, 1998; Карпенко, 1998; Иванов и др., 1999; Коваль, 2007а; Максименков, 2007; Шунтов, Темных, 2008; Карпенко и др., 2013). Поэтому ее воспроизводство наиболее эффективно в небольших реках горного или полугорного типа с быстрым течением, прозрачной и чистой водой, и галечно-песчаными грунтами, необходимыми ей для нереста (Черешнев и др., 2002). В крупных речных системах такие участки расположены, как правило, на значительном удалении от устья реки, что требует более продолжительного времени для ската молоди в море. В этих случаях, личинки горбуши могут вынуждено переходить на внешнее питание еще во время покатной миграции по реке (Бугаев и др., 2007; Карпенко и др., 2013; наши наблюдения). Однако такой характер питания, по всей видимости, не способствует высокой ее выживаемости, и поэтому может вызывать повышенную

³³ – Общая численность ежегодных возвратов тихоокеанских лососей (включая горбушу) в районы воспроизводства формируется из двух основных величин – общего количества половозрелых рыб изъятых промыслом, а также количества производителей, пропущенных на нерест в реки (Шевляков, Маслов, 2011).

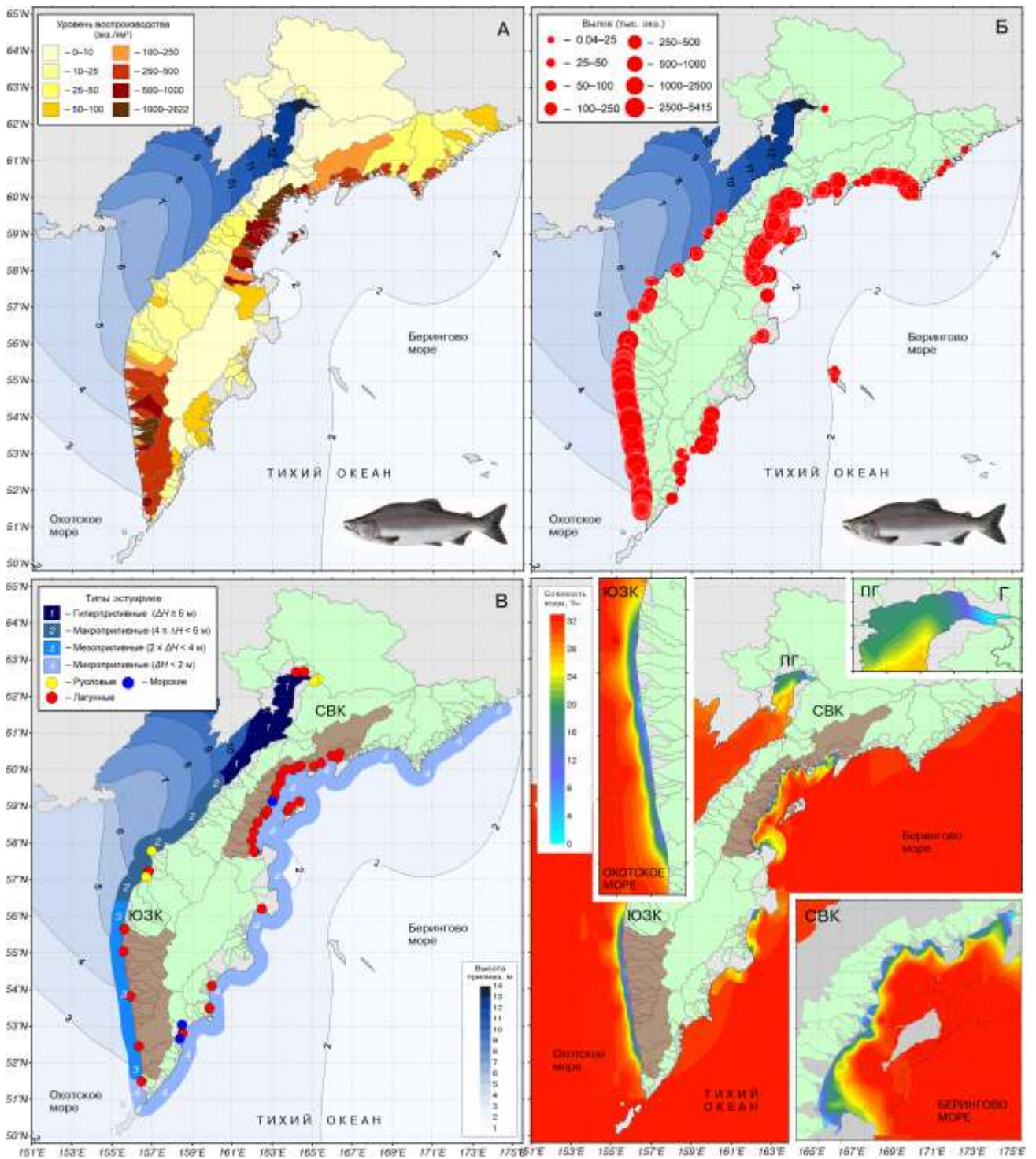


Рис. 5.37. Пространственное распределение отдельных гидрологических характеристик и типов эстуариев, а также величина уловов и уровень воспроизводства горбуши *O. gorbuscha* на территории Камчатского края: А – распределение уловов горбуши (тыс. экз.) на различных рыбопромысловых участках в 2018 г. (по данным статистической отчетности СВТУ); Б – уровень воспроизводства горбуши (экз./км²) в отдельных речных системах Камчатки, выраженный как отношение численности производителей, учтенных на нерестилищах (по среднееголетним данным авиаучетных наблюдений КамчатНИРО за период с 1957 по 2024 гг.) к общей площади водосбора данных речных бассейнов (по данным из Гидрологическая изученность, 1964; а также собственных расчетов); В – наибольшие возможные величины приливных колебаний уровня моря (м) и типы эстуариев; Г – соленость воды (‰) на поверхности в прибрежной зоне в июне–июле (по осредненным многолетним данным прямых гидрологических наблюдений за период с 1955 по 2024 гг., источники данных: <https://www.nodc.noaa.gov/OC5/woal3/> и собственные наблюдения). Условные обозначения районов: ЮЗК – Юго-Западная Камчатка; СВК – Северо-Восточная Камчатка.

элиминацию мальков еще в период ската, что в последствии приводит к более низким возвратам половозрелых рыб на нерест в эти речные системы. В результате, во всех крупнейших реках Камчатки, например, Камчатка, Пенжина и Таловка ($\sum F \approx 153,5$ тыс. км² или $\approx 33\%$ от площади края), численность горбуши низкая, а уровень ее воспроизводства в целом не превышает 10 экз./км² (рис. 5.37–Б).

Второй важнейший естественный фактор, лимитирующий численность горбуши, – это гидролого-морфологические особенности эстуариев нерестовых рек. Так, из рисунка 5.37–В следует, что подавляющее большинство речных систем наиболее продуктивных в отношении горбуши, имеют эстуарии лагунного типа, которые расположены в районах с мезо– и микроприливами. Вполне вероятно, что именно такие водные объекты обеспечивают наиболее подходящие условия для молоди этого вида, скатившейся из рек, и определяют лучшую ее выживаемость в ранний морской период жизни. При этом, низкая численность горбуши в реках северо-западного побережья Камчатского края, расположенных на участке побережья с гипер- и макроприливами (включая рр. Пенжина и Таловка, $\sum F \approx 200,6$ тыс. км² или $\approx 43,2\%$ от площади края; рис. 5.37–В), объясняется следующими причинами: 1) фактической непригодностью для размножения лососевых рыб (включая горбушу) нижнего течения этих рек из-за сильной заиленности дна, что существенно сокращает общую площадь нерестилищ лососей в таких речных системах; 2) повышенной смертностью еще слабо подготовленной к морским условиям молоди горбуши в устьях этих рек из-за очень больших размеров эстуариев и экстремальных гидрологических условий, обусловленных чрезвычайным воздействием приливов (мощные реверсивные течения; резкие колебания солености и температуры; высокая мутность воды, рис. 5.38; низкая пищевая обеспеченность рыб за счет слабого развития планктонных организмов – основного объекта питания мальков горбуши на начальных этапах морской жизни и т.п.); 3) высокой вероятностью гибели молоди и производителей всех анадромных лососевых рыб (включая горбушу) в результате травмирования и выедания разнообразными хищниками, например, морскими птицами и млекопитающими (в частности, белухой *Delphinapterus leucas* или ларгой *Phoca largha*), численность которых в летний период наиболее высока именно в гипер- и макроприливных эстуариях северо-западного побережья Камчатки (Остроумов, 1991; Шулежко и др., 2011, 2018; Коваль и др., 2012, 2015а, 2017, 2023; Коваль, Горин, 2020; Koval, Gorin, 2013, 2019, 2021; Solovyev et al., 2015) (рис. 5.39).

Еще одним регулирующим фактором, но уже антропогенного происхождения, способным оказывать существенное воздействие на численность и воспроизводство всех лососевых рыб (включая горбушу) в отдельных речных системах Камчатки, следует считать лососевый промысел. Хозяйственное освоение ресурсов анадромных рыб в Камчатском крае в настоящее время сосредоточено в прибрежной зоне моря, эстуариях и в нижнем течении камчатских рек.

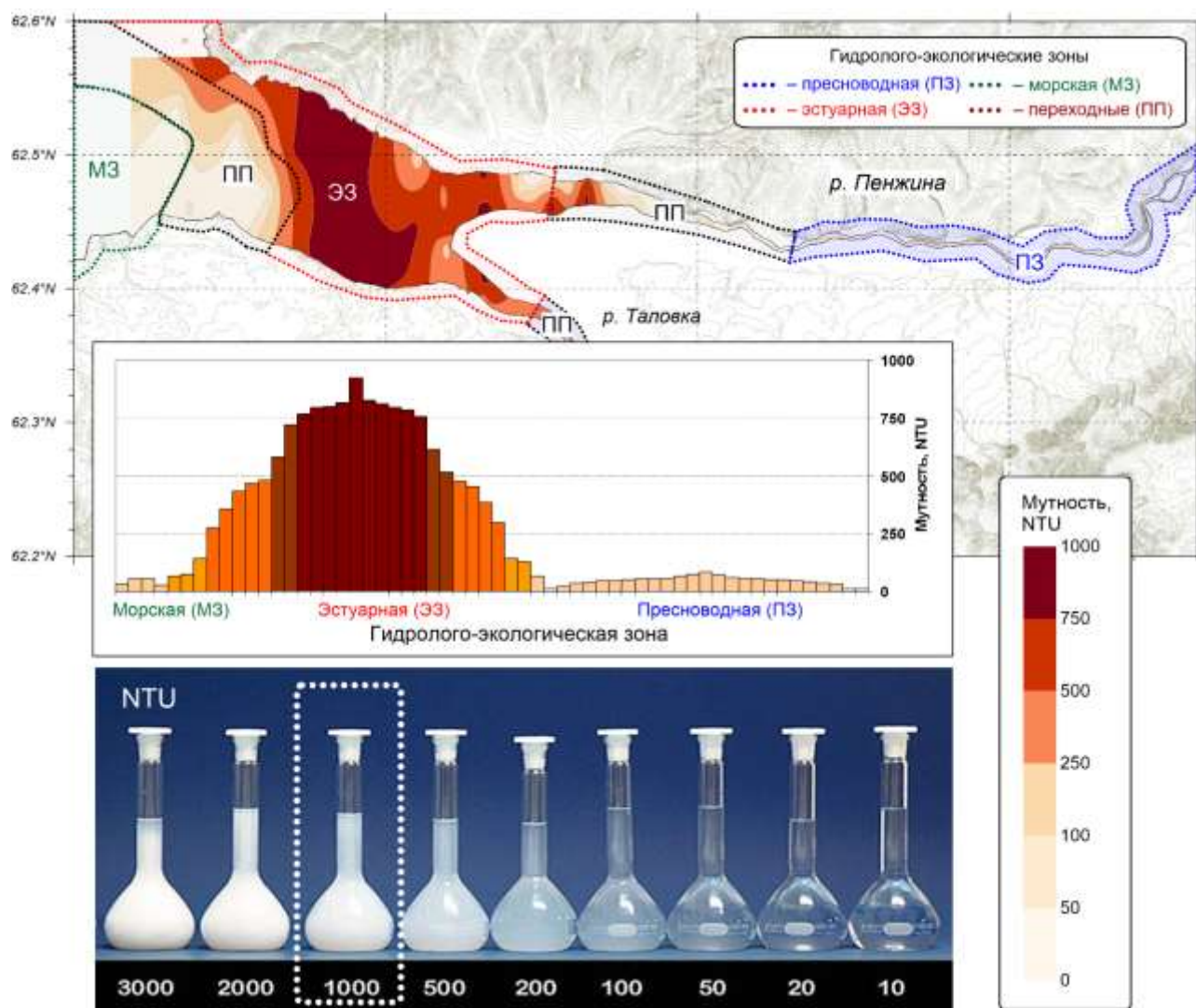


Рис. 5.38. Распределение инструментального показателя мутности воды (NTU) в различных гидролого-экологических зонах эстуария рек Пенжина и Таловка в августе 2014 г., а также примеры мутности воды с различными значениями NTU (по материалам из Коваль и др., 2015а; 2017) (общие характеристики отдельных гидролого-экологических зон представлены в разд. 3.5).

Причем его эффективность, также во многом зависит от гидролого-морфологических условий в отдельных промысловых районах. Эти условия определяют расположение береговой инфраструктуры рыбохозяйственного комплекса, особенности судоходства в прибрежных районах, расположение рыболовных участков, конструктивные особенности орудий лова и методы рыболовства³⁴ (Нагорнов и др., 2016; Нагорнов, Коваленко, 2023), и, как следствие, – промысловую нагрузку на отдельные стада и популяции (Коваль, Горин, 2021) (рис. 5.37). Эта нагрузка, в свою очередь, иногда способна оказывать негативное воздействие на состояние промысловых популяций анадромных рыб (Коваль и др., 2020, 2024). Наиболее часто это происходит в результате чрезмерного промысла и систематического недостаточного пропуска производителей

³⁴ – Например, низкое освоение ресурсов тихоокеанских лососей на Северо-Западной Камчатке, во многом обусловлено невозможностью использования ставных неводов (т.е. наиболее эффективного орудия лова) для прибрежного промысла лососей в районах с гипер- и макроприливами из-за существенных колебаний уровня воды (Нагорнов и др., 2016; Коваль, Горни, 2021).

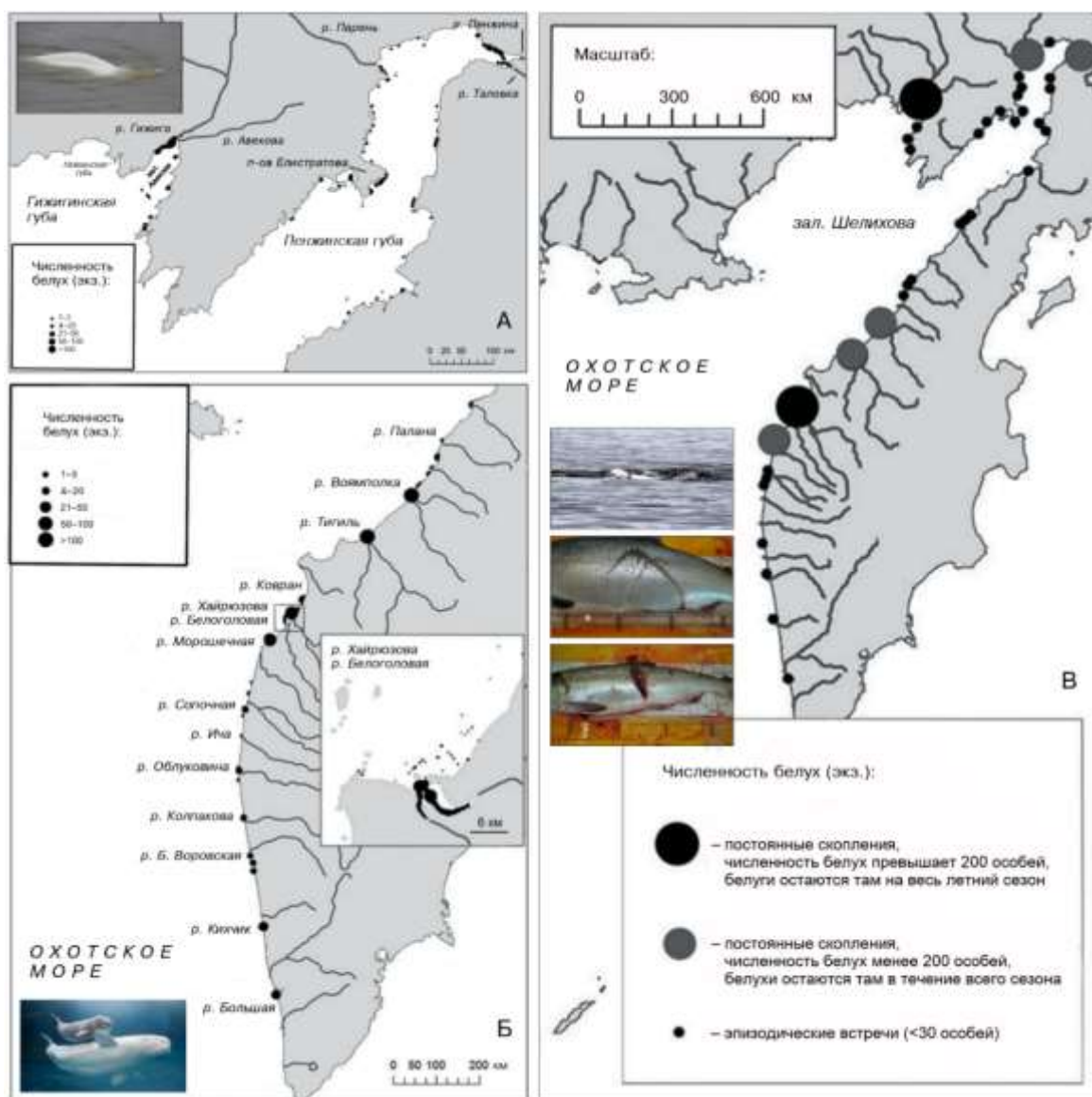


Рис. 5.39. Летнее распределение белух *D. leucas* в северной части зал. Шелихова (А; по данным авиаучетов в 2009–2010 гг.), у побережья Западной Камчатки (Б; по данным судовых и авиационных наблюдений в 2009–2012 гг.), а также в восточной части Охотского моря (В; по интегрированным данным 2009–2012 гг.) (по материалам из Solovyev et al., 2015) (на рисунке В показан пример охоты белухи на взрослого лосося, а также рыбы, травнированные белухой и ларгой, отмеченные в эстуарии рр. Хайрюзова и Белоголовая в 2012 г.).

лососей на нерест в бассейны отдельных рек (Коваль и др., 2018, 2020, 2023, 2024). Промысел способен оказывать также прямое селективное воздействие на биологические показатели рыб, формирующих нерестовый запас. Он может косвенно влиять и на миграционную активность половозрелых лососей за счет отпугивающего действия на рыб самих орудий лова или их отдельных элементов, в результате чего нарушается динамика их нерестового хода в реки (Коваль и др., 2020; Thorstad et al., 2008). Результатом интегрированного воздействия всего комплекса вышеуказанных факторов, связанных с промыслом, может служить существенное снижение воспроизводства и общей численности лососевых рыб (в том числе и горбуши) в некоторых речных системах Камчатки (Коваль и др., 2020, 2024; Бугаев и др., 2024; см. разд. 5.6 ниже).

И наконец, результаты детального изучения гидрологического режима прибрежной зоны прикамчатских вод, выполненные в последние годы показали (см. рис. 2.3), что основные районы с высокой продуктивностью горбуши у юго-западного и северо-восточного побережья Камчатки совпадают с широкомасштабными зонами распреснения (зонами смешения, ЗС), которые формируются в этих районах под воздействием речного стока в летние месяцы (рис. 5.37–Г). Образование этих зон в прибрежной зоне начинается на подъеме весенне-летнего половодья в камчатских реках (см. рис. 3.6). Повышение уровня и температуры воды в реках, в свою очередь, служит основным внешним стимулом для выхода личинок горбуши из нерестовых гнезд и последующей ее миграции в море (Кинас, 1988, 1994; Карпенко, 1998; Гриценко, 2002) (рис. 5.40). Основной своей мощности ЗС у камчатского побережья (в зависимости от межгодовых изменений водности рек) достигают обычно к концу июня – в июле (см. разд. 3.2.2), т.е. к моменту завершения покатной миграции мальков горбуши из рек и началу массовых нерестовых подходов половозрелых рыб к побережью Камчатки (Коваль и др., 2024; Коломейцев, Горин, 2024; Koval et al., 2018) (рис. 5.40). Следует сказать, что в настоящее время еще очень мало фактических данных, которые бы позволили достоверно оценить значение вышеуказанных широкомасштабных ЗС на экологию горбуши, а также на ее распространение и воспроизводство на п-ове Камчатка, но даже уже сейчас можно сделать несколько предположений.

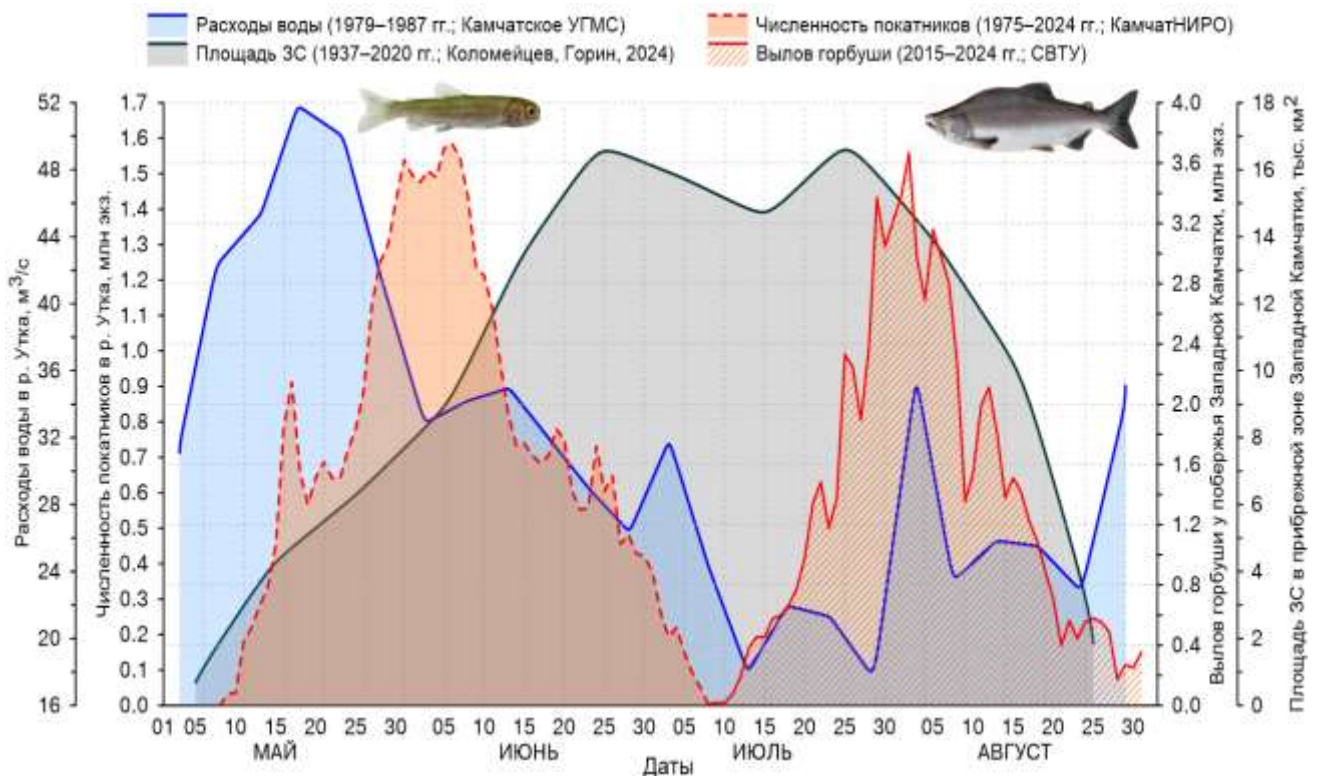


Рис. 5.40. Среднесуточная динамика колебаний расходов воды (Q , м³/с) и численности покатников горбуши (млн экз.) в р. Утка (Западная Камчатка), а также вылов производителей горбуши (млн экз.) на фоне изменений площади зоны смешения (ЗС, тыс. км²) у западного побережья Камчатки в мае–августе (в легенде в скобках указан период наблюдений и источники данных).

Во-первых, вполне вероятно, что широкомасштабные ЗС в прибрежной зоне в местах выхода молоди горбуши из рек в море (как и условия среды в лагунных эстуариях) могут способствовать постепенной ее акклиматизации к морским условиям за счет относительно плавных градиентов солености и температуры на таких участках (см. разд. 3.5.5). Вероятно, что в пределах стратифицированной ЗС мальки горбуши имеют возможность, в зависимости от собственных потребностей, изменять вертикальную зону своего обитания и горизонты с различными термохалинными характеристиками, постепенно адаптируясь к соленой морской воде. Такая возможность способствует лучшей выживаемости молоди в ранний морской период жизни и в последствии обеспечивает более высокие возвраты половозрелых рыб на нерест в эти реки.

Во-вторых, выше уже упоминалось значение такого явления как «хoming» для всех анадромных лососевых рыб. Этот феномен способствует использованию исторически наиболее продуктивных мест нереста и является важнейшим условием для их успешного воспроизводства (Животовский, 2015; 2022; Салменкова, 2016; Hasler, Scholz, 1983; Stabell, 1984; McDowall, 1988, 2001, 2002, 2008). Считается, что основные механизмы хоминга рыб (в том числе и лососевых) основаны на способности молоди запоминать химический состав родной реки и, в последствии, во время преданадромной миграции в море, обнаружив следы этого состава в морской воде, находить устья родных рек (Салменкова, 2016; Hasler, Scholz, 1983; Keefer, Christopher, 2014). В связи с этим можно предположить, что масштабные ЗС, которые формируются в прибрежной зоне у юго-западного и северо-восточного побережья Камчатки, способствуют более эффективному поиску производителями горбуши устьев нерестовых рек во время морских миграций, и тем самым обеспечивают их стабильные возвраты и нерест именно в эти локальные районы воспроизводства.

Таким образом, пример камчатской горбуши показывает, что значение эстуариев в зоогеографии анадромных рыб может быть очень многогранным и во многом зависит от биологии и экологии каждого вида, его промыслового значения, а также особенностей района воспроизводства. Причем, эстуарии обычно оказывают опосредованное воздействие на распространение анадромных рыб, поскольку эти рыбы имеют возможность практически неограниченного расселения как в пресных, так и в морских водах в пределах своих биогеографических районов (см. разд. 5.1–5.2). В то же время экологические условия в устьях рек и на прилегающих морских участках в значительной степени могут влиять на общую численность популяций анадромных рыб через степень промысловой нагрузки и возможность их успешного воспроизводства на отдельных локальных участках побережья. Совокупность этих условий, наряду с физико-географическими особенностями нерестовых озерно-речных систем, в значительной степени и определяет современный характер распределения отдельных популяционных комплексов анадромных рыб на территории Камчатского края (см. разд. 5.2.2).

5.4.3. Пресноводная ихтиофауна. В разделе 5.2.3 настоящей главы было показано, что к современному пресноводному ихтиокомплексу Камчатского края принято относить порядка 30–35 видов. Однако из них фактически только 10 нативных видов рыб (речной гольян, щука, сиг-пыжьян, чир, пенжинский омуль, сибирская ряпушка, обыкновенный валец, камчатский хариус, налим и пестроногий подкаменщик), т.е. в сумме около ~3% всей ихтиофауны Камчатки, действительно следует считать собственно пресноводными жилами (~речными) рыбами (см. рис. 5.14). Остальные – это анадромные формы, главным образом, лососевых рыб сем. Salmonidae (происхождение которых до сих пор остается дискуссионным, см. разд. 1.10), а также произошедшие от них пресноводные дериваты, например, жилые резидентные формы тихоокеанских лососей р. *Oncorhynchus*, форелей р. *Parasalmo* или голец *Salvelinus*. Этих рыб в соответствии с эколого-эволюционной классификацией, предложенной Д. Майерсом (см. разд. 1.9), следует считать «вторичнопресноводными» (см. рис. 1.23). Другая экологическая группа – это эвригалинные рыбы морского происхождения (например, сельдь, навага, нек. виды камбаловых и рогатковых рыб), которые встречаются только в эстуариях камчатских рек. По Д. Майерсу такие виды относятся к категории «спорадических» (см. рис. 1.23), и поэтому также не могут рассматриваться в качестве пресноводных таксонов (разд. 5.2.3).

В разделах 5.1 и 5.2 также уже отмечалось, что в настоящее время все пресноводные жилые рыбы на территории Камчатского края не имеют сплошных ареалов и распространены по отдельным речным системам весьма мозаично (табл. 5.1; рис. 5.25). По существующим сейчас представлениям, такой характер распространения этих рыб в регионе, а также на сопредельных территориях Северо-Востока России (СВР), связан с широкомасштабными палеогеографическими событиями, происходившими в северной части Тихого океана в прошлые эпохи (перестройки рельефа земной поверхности, глобальные оледенения, колебания уровня моря, тектонические процессы и вулканизм и т.п.), которые способствовали трансформации палеоречных систем и обеспечили возможность расселения пресноводных рыб с материка на п-ов Камчатка по существующим в то время пресноводным путям (Линдберг, 1955, 1972; Куренков, 1965; Черешнев, 1996а, 1998; Есин, Маркевич, 2017; Марченко, 2024; и др.). При этом, существующие разрывы в современных ареалах некоторых пресноводных рыб на Камчатке (например, щуки, валька, хариуса или подкаменщика), принято объяснять разнообразными причинами.

По мнению И.А. Черешнева (1998), основным фактором мозаичности распространения пресноводных рыб на территории СВР (включая Камчатку) является воздействие прошлых оледенений, которые могли «...полностью уничтожить отдельные речные экосистемы и их обитателей [включая рыбное население], особенно в тех районах, где эти оледенения были синхронны с трансгрессиями уровня моря» (цит. по: Черешнев, 1998; стр. 62).

Еще одной объективной причиной дискретного распространения пресноводных рыб на исследуемой территории принято считать их случайное расселение через низменные водоразделы смежных рек в моменты образовывания сквозных водных путей (перехватов) между ними (Куренков, 1965; Линдберг, 1972; Черешнев, 1998; Есин, Маркевич, 2017; Коваль и др., 2018б; Коваль, 2024б). Например, во время весеннего таяния снега и разливов воды по речным долинам и тундре, что является обычным свойством рек, протекающих на арктических и субарктических территориях, включая Камчатку (рис. 5.41).

Для некоторых северных районов Камчатского края (например, северной части зал. Шелихова Охотского моря, а также Карагинского залива Берингова моря), допускается также вероятность прошлых миграции пресноводных рыб между отдельными речными бассейнами через опресненные прибрежные участки моря, образовавшиеся в результате морских регрессий и таяния ледников в периоды глобальных потеплений (Линдберг, 1972; Черешнев, 1996а, 1998; Есин, Маркевич, 2017). Вместе с тем наши наблюдения свидетельствуют, что такой обмен пресно-

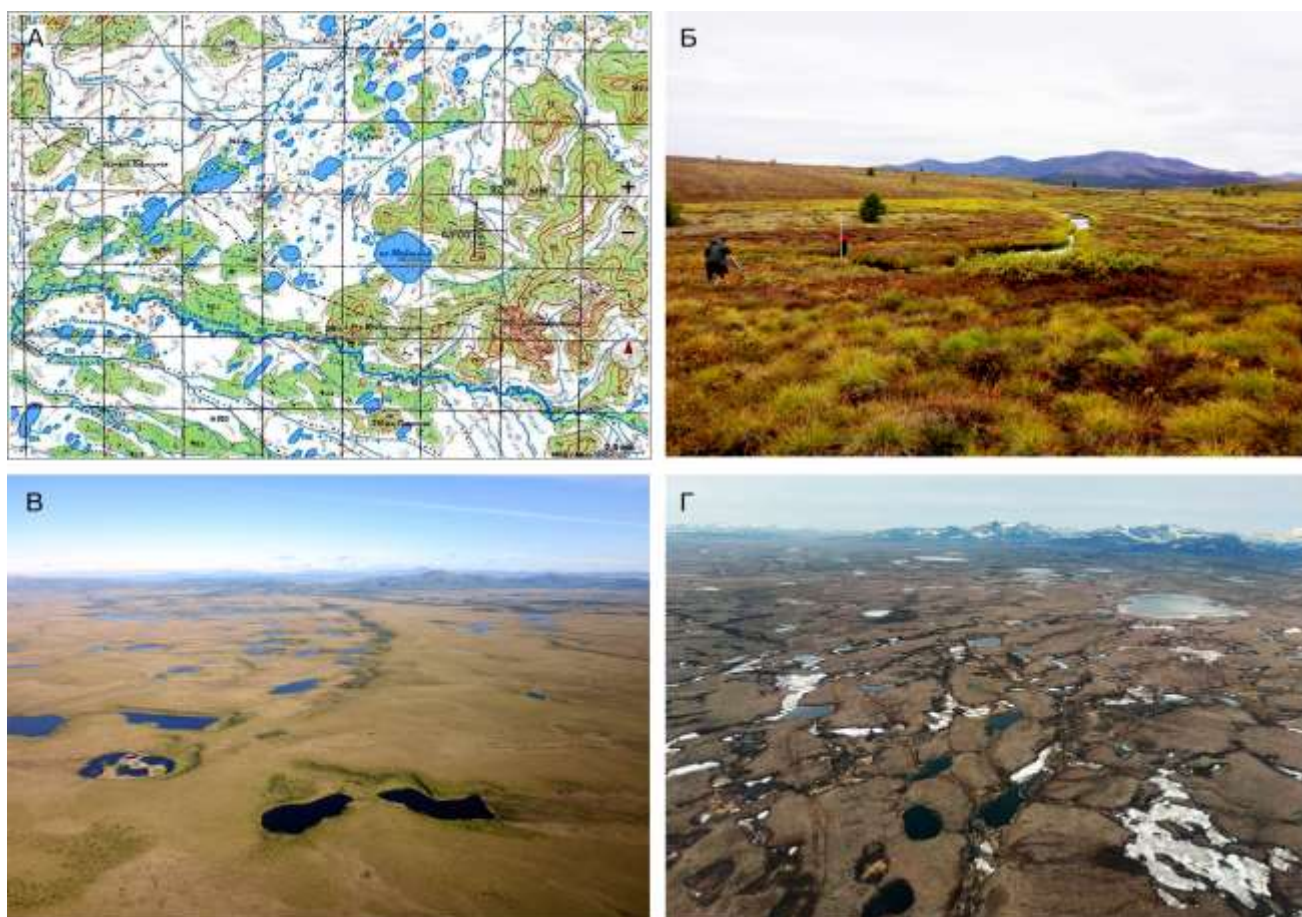


Рис. 5.41. Некоторые примеры тундровых водорозделов рек, расположенных в различных районах Камчатского края: А – фрагмент географической карты с изображением низменного водораздела между верхними притоками рек Пальматкина (басс. р. Таловка) и Майн (басс. р. Анадырь) в районе оз. Майнское; Б – водораздел между реками Миритвеем (басс. р. Пенжина) и р. Исчинра (басс. р. Колыма) (фото: Г.Н. Маркевича); В – водораздел между реками Тылхой и Парень (фото: Е.В. Кошеля); Г – долина р. Анапка в районе Парапольского дола (фото автора).

водными рыбами между отдельными речными системами мог происходить не только в исторической перспективе, но вполне вероятен и в настоящее время (Коваль и др., 2018б; Коваль, 2024б). Этому способствуют широкомасштабные зоны опреснения (ЗС), которые формируются в прибрежной зоне Камчатки под влиянием речного стока в летние месяцы и могут объединять устьевые области отдельных рек этого региона (см. разд. 3.5.5). В пользу такого предположения свидетельствует сравнительный анализ пространственного расположения и динамики указанных зон у побережья, а также данные по зоогеографии, биологии и экологии пресноводных рыб исследуемого региона (см. разд. 3.4.5; разд. 5.2.3).

В частности, было установлено, что крупномасштабные ЗС у побережья северной части Камчатского края всегда образуются на одних и тех участках побережья. На северо-западе края широкомасштабная ЗС формируются ежегодно в летний период в вершине Пенжинской губы, которая является составной частью крупнейшего гиперприливного эстуария рр. Пенжина и Таловка (Горин и др., 2015; Коваль и др., 2017; Semkin et al., 2024) (см. рис. 3.35). Причем, в годы высокой водности этих рек возможна ситуация, когда между устьями всех водотоков, впадающих в море на северном побережье губы на дистанции >100 км (вплоть до устья р. Парень), образуется зона существенного (а иногда и полного) опреснения вод (Коваль и др., 2018б) (рис. 5.42). Южнее устья р. Парень соленость воды вдоль побережья постепенно повышается, и за широким проливом, образованным крупными п-овами Елистратова и Маметчинский, вся водная толща моря имеет соленость уже близкую к фоновым морским значениям (т.е. >30‰) (Горин и др., 2014а, 2015; Горин, Коваль, 2015б; Semkin et al., 2024).

На Северо-Восточной Камчатке в Корфо-Карагинском районе Берингова моря, зона смешения в прибрежье имеет значительно больший масштаб, а ее протяженность вдоль берега может превышать ~200–300 км (рис. 5.42). Основные «очаги» этой ЗС локализованы поблизости от устьев рек, а также в вершинах морских заливов и бухт (например, в Укинской губе, бух. Карага, в зал. Уала, Анапка и Корфа, лаг. Легунмун и др.), на акватории которых происходит аккумуляция вод, распресненных речным стоком (рис. 5.42). На таких участках прибрежной зоны соленость воды на поверхности в отдельных случаях может быть ниже 5–10‰ (см. разд. 3.4.5). Южной границей широкомасштабной ЗС на северо-востоке Камчатки является выступающий далеко в море п-ов Озерный, западный берег которого ограничивает Укинскую губу Берингова моря. Результаты наших гидрологических наблюдений показывают, что южнее этого полуострова морские водные массы подступают вплотную к побережью Камчатки. Причем наиболее высокая соленость воды (со значениями >32‰ как у поверхности, так и в более глубоких слоях), наблюдается у всех крупных выступающих в море участков суши, расположенных южнее по побережью (например, п-ова Камчатский и Кроноцкий) (рис. 5.42). В районе устьев отдельных рек, впадающих в море на тихоокеанском побережье Камчатки (например, рр.

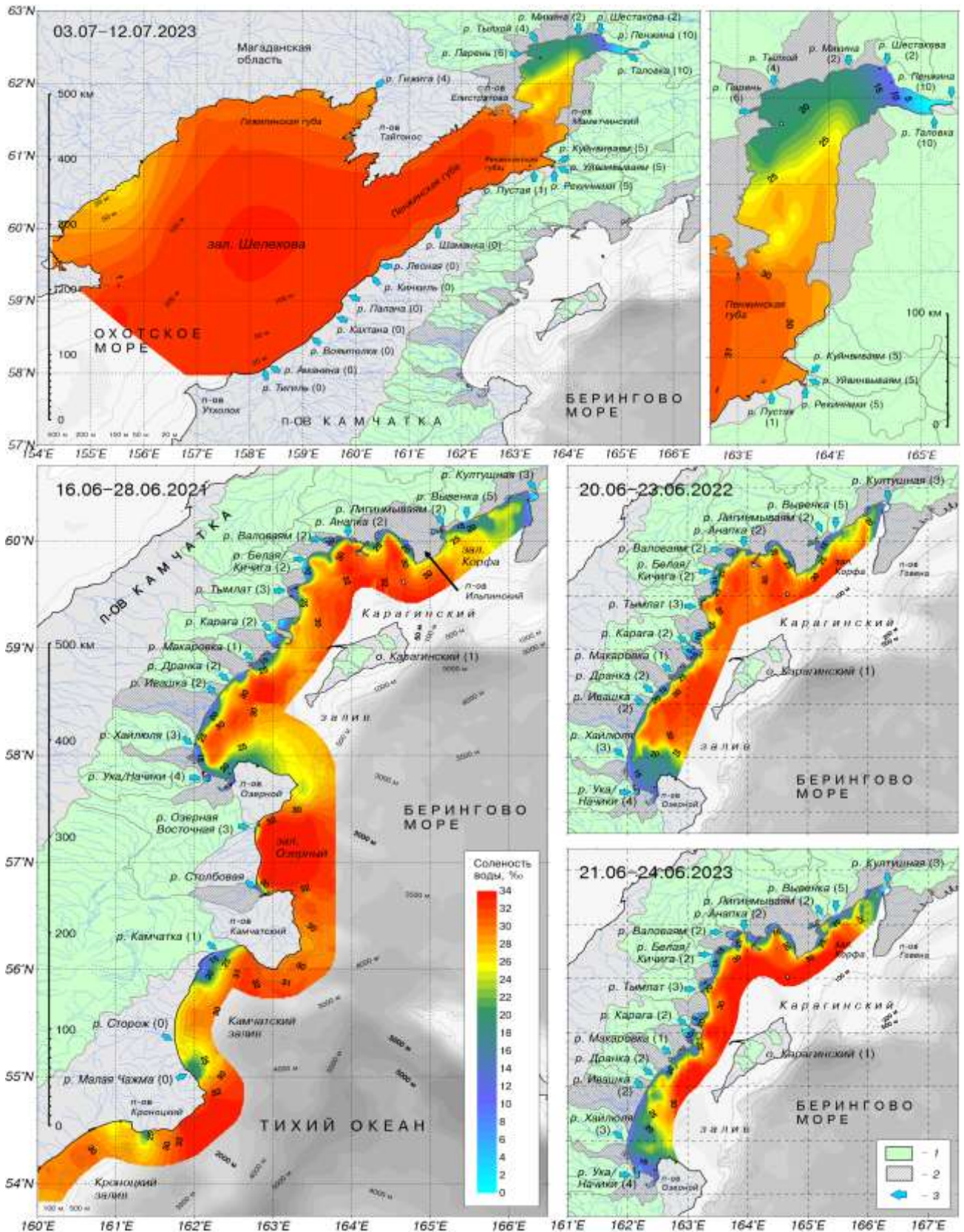


Рис. 5.42. Распространение нативных пресноводных рыб по отдельным речным системам Камчатки на фоне пространственного распределения солености воды (‰) на поверхности на акватории зал. Шелихова и Пенжинской губы (по материалам из Горин и др., 2014а, 2015; Горин, Коваль, 2015б; Коваль и др., 2017; Semkin et al., 2024) и в прибрежной зоне Восточной Камчатки (по данным гидрологических съемок 2021–2023 гг.; даты съемок 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.

Озерная Восточная, Столбовая, Камчатка, и нек. др.) могут также образовываться зоны смешения различных размеров³⁵, однако они имеют уже локальный характер и не формируют единую ЗС такого масштаба, которая наблюдается в Корфо-Карагинском районе Берингова моря.

Данные по современной зоогеографии пресноводной ихтиофауны Камчатки, в свою очередь, свидетельствуют, что на охотоморском побережье южная граница распространения пресноводных рыб проходит по бассейнам рек Рекинники (здесь встречаются хариус, сиг-пыжьян, валец, налим и щука) и Пустая (отмечен только хариус), которые расположены примерно на $\sim 60\text{--}61^\circ$ с.ш. (см. разд. 4.5; рис. 5.42) (Коваль и др., 2018б). Дальше на юг по этому побережью Камчатки пресноводные жилые рыбы в реках не отмечены, за исключением р. Большая, бассейн которой находится от р. Пустая почти на 8° широты (>1100 км) южнее ($\sim 52^\circ 30'\text{--}54^\circ 00'$ с.ш.). В этой реке вновь встречается только хариус (Куренков, 1965; Черешнев, 1996а).

По восточному побережью Камчатки (в реках, впадающих в Берингово море и в Тихий океан) пресноводные рыбы смогли проникнуть значительно дальше на юг. Так, южная граница распространения щуки на Восточной Камчатке проходит по бассейну р. Тымлат ($\sim 59^\circ 30'$ с.ш.), налима – по бассейнам рр. Ука и Начики ($\sim 58^\circ$ с.ш.), валька и подкаменщика – по р. Озерная Восточная ($\sim 56^\circ 40'\text{--}57^\circ 40'$ с.ш.). Хариус встречается еще южнее – в бассейне р. Камчатка ($\sim 54^\circ 00'\text{--}57^\circ 40'$ с.ш.), откуда он, очевидно, смог попасть и в бассейн р. Большая через смежный водораздел, который разделяет р. Быстрая (левый приток р. Большая) и р. Камчатка в районе Центральной камчатской депрессии (Куренков, 1965).

В результате изучения биологии и экологии рыб в северных районах Камчатского края также было установлено, что пресноводные рыбы, населяющие бассейны рек Пенжина и Таловка (которые в современных условиях имеют общую устьевую область), представляют собой, по сути, единую популяционную систему. Жилые виды рыб (прежде всего их молодь) способны свободно перемещаться между бассейнами этих рек через их устья во время существенного распреснения верхней части Пенжинской губы в летние месяцы (Коваль и др., 2015а, 2015б, 2018б). Так, по данным контрольного лова, в теплое время года на этой акватории нагуливается молодь практически всех видов пресноводных рыб (гольян, сиг-пыжьян, чир, омуль, ряпушка, валец, хариус, налим и подкаменщик), а их миграциям между речными бассейнами могут способствовать мощные приливные течения (со скоростью до $1,0\text{--}1,5$ м/с и выше), которые наблюдаются в эстуарии рр. Пенжина–Таловка, особенно в период сизигийных приливов (Горин и др., 2015; Коваль и др., 2015а, 2017) (рис. 5.43, 5.44).

Вполне вероятно, что схожая ситуация может возникать и между другими реками, впадающими в северную часть Пенжинской губы, устья которых в период половодья находятся в

³⁵ – Например, во время половодья в июне–июле на крупнейшей реке восточного побережья р. Камчатка, шлейф распреснения от нее может проследиваться в Камчатском заливе на расстоянии до ~ 70 км от устья в южном направлении (см. рис. 5.42; разд. 3.4.5).

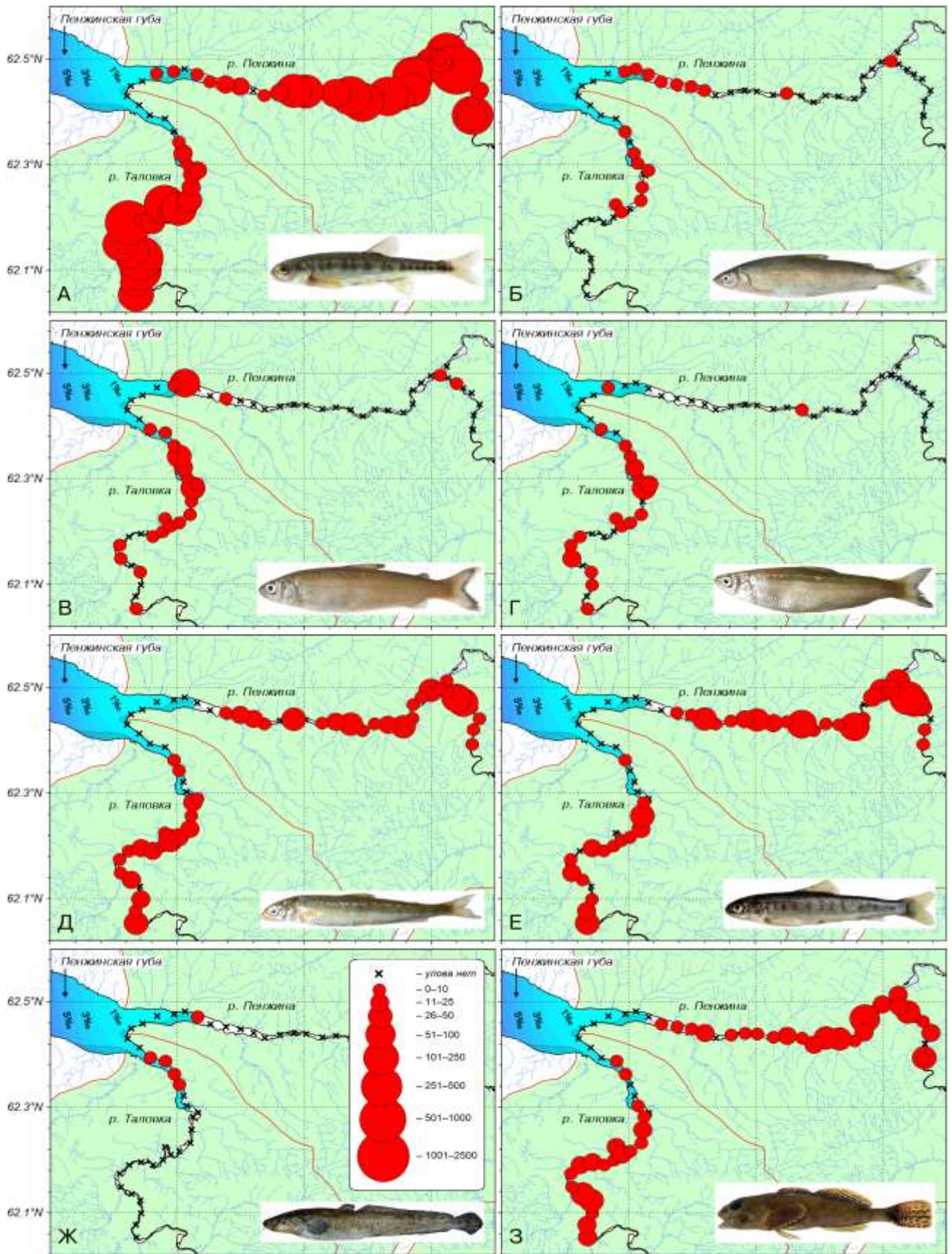


Рис. 5.43. Встречаемость молоди пресноводных рыб в неводных уловах (экз./замет) в нижнем течении и устьевой области рек Пенжина и Таловка в июле 2015 г. на фоне распределения солености воды (‰) на поверхности (по данным, представленным на рис. 5.42) (А – речной голянь; Б – сиг-пыжьян; В – пенжинский омуль; Г – сибирская ряпушка; Д – обыкновенный валец; Е – камчатский хариус; Ж – налим; З – пестроногий подкаменщик; красной линией обозначены границы речных бассейнов).

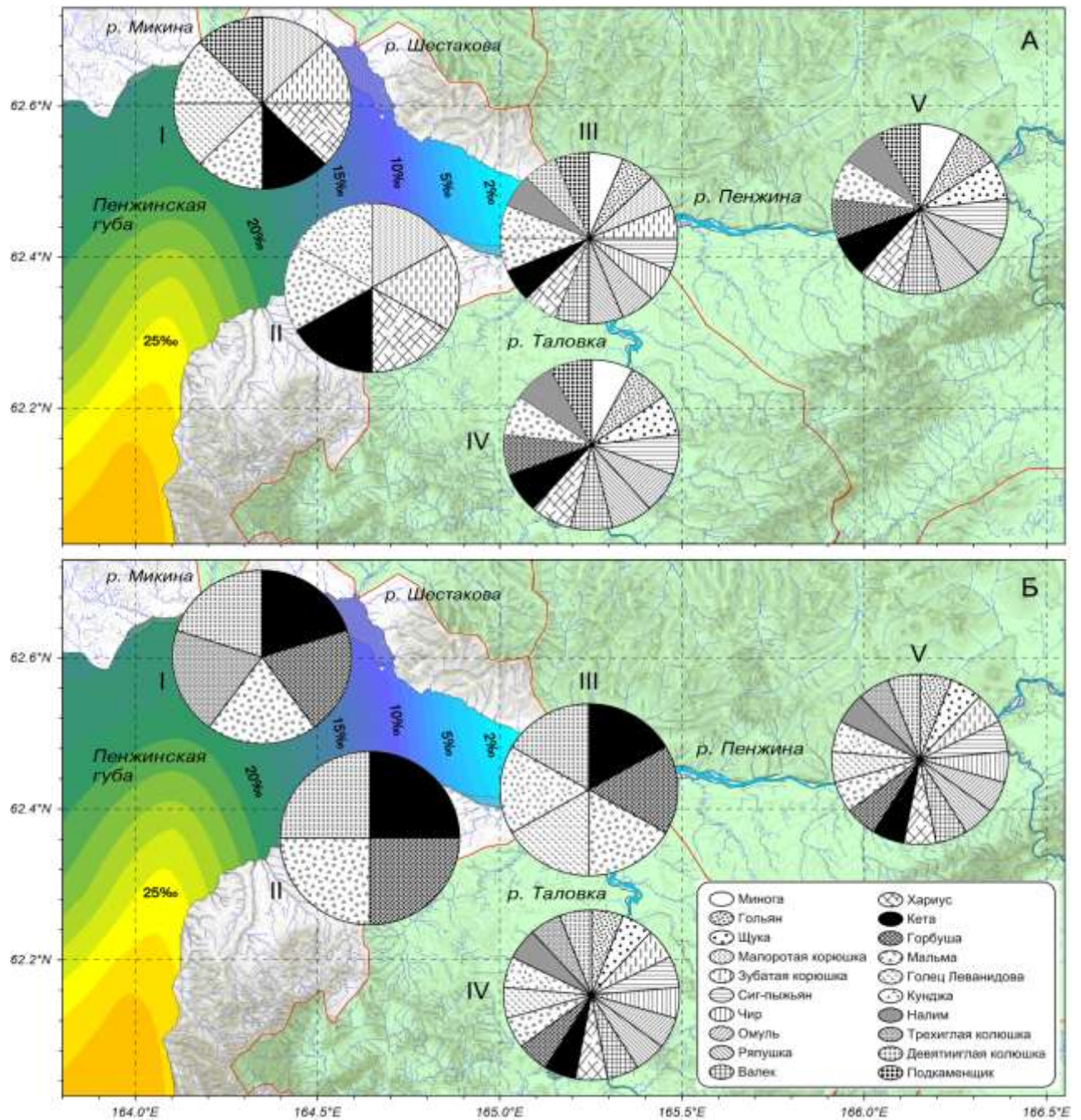


Рис. 5.44. Встречаемость пресноводных и анадромных круглоротых и рыб в контрольных уловах в устьевых областях и в нижнем течении рек бассейна верхней части Пенжинской губы в июле–августе 2014–2015 гг. (по материалам Коваль и др., 2018б) на фоне распределения солёности воды (‰) на поверхности (по данным, представленным на рис. 5.42). Условные обозначения: А – молодёжь, Б – взрослые рыбы; I – северная часть губы, II – южная часть губы, III – устьевая область рек Пенжина и Таловка, IV – р. Таловка (нижнее течение и притоки), V – р. Пенжина (нижнее течение и притоки); красной линией обозначены границы речных бассейнов.

пределах широкомасштабной ЗС (например, рр. Ловаты, Шестакова, Микина, Тылхой и Парень; рис. 5.42, 5.44). Причем, в отдельные наиболее многоводные годы на пике половодья (когда в отлив вдоль берегов верхней части губы наблюдается полное распреснение вод) отдельные особи некоторых жилых рыб из рек Пенжина и Таловка, вероятно, могут мигрировать вплоть до рек Тылхой и Парень, а также в обратном направлении. В пользу такого предположения можно

привести данные, полученные нами в августе 2015 г., когда в прибрежье южной части Пенжинской губы недалеко от м. Крайний и в устье р. Шестая речка (на удалении около 25 км от устьевового створа рек Пенжина и Таловка) в неводных уловах отмечено несколько экз. молоди сибирской ряпушки (соленость воды в месте лова составляла 18,8‰) (Коваль и др., 2018б).

Очень похожая ситуация наблюдается и между отдельными реками, расположенными на северо-восточном побережье Камчатки. Так, в разделе 3.4 было показано, что для этого района характерно преобладание микроприливных эстуариев лагунного типа, которые в отдельные периоды времени (особенно на пике половодья) могут полностью заполняться пресной речной водой (см. рис. 3.28). В таких случаях зона смешения из устьевой области этих рек перемещается в прибрежную зону моря или на устьевое взморье. При этом ЗС между отдельными реками могут сливаться между собой. Масштаб такого слияния, а также степень распреснения в поверхностном горизонте воды, напрямую зависят от размеров соседних рек, сезонных и межгодовых колебаний их водности, морфологии берегов, приливной динамики, а также локальных синоптических условий (главным образом ветрового воздействия). Влияние приливов и преобладающих ветров, в свою очередь, особенно хорошо проявляется также и в соответствующей изменчивости силы и направления прибрежных течений, которые, в значительной, степени также способны оказывать влияние на очертания и динамику ЗС в прибрежных водах (Михайлов, 1998; Осадчиев, 2021).

Так, например, по данным гидрологических наблюдений, выполненных в эстуарии р. Вывенка и в зал. Корфа в июне–июле 2021–2024 гг. было установлено, что в этом районе ежегодно в летние месяцы образуется масштабная ЗС с пониженными значениями солёности воды на поверхности, основная ось которой большую часть времени направлена от устья р. Вывенка вдоль берега на юго-запад – в сторону соседнего от нее эстуария лаг. Легунмун (вход в эту лагуну расположен на расстоянии ~30 км от устья р. Вывенка) (см. рис. 3.33, 5.45, А–Б). При этом, суммарный перенос вод в поверхностном слое (с максимальными скоростями от 0,2 до 0,4 м/с) в зал. Корфа может быть направлен как на юг, так и на север. Однако в районе устья р. Вывенка периодически возникают непродолжительные по времени, но очень сильные разнонаправленные поверхностные течения (возможно вихревого характера), скорость которых в отдельные моменты времени может достигать 0,9 м/с (Артамонова и др., 2023) (рис. 5.45–В).

Результаты контрольного лова в р. Вывенка, а также в р. Лигинмываям (впадает в лаг. Легунмун) в свою очередь показали, что молодь некоторых жилых пресноводных рыб (например, хариуса и подкаменщика) встречается в эстуариях этих рек вплоть до их устьев (рис. 5.45, А–Б). Следовательно, нельзя исключать ситуации, когда при определенном стечении обстоятельств (особенно на пике половодья, которое сопровождается увеличением стока и скорости течения в реке, а также размеров ЗС в море), молодь пресноводных рыб, обитающая в этих

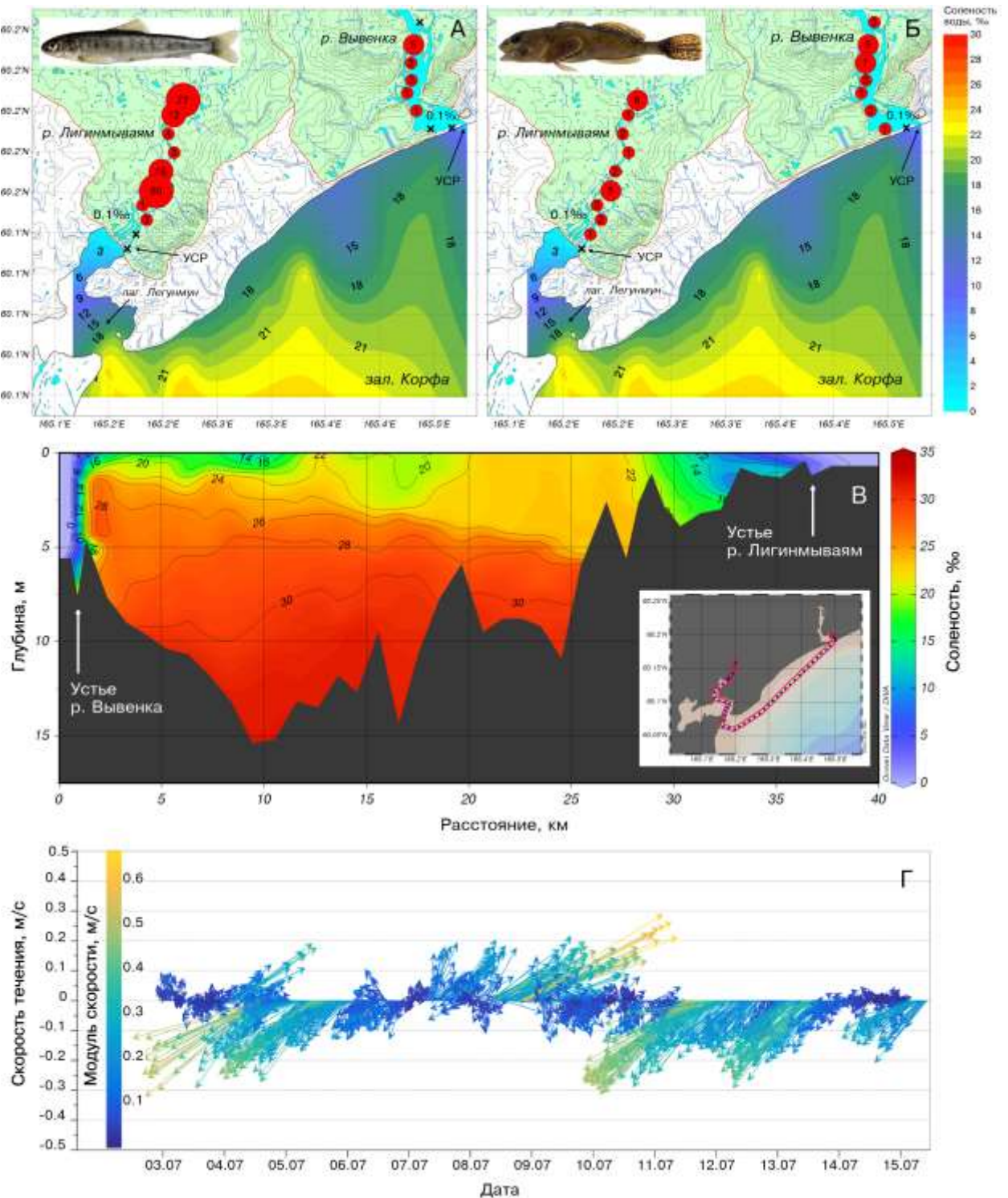


Рис. 5.45. Встречаемость молоди хариуса (А) и подкаменщика (Б) в уловах закидного невода в лагунных эстуариях рек Вывенка и Лигинмываям (по данным контрольного лова в июле 2024 г.) на фоне распределения солёности воды (‰) на поверхности в прибрежной зоне зал. Корфа (по результатам гидрологической съёмки 12 июля 2024 г.), а также вертикальный профиль распределения солёности между устьями этих рек (В). На рисунке Г предстали изменения скорости и направления течений на поверхности (м/с) в прибрежной зоне зал. Корфа в районе устья р. Вывенка (по данным инструментальных измерений в период с 3 по 15 июля 2023 г.). УСР – устьевой створ реки; красной линией обозначены границы речных бассейнов.

реках, может случайно попадать в прибрежную зону зал. Корфа, а затем через опресненные морские участки достигать устьев соседних рек. Этому в значительной степени могут способ-

ствовать также и мощные прибрежные течения, которые позволяют рыбам относительно быстро пересекать короткие участки моря с повышенной соленостью воды (рис. 5.45–Г). Причем, такие миграции будут наиболее вероятны из р. Вывенка в лаг. Легунмун и р. Лигинмываям, поскольку именно в эту сторону большую часть времени направлен основной шлейф распреснения в прибрежной зоне зал. Корфа (рис. 5.45). Южнее лаг. Легунмун возможность миграций пресноводных рыб по побережью через прибрежную зону моря, очевидно, отсутствует, поскольку здесь расположен далеко выступающий в море крупный п-ов Ильпинский, у оконечности которого соленость воды (как и у других крупных полуостровов Камчатки) никогда не снижается ниже фоновых морских значений 31–32‰ (см. рис. 5.42). Несмотря на то, что подобные наблюдения из других рек Северо-Восточной Камчатки пока отсутствуют, однако по аналогии с реками зал. Корфа можно предположить, что схожая ситуация может наблюдаться и на других участках побережья Корфо-Карагинского района Берингова моря.

Таким образом, наши наблюдения, выполненные в различных районах Камчатского края позволяют сделать вывод, что устья рек и прилегающие к ним морские участки следует рассматривать в качестве весьма вероятных дополнительных путей расселения пресноводных рыб с материка на п-ов Камчатка. Возможность такого расселения в верхней части Пенжинской губы Охотского моря, а также в Корфо-Карагинском районе Берингова моря, обусловлена специфическими географическими особенностями этих районов, прежде всего, значительным объемом речного стока, а также относительной изолированностью от основной акватории морей. Также вероятно, что миграциям рыб в прибрежной зоне моря могут способствовать и общая схема циркуляции вод, которая характерна для этих районов (рис. 5.46), а также мощные прибрежные течения (см. разд. 3.3.3). Южнее вдоль побережья Камчатки миграциям речных рыб через прибрежную зону препятствует высокая соленость воды в прибрежье (до 31–32‰), которая связана с орографией береговой линии, прежде всего, наличием больших выступающих в море участков суши.

Вышеизложенные выводы, а также новые данные по зоогеографии пресноводных рыб Камчатского края, полученные в последние годы, позволяют уточнить и детализировать существующую сейчас схему формирования ихтиофауны во внутренних водоемах п-ова Камчатка с учетом значения эстуариев и прибрежной зоны моря (рис. 5.47).

Согласно этой схеме, основное заселение п-ова Камчатка рыбами материкового ихтиокомплекса, по видимому, началось из бассейна р. Анадырь (Анадырский зоогеографический округ, рис. 5.23), где сейчас обитают 12 видов типично пресноводных жилых рыб (Кагановский, 1933; Берг, 1948; Черешнев, 1996а, 1998, 2008; Черешнев и др., 2001; 2001а; 2002; Атлас..., 2003). Из этой реки большинство пресноводных видов распространились сначала в бассейны рр. Пенжина и Таловка, в которых в настоящее время достоверно встречаются 9 из 12

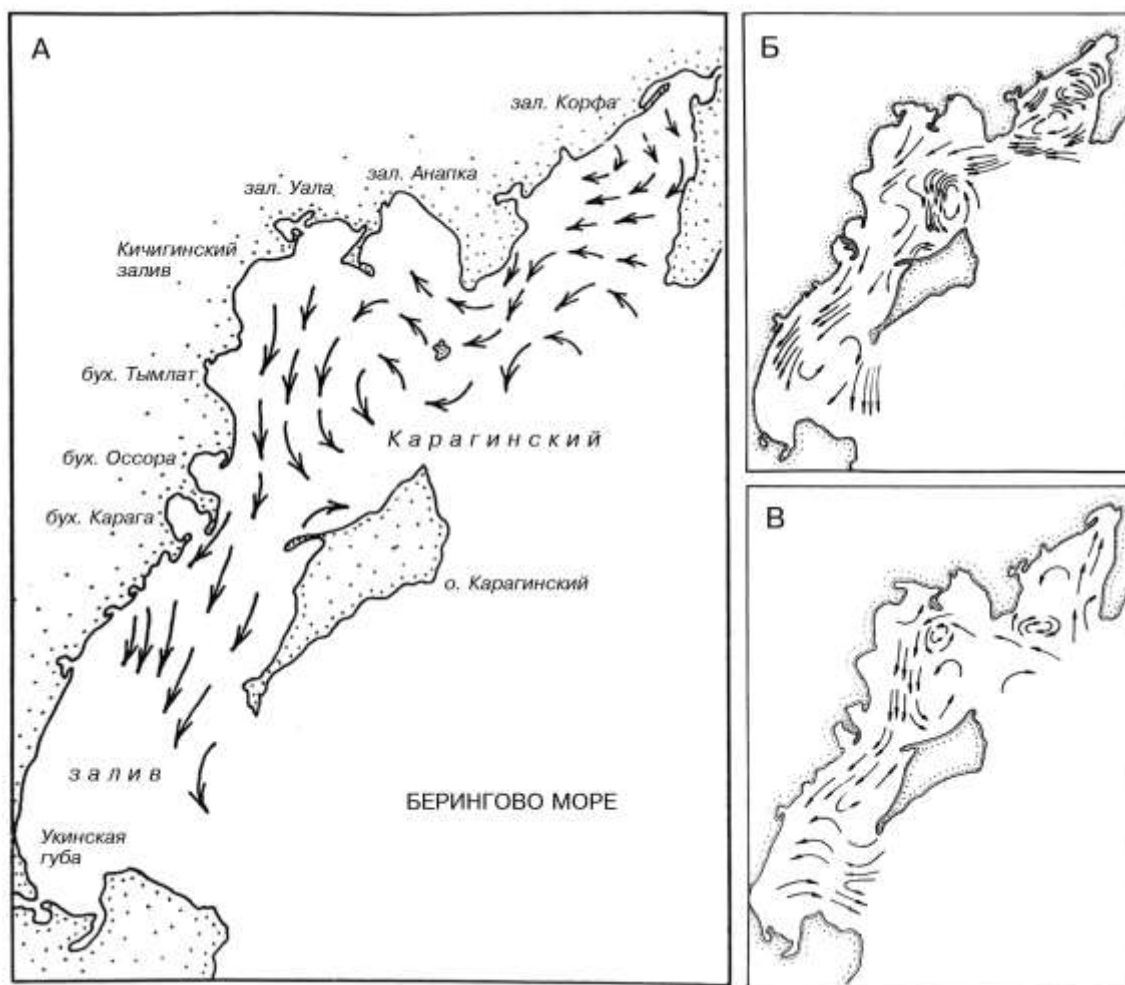


Рис. 5.46. Схема поверхностных течений в Корфо-Карагинском районе Берингова моря в июне 1992 г. (А), в августе 1975 г. (Б) и 1976 г. (В) (по материалам из Заочный, 1976; Давыдов, Заочный, 1992).

видов рыб, отмеченных в р. Анадырь, а один вид (пенжинский омуль) является уникальным эндемиком. Присутствие этого вида говорит о том, что обмен речной ихтиофауной между этими речными системами мог начаться еще в плейстоцене, когда их бассейны, согласно палеогеографическим данным, образовывали единую Анадырьско-Пенжинскую речную сеть (см. разд. 5.1). Но существует вероятность, что в более позднее время, такой обмен мог продолжаться и идти параллельно двумя путями через смежные тундровые водоразделы из верхних притоков р. Орловка (басс. р. Анадырь) в р. Черная (басс. р. Пенжина), а также из р. Майн (р. Анадырь) в р. Пальматкина (р. Таловка) (рис. 5.41–А). Заселение пресноводными жилами рыбами рек Пенжина и Таловка из других районов СВР, например, р. Колыма, где встречается как минимум 25 пресноводных видов (Черешнев, 1996а) гораздо менее вероятно, поскольку эти речные системы разделены между собой мощным Ичигемским хребтом, который является серьезной географической преградой для распространения речной ихтиофауны³⁶ (рис. 5.47).

³⁶ – Можно допустить, что по этому направлению в период межледниковых потеплений территория Камчатки была заселена некоторыми жилами формами пресноводных озерных гольцов арктоидной группы: например, гольцом Таранца *Salvelinus taranetzi* (Kaganovsky, 1955) (Есин, Маркевич, 2017; Esin, Markevich, 2018).

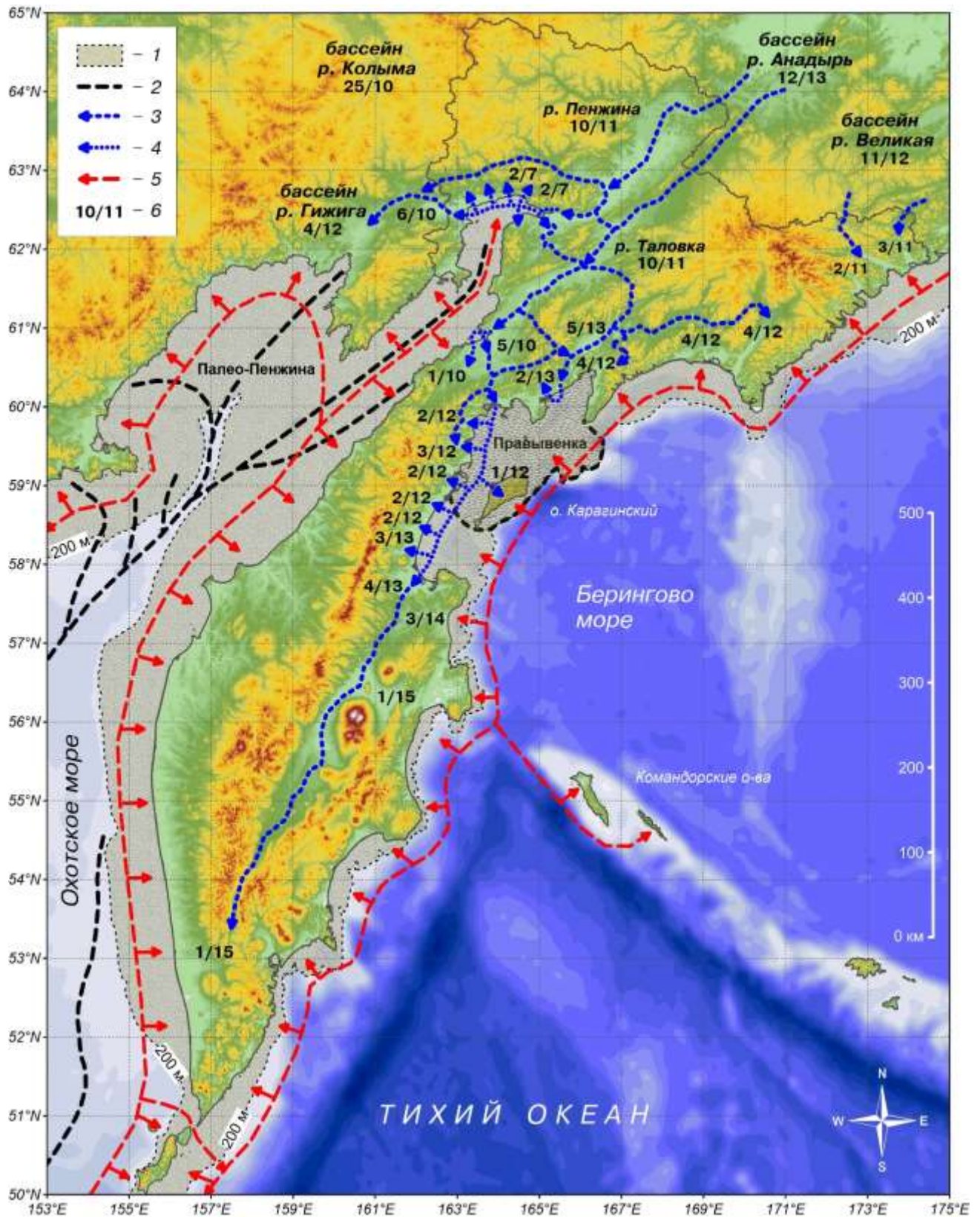


Рис. 5.47. Схема наиболее вероятных путей расселения нативных (аборигенных) пресноводных и анадромных видов рыб по территории Камчатского края с учетом значения эстуариев и прибрежной зоны моря. Условные обозначения в легенде: 1 – граница континентального шельфа, проведенная по изобате 200 м; 2 – расположение 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.

Дальнейшее расселение пресноводных жилых рыб по рекам бассейна Пенжинской губы вплоть до р. Парень могло идти двумя путями. Некоторые наименее эвригалинные первично-пресноводные виды (например, щука и гольян; см. разд. 1.9), могли достичь р. Парень через бассейн р. Тылхой (рис. 5.41–В), куда они, в свою очередь, попали через низменный водораздел, разделяющий верховья этой реки и р. Оклан (западный приток р. Пенжина). Остальные, более эврибионтные виды (хариус, валец, подкаменщик и налим), могли мигрировать в другие реки губы через те же сближенные верховья, а также через распресненный участок Пенжинской губы. Таким же способом некоторые виды (например, хариус и подкаменщик) смогли распространиться и в другие малые горные водотоки, стекающие с хребтов, расположенных как на северном, так и на южном побережье губы (например, рр. Шестакова и Шестая речка) (Коваль и др., 2018б). Впоследствии, некоторые пресноводные рыбы из р. Парень через смежный низменный водораздел на материковой стороне Пенжинской губы, заселили также р. Гижига (впадает в Гижигинскую губу Охотского моря с западной стороны п-ова Тайгонос), где были обнаружены щука, гольян, хариус и подкаменщик (Черешнев, 1996а) (рис. 5.47).

Еще один путь расселения речной ихтиофауны на северо-западе Камчатского края проходил по восточному побережью Пенжинской губы через бассейны рек, расположенные в районе низменного Паропольского дола. Так, через приток р. Таловка р. Куял, которая впадает с юга в оз. Таловское, такие виды как щука, пыжьян, валец, хариус, налим (и, вероятно, подкаменщик) смогли вселиться в реки Куинвиваям и Уйвинвиваям, и далее на юг – в бассейн р. Рекинники. Судя по характеру рельефа и морфологии побережья, расселение указанных рыб по этим рекам могло произойти как через водные перехваты тундровых верховий, так и через общую устьевую область, поскольку эти реки впадают в Рекиннинскую губу Охотского моря на расстоянии менее ~8 км друг от друга. Причем до следующей по побережью р. Пустая (ее устье находится примерно в ~20 км от устьев вышеуказанных рек) пока удалось добраться только хариусу (Коваль и др., 2018б) (рис. 5.42).

Заселение пресноводными рыбами рек берингоморского стока также могло идти по нескольким направлениям. В отдельные реки северо-восточной части Камчатского края на границе с Анадырским округом – например, Опуха (отмечены хариус и пыжьян) и Укэлаят (гольян и ряпушка), эти рыбы смогли попасть через смежные верховья из р. Великая (состав ихтиофауны включает 11 пресноводных жилых видов; Черешнев, 1996а), которая впадает в Анадырский лиман недалеко от устья р. Анадырь. Однако дальше на юг (например, в р. Апука и Пахача) через горные водоразделы Корякского нагорья эти рыбы проникнуть уже не смогли³⁷ (тал. 5.2).

³⁷ – Такой вывод подтверждается данными о видовом составе ихтиофауны этих рек. Так, для р. Опуха И.А. Черешневым (1996а) указывается еще один пресноводный речной вид – слизистый подкаменщик *Cottus cognatus* Richardson, 1836, который является индикаторным видом Анадырского зоогеографического района. Для рек Корякского

Бассейн р. Вывенка, где сейчас обитают щука, валец, хариус, налим и подкаменщик, по всей видимости, мог быть заселен со стороны низменного Паропольского дола по разным направлениям, например, из рр. Таловка, Куйнвиваям, Уйвинвиваям или Рекинники через смежные тундровые водоразделы, расположенные в верховьях различных западных притоков р. Вывенка (Уннейваям, Ветвей, Ветроваям, Гиллэнгваям и др.). А уже из бассейна этой реки по аналогичным водным путям, большая часть пресноводных рыб (за исключением щуки) смогла также распространиться дальше на восток в реки Култушная (впадает в кутовую часть зал. Корфа), а также Пахача и Апука (относятся к Олюторскому заливу), и, вероятно, в некоторые другие реки этого района. В р. Лигинмиваям, смежную с р. Вывенка с юго-запада, удалось попасть пока только хариусу и подкаменщику. Причем, судя по рельефу, а также по данным наших полевых наблюдений (рис. 5.45), обмен ихтиофауной между этими реками мог произойти как через смежные притоки, так и через их устья и прибрежную зону зал. Корфа (рис. 5.47).

Наиболее вероятно, что основной путь расселения пресноводных рыб на восточное побережье п-ова Камчатка пролегал через водоразделы между р. Рекинники (басс. Охотского моря) и рр. Анапка и Валоваям (басс. Берингова моря)³⁸. Истоки этих рек расположены в пределах низменного Паропольского дола на перешейке между п-овом Камчатка и материком (рис. 5.41–Г, 5.47). По этому направлению в реки Восточной Камчатки смогли распространиться валец, хариус, налим, подкаменщик и щука, которая затем сходным образом (только уже через низменные верховья между реками Валоваям, Кичига и Белая) смогла также достичь бассейна р. Тымлат, однако в транзитных реках (Кичига, Белая) она не закрепилась.

Расселение остальных пресноводных видов рыб по рекам Карагинского залива дальше на юг очевидно происходило уже через устьевые области рек и прибрежную зону моря (рис. 5.42). В пользу такого предположения свидетельствует орография этого района, поскольку все реки его центральной и южной части стекают со Срединного хребта и разделены между собой высокогорными водоразделами, что практически исключает вероятность современного расселения этих рыб через перехваты горных верховий. Поэтому всегда считалось, что заселение речной ихтиофауны этого района происходило еще в плейстоцене во времена океанических регрессий, когда значительная часть шельфа на севере Камчатки осушалась и в этом районе формировались две крупные палеоречные системы: на северо-западе это была Палео-Пенжина, а на северо-востоке – Правывенка (см. рис. 5.47). Также допускалось, что расселение пресно-

нагорья и Камчатки, расположенных южнее по побережью (например, Апука и Пахача) этот вид уже не упоминается, а вместе с ним везде указан только пестроногий подкаменщик *C. cf. poecilopus* (см. разд. 4.5.42).

³⁸ – Несмотря на то, что для рр. Анапка и Валоваям (как и в большинстве рек Карагинского залива), пока указываются только хариус и подкаменщик, а щука только для р. Тымлат, однако, с учетом очень все еще очень слабой изученности речной ихтиофауны этого удаленного района, можно предположить наличие там и других пресноводных видов – например, вальки (достоверно отмечен в рр. Карага, Дранка, Ивашка и Хайлюля), а также налима (пока обнаружен только в бассейнах рр. Начики и Ука).

водных рыб в этих районах, могло произойти в результате таяния ледников, которые существенно опресняли прибрежные участки моря (см. разд. 5.1). Однако в таком случае, пресноводные рыбы должны были заселить бассейны рек, расположенных как с западной, так и с восточной стороны Срединного хребта. Но этого не произошло, и сейчас в реках охотоморского стока южнее р. Пустая пресноводные рыбы не встречаются (см. рис. 5.42, 5.47). Поэтому широкие ареалы некоторых эврибионтных пресноводных рыб (валек, хариус, налим и подкаменщик) в реках Карагинского залива Берингова моря, очевидно, объясняются специфическими гидролого-морфологическими особенностями этого района, которые смогли обеспечить расселение этих рыб значительно дальше на юг, чем по западному побережью Камчатки. Конечно можно допустить, что это могло произойти еще в последний постледниковый период в результате таяния ледников и более масштабного, чем сейчас, распреснения прибрежных морских участков³⁹. Однако и в более позднее время такой обмен нельзя исключать. В результате эти рыбы смогли достичь самых южных рек этого района – Начики и Ука, которые имеют общую устьевую область и впадают совместно в Укинскую губу. Поскольку южнее Укинской губы миграциям пресноводных рыб вдоль побережья препятствовала высокая соленость воды (см. рис. 5.42), их дальнейшее расселение по п-ову Камчатка происходило уже обычным путем – через смежные водоразделы рек. Именно таким способом три пресноводных вида (валек, хариус и подкаменщик) смогли попасть из р. Ука в бассейн р. Озерная Восточная. Но дальше к югу – в р. Камчатка (через ее северный приток – р. Еловка), а также в р. Большая удалось проникнуть пока только хариусу, а для других пресноводных видов этот рубеж оказался непреодолимой преградой (рис. 5.47).

Таким образом, имеющиеся сейчас данные о современном распространении пресноводных жилых рыб, а также анализ наиболее вероятных путей их распространения на территории Камчатского края, указывает на то, что основное заселение п-ова Камчатка материковой ихтиофауной началось из рр. Пенжина и Таловка, которые, в свою очередь, были заселены из бассейна р. Анадырь (рис. 5.47). Поэтому именно эти речные системы следует считать центрами расселения пресноводных рыб в регионе. Основные 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 зоны смешения в прибрежных водах Северо-Восточной Камчатки, очевидно, и послужил основным фактором более широкого распространения некоторых пресноводных таксонов в реках Карагинского залива. Если предположить, что распространение речной ихтиофауны через эстуарии и прибрежную зону моря является случайным явлением, тогда заселение пресноводными

³⁹ – Очевидно именно в тот период с побережья Камчатки на о. Карагинский вероятно мог попасть камчатский хариус, который по отдельным сообщениям, встречается в некоторых реках этого острова (Куренков, 1965).

рыбами отдельных речных систем должно было происходить неравномерно по побережью. Это объясняет существующие сейчас разрывы в современных ареалах некоторых пресноводных жилых рыб, а также мозаичность их распределения по отдельным речным бассейнам в северной части Камчатского края (см. разд. 5.2.3).

Основным географическим барьером для более южного распространения речной ихтиофауны вдоль побережья Камчатки послужила высокая соленость воды, что обусловлено орографией береговой линии (прежде всего, наличием крупных выступающих полуостровов), а также отсутствием на протяженных отрезках камчатского побережья устьев крупных рек, способных оказывать заметное воздействие на опреснение прибрежной зоны моря (Коваль, 2024б) (рис. 5.42). В результате, пресноводная ихтиофауна во внутренних водоемах на основной части территории Южно-камчатского зоогеографического района представлена сейчас почти исключительно анадромными эвригалинными рыбами, способными широко расселяться через морские акватории, и последующей их эволюции до жилых озерно-речных резидентных форм (Есин, Маркевич, 2017; Есин, 2024; Esin, Markevich, 2018) (см. разд. 1.8; 5.2.2–5.2.3).

Среди всех материковых рыб, самым первым колонизировал внутренние водоемы полуострова камчатский хариус, который в максимальной степени использовал все возможные пути для расширения своего ареала, что говорит о чрезвычайно высокой экологической пластичности этого вида (Куренков, 1965; Черешнев и др., 2002). Это, прежде всего, высокая устойчивость к колебаниям солености воды (см. разд. 5.5 ниже) и способность наиболее широко осваивать все речные биотопы от наиболее удаленных горных притоков до устьевой области рек; максимально разнообразный всеядный спектр питания (от детрита до хищничества); высокая плодовитость и реофильный характер размножения и т.п. (см. разд. 4.5.12; табл. 4.3). Распространявшиеся вслед за хариусом другие пресноводные рыбы, пока не смогли в точности повторить маршруты его расселения (Черешнев, 1996а). Основной причиной этого является существенно меньшая, по сравнению с хариусом, эврибионтность этих рыб, и соответственно, и более высокая специализация в отношении мест обитания, размножения и питания, т.е. экологических условий, которые в реках большей части территории п-ова Камчатка сейчас отсутствуют. Поэтому формирование окончательного облика современной ихтиофауны на основной части исследуемого региона происходило за счет вселения из моря эвригалинных анадромных видов рыб, которые широко расселялись вдоль побережья п-ова Камчатка во всех направлениях (рис. 5.47). Исключением в этом ряду следует считать, пожалуй, лишь некоторые наиболее теплолюбивые виды (например, симу, камчатскую семгу/микижу, и, вероятно, амурскую колюшку), современный характер распространения которых на п-ове Камчатка говорит о том, что их вселение в водоемы полуострова должно было происходить с юга, а возможность распространения дальше в северные реки была ограничена более суровыми климатическими условиями на

территории Корякского зоогеографического района, большая часть которого расположена уже в пределах субарктической зоны. Необходимо подчеркнуть, что во всех вышеуказанных процессах эстуарии и прибрежные морские участки сыграли решающую роль (Коваль, 2024б).

5.4.4. Чужеродные виды рыб. Выше были рассмотрены основные особенности зоогеографии только нативных рыб Камчатки. Теперь следует остановиться на значении эстуариев и прибрежной зоны моря в распространении чужеродных видов, поскольку известно, какое зачастую негативное воздействие такие рыбы способны оказывать на водные экосистемы (Павлов, 1992; Павлов и др., 2009; Dgebuadze, 2016). Сейчас на Камчатке к видам-вселенцам относятся серебряный карась, амурский сазан и сибирский усатый голец (Токранов, 2013, 2021). То есть, суммарная доля этих трех видов составляет всего лишь ~0,5% от всего разнообразия ихтиофауны Камчатки (включая морских рыб), и около ~10% ихтиофауны внутренних водоемов.

Известно, что карась и сазан попали в регион в результате специальной акклиматизации, которая проводилась на Камчатке с 1930-х по 1970-е гг. с целью повышения общей рыбопродуктивности отдельных водоемов в условиях общего снижения состояния запасов тихоокеанских лососей (Кузнецов, 1931, 1955; Лагунов, 1939; Куренков, 1954, 1965, 1978). Когда и как попал на Камчатку усатый голец до сих пор непонятно, но предполагается, что его икра или молодь могли быть заселены туда вместе с сазаном (Токранов, 2004б; Бугаев и др., 2007).

Серебрянный карась. Первые особи карася были завезены на п-ов Камчатка из Приморского рыбхоза в 1930 г. и выпущены в проточные озера, связанные с главным руслом р. Камчатка в среднем ее течении (на расстоянии 50–100 км от устья реки и выше), а также в некоторые водоемы в окрестностях г. Петропавловска-Камчатского (озера Халактырское, Синичкино, и нек. др.) (Лагунов, 1939) (рис. 5.48–А). Уже к 1953 г. карась обильно размножился в притоках водоемах р. Камчатка и особенно в средней ее части (Куренков, 1953). В водоемах в районе Петропавловска карась крупных популяций к тому времени так и не образовал. Поэтому в 1954 г. уже из собственных камчатских ресурсов, провели его повторный выпуск в отдельные водоемы вблизи города (например, снова вселили его в оз. Халактырское), а также в 14 новых водоемов Елизовского района. В 1970 г. карась был дополнительно выпущен также в оз. Каньчево (басс. р. Большая), однако результаты этой акклиматизации неизвестны, т.к. данные об его уловах в этом водоеме в настоящее время отсутствуют (Мягих, 2015). В 1976 г. карась был завезен также на о. Беринга в озера Китовое, Ладыгинское и Шангинское (Токранов, 2007).

В дальнейшем карась по территории Камчатского края распространялся уже в основном естественным путем (рис. 5.48–А), хотя иногда и предпринимались отдельные попытки его интродукции в новые водоемы. Так, например, в 2002 г. он был интродуцирован в оз. Култучное, расположенное в центре г. Петропавловска-Камчатского, связанного с Авачинской губой небольшой протокой. Исходным материалом для этого стали особи, выловленные в оз.

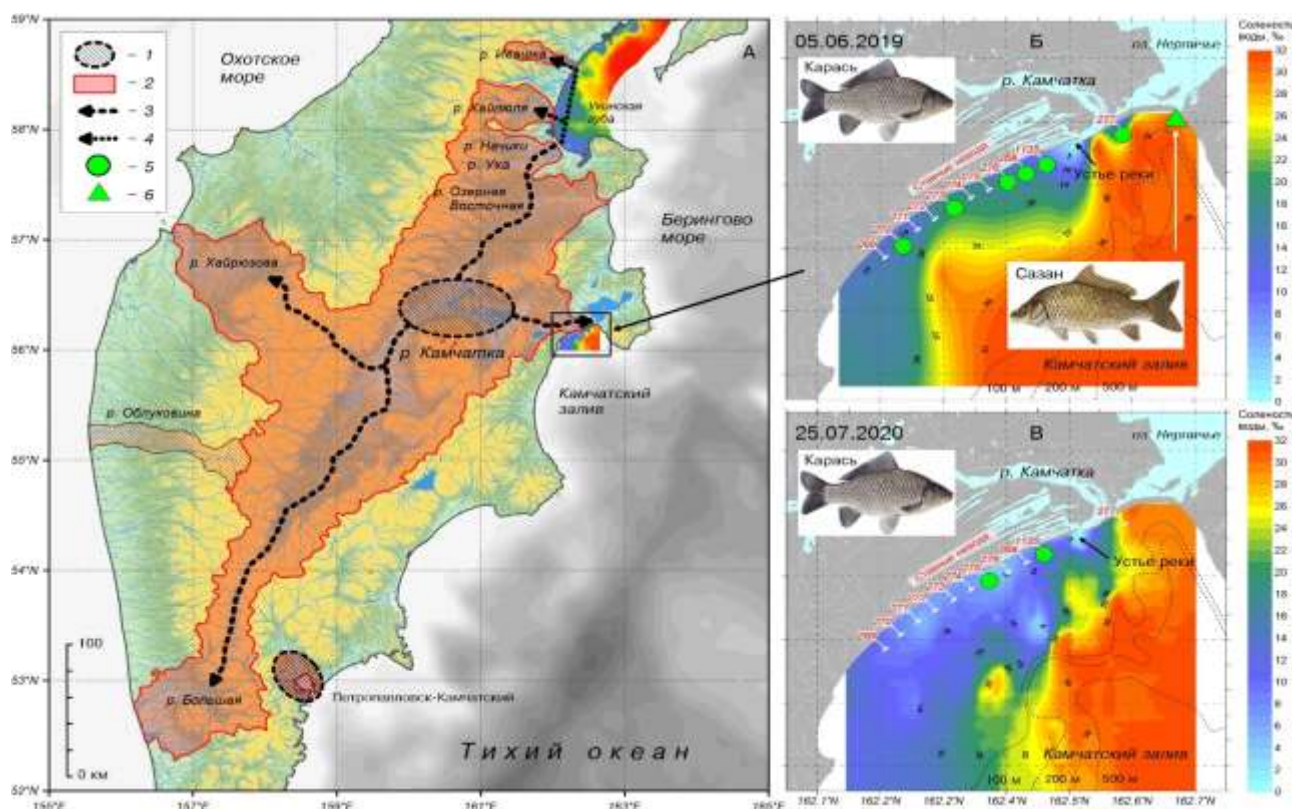


Рис. 5.48. Районы акклиматизации, современный ареал и схема вероятных путей расселения серебряного карася на п-ове Камчатка (А), а также встречаемость карася и амурского сазана в прибрежных водах Камчатского залива в летний период 2019 (Б) и 2020 (В) гг. на фоне распределения солености воды на поверхности на различных гидрологических съемках, выполненных в прибрежной зоне (даты съемок указаны в верхнем левом углу на рисунках Б и В). Условные обозначения в легенде: 1 – основные районы акклиматизации карася и сазана в 1930–1950-е гг.; 2 – современный ареал карася; 3 – вероятные пути расселения карася по внутренним водным путям; 4 – возможные пути расселения карася через эстуарии и прибрежную зону; 5 – встречаемость карася в уловах ставных неводов при прибрежном промысле тихоокеанских лососей в Камчатском заливе в 2019–2020 гг.; 6 – место обнаружения сазана на берегу Камчатского залива в июле 2019 г. (пояснения в тексте).

Ушковское (басс. р. Камчатка) (Введенская и др., 2013; Введенская, 2017). Нельзя, конечно, исключать и попыток несанкционированной интродукции карася в отдельные водоемы Камчатки местными жителями. Хотя информация об этих попытках у нас отсутствует, но наиболее вероятно, что такие факты могли иметь место только в некоторых наиболее густонаселенных районах Камчатского края, расположенных в южной части п-ова Камчатка, прежде всего в районе гг. Петропавловска-Камчатского и Елизово.

К настоящему времени карась широко распространился в бассейне р. Камчатка и заселил практически все подходящие для него пойменные водоемы, расположенные, главным образом, в среднем и нижнем течении этой реки, а также в ее эстуарии (включая крупнейшую систему мелководных лагунных солоноватых озер Камчатки – Нерпичье и Култучное). Распространился карась и выше по течению этой реки (Токранов, 2004б; Бугаев и др., 2007; Маркевич, Панфилова, 2014; Мягих, 2015). Сейчас его общая численность в бассейне р. Камчатка высокая и он является здесь второстепенным объектом промысла у местного населения (Бугаев и др., 2007;

Мягких, 2015; см. разд. 4.5.3). Кроме того, в течении последних десятилетий были отмечены неоднократные поимки карася в прибрежных водах Камчатского залива при промысле тихоокеанских лососей в летние месяцы (Бугаев и др., 2007). Так, по опросам местных рыбаков, карась достаточно часто встречается в уловах ставных неводов, расположенных в пределах зоны воздействия стока р. Камчатка на воды Камчатского залива (Коваль и др., 2020). Наиболее часто его отмечают в приустьевых неводах на дистанции до ~4–8 км от устьевого створа р. Камчатка (здесь карась иногда отмечается в количестве нескольких десятков экземпляров), но иногда он может достигать и неводов, расположенных на удалении до ~15–20 км от устья реки (единичные особи) (рис. 5.48–Б).

Из других рек, расположенных в южной части п-ова Камчатка, карась встречается сейчас также в бассейне р. Большая, куда он, очевидно, смог попасть когда-то из оз. Канычево, или (также как и хариус, см. пред. раздел) расселился из верхних притоков р. Камчатка через смежный водораздел между истоками этой реки и р. Быстрая (басс. р. Большая) в районе Ганальской тундры. Сходным образом этот вид также мог распространиться и в некоторые другие реки Южно-камчатского зоогеографического района. Так, есть достоверные сведения об его уловах в бассейне р. Хайрюзова, а также пока непроверенная информация о поимках в р. Облуковина (Мягких, 2015) (рис. 5.48–А). Натурализовался карась также и отдельных водоемах в черте г. Петропавловска-Камчатского (оз. Култучное) и в его окрестностях (например, оз. Халактырское) (Толстяк, 1974), а также в бассейне р. Паратунка, впадающей в Авачинскую губу (Токранов, 2004б), но промысловозначимых популяций он здесь так и не образовал (Толстяк, 1974; Мягких, 2015; Введенская, 2017). Следует отметить, что летом 2024 г. одна живая особь карася впервые была отмечена на берегу Авачинской губы, куда он, вероятно, смог попасть из оз. Култучное, так как место его поимки находилось на расстоянии ~5 км от протоки, соединяющей это озеро с губой (соленость воды не измеряли) (Григорьев, Седова, 2024) (рис. 5.49).

Распространился карась из бассейна р. Камчатка и в северном направлении. Так, есть информация, что этот вид встречается сейчас в рр. Озерная Восточная, Ука, Начики, а также в р. Хайлюля и Ивашка (Мягких, 2015) (рис. 5.48). В первые три реки он мог попасть тем же путем, что и другие пресноводные виды рыб (только в обратном направлении) – сначала по северному притоку р. Камчатка – р. Еловка, а затем, через низменные водоразделы, расположенные в пределах Центральной камчатской депрессии. При этом, есть основания полагать, что рр. Хайлюля и Ивашка карась смог заселить уже через прибрежную зону моря вдоль берега Укинской губы, поскольку истоки указанных рек, расположены в пределах Срединного хребта и отделены от рр. Ука и Начики горными водоразделами. Если учесть информацию о его поимках в ставных неводах в Камчатском заливе на достаточном удалении от устья р. Камчатка (рис. 5.48, Б–В), тогда возможность его миграции в рр. Хайлюля и Ивашка через Укинскую губу можно



Рис. 5.49. Известные места обитания серебряного карася в черте города г. Петропавловска-Камчатского и окрестностях (А); молодая особь карася, найденная на берегу Авачинской губы в июне 2024 г. (Б) (место поимки обозначено треугольником на рисунке А; по данным из Григорьев, Седова, 2024); плотность распределения карася (экз./га) в оз. Култучное по данным эхолотных съемок в июне–октябре 2024 г. (В) (неопубликованные данные В.Г. Эльчапарова).

считать вполне вероятной. Тем более, что по нашим наблюдениям в летние месяцы эта губа серьезно распреснена, и соленость воды на ее поверхности в период половодья может снижаться ниже 5–10‰ (см. рис. 5.42). Также следует учитывать, что серебряный карась отличается удивительной экологической пластичностью, способен спокойно переносить значительные изменения солености воды и поэтому может обитать даже в солоноватых водоемах (Атлас..., 2003) (см. разд. 4.5.3). Благодаря этому он легко приспосабливается к новым условиям обитания и активно расширяет свой ареал.

Амурский сазан. Вслед за карасем, спустя несколько десятилетий (уже в 1955–1970-е гг.), в озера Камаковской низменности, расположенные в бассейне р. Камчатка, из Амурского рыбхоза был завезен и акклиматизирован сазан (Куренков, 1965, 1978). В 1960-е годы его поимки в бассейне р. Камчатка были еще редки (Куренков, 1965). Позднее, в 1988 г. этот вид был также натурализован в оз. Халактырское вблизи Петропавловска (рис. 5.49), и одно время даже был объектом аквакультуры в этом водоеме, который является охладителем ТЭЦ-2 (Токранов, 2007). Однако на Камчатке нигде, кроме хорошо прогреваемых и кормных озер, расположенных у северного подножия Ключевского вулканического массива (в низовьях и среднем течении р. Камчатка), сазан не достиг промысловой численности. Поскольку это достаточно теплолюбивый вид, есть основания полагать, что именно температурный фактор определяет состоя-

ние его популяции на Камчатке (Бугаев и др., 2007; Токранов, 2007). В то же время усть-камчатские рыбаки также сообщали о неоднократных поимках сазана (как и карася) в ставных неводах при промысле лососей в Камчатском заливе. Это говорит о том, что данный вид (также, как и карась) может выходить (или его выносит случайно) из устья р. Камчатка в прибрежную зону моря. Так, например, в июле 2019 г. нами была обнаружена мертвая особь сазана на берегу Камчатского залива на расстоянии ~10 км от устья реки (рис. 5.48–Б). Соленость воды в месте находки была выше 31‰. Известно, что амурский сазан, как и серебряный карась, является эвригалинным видом, и поэтому также способен активно осваивать эстуарии и прибрежную зону моря, а также обитать в солоноватых водоемах (см. разд. 4.5.4).

Сибирский усатый голец. Первая особь усатого гольца была выловлена в р. Камчатка в районе п. Ключи в 1999 г. (Токранов, 2001). По устному сообщению местных жителей, похожую рыбу в 1998–1999 гг. еще несколько раз вылавливали как в самой р. Камчатка (в окрестностях п. Ключи), так и в одном из ее близко расположенных крупных притоков р. Еловка. Впоследствии этот вид неоднократно отмечался в уловах как местных жителей, так и в процессе контрольного научного лова на различных участках основного русла р. Камчатка, а также в многочисленных пойменных водоемах ее среднего течения (например, оз. Куражечное, оз. Кулпик, вблизи п. Долиновка, и в др. местах) (Токранов, 2004). Эти факты говорят о том, что этот вид, также как карась и сазан, начал расселяться по бассейну р. Камчатка.

По последней имеющейся информации усатый голец населяет сейчас притоки среднего течения р. Камчатка (Атлас-определитель..., 2015), но в эстуарии этой реки он пока не отмечен. Очевидно, это связано с особенностями его экологии, поскольку усатый голец является типично пресноводной реофильной рыбой и в районах своего традиционного распространения обитает в проточной пресной воде преимущественно в небольших речках, ручьях и запруженных участках водоемов (Лебедев и др., 1969). Видимо поэтому в солоноватые воды эстуария р. Камчатка он еще не проник, а возможно и не проникнет. Однако, учитывая стабильное воспроизводство усатого гольца, в ближайшие годы вполне вероятно следует ожидать увеличения его численности и дальнейшего распространения в бассейне р. Камчатка и вероятного проникновения в близлежащие речные системы п-ова Камчатка (Токранов, 2021).

Таким образом, результаты акклиматизации карася и сазана на Камчатке в целом следует считать успешными, хотя она и проводилась спонтанно и без серьезного биологического обоснования (Куренков, 1984). Во многом это связано с тем, что эти виды заняли свободную экологическую нишу, существующую в водоемах п-ова Камчатка (главным образом, в бассейне самой крупной одноименной реки), где они не вступают в конкурентные отношения с аборигенными видами рыб (Токранов, 2007). Так, исследования экологии их камчатских представителей показали, что характер распространения в нагульных водоемах и состав пищи карася и сазана, а

также молоди других рыб (например, лососевых) таков, что возможность пищевой конкуренции между ними маловероятна (Куренков, 1965, 1984; Бугаев и др., 2007). Однако случай с карасем, который попал на Камчатку первым и уже серьезно расширил свой ареал, может вызывать определенные опасения, поскольку его воздействие на экосистемы других лососевых рек полуострова (а не только р. Камчатка) сейчас сложно предсказать. Тем более оказалось, что этот вид способен активно расселяться через эстуарии и прибрежную зону прилегающих морей и достигать новых еще не освоенных речных систем.

5.5. К вопросу о значении речного стока в зоогеографии пресноводных рыб

Результаты, представленные в предыдущем разделе, позволяют рассматривать эстуарии и прибрежные участки моря в качестве весьма важных географических элементов, способных играть ключевую роль в распространении пресноводных рыб в отдельных регионах. Поскольку данная гипотеза может иметь очень важное фундаментальное значение (например, для изучения вопросов зоогеографии и эволюционной истории пресноводной фауны), а также практическое применение (в частности, для оценки потенциального расселения чужеродных видов в новые речные системы), следует рассмотреть эту проблему более подробно.

Следует сказать, что вероятность распространения типично пресноводных рыб через морские акватории обсуждается ихтиологами и биогеографами очень давно, однако до сих пор так и не было выработано единого мнения по этому вопросу (см. разд. 1.9). Так, например, Г.У. Линдберг в своей классической монографии «Крупные колебания уровня океана в четвертичный период» (1972), писал следующее:

*«Высказываются сомнения в исключительно высокой ценности типично пресноводных рыб в качестве биогеографических индикаторов. Во-первых, указывается на возможность случайных способов расселения типично пресноводных рыб (В.В. Тихомиров, Г.М. Бирюлин), во-вторых – на недооценку возможности обмена фаунами через море в период интенсивного распреснения приустьевых районов. Так, Г.В. Никольский сообщает, что во время наводка на Амуре он обнаружил в проливе Невельского между мысом Джаоре и мысом Лазарева сазана и сома *Parasilurus soldatovi*, а у побережья северного Сахалина – молодь *Leuciscus waleckii* [амурский язь]. На возможность расселения речных рыб вдоль распресненных морских побережий обратил внимание автора и американский ихтиолог проф. Хаббс [С. Hubbs]. Прежде всего следует указать, что всякого рода случайные способы расселения (перенос икры в лапках птиц, переброска рыб водяным смерчем, расселение с помощью плавучих островов и так называемых островков пресной воды и другими сходными способами) хотя и могут встречаться у рыб, но практического значения не имеют. Что же касается нахождения некоторых видов типично пресноводных рыб в опресненных участках морских побережий вблизи устьев крупных рек, то*

такие факты хорошо известны не только для лимана Амура и прилегающих участков Татарского пролива и побережья северо-западного Сахалина [рис. 5.50], но и для опресненных участков других морских водоемов, например, Финского залива, Азовского, Каспийского и ряда других морей. Однако эти факты совершенно не понижают высокой ценности типично пресноводных рыб как биогеографических индикаторов, для которых морская вода нормальной солености является непроходимой преградой» (цит. по: Линдберг, 1972; стр. 19–20).

Из представленной цитаты следует, что гипотеза о возможности распространения пресноводных рыб через морские акватории обсуждалась между отечественными ихтиологами и их зарубежными коллегами еще в 1950–1970-е гг. Однако в результате был сделан вывод, что это чрезвычайно редкое явление (наряду с «мифическим» переносом птицами, водными смерчами и т.п.), поэтому такую возможность можно не рассматривать. Однако, на наш взгляд, такие выводы были сделаны поспешно в силу ряда причин.

Во-первых, гидрологический режим и экология рыб в устьях рек и прибрежной зоне российских морей в тот период были еще очень слабо изучены⁴⁰. Просто так сложилось, что подавляющее большинство отечественных гидрологов изучали только внутренние водоемы страны, а большая часть ихтиологов – только пресноводных рыб. Океанографы, в свою очередь, занимались изучением почти исключительно шельфа и открытых вод океана, работали на крупных научно-исследовательских судах, и редко приближались к морским берегам, а работавшие с ними ихтиологи – исследовали, главным образом, типично морских рыб, обитающих на шельфе или в глубоководных районах. В результате, для большинства регионов России (включая Дальневосточные моря), гидрологический режим устьев рек и эстуариев, а также влияние речного стока на прибрежную зону моря и на водную биоту (включая ихтиофауну) были практически неизвестны (Михайлов, 1997; Михайлов, Горин, 2012). Поэтому отечественными ихтиологами по умолчанию предполагалось, что морская среда не может быть достаточно распреснена, чтобы позволить типично пресноводным рыбам расселяться через морские/океанические акватории.

Однако в последние десятилетия, когда началось активное изучение Российской Арктики, которая принимает сток крупнейших сибирских рек (например, Лена, Обь, Енисей, Колыма, Индигирка и др.), стало понятно какое существенное влияние речной сток может оказывать на арктический шельф и его биоту (включая рыб). Оказалось, что это влияние в теплое время года прослеживается на расстоянии нескольких сотен километров от устьев рек (Михайлов, 1997; Атлас..., 2017; Хлебович, Иванов, 2018; и др.) (рис. 5.51–А). Причем дополнительной причиной

⁴⁰ – В данном случае не следует учитывать внутренние моря России с пониженной соленостью воды, о которых упоминает Г.У. Линдберг, поскольку сейчас известно, что гидрологические условия в этих водоемах, прежде всего, солевой режим достаточно стабильны, и поэтому многие виды рыб (в том числе пресноводные таксоны), за время эволюции выработали адаптации, необходимые для обитания в таких условиях (см. разд. 1.9).

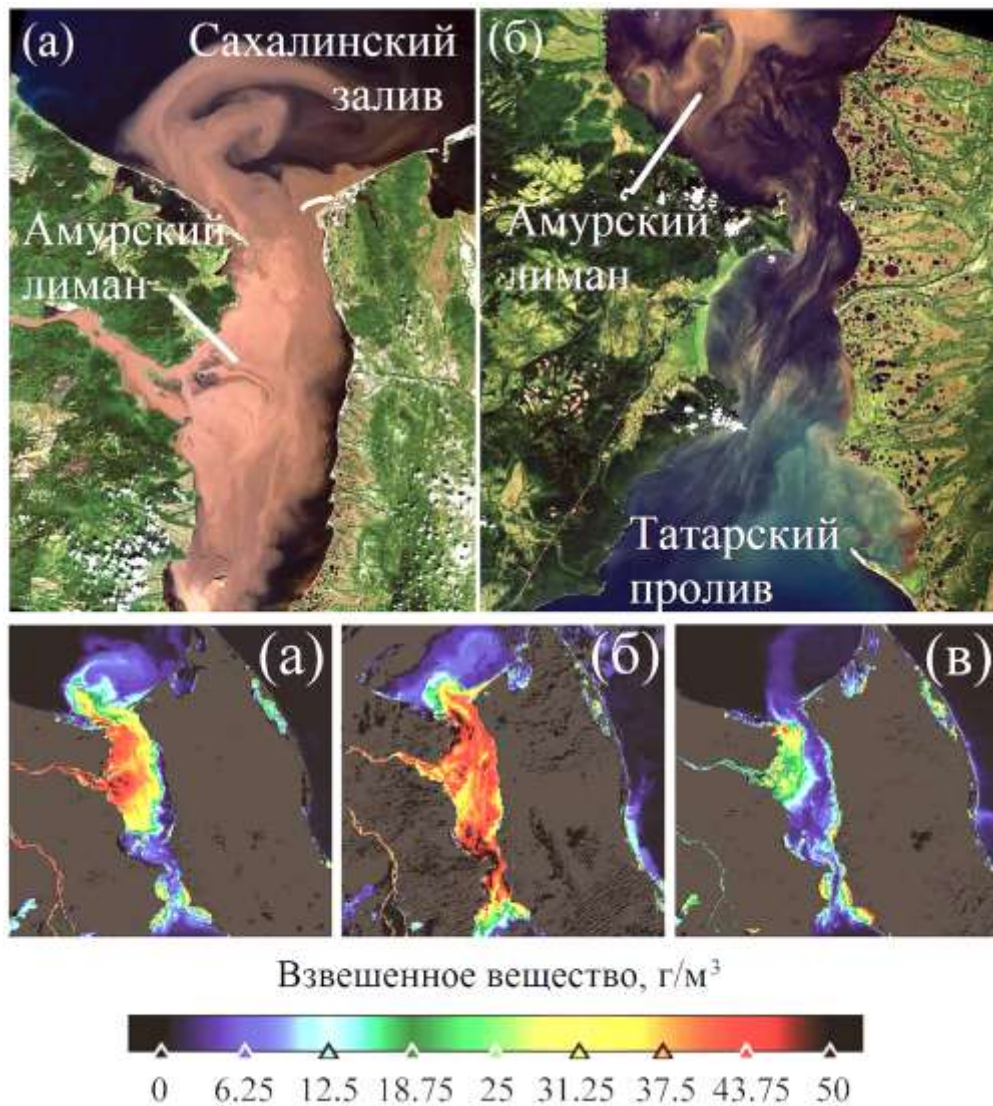


Рис. 5.50. Спутниковые изображения Landsat-8 вытока «плюма» Амура в Сахалинский залив 6 сентября 2013 г. (а), и вытока «плюма» Амура в Татарский пролив 21 августа 2013 г. (б) (верхние рисунки), а также примеры выноса/отсутствия выноса вод плюма Амура на спутниковых картах MERIS поверхностного распределения концентраций взвеси в исследуемом районе: (а) вынос в Сахалинский залив (27 августа 2010 г.), (б) вынос в Татарский пролив (7 октября 2009 г.), (в) отсутствие выноса (4 сентября 2008 г.) (нижние рисунки) (Осадчиев, 2021).

снижения солености воды в Арктике служат также процессы ледотаяния, в результате чего может формироваться многослойная стратификация, а площади с пониженными значениями солености воды могут охватывать большую часть шельфа арктических морей (рис. 5.51–Б).

Наряду с океанографическими данными была получена информация и об ихтиофауне и экологии рыб, обитающих в прибрежной зоне арктического побережья Сибири. В результате выяснилось, что многие пресноводные рыбы, обитающие в сибирских реках (прежде всего, полупроходные виды сиговых рыб) активно используют арктический шельф для нагула и сезонных миграций и поэтому способны беспрепятственно мигрировать и расселяться между отдельными речными системами через опресненные участки прибрежной зоны (например, в море Лаптевых) (Сидоров, Тяптийрянов, 2004; Кириллов, 2013; Кузнецов, 2014) (рис. 5.52).

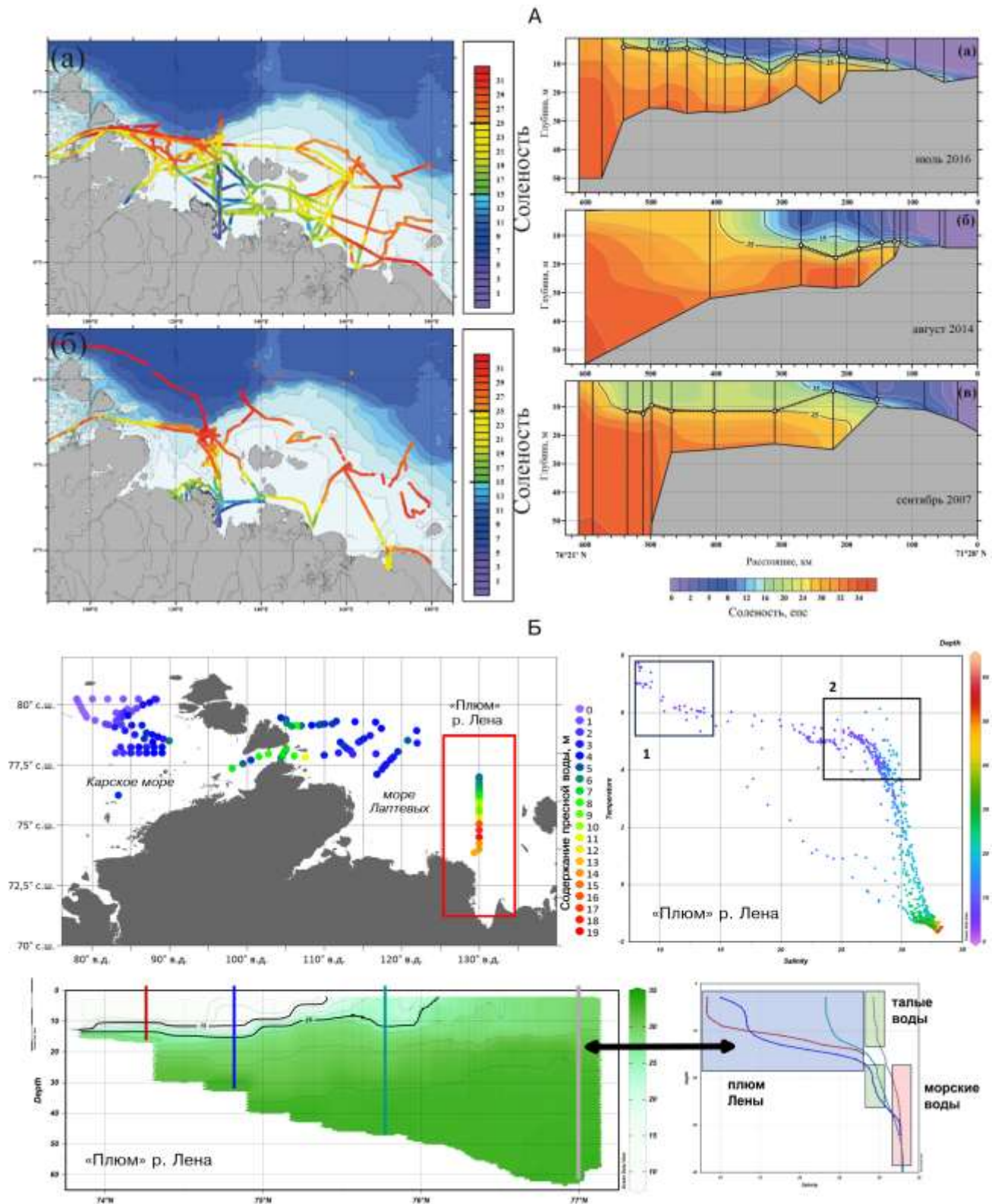


Рис. 5.51. Рисунок А – Два типа распределения солености воды в поверхностном слое моря Лаптевых и Восточно-Сибирского моря, полученные на основе данных экспедиционных измерений в 1999–2019 годах (левые рисунки), а также вертикальная структура солености вдоль обского разреза в Карском море 18–21 июля 2016 г. (а), 23–30 сентября 2007 г. (б) и 17–28 августа 2014 г. (в) (правые рисунки). Белые круги на правых рисунках показывают расположение максимального вертикального градиента солености на станциях (по материалам из Осадчиев, 2021). Рисунок Б – Содержание пресной воды на поверхности в результате поступления речного стока и таяния морского льда в Карском море и море Лаптевых, а также основные гидрологические характеристики в районе «плюма» р. Лена в июле–августе 2024 г. (по материалам из Баженова и др., 2024).

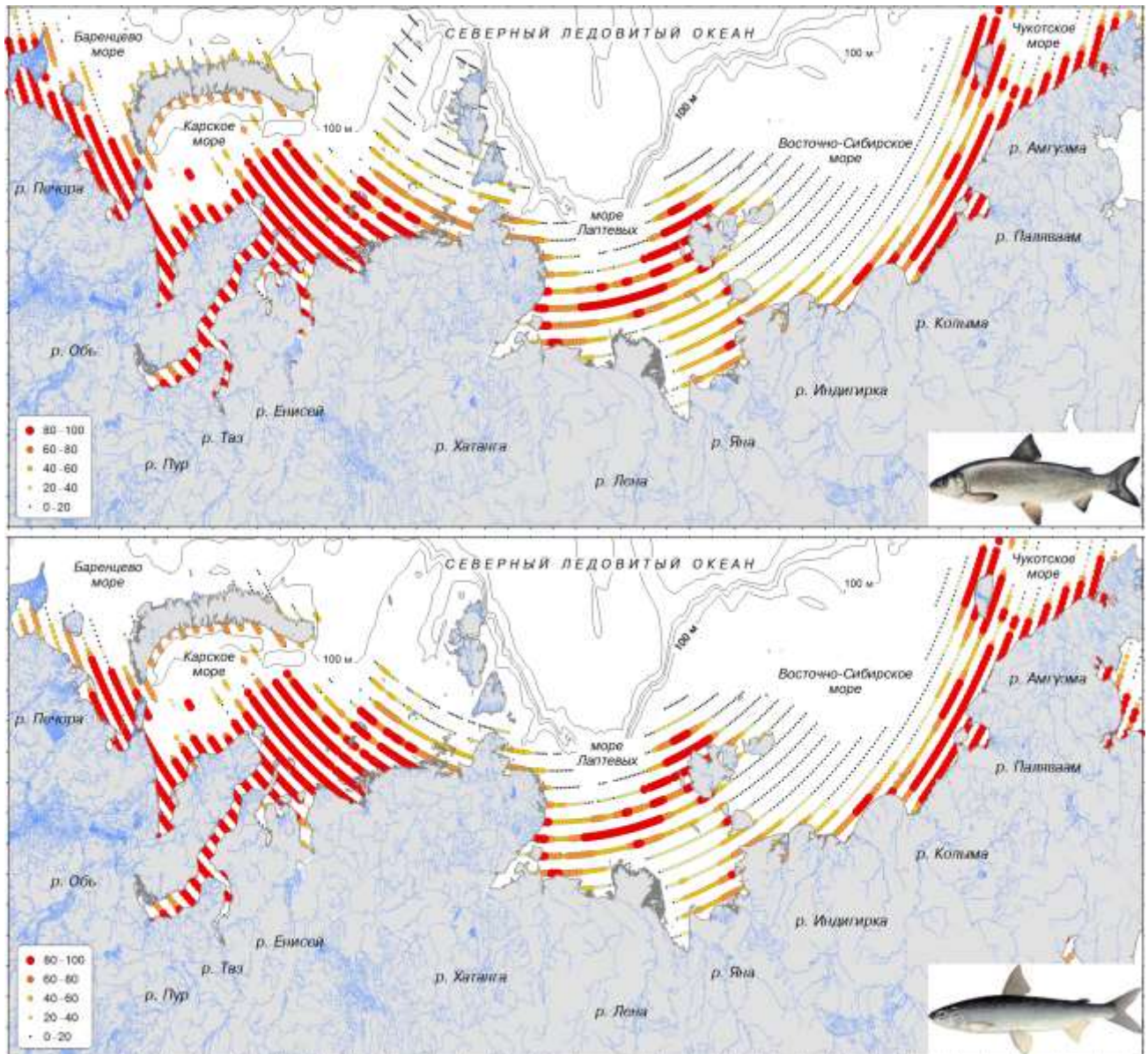


Рис. 5.52. Относительная встречаемость (%) арктического омуля *Coregonus autumnalis* (верхний рисунок) и сибирской ряпушки *C. sardinella* (нижний рисунок) на шельфе в российском секторе Арктики (по данным с сайта www.aquamaps.org).

Вторая ключевая проблема, которая всегда мало обсуждалась у нас в стране – это вопрос о том, в какой степени типично пресноводные виды рыб (или которые считаются таковыми) способны переносить изменения солености воды (Привольнев, 1967; Карпевич, 1976; Мартынова, 2003). Поскольку в советско-российской практике было мало специальных исследований, посвященных изучению эвригалинности у диких пресноводных рыб (особенно в контексте их зоогеографии), подавляющее большинство отечественных ихтиологов и биогеографов априори принимали тезис о том, что такие рыбы способны расселяться только в пределах пресных вод, а их современное распространение объяснимо лишь при признании наличия у них в прошлом единых ареалов, которые могли измениться только под воздействием глобальных геологических процессов (Черешнев, 1996а). Поэтому в такого рода исследованиях подробно рассматри-

вались геологические данные и предпринимались попытки соотнести палеогеографические выводы геологов с современной картиной распространения изучаемых видов рыб во внутренних водоемах (в том числе и на Дальнем Востоке нашей страны, включая Камчатку) (Линдберг, 1955, 1972; Куренков, 1965; Черешнев, 1996а; 1998; Микулин, 2003; Атлас-определитель..., 2015; Марченко, 2024).

В то же время всегда существовала и альтернативная точка зрения, основанная на данных как прямых наблюдений (см. выше мнение таких авторитетных ихтиологов, как Г.В. Никольский и С. Хаббс, упомянутое Г.У. Линдбергом), так и на результатах широких биогеографических исследований в различных регионах мира, инициированных работами Д. Майерса (Myers, 1938, 1949а, 1951, 1966) и Ф. Дарлингтона (Darlington, 1957) и предложенной ими эколого-эволюционной классификацией пресноводных рыб (см. разд. 1.9), которая, в последствии, была подтверждена выводами множества других ученых, в том числе и на основании современных филогенетических исследований (например, Дзунино, Дзуллини, 2010; Gunter, 1942; Follett, 1960; Berra, 1981, 2007; Rosen, 1988; McDowall, 1988, 2010; Moyle, Cech, 1988, 2004; Banarescu, 1995; Matthews, 1998; Lucas et al., 2001; Sparks, Smith, 2005; Historical Biogeography..., 2011; Euryhaline Fishes, 2013; Freshwater Fishes..., 2014, 2020; Matamoros et al., 2014). Согласно этой гипотезе, все типично пресноводные рыбы в зависимости от своего происхождения (пресноводного или морского) имеют разные уровни эвригалинности, причем некоторые из них способны проникать в морскую воду и распространяться между отдельными речными системами через морские/океанические акватории (Sparks, Smith, 2005; Euryhaline Fishes, 2013). В частности, было установлено, что «*первичнопресноводные*» семейства рыб включают те таксоны, которые обычно не переносят соленость воды выше «пресной», поэтому океан является для них основным препятствием для распространения. «*Вторичнопресноводные*» семейства переносят ограниченный переход в соленую воду и могут мигрировать на короткие расстояния через участки с морской или солоноватой водой. «*Периферические*» семейства рыб имеют морское происхождение и относительно недавно проникли в континентальные водоемы, поэтому могут перемещаться из океана в пресные воды и обратно (Дарлингтон, 1966; Berra, 1981, 2007; McDowall, 1988, 2010; Sparks, Smith, 2005; Euryhaline Fishes, 2013).

Внутри одного семейства некоторые виды рыб также могут отличаться по степени эвригалинности. В частности, Г. Гюнтер (Gunter, 1942) составил список всех известных на тот момент видов рыб Северной и Центральной Америки, которые встречаются как в пресной, так и в морской воде, из которого ясно следовало, что в пределах многих «*пресноводных*» семейств некоторые виды рыб могут заходить в солоноватую или соленую воду. Он также отметил, что некоторые чукучановые (Catostomidae), карповые (Cyprinidae) и центарховые (Centrarchidae) рыбы, а также некоторые другие строго пресноводные таксоны, могут попадать в слабосоленую или даже сильно соленую воду выше 10–12‰, и высказал мнение, что «...*большинство пресноводных рыб могут привыкнуть к низким концентрациям соли в воде*» (цит. по: Gunter, 1942).

В последствии, в работах (Moyle, Cech, 1988, 2004) в целом была принята классификация Д. Майерса, но первичные и вторичные семейства были объединены и рассматривались уже как «истинно пресноводные» (т.е. рыбы, неспособные перемещаться на большие расстояния через соленую воду) и «истинно морские» (чей характер распространения в значительной степени можно объяснить перемещениями через соленую воду). Также учитывалось, что при рассмотрении миграций пресноводных рыб через «соленую воду», морские/океанические акватории не всегда могут иметь фоновую морскую соленость (Moyle, Cech, 1988, 2004).

Следовательно, каждое семейство рыб может быть отнесено к «*первичным*», «*вторичным*» или «*периферическим*» на основании эволюционной истории и характера распространения, и исходя из этого, может рассматриваться как потенциально способное существовать до определенных пределов не только в пресной, но и в морской среде (Berra, 1981; Schultz, McCormick, 2013) (рис. 5.53). При этом, существует множество вариантов/возможностей расселения пресноводных рыб через морские акватории.

К примеру, есть мнение, что в периоды активного таяния ледников на северных континентах мог накапливаться поверхностный слой пресной воды, который мог служить коридорами для расселения пресноводных рыб (Crossman, McAllister, 1986; см. разд. 5.1). Также имеются предположения, что в послеледниковые периоды потеплений под толстым слоем морского льда

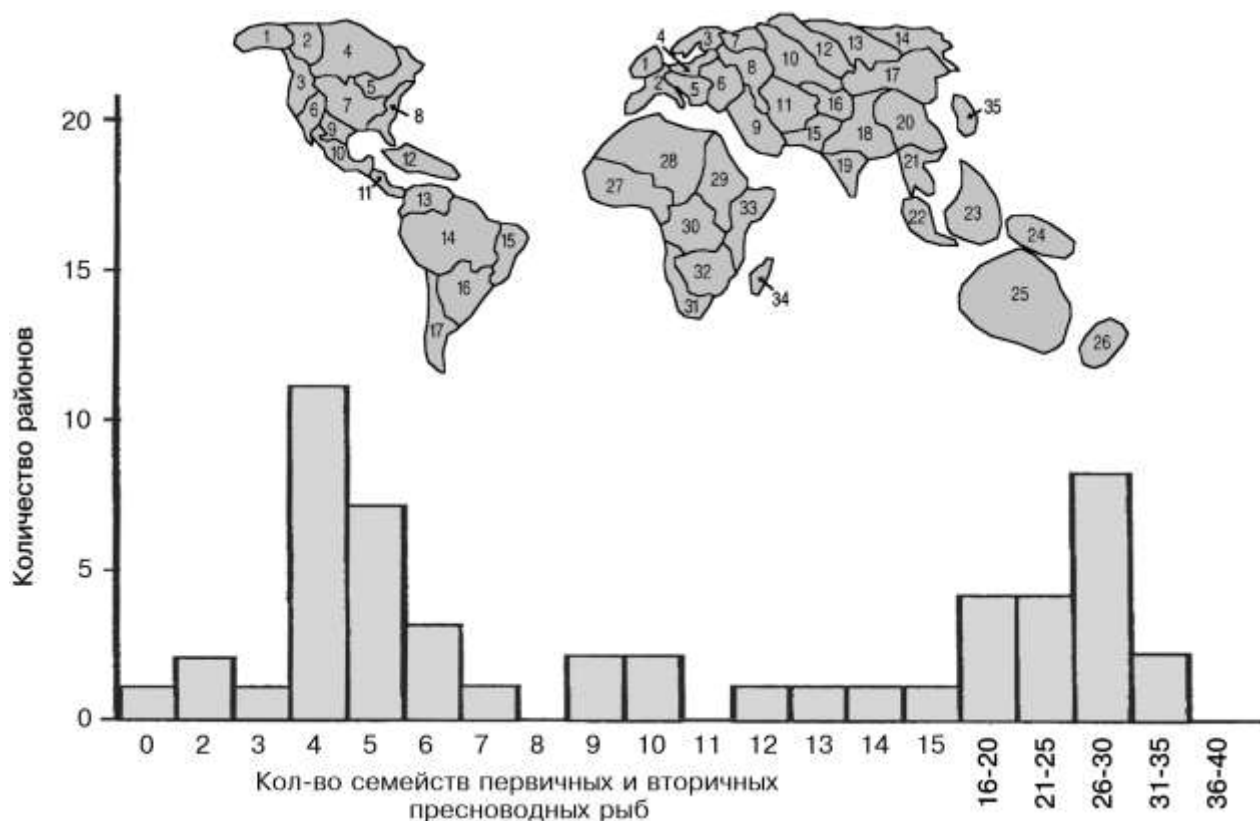


Рис. 5.53. Частота распределения числа географических регионов с определенным количеством первичных и вторичных семейств пресноводных рыб (на карте указаны номера регионов, для которых оценивалось наличие или отсутствие разных семейств пресноводных рыб) (по Matthews, 1998).

могли существовать пресноводные «мосты», обеспечивавшие расселение пресноводных популяций (Barber, Murty, 1977). И наконец, уже неоднократно высказывалось мнение о том, что в периоды высокого стока рек в море, между ними могли существовать временные пресноводные или солоноватые участки (Lindsey, McPhail, 1986). Однако существует и альтернативный взгляд, что проникновение морской воды в континентальные водоемы (во время морских трансгрессий) могло привести к повышению их солености над фоновыми морскими значениями из-за испарения с поверхности на прибрежных мелководных участках (Novacek, Marshall, 1976).

Таким образом, при изучении зоогеографии пресноводной ихтиофауны следует иметь в виду тот факт, что даже первичные и вторичные семейства рыб могли иметь некоторые возможности для пересечения того, что обычно считается «океаном» (Matthews, 1998). С другой стороны, даже узкие участки прибрежных акваторий с фоновой морской соленостью (шириной и глубиной всего несколько метров) могут уже представлять собой серьезные физиологические барьеры для распространения первичнопресноводных рыб (Myers, 1966) (см. разд. 5.4.3).

На основании вышеизложенных теоретических представлений, а также на базе имеющейся сейчас информации о пресноводных рыбах Камчатки (см. разд. 5.4.3–5.4.4), можно попытаться сгруппировать их с точки зрения эволюционного происхождения и степени эвригалинности, и на основе этого оценить возможность использования в качестве биогеографических индикаторов (Линдберг, 1955, 1972; Черешнев, 1996а, 1998). В данном случае нельзя рассматривать те виды рыб, жизненные стратегии которых связаны со сменой среды обитания (например, проходные, морские эстуарно-адаптированные и т.п.), поскольку они имеют осморегуляторные механизмы, аналогичные морским рыбам (Привольнев, 1967; Корниенко, 2008), и поэтому способны широко расселяться через морскую среду обитания и не могут служить индикаторными видами (Черешнев, 1986б). Следовательно, будут рассмотрены те виды пресноводных рыб Камчатки, жизненный цикл которых проходит только во внутренних водоемах: 1) сибирский усатый голец; 2) серебряный карась; 3) амурский сазан; 4) речной гольян; 5) обыкновенная щука; 6) сиг-пыжьян; 7) чир; 8) пенжинский омуль; 9) сибирская ряпушка; 10) обыкновенный валец; 11) камчатский хариус; 12) налим; 13) пестроногий подкаменщик (табл. 5.6).

Из указанных 13-и видов сразу же можно выделить две группы рыб, степень эвригалинности которых общеизвестна, т.к. подтверждается результатами многолетнего изучения в различных частях ареала, включая Камчатку.

К группе истинно пресноводных (*первичнопресноводных*) рыб, которые обычно избегают соленой воды, и поэтому способны распространяться в основном в пресной среде следует отнести усатого гольца (сем. *Nemacheilidae*), гольяна (*Leuciscidae*) и щуку (*Esocidae*) (табл. 5.6). Но в то же время согласно данным экспериментальных наблюдений, даже эти рыбы способны переносить небольшое повышение солености воды, причем по мере развития и увеличения

Таблица 5.6. Эколого-эволюционные категории и степень эвригалинности пресноводных рыб Камчатки (пояснения в тексте).

Вид	Семейство	Встречаемость		Категория	Эвригалинность, ‰
		Реки	Эстуарии		
1. <i>Barbatula toni</i>	Nemacheilidae	1	–	ППР	0–7,0
2. <i>Carassius gibelio</i>	Cyprinidae	10	2	ППР	0–12,0
3. <i>Cyprinus rubrofuscus</i>	Cyprinidae	1	1	ППР	0–12,0
4. <i>Phoxinus phoxinus</i>	Leuciscidae	3	1	ППР	0–7,0
5. <i>Esox lucius</i>	Esocidae	9	1	ППР	0–7,0
6. <i>Coregonus pidschian</i>	Salmonidae	5	2	ВПП	0–25,0
7. <i>C. nasus</i>	Salmonidae	2	2	ВПП	0–25,0
8. <i>C. subautumnalis</i>	Salmonidae	2	2	ВПП	0–25,0
9. <i>C. sardinella</i>	Salmonidae	3	3	ВПП	0–25,0
10. <i>Prosopium cylindraceum</i>	Salmonidae	16	4	ВПП	0–12,0
11. <i>Thymallus mertensii</i>	Salmonidae	30	5	ВПП	0–30,0
12. <i>Lota lota</i>	Lotidae	12	3	ПРФ	0–12,0
13. <i>Cottus cf. poecilopus</i>	Cottidae	20	6	ПРФ	0–30,0

Примечания: ППР – первичнопресноводный; ВПП – вторичнопресноводный; ПРФ – периферический.

массы тела их солеустойчивость в целом повышается (Привольнев, 1967; Мартынова, 2003). Так, максимальная «критическая» соленость выживания личинок всех истинно пресноводных рыб составляет около 7‰, а их взрослые особи способны на короткое время (до 6 часов) выдерживать соленость до 12‰ (Привольнев, 1967; Хлебович, 1974; Мартынова, 2003).

Группа наиболее эвригалинных рыб, способных существовать при более широких колебаниях солености включает карася и сазана (Cyprinidae), а также сига-пыжьяна, чира и ряпушку (Coregoninae; Salmonidae) (рис. 5.54). Первые два вида имеют первичнопресноводное происхождение, поскольку это карповые рыбы, однако в процессе своего эволюционного развития они смогли выработать морфологические и физиологические адаптации к соленой воде⁴¹ (Дарлингтон, 1966; Myers, 1951, 1966; Berra, 1981, 2007; Matthews, 1998; Moyle, Cech, 2004). В результате, эти рыбы спокойно могут обитать при солености до 12‰, а также кратковременно переносить и более высокие ее значения (Привольнев, 1967; Кузьмичев, 2005).

Все сиговые рыбы, очевидно, являются *вторичнопресноводными*, поскольку хорошо переносят колебания солености в самых широких пределах и могут даже размножаться в солоноватой воде, что подтверждается данными об их экологии, полученными в разных частях ареала (Карпевич, 1976; Решетников, 1980; Черешнев и др., 2002; Решетников, Богданов, 2007; Черешнев, 2008; Кузнецов и др., 2011; Токранов, 2012; Кириллов, 2013; Кузнецов, 2014; Коваль и др., 2015б; Шестков, 2018; и др.). Такие особенности этих рыб связаны с их физиологией, поскольку у них существуют осморегуляторные механизмы, аналогичный проходным и морским видам, которые бездействуют, пока эти рыбы живут в пресной воде (Привольнев, 1967). Это, прежде

⁴¹ – Еще в качестве примера крайне фенотипически и экологически пластичных, эвригалинных и многочисленных карповых рыб можно указать плотву *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758), которая способна выдерживать соленость до 10–12‰ (Кузьмичев, 2005).

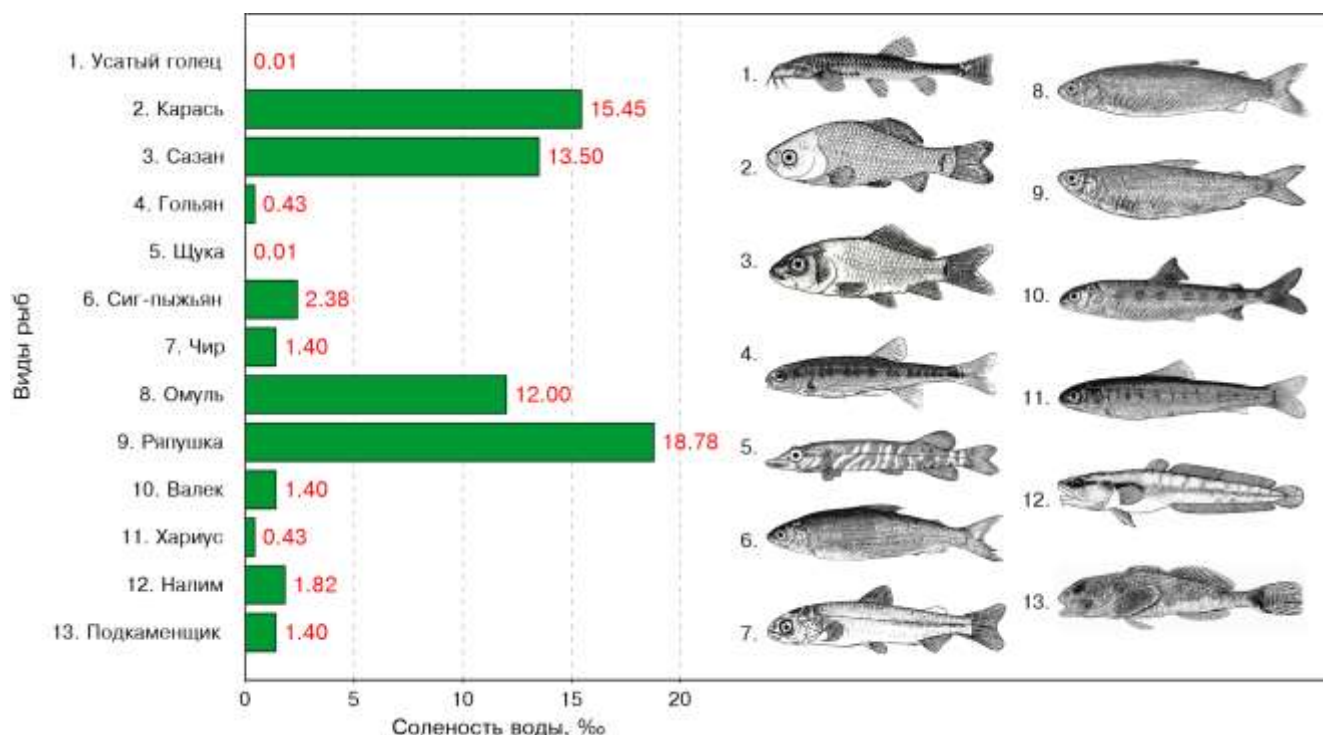


Рис. 5.54. Максимальные значения солености воды на поверхности (‰), при которых были отмечены пресноводные виды рыб (главным образом их молодь), обитающие на Камчатке (по имеющимся данным) (количество наблюдений $n = 692$).

всего, наличие на протяжении всего жизненного цикла в жаберном эпителии хлоридных клеток, как морского, так и пресноводного типов, которые активизируется в зависимости от состояния окружающей среды и позволяют этим видам успешно адаптироваться к резким градиентам солености воды (Корниенко, 2008; Moyle, Cech, 2004; Euryhaline Fishes, 2013).

Эволюционное происхождение и степень эвригалинности оставшихся 5-и видов камчатских пресноводных рыб не так очевидны и поэтому требуют специального обсуждения.

Пенжинский омуль (Salmonidae). Этот вид следует отнести к категории *вторичнопресноводных* эвригалинных рыб. Хотя происхождение этого уникального эндемика рр. Пенжина и Таловка до конца еще не выяснено, однако имеются результаты генетических исследований, указывающие на то, что положение кластера гаплотипов участка ND-1 мтДНК у омуля расположено в кладограмме сиговых рыб в секторе *C. peled* – *C. sardinella* (Балдина и др., 2008). Этот факт позволяет предположить, что появление пенжинского омуля могло произойти относительно недавно в результате эволюционной дивергенции от предковой формы сибирской ряпушки, которая первой заселила эти речные системы из бассейна р. Анадырь (см. разд. 5.4.3). Тем более, что результаты изучения ряпушки и омуля рек Пенжина и Таловка показали, что эти рыбы представляют собой по сути виды-двойники, поскольку все черты их экологии максимально схожи (включая районы миграций, нагула, нереста и т.п.). Молодь омуля, как и ряпушки, все лето активно нагуливается в эстуарии рр. Пенжина и Таловка, и часто встречается при достаточно высокой солености воды (Коваль и др., 2015а, 2015б; 2018б) (см. рис. 5.43, 5.54).

Камчатский хариус (Salmonidae). Хариус традиционно считается исключительно речным видом (Черешнев, 1996а, 2008; Черешнев и др., 2001а, 2002; Атлас-определитель..., 2015; Коваль и др., 2015б). Однако многочисленные зарубежные исследования, выполненные как в естественной среде обитания, так и в экспериментальных условиях, однозначно говорят о том, что данный вид (как и большинство других лососевых рыб, к которым он относится), имеет очень широкую эвригалинность, хотя это и не является пока общепризнанным (Blair et al., 2016, 2017; Heim et al., 2016). Так, есть множество свидетельств того, что ближайший родственник камчатского хариуса – сибирский/арктический хариус *Thymallus arcticus* во время летне-осенних миграций свободно перемещается между реками через эстуарии и прибрежные участки моря, где соленость воды может достигать 0,5-29,0‰ (Moulton, Fawcett, 1984; Craig et al., 1985; Wiswar, West, 1987; Fruge et al., 1989; Bond, Erickson, 1992; West et al., 1992; Griffiths et al., 1998; Roux et al., 2016). Наиболее наглядный пример освоения хариусом солоноватых вод эстуариев был получен американскими учеными в ходе радиотелеметрического мечения, выполненного на арктическом побережье Аляски (West et al., 1992). Так, было установлено, что ежегодные миграции арктического хариуса могут включать перемещение через устья рек и прибрежную зону моря (рис. 5.55). Взрослые особи хариуса мигрируют осенью из нескольких водотоков через солоноватые воды и попадают в р. Хула-Хула на зимовку (West et al., 1992). Особенно много хариуса появляется в арктических эстуариях ранней весной, когда там наблюдается годовой минимум солености, и такие участки могут служить важными коридорами для его расселения между отдельными речными системами (Heim et al., 2016). Кроме этого, было установлено, что арктический хариус может иметь речные и эстуарные популяции, которые по солеустойчивости значительно различаются между собой, а ближайший его родственник европейский хариус (*Th. thymallus*) вообще развил анадромную форму в нескольких районах Балтийского моря (Northcote, 1993; Koskinen et al., 2000; Swatdipong et al., 2009). Такие факты демонстрируют очень высокий адаптивный потенциал в пределах подсем. Thymallinae. Таким образом, рыб из группы хариусовых (включая, камчатского хариуса *Th. mertensii*), как и некоторых других лососевых рыб, следует очевидно считать *вторичнопресноводными* эвригалинными видами.

Обыкновенный валец (Salmonidae). Данный вид, как и хариус, среди отечественных специалистов всегда считался исключительно пресноводной реофильной рыбой (Черешнев, 1996а, 2008; Черешнев и др., 2001а, 2002; Атлас..., 2003; Атлас-определитель..., 2015). Так, для российской части его ареала указывается, что валец населяет преимущественно верхние участки рек и притоки (Атлас..., 2003). Более того, считалось, что устьевые области рек представляют для него непреодолимую экологическую преграду (Черешнев, 1996а). В то же время в зарубежной литературе имеются сведения, что валец постоянно встречается в солоноватых водах вдоль побережья Гудзонова залива и у устьев рр. Коппермайн и Маккензи (Scott, Crossman, 1973), а

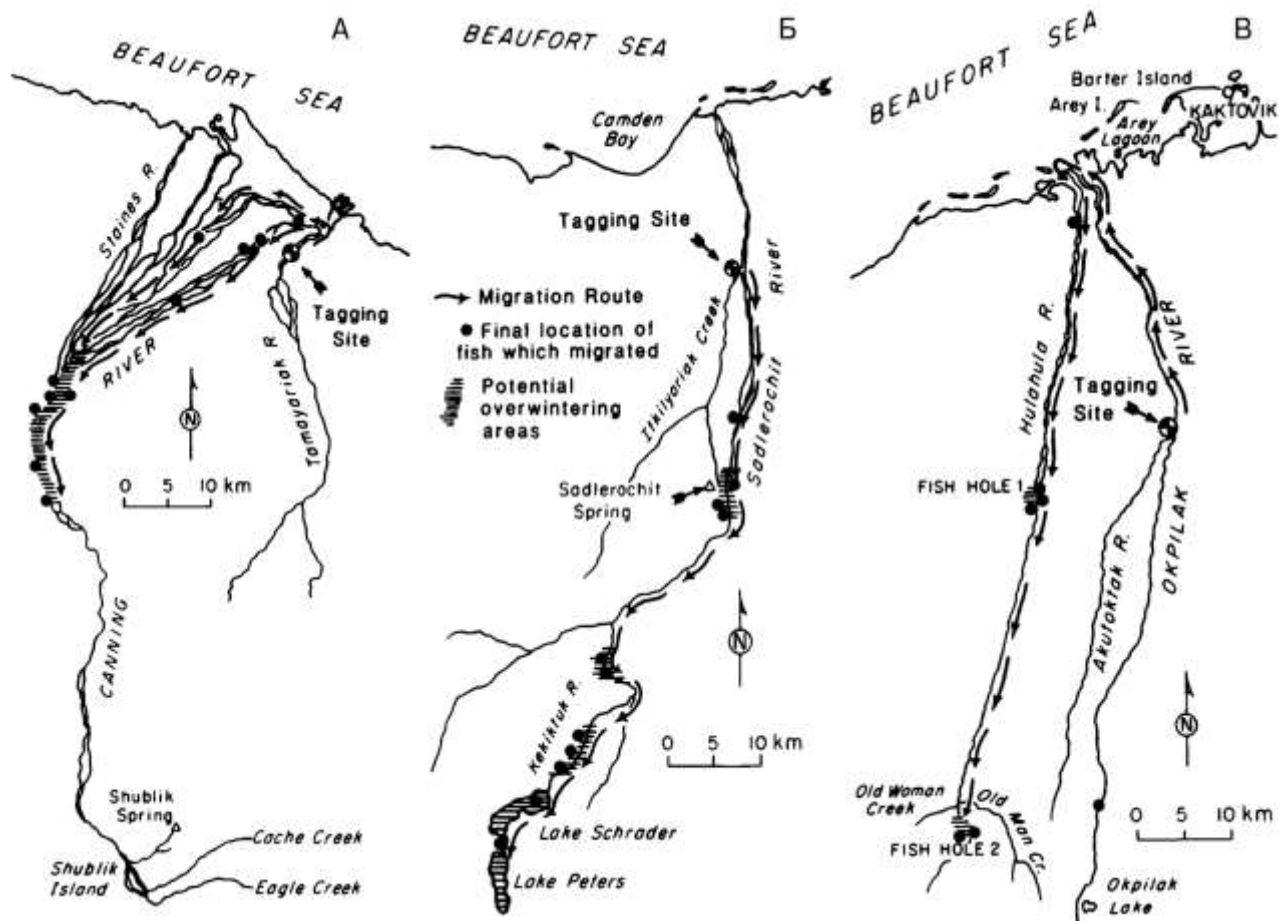


Рис. 5.55. Места мечения, вероятные маршруты миграций и конечные места поимок мигрировавших особей, а также потенциальные места зимовки арктического хариуса *Th. arcticus*, помеченного в р. Тамаяриаке (А), руч. Иткиляриаке (Б) и р. Акутоктаке (В) (море Бофорта) (West et al., 1992).

также на арктическом побережье США и Канады в районе устьев крупных рек (Craig, 1984). Также отмечается, что дельты многих неарктических рек являются важными районами нагула молоди валька в летний период (Kogl, 1971; Hale, 1981). К сожалению, прямых наблюдений за солеустойчивостью валька в литературе пока найти не удалось. Однако наши данные также подтверждают, что молодь валька весьма часто встречается в эстуариях камчатских рек (Коваль и др., 2015а, 2015б; 2018б). К примеру, валец постоянно отмечался в уловах малькового невода в эстуариях рр. Пенжина–Таловка (см. рис. 5.43), а также Вывенка, иногда при солености выше, чем фоновая пресная вода (рис. 5.54). Был отмечен он ранее и в некоторых других камчатских эстуариях, хотя тогда измерения солености воды не проводили (Максименков и др., 2000; Максименков, 2007). Все это говорит о том, что валец способен выходить в солоноватую воду, как и другие *вторичнопресноводные* сиговые рыбы, к которым он относится (табл. 5.6). Такой же вывод, очевидно, подкрепляют и данные о его современном ареале на Камчатке, поскольку наряду с хариусом и подкаменщиком, этот вид достаточно широко распространен в северной части полуострова, а его расселение по району (см. табл. 5.1), как было показано разделе 5.4.3, могло происходить через эстуарии и прилегающие морские участки.

Налим (Lotidae). Относится к группе *периферических* эвригалинных таксонов, то есть тех, которые имеют морское происхождение и заселили континентальные водоемы относительно недавно (Черешнев, 1983). Это подтверждается способностью налима жить в воде с повышенной соленостью (до 10–12‰) (Привольнев, 1967; Черешнев, 1996а; Mecklenburg et al., 2002). Известно, что ближайшими родственниками налимов являются морские рыбы из семейства тресковых (Gadidae), в том числе такой морской эстуарно-адаптированный вид как навага, которая активно размножается в эстуариях (см. разд. 4.5.28). Считается, что налим мог освоить полярные реки, а затем и умеренный пояс Северного полушария, еще в конце плейстоцена, когда таяли ледники и опреснялись арктические моря (Черешнев, 1983, 1996а; Назаркин, 1992; Cumbaa et al., 1981). Предполагается также существование у налима нескольких экотипов, сформировавшихся в разнообразных по климату и трофике водоемах даже в пределах одного речного бассейна и различающихся морфологически и биологически (Кириллов, 1972). По нашим наблюдениям (Коваль и др., 2015а, 2015б; 2018б), молодь налима, обитающего в северных реках Камчатки, активно использует устьевые области рек и эстуарии, для летнего нагула и часто встречается при солености выше фоновых значений для пресноводной среды, что также подтверждает его высокую степень эвригалинности (см. рис. 5.43, 5.54).

Пестроногий подкаменщик (Cottidae). Как и налим, является *периферическим* эвригалинным видом и имеет морское происхождение, как и подавляющее большинство рогатковых рыб сем. Cottidae, но сумел освоить пресные воды (Черешнев, 1996а, 1998). В то же время в некоторых источниках этот вид указан как исключительно пресноводный озерно-речной (Шейко, Федоров, 2000; Атлас..., 2003) или даже истинно пресноводный (Атлас-определитель..., 2015). Хотя известно, что ближайшие родственники этого бычка, например, сахалинский *Cottus amblystomopsis* Schmidt, 1904 и японский *C. hangiongensis* Mori, 1930 подкаменщики, а также подкаменщик Черского *C. czerskii* Berg, 1913 являются амфидромными видами, которые постоянно перемещаются между пресными и морскими водами в течение жизненного цикла (Никифоров, 2001; Черешнев, 2003; Сафронов и др., 2010, 2024; Новиков и др., 2002; Кириллова, Кириллов, 2024; Masuda, 1984). И.А. Черешнев в своей обобщающей работе (1996а) для пестроногого подкаменщика указывает следующие особенности: «...экология весьма разнообразная, он заселяет прибрежные опресненные участки моря, эстуарии, реки и горные озера». Вместе с тем на Камчатке непосредственно в прибрежной зоне моря этот вид пока не отмечен, хотя это может быть связано просто с отсутствием таких поймок. Однако тот факт, что подкаменщик способен хорошо переносить соленую воду подтверждают наши данные, поскольку этот вид чаще всех остальных пресноводных жилых рыб, присутствовал в уловах во всех исследованных эстуариях Камчатки в пределах его ареала (рр. Пенжина, Таловка, Шестакова, Микина, Вывенка, Лингинмываям) (см. разд. 4.5.42). (Коваль и др., 2015а, 2015б; 2018б). Также, вполне веро-

ятно, что пестроногий подкаменщик заселил и многие реки северной части Камчатского края, для которых он пока не известен (см. табл. 5.1). Однако из-за своих малых размеров и скрытного образа жизни, он не облавливается промысловыми орудиями лова, поэтому опросы местных рыбаков о его встречаемости в отдельных реках обычно не дают результатов.

Таким образом, из представленного выше короткого обзора следует, что за исключением, пожалуй, только трех видов рыб (усатого гольца, гольяна и щуки), все остальные пресноводные жилые таксоны Камчатки способны очень хорошо переносить изменения солености воды (табл. 5.6). Причем такая способность значительно лучше проявляется в условиях, когда этот градиент постепенный и у рыб есть возможность к нему спокойно адаптироваться (Привольнев, 1967; Кузьмичев, 2005; Корниенко, 2008; Euryhaline Fishes, 2013). Так, например, в слабо стратифицированном и сильно перемешанном русловом эстуарии рр. Пенжина и Таловка, где в летний период нет резких горизонтальных или вертикальных градиентов солености воды (см. разд. 3.4.1), даже такой первичнопресноводный вид как речной гольян массово нагуливается в устьевой области этих рек совместно с другими более эвригалинными рыбами (см. рис. 5.43) и может даже заходить в слабосоленую воду (рис. 5.54). Именно здесь наблюдается максимальное обилие кормовых организмов молоди всех рыб (включая гольяна), главным образом, ранних стадий мизид и гаммарусов (Коваль и др., 2015а, 2015б; 2017; см. разд. 3.5.2).

Наши наблюдения также показали, что из всей пресноводной ихтиофауны Камчатки самым избирательным видом по отношению к солености является обыкновенная щука, поскольку за весь период исследований в эстуариях камчатских рек была отмечена только одна особь этого вида в устье р. Таловка за пределами зоны осолонения (Коваль и др., 2018б). Поэтому именно данный вид можно считать самым значимым видом-индикатором пресных вод, что ранее отмечали и другие исследователи (Дарлингтон, 1966; Дзунино, Дзуллини, 2010; Myers, 1938, 1949а, 1951, 1966; Gunter, 1942; Matthews, 1998; Berra, 2007; Euryhaline Fishes, 2013). Вполне вероятно, что к этой же категории можно отнести и сибирского усатого гольца, поскольку это действительно типичный пресноводный обитатель, который избегает соленой воды (Лебедев и др., 1969). Однако в связи с тем, что усатый голец является случайным видом-вселенцем, а его ареал на Камчатке пока ограничен только бассейном одноименной реки, его нельзя использовать в качестве индикатора для изучения зоогеографии аборигенной ихтиофауны региона.

На основании всего вышеизложенного можно сделать основной вывод, что при использовании пресноводных жилых (озерно-речных) рыб в качестве биогеографических индикаторов необходимо учитывать, что многие из них способны активно расширять свой ареал расселяясь не только в пределах бассейнов рек, но и через их устья и прибрежные опресненные участки морей (как, например, это произошло с серебряным карасем на Камчатке, см. разд. 4.5.4). Эта способность напрямую будет связана с биологическими и экологическими особенностями каж-

дого отдельного вида, семейства или более крупной таксономической группы рыб, прежде всего, с их степенью эвригалинности, что хорошо демонстрируют валек, хариус и подкаменщик на Камчатке. Подобный способ расселения также будет наиболее вероятен на тех участках побережья, которые находятся под воздействием стока крупных рек, и где на обширных участках морской акватории могут формироваться крупномасштабные зоны пониженной солености, которые служат дополнительными водными путями распространения пресноводной ихтиофауны между отдельными речными системами. Поэтому для полноценного познания зоогеографии пресноводной ихтиофауны отдельного географического региона обязательно необходимо учитывать не только палеогеографические данные, но и эколого-эволюционные особенности рыб, а также современные экологические условия на исследуемой территории.

5.6. Проблемы сохранения биологического разнообразия эстуарной ихтиофауны Камчатского края

Согласно определению в Международной Конвенции ООН о биологическом разнообразии, принятой в 1992 г. большинством стран мира, включая Россию, сохранение биоразнообразия природных сообществ [*«Сохранение in-situ»*] означает: *«...сохранение экосистем и естественных мест обитания, а также поддержание и восстановление жизнеспособных популяций видов в их естественной среде, а применительно к одомашненным или культивируемым видам – в той среде, в которой они приобрели свои отличительные признаки»* (Конвенция..., 1992, Статья 2). Таким образом, общая стратегия сохранения разнообразия биологических систем базируется на двух основных принципах – обеспечении разнообразия составляющих их живых организмов на всех уровнях организации (генетическом, организменном, популяционном, видовом и экосистемном), а также – на необходимости охраны мест и среды обитания (включая биоценотическое окружение), без чего невозможно существование жизни в целом.

Общеизвестно, что в последнее столетие главной причиной трансформации среды обитания и изменения биологического разнообразия природных сообществ (включая эстуарные экосистемы), является усиливающееся антропогенное воздействие (Fish..., 2022). По своему масштабу этот внешний экологический фактор во многих регионах мира сейчас многократно превышает все естественные геологические или эволюционные процессы, а темпы его преобразований, а также степень влияния на природные экосистемы, с каждым годом становятся все более глобальными и многофакторными (Climate change..., 2024).

В более конкретном случае рыбных сообществ, негативные последствия человеческой деятельности выражаются в уничтожении естественных мест обитания рыб, сокращении общей численности природных популяций, исчезновении некоторых аборигенных и вселения новых чужеродных видов (зоогеографическое загрязнение), что в итоге приводит к трансформации

таксономического состава ихтиоценов и, в подавляющем большинстве случаев, сопровождается общим снижением биологического разнообразия ихтиофауны (Павлов, 1992; Черешнев, 1996а; Павлов и др., 2009; Nyman, 1991; Whitfield et al., 2024). При этом согласно данным Международного союза охраны природы (МСОП), среди всех категорий антропогенного воздействия наибольшую опасность для рыб представляют разрушение местообитаний и ухудшение качества воды (78%). Существенно меньшее влияние на ихтиофауну оказывают вселение новых видов (20%) и чрезмерный промысел (12%) (Павлов, 1992; Черешнев, 1996а).

Следует сказать, что среди всех ихтиоценов, эстуарные сообщества рыб являются, пожалуй, наиболее уязвимыми, поскольку они находятся под повышенной антропогенной нагрузкой. Это обусловлено несколькими обстоятельствами. Во-первых, устья рек всегда были основными районами обитания человека с самых древнейших времен, а их рыбные ресурсы традиционно являлись важнейшим источником доступной пищи, а в индустриальный период – существенным экономическим ресурсом. Поэтому хозяйственная деятельность в эстуариях всегда была чрезвычайно интенсивной (см. разд. 1.3). Вторым важным фактором является то обстоятельство, что эстуарии – это открытые системы, поэтому их водообмен напрямую связан с водосборными бассейнами рек, а в случае приливных устьев и с прибрежной зоной моря (разд. 1.2). В результате любые негативные качественные изменения водной среды, как со стороны реки, так и со стороны моря, напрямую отражаются на условиях обитания рыб в устьевых областях рек (рис. 1.2–1.5). И, наконец, большая часть рыб, обитающих в эстуариях (включая Камчатку), обычно проводит там только часть жизненного цикла (см. разд. 1.6), поэтому сохранение биологического разнообразия эстуарной ихтиофауны подразумевает охрану популяций рыб и во всех других местах обитания, в том числе и за пределами этих водных объектов (Fish..., 2022).

Если рассматривать Камчатку в целом, то как уже неоднократно было отмечено, данный регион все еще очень мало затронут хозяйственной деятельностью. Такой ситуации во многом способствует географическая удаленность и очень слабая заселенность этой территории, 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 (Национальный атлас..., 2012; Социально-экономический..., 2021) (рис. 5.56). Поэтому большая часть территории края (включая устьевые области рек) находится еще в нетронутом состоянии и подвержена воздействию почти исключительно природных (фоновых) процессов (см. разд. 3.1).

То же самое можно сказать и в отношении биологического разнообразия ихтиофауны Камчатки в региональном масштабе (включая эстуарные сообщества рыб), поскольку здесь до сих пор полностью преобладают нативные виды, динамика численности которых, в основном определяется внутрипопуляционными факторами. Число чужеродных таксонов в ихтиофауне

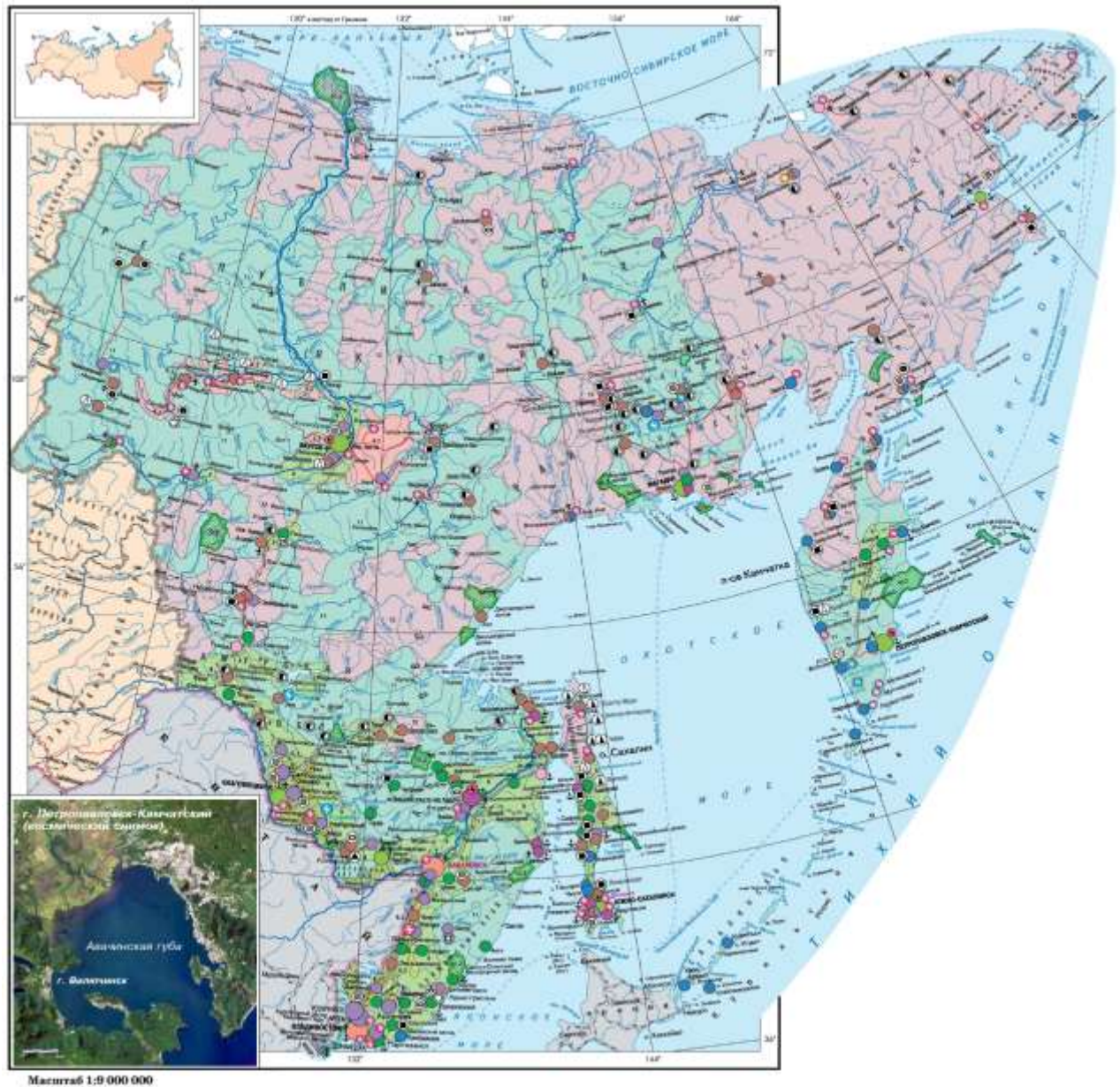


Рис. 5.56. Хозяйственно-экономическое развитие дальневосточного федерального округа Российской Федерации (Национальный атлас..., 2012).

Камчатки пока минимально и включает только два акклиматизированных пресноводных вида, и один вид случайный вселенец, которые в целом не оказывают негативного воздействия на местную аборигенную ихтиофауну (Токранов, 2013, 2021; см. разд. 5.4.4)⁴².

⁴² – Понимая эту проблему, и учитывая уникальность Камчатки как основного района воспроизводства и повышенного биологического разнообразия лососевых рыб, еще в 1978 г. на государственном уровне было принято решение о запрещении интродукции в водоемы полуострова каких-либо видов пресноводных рыб (Черешнев, 1996а). Однако, в последние годы имеются факты неоднократных попыток развития на Камчатке, так называемого, «альтернативного рыбоводства», когда отдельные частные предприниматели по собственной инициативе создают предприятия аквакультуры, ориентированные на товарное выращивание или пастбищное рыбоводство на базе местных водоемов (На Камчатке..., 2025). Для этого они завозят из других регионов страны посадочный материал (например, радужную форель, а также некоторые виды сиговых рыб), а иногда даже выполняют попытки скрещивания между собой различных аборигенных и чужеродных видов. Причем такие работы выполняются без какого-либо согласования и биологического обоснования, и поэтому могут привести к непредсказуемым последствиям для водных экосистем Камчатки в целом, и местной ихтиофауны в частности.

Определенные последствия прямого негативного антропогенного воздействия на биоразнообразие ихтиофауны эстуариев к настоящему моменту были выявлены только для одного водного объекта Камчатки. Это Авачинская губа – крупнейший морской эстуарий этого региона, в пределах которого расположена единственная крупная городская агломерация, состоящая из трех городов (Петропавловск-Камчатский, Елизово и Вилучинск), с общей численностью населения порядка ≈ 240 тыс. чел. (рис. 5.56). В результате развития промышленности, сельского хозяйства, судоходства и роста численности городского населения на протяжении прошлого века, произошло существенное увеличение антропогенной нагрузки на экосистему этого водоема (Лепская и др., 2014). Это выразилась в увеличении стока в губу различных загрязняющих и биогенных веществ, а также поступления твердого бытового и технического мусора, что привело в 1970–1980-е годы к деградации прибрежного пояса макрофитов на большей части ее побережья (Березовская, Ключкова, 1998; Ключкова, Ключкова, 1998; Березовская, 1999; Березовская, Ляндзберг, 1998; Копылов, Павлов, 1998; Ключкова, Березовская, 2001). Эти же процессы вызвали и обеднение зообентосных сообществ, например, изменение состава и численности морских ежей и некоторых других организмов (Архипова, 1998; Иванюшина, 1998). Гидрохимическое и органическое загрязнение акватории губы и повышение эвтрофикации ее вод, в свою очередь, привели к эпизодическому возникновению «красных приливов», в том числе токсичных (Коновалова, 1995; Лепская и др., 2014, 2023).

Негативные последствия антропогенной деятельности затронули и структуру ихтиофауны Авачинской губы, главным образом, некоторые массовые промысловые виды рыб (Матюшин, 1989; Василец и др., 1998; Сафронов, 1998; Транбенкова, 1999; Трофимов, 2006; Токранов, Шейко, 2015; Токранов, 2021). Так, еще в начале XX в. в губу в достаточно большом количестве заходила на нерест тихоокеанская сельдь, которая откладывала икру на прибрежной растительности и являлась традиционным объектом местного промысла (Попов, 1935; Виноградов, 1949а; Роров, 1933). Однако уже к середине 1970-х гг. сельдь лишь единично встречалась на акватории губы, что, очевидно, связано с деградацией мест ее традиционного нереста (Матюшин, 1989; Токранов, Мурашева, 2018б; Токранов, 2021). В тот же период в результате чрезмерного и неконтролируемого промысла существенно сократилась и численность всех видов тихоокеанских лососей в реках бассейна Авачинской губы. К примеру, если в 1950–1980-е гг. на нерест в р. Паратунка заходило порядка 200 тыс. экз. кеты, то в последние десятилетия до нерестилищ доходит всего лишь несколько тысяч рыб естественного происхождения. В связи с этим с 1992 г. в бассейне этой реки начал функционировать Паратунский лососевый рыболовный завод, основная задача которого заключается в восстановлении численности популяций тихоокеанских лососей рр. Паратунка и Авача (Запорожец, Запорожец, 2020).

Однако несмотря на прямые негативные последствия для промысловых рыб, сравнение имеющейся информации о видовом составе ихтиофауны Авачинской губы, полученные в 1930-е гг. с современными данными показало, что за прошедший период он все же мало изменился (степень сходства составила ~78%) (Токранов, Мурашева, 2018б). Его основу (соответственно, 74 и 78%) и в тот, и в другой период составляли представители 10 одних и тех же семейств, главным образом, мелких прибрежных морских видов рыб (Транбенкова, 1999; Токранов и др., 2000; Токранов, Шейко, 2015; Токранов, Мурашева, 2017, 2018а, 2018б) (рис. 5.57). Было лишь отмечено, что на отдельных, наиболее подверженных антропогенному воздействию участках побережья Авачинской губы видовое разнообразие рыб заметно сократилось, что, очевидно, связано с высокой степенью загрязнении промышленными и бытовыми отходами (Токранов и др., 2000). Так, некоторые представители донной ихтиофауны, довольно обычные в первой половине XX в. на определенных участках литорали и верхней сублиторали губы (например, седловидный бычок *M. sellaris*, нерестящиеся особи рыбы-лягушки *A. ventricosus*), уже к началу 1990-х годов отмечались лишь единично или не встречались вообще (Матюшин, 1989; Токранов, Мурашева, 2017, 2018а, 2018б). Но в целом, даже в самом густонаселенном эстуарии Камчатки, в наибольшей степени подверженному прямому негативному антропогенному воздействию, биологическое разнообразие местной ихтиофауны пока еще очень мало пострадало.

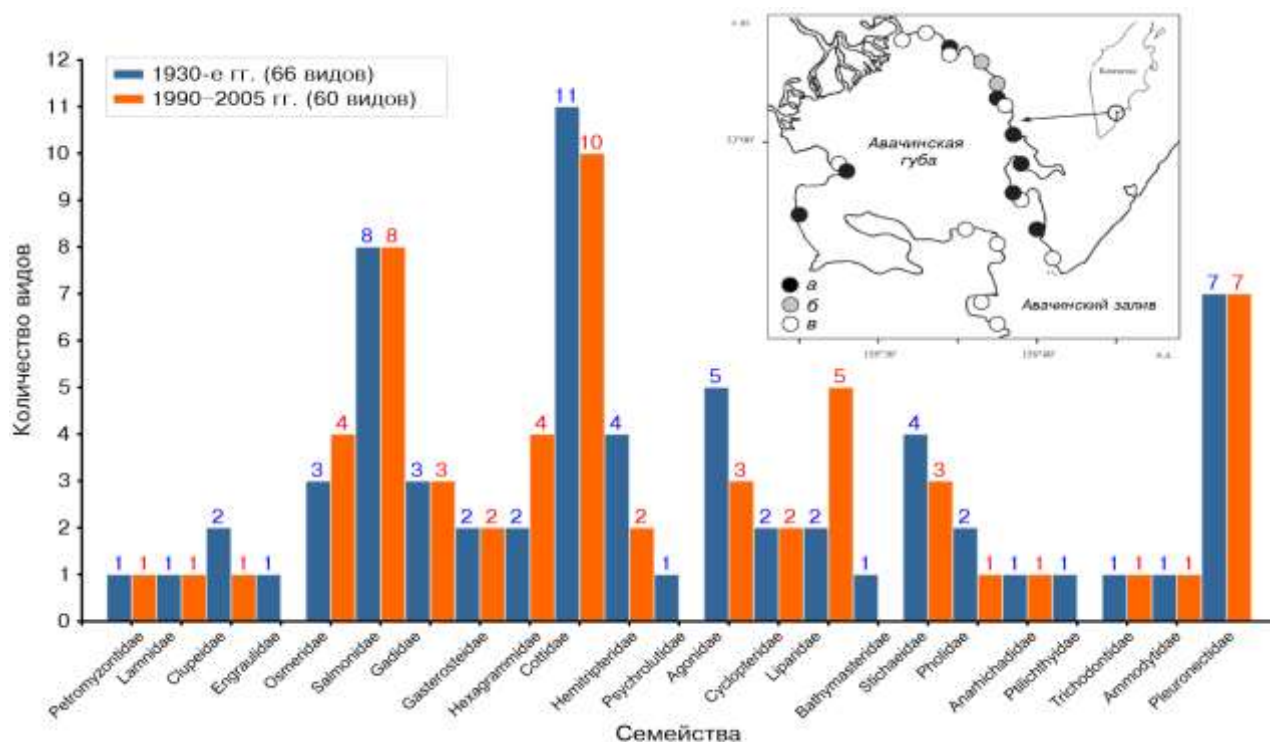


Рис. 5.57. Таксономический состав ихтиофауны Авачинской губы в 1930-е и в 1990–2017 гг. (На врезке показана схема мест обследования литоральной зоны на побережье губы в разные периоды наблюдений: *a* – 1930–1935; *b* – 1992–2000; *v* – 2014–2017 гг.; цифрами на диаграмме указано количество видов, относящихся к данному семейству) (по материалам Токранов, Шейко, 2015; Токранов, Мурашева, 2018а).

Если рассматривать другие районы Камчатского края, то потенциальную угрозу для сохранения биоразнообразия ихтиофауны во внутренних водоемах этого региона (главным образом, наиболее ценных лососевых видов рыб) могут представлять некоторые виды хозяйственной деятельности (Опасные..., 2014). Это, прежде всего, освоение минеральных ресурсов, развитие гидроэнергетики, а также выездной туризм с целью спортивного рыболовства. Согласно стратегии социально-экономического развития, принятой правительством Камчатского края до 2035 г., все указанные секторы экономики, наряду с развитием рыбной отрасли, являются приоритетными на ближайшие годы (Постановление..., 2023а). Так, в задачи развития горнорудной промышленности региона входит промышленное освоение более десятка месторождений полезных ископаемых (золотосеребряных, медно-никелевых, платиноидов и др.), расположенных в различных районах Камчатки (рис. 5.58). Снижение энергетической зависимости Камчатского края от внешних источников энергоресурсов подразумевает строительство малых ГЭС на некоторых реках (Постановление..., 2023а). Для обеспечения граждан современной туристической

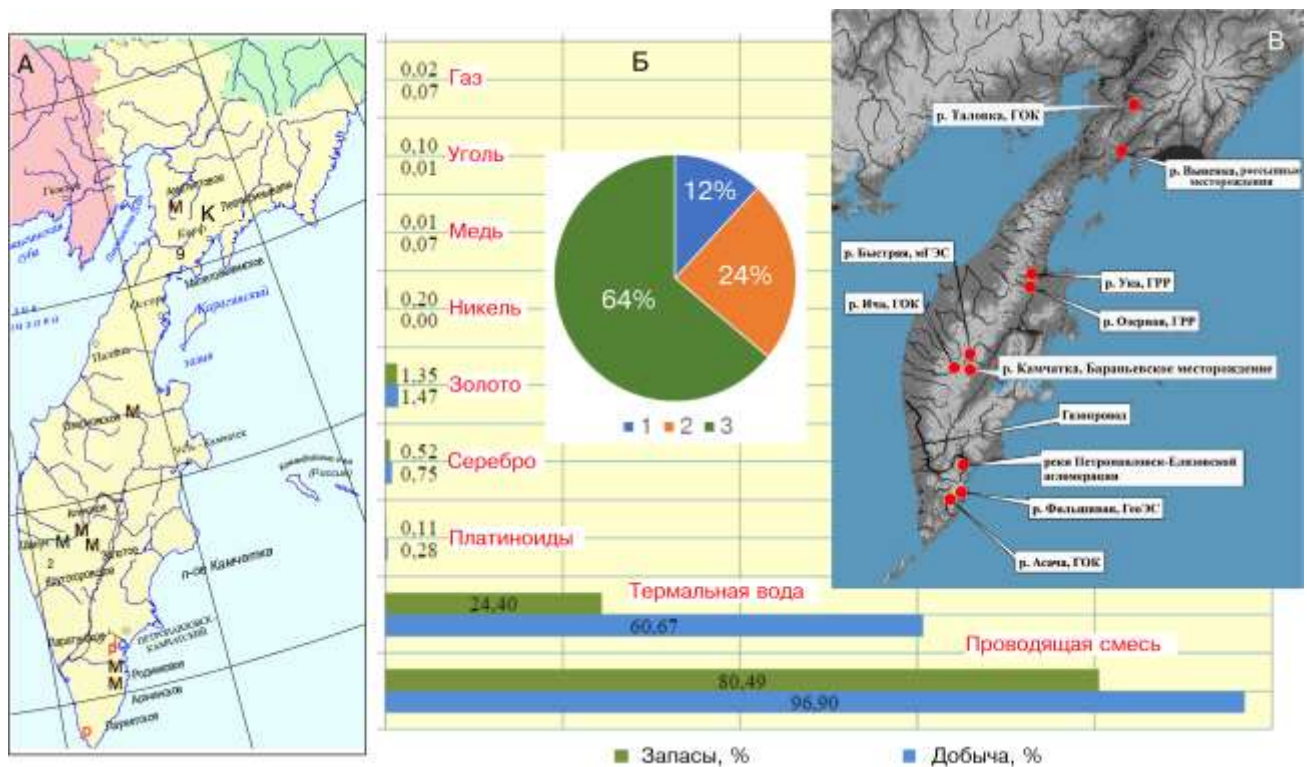


Рис. 5.58. Состояние и использование минерально-сырьевой базы Камчатского края (по состоянию на 15.06.2020 г.) (А – основные месторождения Камчатского края на 01.01.2019; Б – состояние и использование минерально-сырьевой базы региона) (по материалам с сайта правительства Камчатского края <http://www.kamchatka.gov.ru>), а также карта-схема (В) водных объектов, находящихся в зоне различных видов антропогенного воздействия (Условные обозначения: ГОК – горнообогатительный комбинат; ГРР – геологоразведочные работы; ГеоЭС – геотермальная электростанция; мГЭС – малая гидроэлектростанция) (Введенская, Улатов, 2015). На круговой диаграмме в центре показана структура промышленного производства в Камчатском крае: 1 – добыча полезных ископаемых (12%); 2 – производство и распределение электроэнергии, газа и воды (24%); 3 – обрабатывающие производства (64%, в т.ч. 58% производство пищевых продуктов, включая добычу и переработку ВБР) (по материалам из Камчатский край, 2023).

инфраструктурой планируется создание и обустройства множества новых туристических объектов и маршрутов (Постановление..., 2023б).

Естественно, что для реализации всех вышеуказанных экономических проектов потребуются создание соответствующей инфраструктуры (автодорожная сеть, энергосети, коммунально-бытовое хозяйство и т.п.), что напрямую затронет бассейны рек, имеющих важное рыбохозяйственное значение. В такой ситуации следует ожидать существенного увеличения негативного воздействия как на среду обитания рыб (за счет нарушения целостности водотоков и водоемов) (Опасные..., 2014; Введенская, Улатов, 2015), так и возрастания промысловой нагрузки на отдельные популяции (в результате активного развития неконтролируемого рыболовства на пока еще недоступных для основной части населения территориях) (Запорожец, Запорожец, 2007; Шатило, Леман, 2008; Шевляков, 2013; Леман и др., 2015; Токранов, 2021). Тем не менее, все вышеуказанные виды воздействия обычно имеют место только в среднем или верхнем течении камчатских рек и напрямую не затрагивают их устьев. Поэтому их влияние на эстуарные сообщества рыб могут проявляться только опосредованного – за счет изменения общей численности популяций тех видов, которые используют устья рек и эстуарии на отдельных этапах жизненного цикла (прежде всего, анадромных или пресноводных жилых видов рыб).

Выше в общих чертах были рассмотрены некоторые современные последствия и вероятные угрозы воздействия хозяйственной деятельности на рыб в эстуариях Камчатки. Теперь следует остановиться на рыбном промысле. Несмотря на то, что по сравнению с другими угрожающими антропогенными факторами (разрушение местообитаний, ухудшение качества воды, вселение чужеродных видов и т.п.), рыболовство редко вызывает резкое уменьшение биологического разнообразия и генетическое истощение популяций, однако для Камчатки именно этот антропогенный фактор всегда имел первостепенное значение (Слюнин, 1900; Прозоров, 1902; Полутов, 1960; Куренков, 1984; Богданов и др., 2005; Социально-экономический..., 2021).

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 (см. табл. 4.3). Еще 8 видов (2 анадромных и 6 морских) потенциально промысловые, но их добыча в настоящее время на Камчатке не ведется. Пять видов рыб имеют охранный статус, из них четыре (чир, пенжинский омуль, сибирская ряпушка и голец Леванидова) включены в региональную Красную Книгу Камчатского края (2018), а один вид (камчатская семга) – в Красную Книгу РФ и МСОП (2021).

Среди промысловых рыб наиболее важными объектами рыболовства в камчатских эстуариях, безусловно, являются ценные анадромные виды, прежде всего – тихоокеанские лососи, промысел которых в настоящее время производится практически по всему побережью Камчатского края и сосредоточен в нижнем течении рек, в эстуариях и в прибрежной зоне моря, приле-

гающей к устьям рек (Коваль и др., 2023). Среди других анадромных рыб на Камчатке весьма важное значение (в основном как объекты спортивно-любительского рыболовства в устьях рек) имеют также корюшки (рр. *Hypomesus* и *Osmerus*) и гольцы (*Salvelinus*). В настоящее время суммарный вылов всех видов анадромных рыб в Камчатском крае достигает ежегодно 300–500 тыс. т, из них около 98% приходится на долю тихоокеанских лососей, из которых обычно от 60 до 80% составляет горбуша (рис. 5.59). Морские рыбы добываются в основном маломерным рыбопромысловым флотом в процессе прибрежного рыболовства и перерабатываются на береговых предприятиях (Антонов, 2011; Дьяков, Бугаев, 2023). Объемы такого вылова ежегодно составляют в пределах нескольких десятков тыс. т. Пресноводные рыбы как объекты промысла на Камчатке в целом имеют второстепенное значение, поскольку они вылавливаются только в рамках потребительского или спортивно-любительского рыболовства местными жителями (в том числе коренным малочисленным населением) в некоторых удаленных локальных районах, расположенных на севере Камчатского края (Коваль и др., 2015а, б).

Известно, что интенсивное промышленное использование рыбных ресурсов Камчатки в прошлом уже неоднократно приводило к негативным последствиям, прежде всего, для лососевых популяций. Для иллюстрации этого можно привести пару самых наглядных примеров.

Так, широкомасштабный японский промысел дрифтерными сетями в море в 1950–1970-е гг. привел к резкому сокращению общей численности тихоокеанских лососей камчатских популяций (Куренков, 1984; Бугаев, 1995, 2011; Справочные материалы..., 2010; Бугаев, 2015) (рис. 5.60). Для того, чтобы избежать полного подрыва численности этих рыб на Камчатке в тот период приходилось идти на одностороннее запреты, весьма болезненные для местной промышленности (Куренков, 1984). Эта проблема была решена только в конце 1970-х гг. путем введения 200-мильных экономических зон, после чего широкомасштабный японский дрифтерный промысел у берегов Камчатки был остановлен (Синяков, 2008).

В 1990-е гг. в связи со сложной экономической ситуацией в стране, основной проблемой для состояния лососевых ресурсов Камчатки стал массовый незаконный, несообщаемый и нерегулируемый (ННН) промысел во внутренних водоемах полуострова (в том числе и на нерестилищах лососей). В результате к середине 2010-х гг., многие локальные популяции этих рыб, расположенные в самых густонаселенных и легко доступных местах оказались под угрозой. Например, это произошло с лососями рр. Авача и Паратунка (см. выше), и, отчасти, р. Большая, а также нек. др. камчатских рек (Запорожец, Запорожец, 2007; Шевляков, 2013; Леман и др., 2015). Данная проблема также в целом была решена только после проведения Федеральным агентством по рыболовству (ФАР) РФ в 2008–2009 гг. специальных конкурсов, по результатам которых все рыболовные участки (РЛУ), выделенные на территории Камчатского края были закреплены за отдельными пользователями на долгосрочный 20-летний период (Рыболовные

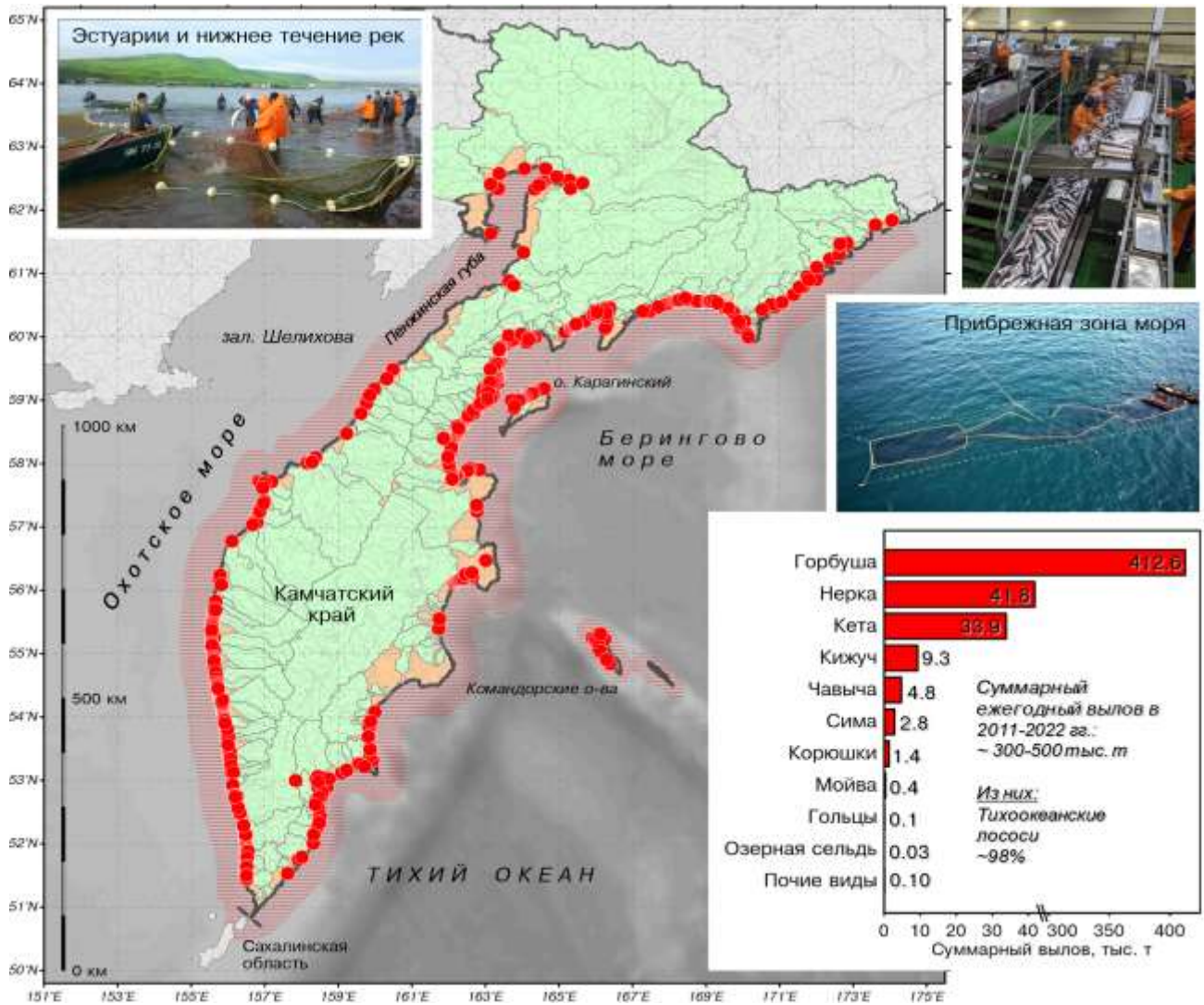


Рис. 5.59. Схема расположения рыболовных участков (РЛУ) для всех видов промысла тихоокеанских лососей на территории Камчатского края (по состоянию на 2024 г.). На врезках показаны основные промышленные орудия лова лососей, пример переработки рыбы на береговом предприятии, а также структура суммарного вылова различных видов анадромных рыб на Камчатке в 2018 г. (исторический максимум подхода горбуши к побережью, см. рис. 5.60).

участки..., 2025). Поскольку эти пользователи уже напрямую были заинтересованы в сохранении сырьевой базы собственного промысла, они сами начали обеспечивать охрану лососей в бассейнах промысловых рек. Такие условия (наряду с другими природными и внутривидовыми факторами), очевидно, во многом способствовали сохранению и общему росту численности популяций тихоокеанских лососей в последние 15 лет, и сейчас их запасы на Камчатке в целом находятся в благополучном состоянии и даже достигли в последние годы своего исторического максимума (Бугаев и др., 2023а, б, 2024) (рис. 5.60). Однако даже в такой обстановке могут возникать проблемы с некоторыми локальными стадами и популяциями.

В качестве такого примера можно привести ситуацию, которая сложилась в последние годы с состоянием запасов нерки бассейна р. Камчатка (Коваль и др., 2020; Бугаев и др., 2022). Так, в 2018 г. было отмечено резкое снижение подходов нерки в бассейн этой реки, которые

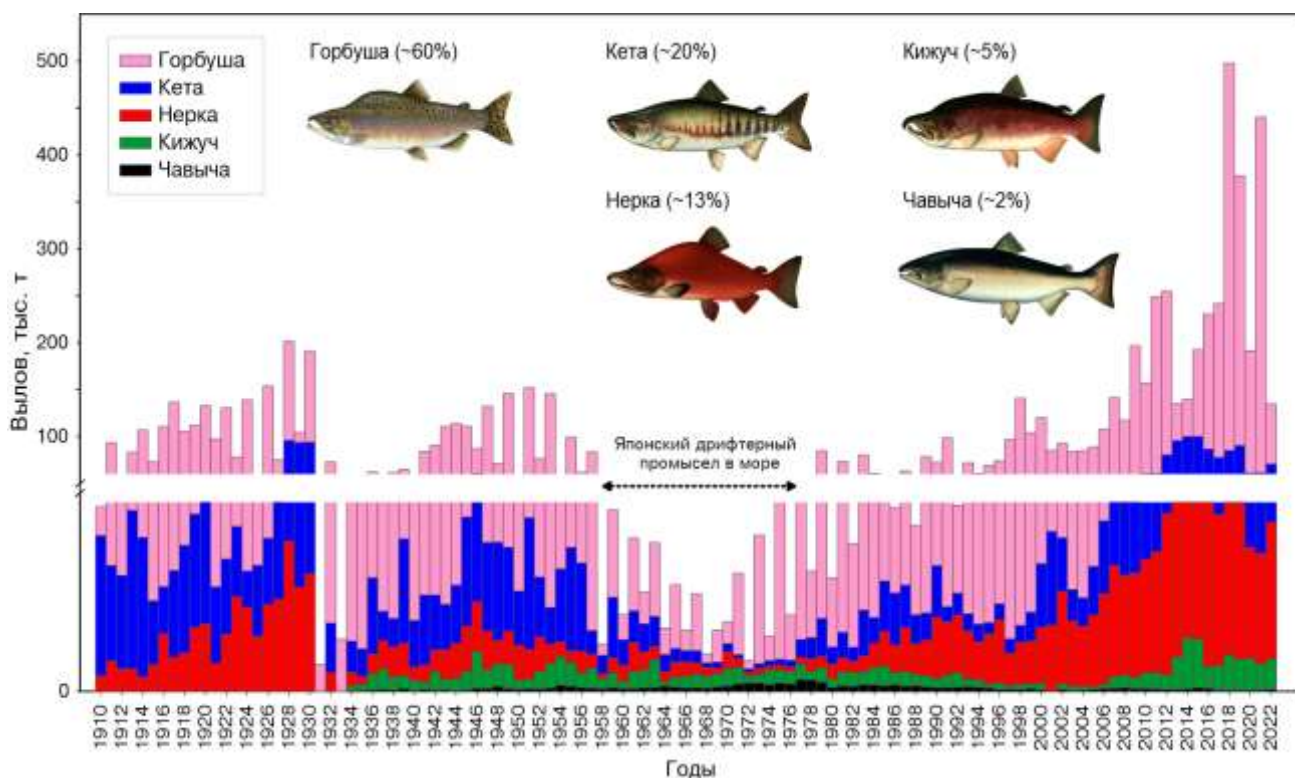


Рис. 5.60. Суммарный ежегодный вылов (тыс. т) тихоокеанских лососей в Камчатском крае в 1910–2022 гг. Цифрами на рисунке указана среднемноголетняя доля в вылове отдельных видов лососей (по данным официальной статистики Международной Комиссии по анадромным рыбам североной части Тихого океана *North Pacific Anadromous Fish Commission NPAFC*; <https://www.npafc.org>).

оказались существенно ниже прогнозируемых. Кроме этого, в данном году наблюдалось серьезное изменение динамики анадромной миграции производителей нерки в ее устье (Коваль и др., 2018). Все это в итоге привело к снижению общего вылова и недостаточному пропуску производителей нерки на нерест в бассейн р. Камчатка в 2018 г. (Коваль и др., 2020). В последующие несколько лет такая же обстановка повторилась (Бугаев и др., 2023а, б, 2024).

Анализ сложившейся ситуации показал, что основной причиной резких изменений динамики состояния запасов и промысла нерки р. Камчатка, начиная с 2018 г., послужил режим усиленной промышленной эксплуатации этого стада в предыдущие годы, а именно – общее увеличение нагрузки на его нерестовую часть во время прибрежного промысла ставными неводами в Камчатском заливе (рис. 5.61–А). В результате чрезмерного промысла, численность производителей нерки, пропущенных на нерест в бассейн этой реки в те годы, была существенно ниже целевых ориентиров, необходимых для поддержания стада на уровне расширенного воспроизводства (рис. 5.61–Б). Это повлекло систематический недостаточный пропуск производителей на нерестилища, а также привело, по факту, к нарушению соотношения отдельных субпопуляционных группировок в общем составе стада (т.е. произошла потеря устойчивости популяции). Последствием этого стало общее снижение численности возвратов производителей нерки в бассейн реки, а также нарушение динамики ее нерестового хода в реку (Коваль и др.,

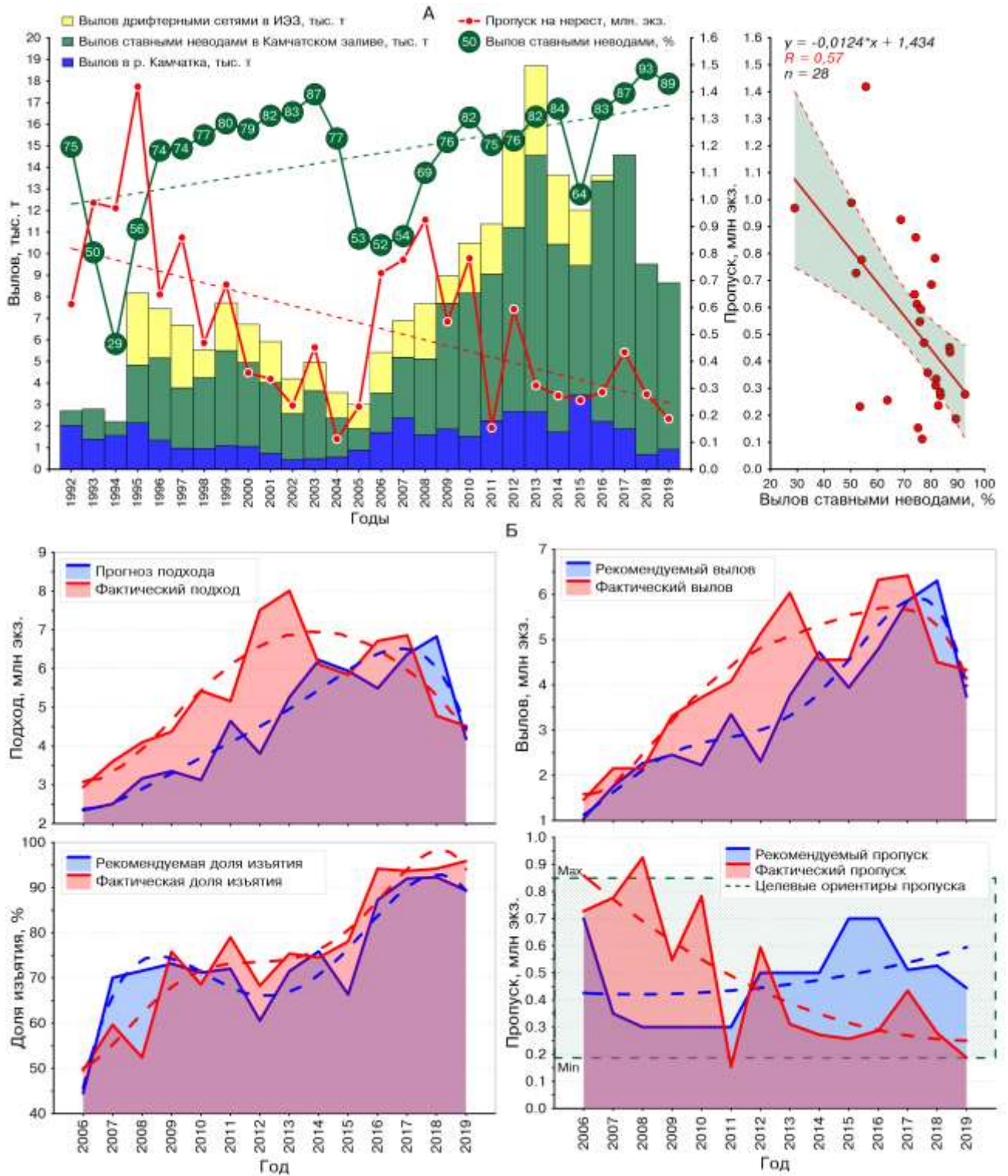


Рис. 5.61. Структура и динамика промышленной эксплуатации нерки бассейна р. Камчатка в 1992–2019 гг. (А), а также межгодовая динамика подходов (млн экз.), вылова (млн экз.), доли изъятия (%) и пропуска производителей нерки бассейна р. Камчатка в 2006–2019 гг. (Б) (на правом рисунке А представлена связь между долей вылова ставными неводами в Камчатском заливе и пропуском рыб на нерест в р. Камчатка) (Коваль и др., 2020).

2020; Бугаев и др., 2022, 2024). Такая обстановка потребовала принятия срочных мер по изменению общей стратегии промысла нерки р. Камчатка для обеспечения ее оптимального и расширенного воспроизводства (Бугаев и др., 2022). Следует сказать, что очень похожая ситуация

сложилась сейчас и с некоторыми другими популяциями лососей Камчатки (например, р. Опа-ла) (Материалы..., 2024).

Еще одним следствием негативного влияния рыболовства на биологическое разнообразие ихтиофауны в эстуариях Камчатки можно считать прямое его воздействие на редкие виды рыб (Токранов, 2021). Так, например, анализ многолетней динамики видового состава и ресурсов промысловых видов бассейнов рр. Пенжина и Таловка показал, что численность таких полупроходных и редких для Камчатского края сиговых рыб как чир *C. nasus* и сибирская ряпушка *C. sardinella*, а также уникального эндемика этих рек – пенжинского омуля *C. subautumnalis*, в последние годы заметно сократилась (Коваль и др., 2015б, в). Если еще в 1970–1980-х гг. чир был одним из самых многочисленных видов рыб в бассейнах этих рек, то в последние десятилетия он встречается здесь крайне редко, а его численность продолжает сокращаться (рис. 5.62). Это же произошло и с популяциями ряпушки и омуля. Было установлено, что основной причиной таких изменений послужил чрезмерный и бесконтрольный вылов этих рыб местным населением в 1990–2000-е гг., в том числе и в нерестовый период. Такая ситуация послужила веским основанием для включения чира, ряпушки и омуля в 2018 г. в региональную «Красную книгу Камчатского края» как видов с сокращающейся численностью (Коваль, Есин, 2018). Можно надеется, что такая мера будет способствовать сохранению популяций этих видов на Камчатке, поскольку статус «краснокнижных видов» в принципе исключает ведение любого типа лова и требует особых мер охраны. Однако, даже этом случае необходимо усилить контроль за охраной этих редких видов рыб, чтобы обеспечить сохранение их камчатских популяций (Коваль и др., 2015в).

Наряду с вышеуказанными рыбами, есть также информация о все продолжающемся сокращении численности другого редкого камчатского вида, связанного с эстуариями. Это камчатская семга – анадромная форма микижи *P. mykiss* (см. разд. 4.5.19), которая занесена не только в региональную, но и в Красные книги РФ и МСОП, поскольку эта уникальная экологическая форма в настоящее время в нашей стране воспроизводится исключительно в водоемах Камчатки (Павлов и др., 2001, 2007; Красная книга..., 2021). Хотя промысел семги повсеместно запрещен, но у рыбаков-любителей она традиционно рассматривается в качестве желанного трофея. Поэтому с развитием выездного туризма и спортивно-любительского рыболовства на Камчатке, следует ожидать еще большего сокращения ее численности. Как считают специалисты, для сохранения камчатской семги необходимы комплексные меры охраны – кроме сохранения на путях миграции и нерестилищах, следует также ограничить ее изъятие при осеннем промысле лососей в устьях рек. Другой вариант – это создание специализированных рыбохозяйственных заповедных зон (РХЗЗ) в местах нереста семги на юго-западной Камчатке, а также криоконсервация геномов ее локальных стад (Павлов и др., 2001; Токранов, 2021).

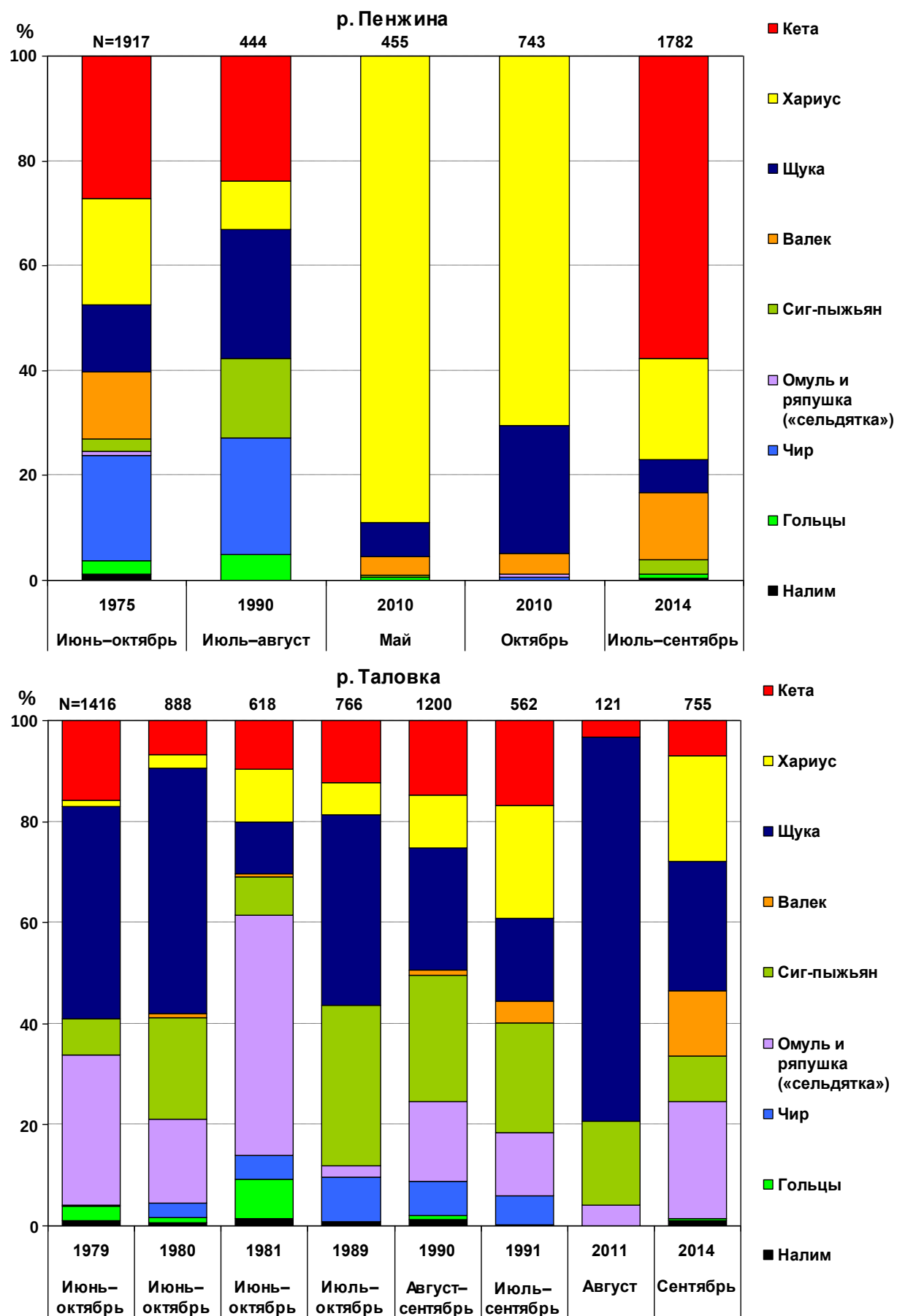


Рис. 5.62. Многолетняя динамика видового состава уловов (в %) основных промысловых рыб в бассейнах рек Пенжина и Таловка в 1975–2014 гг. (Коваль и др., 2015в)

Следует подчеркнуть, что охрана редких видов рыб является обязательным условием сохранения биоразнообразия ихтиофауны Камчатки в масштабах всего региона (Токранов, 2021). Каждая популяция любого вида, а изолированная в особенности, представляет уникальный генофонд, адаптированный к конкретным условиям среды и требующий охраны. Именно с сокращения числа внутривидовых форм и популяций отдельных видов, а не с сокращения общего числа видов начинается снижение биологического разнообразия (Павлов, 1992). Поэтому, с точки зрения охраны генофонда, главными требованиями сохранения генетических ресурсов естественных популяций рыб являются сохранение разнообразия внутри вида и обеспечение его долговременной устойчивости (Алтухов, 1974, 1983; Салменкова, 1994; Черешнев, 1996а; Numan, 1991).

Подводя основные итоги анализа современного состояния ихтиофауны в эстуариях Камчатки, а также проблем ее сохранения, необходимо сказать следующее. Камчатка – это уникальный регион, где среда обитания, а также биологическое разнообразие всех рыб (включая пресноводные, анадромные и морские виды) пока еще находится в практически нетронутом и максимально близком к естественному состоянию. Поскольку рыбные ресурсы Камчатки всегда являлись важнейшим объектом питания местного населения и сырьевой базой экономики данного региона, их промысел будет осуществляться и в дальнейшем. Поэтому охрана камчатской ихтиофауны должна быть построена таким образом, чтобы сочетать необходимость сохранения биологического разнообразия с рациональным использованием ее ресурсов, поддержанием численности всех видов и популяций рыб, а также сохранением мест их обитания (Куренков, 1984; Черешнев, 1996а). Особыми задачами этой проблемы является обеспечение контролируемого и рационального промысла, а также охрана редких и эндемичных видов рыб, особенно таких, которые являются узкоареальными эндемиками и представлены единственными популяциями (Павлов, 1992; Черешнев, 1996а, 1998). Иными словами, сохранение ихтиофауны Камчатки (в том числе эстуарных рыбных сообществ) должно осуществляться на всех уровнях организации биологических систем, определенных международной Конвенцией ООН по сохранению биологического разнообразия (Конвенция..., 1992). Поэтому при планировании любых видов хозяйственной деятельности на территории Камчатского края необходимо учитывать структуру и устойчивость природных сообществ и экосистем к антропогенным нагрузкам, чтобы не допустить их нарушения и деградации. Таким образом, только совместными усилиями исследователей (ученых), региональных органов власти, а также рядовых пользователей (включая местное население и туристов) можно сохранить уникальную природу Камчатки и длительное время активно использовать богатейшие рыбные ресурсы Камчатки – уникальное природное явление и важнейший возобновляемый экономический ресурс нашего региона.

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 фундаментальное 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 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 ихтиоценов, а также влияние климатических изменений на эстуарные экосистемы и сообщества рыб; стратегия сохранения биологического разнообразия эстуарной ихтиофауны и проблемы рационального использования рыбных ресурсов; и др.

ВЫВОДЫ

1. Анализ современных представлений об условиях формирования биологического разнообразия фауны 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 течении 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 разнообразия 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 таксонов) только ~30 видов (15 анадромных и 15 морских, или суммарно ~6%) встречается в устьях рек в достаточно массовом количестве, и поэтому формирует основу биоразнообразия 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 СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ

АИС ГМВО	Автоматизированная информационная система государственного мониторинга водных объектов
АН	анадромные рыбы
басс.	бассейн
БД	база данных
бух.	бухта
ВНИРО	Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии
г	грамм
г.	год/город
ГБО	Гидробиологическое общество
гг.	годы
ГНЦ	Государственный научный центр
др.	другие
ЗИН	Зоологический институт РАН
ЗС	зона смешения
ИПЭЭ РАН	Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
КамчатНИРО	Камчатский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии
Камчатрыбвод	Камчатское управление рыбоохраны и рыбоводства
Камчатское УГМС	Камчатское управление по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды
кг	килограмм
КГКУ	Государственный архив Камчатского края
км	километр
кол-во	количество
КоТИНРО	Камчатский филиал тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии
КФ ТИГ ДВО РАН	Камчатский филиал тихоокеанского института географии дальневосточного отделения РАН
лаг.	лагуна
м	метр
мг	миллиграмм
МГУ	Московский университет им. Ломоносова
млн	миллион
млн л.н.	миллионов лет назад
мм	миллиметр
МЗ	морская зона
МР	морские рыбы
МСОП	Международный союз охраны природы
НТО	Научно-техническое объединение
о.	остров
о-ва	острова
оз.	озеро
ок.	около
ООН	Организация объединенных наций
ООО	Общество с ограниченной ответственностью
ПЗ	пресноводная зона
п-ов	полуостров
ПР	пресноводные рыбы
пр.	пролив
р.	река/род
разд.	раздел
РАН	Российская Академия Наук
рис.	рисунок
рр.	реки (рек)

руч.	ручей
РФ	Российская Федерация
с	секунды
СВР	Северо-Восток России
СВТУ	Северо-Восточного территориального управления Федерального агентства по рыболовству
Севвострыбвод	Северо-Восточное управление рыбоохраны и рыбоводства
сем.	семейство
см	сантиметр
ср.	среднее значение
сут.	суток
т	тонн
т.д.	так далее
т.п.	тому подобное
табл.	таблица
ТИНРО	Тихоокеанский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии
тыс.	тысяч
УОР	устьевая область реки
ФАР	Федеральное Агентство по Рыболовству
ФГБНУ	Федеральное государственное бюджетное научное учреждение
цит.	цитировано
ч	час
чел.	человек
ЭГР	экогеографический регион
ЭС	эстуарная зона
ЮНЕСКО	Организация Объединенных Наций по вопросам образования, науки и культуры
A	анальный плавник
C	хвостовой плавник
CERF	Coastal and Estuarine Research Federation (Американская федерация прибрежных и эстуарных исследований)
D	спинной плавник
ESCA	Estuarine and Coastal Science Association (Европейская ассоциации эстуарных и прибрежных исследований)
FL	длина тела рыбы до конца средних лучей хвостового плавника
ICZM	Integrated Coastal Zone Management (Комплексное Управление Прибрежной Зоной)
ll	количество чешуй в боковой линии
n	общее число наблюдений (количество особей в выборке)
NPAFC	North Pacific Anadromous Fish Commission (Северо-Тихоокеанская Комиссия по анадромным рыбам)
P	грудной плавник
pc	количество пилорических придатков
pH	водородный показатель
r	коэффициент корреляции
rb	число жаберных лучей с левой стороны тела рыбы
RDBaseMIL	База данных лаборатории морских исследований лососей КамчатНИРО по численности, распределению и условиям обитания тихоокеанских лососей в море
sb	число жаберных тычинок на первой жаберной дужке
SL	стандартная длина тела рыбы
TL	общая длина тела рыбы
V	брюшной плавник
vert	количество позвонков
~	около
≈	примерно
°C	градусы Цельсия
‰	соленость воды (промилле)

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абросимова, Н. А., Абросимова, Е. Б., Абрамчук, А. В., Абросимова, К. С. География рыб: учебное пособие для СПО. – СПб.: Лань, 2020. – 120 с.
- Агафонова, К. Г. Гидрохимический режим рек Камчатки // Вопр. геогр. Камчатки. – 1964. – вып. 2. – С. 46–55.
- Адамов, А. А., Субботин, С. И. Методическое пособие по учетному лову молоди лососей бим-тралом 2,0/8,2 м. – Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2010. – 12 с.
- Аксютин, З. М. Элементы математической оценки результатов наблюдений в биологических и рыбохозяйственных исследованиях. – М.: Пищевая пром-сть, 1968. – 289 с.
- Аладин, Н. В. Концепция относительности и множественности зон барьерных соленостей // Журн. общ. биол. – 1988. – Т. 49, № 6. – С. 825–833.
- Алимов, А. Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем. – СПб.: Наука, 2000. – 147 с.
- Алтухов, Ю. П. Генетические процессы в популяциях. – М.: Наука, 1983. – 279 с.
- Алтухов, Ю. П. Популяционная генетика рыб. – М.: Пищ. пром-сть, 1974. – 247 с.
- Аминева, В. А., Яржомбек, А. А. Физиология рыб. – М.: Легкая и пищевая пром-сть, 1984. – 200 с.
- Ананьев, Г. С., Ананьева, Э. Г., Пахомов, А. Ю. Четвертичные оледенения Северо-Западного Приохотья // Плейстоценовые оледенения востока Азии. – Магадан: СВКНИИ ДВНЦ АН СССР, 1984. – С. 43–56.
- Андреева, С. И., Андреев, Н. И. Трофическая структура донных сообществ Аральского моря в условиях его измененного режима // Экология. – 1990. – № 2. – С. 61–67.
- Андреева, С. И., Андреев, Н. И. Эволюционные преобразования двустворчатых моллюсков Аральского моря в условиях экологического кризиса. – Омск: Омский гос. пед. ун-т, 2003. – 382 с.
- Андреевская, Л. Д. Условия формирования продукции поколений горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) (Salmonidae) в юго-западной части Берингова моря // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. – 1998. – вып. 4. – С. 94–97.
- Андрияшев, А. П. Очерк зоогеографии и происхождения фауны рыб Берингова моря и сопредельных вод: дис. ... канд. биол. наук. – Л.: ЛГУ, 1939. – 187 с.
- Андрияшев, А. П. Рыбы северных морей СССР. – М.; Л.: АН СССР, 1954. – 566 с.
- Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России / под ред. Ю. С. Решетникова. – М.: Наука, 1998. – 220 с.
- Антонов, Н. П. Промысловые рыбы Камчатского края: биология, запасы, промысел. – М.: ВНИРО, 2011. – 244 с.

Артамонова, К. В., Коломейцев, В. В., Горин, С. Л., Коваль, М. В. Первые сведения о гидрологическом режиме залива Корфа (Берингово море) летом 2022 и 2023 годов // Моря России: от теории к практике океанологических исследований: сб. матер. Всерос. науч. конф. (Севастополь, 25–29 сент. 2023 г.). – Севастополь, 2023. – С. 52–53.

Архипова, Е. А. Экология морских ежей *Strongylocentrotus droebachiensis* (O.F. Muller) в Авачинской губе // Сб. науч. статей по экологии и охране окружающей среды Авачинской бухты. – Петропавловск-Камчатский: Токио, 1998. – С. 55–64.

Атлас «Тихоокеанские лососи»: первая картографическая оценка состояния лососей в Северной Пацифике / под ред. З. Ожеро, Д. Н. Фули. – Владивосток: ООО «РЕЯ», 2009. – 166 с.

Атлас пресноводных рыб России: в 2 т. / под ред. Ю. С. Решетникова. – М.: Наука, 2003. – 632 с.

Атлас распространения в море основных стад тихоокеанских лососей в период весенне-летнего нагула и преднерестовых миграций / под ред. О. Ф. Гриценко. – М.: ВНИРО, 2002. – 190 с.

Атлас: морфодинамика устьевых систем крупных рек Арктического побережья России. – М.: Изд. АПР, 2017. – 148 с.

Атлас-определитель рыб Камчатки и сопредельных территорий / под ред. Е. В. Есина. – М.: ВНИРО, 2015. – 144 с.

Баженова, Е. С., Хорошева, А. С., Осадчиев, А. А., Фрей, Д. И., Седаков, Р. О., Степанова, Н. Б. Формирование опресненного поверхностного слоя в результате поступления речного стока и таяния морского льда в Карском море и море Лаптевых в июле–августе 2024 г. // Морские исследования и образование – MARESEDU 2024: матер. XIII Междунар. науч.-практ. конф. (Москва, 28 окт. – 1 нояб. 2024 г.). – М., 2024. – С. 444–451.

Базаркин, В. Н., Бурканов, В. Н., Максименков, В. В., Токранов, А. М. Опыт экосистемного подхода при исследовании сообществ прибрежных вод Камчатки (на примере эстуария р. Большой) // Проблемы и пути сохранения экосистем Севера Тихоокеанского региона: тез. докл. рабоч. совещ. – Петропавловск-Камчатский: АН СССР, 1991. – С. 99–101.

Балдина, С. Н., Гордон, Н. Ю., Политов, Д. В. Генетическая дифференциация муксуна *Coregonus muksun* (Pallas) и родственных видов сиговых рыб (Coregonidae, Salmoniformes) Сибири по мтДНК // Генетика. – 2008. – Т. 44. № 7. – С. 896–905.

Балеева, Н. В. Рыбообразные от начала до наших дней. – М.: Фитон XXI, 2019. – 72 с.

Балыкин, П. А. Состояние и ресурсы рыболовства в западной части Берингова моря. – М.: ВНИРО, 2006. – 143 с.

Барабанщиков, Е. И., Большаков, С. Г. Эстуарно-прибрежные системы – переходная зона между пресноводными и морскими экосистемами // Чтения памяти В. Я. Леванидова. – 2023. – вып. 10. – С. 16–25.

Барабанщиков, Е. И., Магомедов, Р. А. Состав и некоторые черты биологии рыб эстуарной зоны рек Южного Приморья // Изв. ТИНРО. – 2002. – Т. 131. – С. 179–200.

Баранова, Ю. П., Бискэ, С. Ф., Гончаров, В. Ф., Кулькова, И. А., Титков, А. С. Кайнозой Северо-Востока СССР. – Новосибирск: Наука, 1968. – 124 с.

Берг, Л. С. О происхождении форелей и других пресноводных лососевых // Памяти акад. С. А. Зернова. – Л.: АН СССР, 1948. – С. 159–172.

Берг, Л. С. Разделение территории Палеарктики и Амурской области на зоогеографические области на основании распространения пресноводных рыб // Избр. тр. – М.: АН СССР, 1962. – Т. 5. – С. 320–360.

Берг, Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 1. – Л.: Всесоюз. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва, 1932. – 543 с.

Берг, Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 1. – М.; Л.: АН СССР, 1948. – С. 1–466.

Берг, Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 2. – М.; Л.: АН СССР, 1949. – С. 469–925.

Берг, Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 3. – М.; Л.: АН СССР, 1949. – С. 929–1382.

Бергер, В. Я. Продукционный потенциал Белого моря // Иссл. фауны морей. – СПб.: ЗИН РАН, 2007. – Т. 60 (68). – 292 с.

Берега Тихого океана / под ред. В. П. Зенковича. – М.: Наука, 1967. – 375 с.

Березовская, В. А. Авачинская губа. Гидрохимический режим, антропогенное воздействие. – Петропавловск-Камчатский: КГАРФ, 1999. – 156 с.

Березовская, В. А., Емельянова, А. А., Писарева, Н. А. Таксономический состав альгофлор камчатского побережья // Вестн. КамчатГТУ. – 2004. – № 3. – С. 70–73.

Березовская, В. А., Ключкова, Н. Г. Содержание кислорода, биогенных и загрязняющих веществ в воде Авачинской губы // Сб. науч. статей по экологии и охране окружающей среды Авачинской бухты. – Петропавловск-Камчатский: Токио, 1998. – С. 19–26.

Березовская, В. А., Ляндзберг, Р. А. Влияние речного стока на экологию Авачинской губы // Сб. науч. статей по экологии и охране окружающей среды Авачинской бухты. – Петропавловск-Камчатский: Токио, 1998. – С. 79–84.

Берингия в кайнозое / под ред. В. Л. Контримавичуса. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976. – 594 с.

Биологическое разнообразие. Экологическая энциклопедия: в 6 т. / под ред. В. И. Данилова-Данильяна, К. С. Лосева и др. – М.: Энциклопедия, 2008. – Т. 1. А–Г. – 416 с.

Биота и сообщества дальневосточных морей: лагуны и заливы Камчатки и Сахалина. – Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. – 200 с.

Биоэнергетика и рост рыб / ред. У. Хоар, Д. Рендолл, Д. Бретт. – М.: Легк. и пищ. пром-сть, 1983. – 408 с.

Бирман, И. Б. Морской период жизни и вопросы динамики стад тихоокеанских лососей. – М.: Агропромиздат, 1985. – 208 с.

Богданов, В. Д., Карпенко, В. И., Норинов, Е. Г. Водные биологические ресурсы Камчатки. Биология, способы добычи, переработка. – Петропавловск-Камчатский: Новая книга, 2005. – 264 с.

Богданов, К. Т., Горбачев, В. В., Мороз, В. В. Атлас приливов Берингова, Охотского и Японского морей. – Владивосток: ТОИ ДВО РАН, 1991. – 29 с.

Богущая, Н. Г., Насека, А. М. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. – М.: Т-во науч. изд. КМК, 2004. – 389 с.

Бойченко, И. Г. Рельеф дна Карагинского залива // Тр. ИО АН СССР. – 1961. – Т. 50. – С. 3–20.

Борец, Л. А. Аннотированный список рыб дальневосточных морей. – Владивосток: ТИНРО-Центр, 2000. – 192 с.

Борец, Л. А. Донные биоценозы Российского шельфа дальневосточных морей: состав, структура, элементы функционирования и промысловое значение. – Владивосток: ТИНРО-Центр, 1997. – 217 с.

Брайцева, О. А., Мелекесцев, И. В., Евтеева, И. С., Лупкина, Е. Г. Стратиграфия четвертичных отложений и оледенения Камчатки. – М.: Наука, 1968. – 228 с.

Бугаев, А. В. История изучения тихоокеанских лососей Камчатки (научно-популярный очерк). – Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2025. – (в печати).

Бугаев, А. В. Преднерестовые миграции тихоокеанских лососей в экономической зоне России. – Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2015. – 416 с.

Бугаев, А. В., Зидунова, О. В., Артюхина, Н. Б., Шубкин, С. В. Аналитический обзор итогов лососевых путин в Камчатском крае в 2018–2022 гг. (прогнозы, промысел, запасы). Сообщение 2 (нерка, кижуч, чавыча) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. – 2023. – вып. 68. – С. 42–62.

Бугаев, А. В., Зидунова, О. В., Артюхина, Н. Б., Шубкин, С. В. Итоги лососевой путины в Камчатском крае в 2023 г. // Бюл. изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. – Владивосток: ТИНРО-Центр, 2024. – № 18. – С. 19–41.

Бугаев, А. В., Зидунова, 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 запасов тихоокеанских лососей р. Камчатки // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. – 2022. – вып. 66. – С. 5–51.

Бугаев, А. В., Зикунцова, О. В., Шпигальская, Н. Ю., Артюхина, Н. Б., Шубкин, С. В., Коваленко, М. Н., Лозовой, А. П. Аналитический обзор итогов лососевых путин в Камчатском крае в 2018–2022 гг. (прогнозы, промысел, запасы). Сообщение 1 (горбуша, кета) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. – 2023а. – вып. 68. – С. 5–41.

Бугаев, В. Ф. Азиатская нерка: пресноводный период жизни, структура локальных стад, динамика численности. – М.: Колос, 1995. – 464 с.

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

Бугаев, В. Ф., Вронский, Б. Б., Заварина, Л. О., Зорбиди, Ж. Х., Остроумов, А. Г., Тиллер, И. В. Рыбы реки Камчатка. – Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2007. – 459 с.

Бугаев, В. Ф., Кириченко, В. Е. Нагульно-выростные озера азиатской нерки (включая некоторые другие водоемы ареала). – Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2008. – 280 с.

Бурканов, В. Н. Ларга (*Phoca larga*) прикамчатских вод и ее влияние на ресурсы лососей: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 1990. – 26 с.

Бурмакин, Е. В., Тюрин, П. В. О биологической классификации рыб // Вопр. ихтиологии. – 1959. – вып. 13. – С. 19–25.

Бусарова, О. Ю. Дифференциация проходной мальмы и белого гольца (*Salvelinus*, *Salmonidae*) в нижнем течении реки Камчатки / Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: матер. XXIV Междунар. конф. (8–9 ноября 2023 г.). – Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2023. – С. 25–28.

Бусарова, О. Ю., Коваль, М. В. О разнообразии паразитов камчатского хариуса (*Thymallus arcticus mertensii*) реки Пенжина (бассейн Охотского моря) / Дальневосточные моря и их бассейны: биоразнообразие, ресурсы, экологические проблемы: сб. матер. II Всерос. конф. с междунар. участием (3–4 октября 2017 г.). – 2017. – С. 20–21.

Бусарова, О. Ю., Коваль, М. В. Паразитофауна молоди пенжинского омуля *Coregonus subautumnalis* (река Пенжина, Камчатский край) / Биологические проблемы Севера: матер. Междунар. науч. конф. (Магадан, 18–22 сентября 2018 г.). – Магадан: ИБПС ДВО РАН, 2018а. – С. 6–8.

Бусарова, О. Ю., Коваль, М. В. Паразиты обыкновенного валька *Prosopium cylindraceum* реки Пенжина, Камчатка / Актуальные проблемы освоения биологических ресурсов Мирового океана: матер. V Междунар. науч.-технич. конф. (Владивосток, 22–24 мая 2018 г.). – Владивосток: Дальрыбвтуз, 2018б. – С. 46–47.

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. – 2019. – Т. 4, № 2. – С. 83–94.

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.

Буторина, Т. Е., Бусарова, О. Ю., Коваль, М. В. Паразиты рыб гиперприливного эстуария р. Пенжина (бассейн Охотского моря) // Биология внутренних вод. – 2023. – № 1. – С. 106–114.

Буторина, Т. Е., Коваль, М. В. О паразитах девятииглой колюшки эстуарной зоны р. Пенжина / Биологические проблемы Севера: матер. Междунар. науч. конф. (Магадан, 18–22 сентября 2018 г.). – Магадан: ИБПС ДВО РАН, 2018а. – С. 9–11.

Буторина, Т. Е., Коваль, М. В. Паразитофауна рыб, симпатрично обитающих в бассейне р. Пенжина, как отражение экологических различий между видами / Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: матер. XXI Междунар. конф. (18–19 ноября 2020 г.). – Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2020. – С. 38–41.

Буторина, Т. Е., Коваль, М. В. Паразиты рыб в экосистеме нижнего течения реки Пенжина (Северо-Западная Камчатка) / Прибрежно-морская зона Дальнего Востока России: от освоения к устойчивому развитию: матер. Всерос. науч. конф. с междунар. участием (Владивосток, 8–10 ноября 2018 г.). – Владивосток: ДВФУ, 2018б. – С. 25–26.

Буторина, Т. Е., Коваль, М. В. Фауна паразитов обыкновенного гольяна *Phoxinus phoxinus* нижнего течения рек Пенжина и Таловка // Паразитология. – 2019. – Т. 53, № 1. – С. 61–72.

Бушуев, В. П., Барабанщиков, Е. И. Пресноводные и эстуарные рыбы Приморья. – Владивосток: Дальрыбвтуз, 2012. – 314 с.

Варкентин, А. И., Иванов, П. Ю., Бугаев, А. В., Шевляков, Е. А., Корнев, С. И. Резервы рыболовства в прикамчатских водах: состояние запасов, проблемы освоения / Морские биологические исследования: достижения и перспективы: сб. матер. Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием (Севастополь, 19–24 сентября 2016 г.). – Севастополь: ИМБИ им. А. О. Ковалевского РАН, 2016. – Т. 2. – С. 349–353.

Варнавская, Н. В. Генетическая дифференциация популяций тихоокеанских лососей. – Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2006. – 487 с.

Варнавский, В. С. Смолтификация лососевых. – Владивосток: ДВО РАН СССР, 1990. – 180 с.

Варпаховский, Н. А. Определитель пресноводных рыб Европейской России. – СПб.: Изд. А. С. Суворина, 1898. – 240 с.

Василец, П. М. Корюшки прибрежных вод Камчатки: дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток: ДВО РАН, 2000. – 192 с.

Василец, П. М., Карпенко, В. И., Максименков, В. В. Ихтиофауна эстуариев рек Восточной Камчатки / Пробл. охраны и рац. использ. биоресурсов Камчатки: тез. докл. обл. науч.-практ. конф. – Петропавловск-Камчатский: Госкомкамчатэкология, 1999. – С. 48–49.

Василец, П. М., Карпенко, В. И., Максименков, В. В. Некоторые сведения об ихтиофауне Авачинской губы / Сб. науч. статей по экологии и охране окружающей среды Авачинской бухты. – Петропавловск-Камчатский: Госкомкамчатэкология, 1998. – С. 65–70.

Васьковский, М. Г. Типизация рек Камчатки и некоторые вопросы изучения их стока // Тр. ДВНИГМИ. – 1960. – вып. 11. – С. 130–153.

Введенская, Т. Л. Современное состояние озера Култучного // Матер. XXXIV Крашенинниковских чтений «Во все концы достигнет россов слава». – Петропавловск-Камчатский: Камчат. краевая науч. б-ка, 2017. – С. 253–260.

Введенская, Т. Л., Травина, Т. Н. Значение бентосных беспозвоночных в формировании структуры дрифта в реках Западной Камчатки // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. – 2007. – вып. 9. – С. 40–49.

Введенская, Т. Л., Улатов, А. В., Бонк, Т. В. Экологическое состояние озера Култучное (Восточное побережье Камчатка) / Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: докл. XII–XIII Междунар. конф. – Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2013. – С. 72–91.

Великанов, А. Я. Дальневосточная мойва: распределение, особенности биологии, динамика биомассы, проблемы и перспективы промыслового освоения // Вопр. рыболовства. – 2018. – Т. 19, № 3. – С. 300–326.

Викторовский, Р. А. Механизмы видообразования у гольцов Кроноцкого озера. – М.: Наука, 1978. – 111 с.

Виноградов, К. А. Зоогеографический очерк прибрежной морской фауны Юго-Восточной Камчатки // Зоол. журн. – 1949б. – Т. 28, № 1. – С. 99–101.

Виноградов, К. А. О сезонных изменениях состава ихтиофауны Авачинской губы (Восточная Камчатка) // Зоол. журн. – 1949а. – Т. 28, № 6. – С. 573–574.

Виноградов, К. А. Фауна прикамчатских вод Тихого океана: дис. ... докт. биол. наук. – Л.: ЗИН АН СССР, 1947. – Т. 1. – 377 с.

Владимиров, В. И. К биологической классификации рыб: проходные, полупроходные // Зоол. журн. – 1957. – Т. 36, № 8. – С. 35–47.

Власов, В. А. Рыбоводство: учебное пособие. (2-е изд.). – СПб.: Лань, 2012. – 352 с.

Власова, Г. А., Глебова, С. Ю. Сезонная изменчивость поверхностных течений Охотского моря под влиянием синоптических процессов // Изв. ТИНРО. – 2008. – Т. 154. – С. 259–269.

Вода России. [Электронный атлас]. Камчатский край. – 2024. – URL: https://water-rf.ru/Регионы_России/2582/

Войтович, В. В. Обследование р. Энычаваям. – Петропавловск-Камчатский: ГАКО № 210.2.1253, 1981. – 31 с.

Войтович, В. В., Войтович, Н. В. Обследование р. Куюл. – Петропавловск-Камчатский: ГАКО № 210.2.1254, 1981. – 23 с.

Волобуев, В. В., Марченко, С. Л. Тихоокеанские лососи континентального побережья Охотского моря (биология, популяционная структура, динамика численности, промысел). – Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2011. – 303 с.

Воскобойникова, О. С., Назаркин, М. В., Голубова, Е. Ю. Ранние стадии развития рыб северной части Охотского моря / Исслед. фауны морей. – 2012. – Т. 68 (76). – СПб.: ЗИН РАН. – 108 с.

Вулканы Камчатки и Курильских островов. Спец. выпуск журнала «Вестн. РФФИ». – 2015. – № 2. – 105 с.

Гаврюсева, Т. В., Рязанова, Т. В. Гистопатологические изменения внутренних органов звездчатой камбалы *Platichthys stellatus* (Pallas, 1788) как индикатор экологического состояния Авачинской губы (Камчатка) / Загрязнение морской среды: экологический мониторинг, биоиндикация, нормирование: сб. статей Всерос. науч. конф. с междунар. участием. – Севастополь: Колорит, 2018. – С. 49–55.

Генкал, С. И., Лепская, Е. В. Материалы к флоре центрических диатомовых водорослей оз. Нерпичье (эстуарий р. Камчатки) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана (Эстуарий р. Камчатки. Итоги комплексного изучения экосистемы. Ч. I). – 2013. – вып. 31. – С. 62–73.

Географическое распространение рыб и других промысловых животных Охотского и Берингова морей. – Тр. ИО АН СССР. – 1955. – Т. XIV. – М.: АН СССР. – 120 с.

Геология СССР. Камчатка, Курильские и Командорские острова. Т. 31. Ч. 1. Геологическое описание. – М.: Недра, 1964. – 743 с.

Гершанович, Д. Б. Рельеф и современные осадки берингоморского шельфа // Тр. ВНИРО. – 1962. – Т. 46. – С. 164–189.

Гидрологическая изученность. Т. 20. Камчатка. – Л.: Гидрометеиздат, 1964. – 258 с.

Гидрологические наблюдения и работы на гидрометеорологической сети в устьевых областях рек. Методические указания. РД 52.10.324–92. – М.: Гидрометеиздат, 1993. – 183 с.

Гидрометеорология и гидрохимия морей: монографический справочник. Т. IX: Охотское море. вып. 1: Гидрометеорологические условия / ред. Ф. С. Терзиев. – СПб.: Гидрометеиздат, 1998. – 345 с.

Гидрометеорология и гидрохимия морей: монографический справочник. Т. X: Берингово море. вып. 1: Гидрометеорологические условия / ред. Ф. С. Терзиев. – СПб.: Гидрометеиздат, 1999. – 301 с.

Гладенков, А. Ю., Гладенков, Ю. Б. Начало формирований межokeанических связей Пацифики и Арктики через Берингов пролив в неогене // Стратиграфия. Геол. корреляция. – 2004. – Т. 12, № 2. – С. 72–89.

Гладенков, Ю. Б. Биосферная стратиграфия (проблемы стратиграфии начала XXI века) // Тр. ГИН. – 2004. – вып. 551. – М.: ГЕОС. – 120 с.

Гладенков, Ю. Б. Неоген Камчатки (вопросы биостратиграфии и палеоэкологии). – М.: Наука, 1972. – 251 с.

Глубоковский, М. К. Эволюционная биология лососевых рыб. – М.: Наука, 1995. – 343 с.

Глубоковский, М. К., Черешнев, И. А. Спорные вопросы филогении гольцов рода *Salvelinus* Голарктики. I. Изучение проходных гольцов из бассейна Восточно-Сибирского моря // Вопр. ихтиологии. – 1981. – Т. 21, вып. 5. – С. 771–786.

Глушкова, О. Ю. Позднеплейстоценовые оледенения Северо-Востока СССР: автореф. дис. ... канд. геогр. наук. – Новосибирск, 1986. – 16 с.

Глушкова, О. Ю., Смирнов, В. Н. Реконструкция масштабов и морфологических особенностей плейстоценовых оледенений на Северо-Востоке России // Вестн. Сев.-Восточ. научн. центра ДВО РАН. – 2021. – № 2. – С. 50–67.

Голиков, А. Н. Значение биогеографического метода и учения о крупных геогидрократических колебаниях уровня Мирового океана для познания закономерностей эволюции и расселения морской фауны // Зоогеография и систематика рыб. – Л.: ЗИН АН СССР, 1976. – С. 24–36.

Голиков, А. Н. История формирования фауны умеренных и холодных вод северного полушария на примере морских переднежаберных брюхоногих моллюсков // Ископаемые гастроподы – методы изучения, стратиграфическое и зоогеографическое значение: матер. Всесоюз. симпоз. по гастроподам. – Душанбе: Дониш, 1982. – С. 57–58.

Голиков, А. Н. Моллюски Vuccinidae Мирового океана // Фауна СССР. Новая серия. – 1980. – № 121. Моллюски. Т. 5, вып. 2. – М.–Л.: Наука. – 466 с.

Голиков, А. Н. Направления развития природных экологических процессов и антропогенный стресс // Биолог. ресурсы: состояние, перспективы и проблемы их рационального использования. – М.: ВНИРО, 1991. – С. 33–50.

Голиков, А. Н. Происхождение и развитие экосистем шельфа в умеренных и холодных водах северного полушария и некоторые принципы биогеографического районирования // В кн.: Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана. – Л., 1974. – С. 20–21.

Голиков, А. Н. Этапы и рубежи кайнозоя. Анализ хода геологического времени и развития фаун морских брюхоногих моллюсков // Тр. ЗИН АН СССР. – 1985. – Т. 130. – С. 31–52.

Голиков, А. Н., Кусакин, О. Г. Раковинные брюхоногие моллюски литорали морей СССР // Определители по фауне СССР. – ЗИН АН СССР. – № 116. – Л.: Наука, 1978. – 293 с.

Голованов, В. К. Температурные критерии жизнедеятельности пресноводных рыб. – М.: Полиграф-Плюс, 2013. – 300 с.

Горбанев, В. А., Добровольский, А. Д. Некоторые особенности горизонтальной структуры вод западной части субарктического района Тихого океана // Вестн. МГУ. Сер. 5 «География». – 1972. – № 6. – С. 53–61.

Горин, С. Л. Гидролого-морфологические процессы в эстуарии реки Большой Виллой (восточное побережье Камчатки) // Водн. ресурсы. – 2013б. – Т. 40, № 1. – С. 3–18.

Горин, С. Л. Гидролого-морфологические процессы в эстуариях Камчатки: дис. ... канд. геогр. наук. – М.: ВНИРО, 2009. – 193 с.

Горин, С. Л. Гидролого-экологические условия эстуариев рек Камчатки в летний период // Вестн. МГУ. Сер. 5 «География». – 2007. – № 5. – С. 38–44.

Горин, С. Л. Исторические свидетельства о состоянии устьевой области реки Камчатка в XVIII–XX вв. // Тр. ВНИРО. – 2015. – Т. 158. – С. 167–185.

Горин, С. Л. Морфодинамика устья реки Камчатка в XVIII–XX вв. и ее влияние на гидрологический режим устьевых водоемов // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. – 2014. – вып. 32. – С. 79–88.

Горин, С. Л. Современные морфологическое строение и гидрологический режим эстуария реки Камчатки // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. – 2013а. – вып. 31. – С. 6–26.

Горин, С. Л. Эстуарии полуострова Камчатка: теоретические подходы к изучению и гидролого-морфологическая типизация. Итоги 10 лет исследований // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. – 2012. – вып. 27. – С. 5–12.

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. – 2019а. – вып. 55. – С. 146–173.

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

Горин, С. Л., Коваль, М. В. Лагуны в приливных устьях рек Камчатки и Корякии / Арктические берега: путь к устойчивости: матер. XXVII Междунар. береговой конф. (Мурманск, 24–29 сентября 2018 г.). – 2018. – С. 44–47.

Горин, С. Л., Коваль, М. В. О комплексных исследованиях в устьевой области рек Пенжина и Таловка в 2015 г. // Тр. ВНИРО. – 2015б. – Т. 158. – С. 186–189.

Горин, С. Л., Коваль, М. В. О неопределенности правового статуса приливных осушек / Арктические берега: путь к устойчивости: матер. XXVII Междунар. береговой конф. (Мурманск, 24–29 сентября 2018 г.) / отв. ред. Е. А. Румянцева. – 2018а. – С. 403–406.

Горин, С. Л., Коваль, М. В. Различные механизмы удлинения блокирующих аккумулятивных форм (кос) в лагунах Камчатки / Закономерности проявления эрозионных и русловых процессов в различных природных условиях: матер. V Всерос. науч. конф. с междунар. участием (Москва, 3–6 сентября 2019 г.). – М.: Ленард, 2019б. – С. 164–167.

Горин, С. Л., Коваль, М. В. Состояние и перспективы исследований в эстуариях Камчатского края / Фундаментальные проблемы воды и водных ресурсов: тр. IV Всерос. науч. конф. с междунар. участием (Москва, 15–18 сентября 2015 г.). – М.: ИВП РАН, 2015а. – С. 402–405.

Горин, С. Л., Коваль, М. В., Ильясов, А. К., Корзинин, Д. В., Завадский, А. С. Первые сведения о гидрологическом режиме лагун (эстуариев) в устьях рек Ича и Крутогорова (Западная Камчатка) / Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: матер. XIX Междунар. конф. – Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2018а. – С. 72–76.

Горин, С. Л., Коваль, М. В., Козлов, К. В., Левашов, С. Д., Никулин, Д. А., Терский, П. Н., Штремель, М. Н. Первые результаты комплексных исследований в эстуариях рек Хайрюзова и Белоголовая (Западная Камчатка) / Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: матер. XIII Междунар. конф. – Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2012. – С. 76–80.

Горин, С. Л., Коваль, М. В., Попрядухин, А. А., Степаненко, В. М. Лагунные озера на берегах Камчатки: разнообразие и изменчивость гидрологического режима под воздействием речного стока, морских приливов, холодного климата и активной морфодинамики / Пресноводные экосистемы – современные вызовы: тез. докл. Междунар. конф. (Иркутск, 10–14 сентября 2018 г.). – 2018б. – С. 163–164.

Горин, С. Л., Коваль, М. В., Сазонов, А. А., Терский, П. Н. Исследование гидрологического режима гиперприливного устья реки Пенжина / Речной сток: пространственно-временная изменчивость и опасные гидрологические явления: сб. тр. III Открытой конф. Науч.-образоват. Центра (Москва, 13 ноября 2014 г.). – М.: МГУ, ИВП РАН, 2014а. – С. 171–173.

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.) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. – 2015. – вып. 37. – С. 33–52.

Горин, С. Л., Корзинин, Д. В., Коваль, М. В., Головлев, П. П., Завадский, А. С. Морфодинамика устья Ичинской лагуны (Западная Камчатка) / Арктические берега: путь к устойчивости: матер. XXVII Междунар. береговой конф. (Мурманск, 24–29 сентября 2018 г.). – 2018в. – С. 48–51.

Горин, С. Л., Лепская, Е. В., Маркевич, Г. Н., Анисимова, Л. А. Устьевая область реки Камчатка в начале XX века: гидрологический режим, морфологическое строение, водная биота (по материалам экспедиции Ф. П. Рябушинского) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. – 2014б. – вып. 32. – С. 89–101.

Горин, С. Л., Попрядухин, А. А., Коваль, М. В. Гидрологические процессы в лагунно-русловом эстуарии в теплый период года (на примере устья реки Большая, Западная Камчатка) // Водн. ресурсы. – 2019а. – Т. 46, № 1. – С. 2–13.

Горин, С. Л., Попрядухин, А. А., Коваль, М. В. Меромиктические озера на берегах Камчатки / География: развитие науки и образования: коллект. моногр. по матер. Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием «LXXII Герценовские чтения». – СПб., 2019б. – С. 286–291.

Горин, С. Л., Романенко, Ф. А., Коваль, М. В. Первые сведения о зимнем гидрологическом режиме и ледяном покрове в гиперприливном устье реки Пенжина / Ледовые и термические процессы на водных объектах России: матер. V Всерос. конф. (Владимир, 11–14 октября 2016 г.). – Владимир: Ин-т водных проблем РАН, 2016. – С. 89–95.

Горин, С. Л., Шевляков, Е. А. О проблеме разделения сфер ответственности контролирующих и надзорных органов рыбоохраны в устьевых областях рек // Рыб. хоз-во. – 2013. – № 1. – С. 77–82.

Грацианов, В. И. Опыт обзора рыб Российской империи в систематическом и географическом отношении // Тр. Отд. ихтиол. Имп. русск. о-ва акклиматиз. животн. и растений. – 1907. – Т. IV. – М.: Тип. Вильде. – 567 с.

Гребницкий, Н. А. Исследования морской фауны Великого океана в Авачинской губе // Изв. Восточно-Сиб. отд. Имп. РГО. – 1880. – Т. XI, № 1–2. – С. 83–86.

Гребницкий, Н. А. Список рыб, водящихся у островов Командорских и полуострова Камчатка // Вестн. рыбопром-сти. – 1897. – № 6–7. – С. 323–339.

Гречина, Н. И. Новый вид *Coryphaenoides* (Teleostei) из олигоцена Камчатки // Палеонтол. журн. – 1973. – № 1. – С. 116–118.

Григорьев, С. С. Ранние стадии рыб северо-востока России (прибрежные морские воды и внутренние водоемы): атлас-определитель / под ред. А. М. Токранова. – Владивосток: ДВО РАН, 2007. – 331 с.

Григорьев, С. С., Седова, Н. А. Зоогеографическая характеристика морских рыб, обитающих вблизи п-ова Камчатка на основании распределения ранних стадий в планктоне // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. – 2020. – № 3. – С. 94–108.

Григорьев, С. С., Седова, Н. А. Поимка серебряного карася *Carassius gibelio* (Cyprinidae) в Авачинской губе / Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: матер. XXV Междунар. конф. (14–15 ноября 2024 г.). – Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2024. – С. 218–222.

Григорьев, С. С., Седова, Н. А. Таксономическое разнообразие морских рыб северо-востока России на основании распределения ранних стадий развития // Вестн. КамчатГТУ. – 2014. – № 30. – С. 55–63.

Григорьев, С. С., Седова, Н. А., Лозовой, А. П., Кожевников, А. В. Ихтиопланктон эстуариев рек западного побережья Камчатки в июне 2018 г. / Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: матер. XXI Междунар. науч. конф. – Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2020. – С. 205–208.

Григорьев, С. С., Седова, Н. А., Токранов, А. М. Описание и экология личинок рыбы-лягушки *Aptocycclus ventricosus* из бухт юго-восточного побережья Камчатки / Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: матер. XXIV Междунар. конф. (8–9 ноября 2023 г.). – Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2023. – С. 173–177.

Гриценко, О. Ф. Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел). – М.: ВНИРО, 2002. – 247 с.

Гросвальд, М. Г. Евразийские гидросферные катастрофы и оледенение Арктики. – М.: Науч. мир, 1999. – 120 с.

Гросвальд, М. Г. Оледенение Русского Севера и Северо-Востока в эпоху последнего великого похолодания // Матер. гляциол. иссл. – 2009. – вып. 106. – 149 с.

Гросвальд, М. Г. Покровные ледники континентальных шельфов. – М.: Наука, 1983. – 216 с.

Гросвальд, М. Г. Последнее великое оледенение территории СССР. – М.: Знание, 1989. – 48 с.

Губелит, Ю. И. Биомасса и первичная продукция *Cladophora glomerata* (L.) Kütz. в эстуарии реки Невы // Биол. внутр. вод. – 2009. – № 4. – С. 8–12.

Гущин, А. В., Шаврина, И. А. Современное состояние промысловой ихтиофауны эстуариев южной части Балтийского моря как следствие антропогенного воздействия. Сообщение 2. Куршский залив // Регион. экология. – 2018. – № 2 (52). – С. 54–64.

Давыдов, Б. В. Лоция побережий РСФСР Охотского моря и восточного берега полуострова Камчатки с островом Карагинским включительно. – Владивосток: Упр. по обеспечению безопасности кораблевождения Дал. Востока, 1923. – 1498 с.

Давыдов, И. В., Заочный, А. Н. Гидрометеорологические условия на шельфе Северо-Восточной Камчатки в 1992 г. // Отчет о НИР КоТИНРО. Гос. регистрация № 1880073029. – Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 1992. – 29 с.

Дальний Восток и берега морей, омывающих территорию СССР. Геоморфология СССР. – М., 1982. – 278 с.

Дарлингтон, Ф. Зоогеография. Географическое распространение животных. – М.: Прогресс, 1966. – 519 с.

Датский, А. В. Ихтиофауна Берингова моря (в пределах российских вод). 2. Экологическая и зоогеографическая характеристики // Вопр. ихтиологии. – 2016. – Т. 56, № 1. – С. 57.

Датский, А. В., Андронов, П. Ю. Ихтиоцен верхнего шельфа северо-западной части Берингова моря. – Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2007. – 261 с.

- Демешкина, Ж. В. Донная растительность лагуны Семячик (Юго-Восточная Камчатка) // Биол. пробл. Севера. – Магадан: ДВНЦ АН СССР, 1983. – Ч. 2. – С. 425–426.
- Джиллер, П. Структура сообществ и экологическая ниша. – М.: Мир, 1988. – 184 с.
- Дзунино, М., Дзуллини, А. Биogeография (эволюционные аспекты). – М.: МГУ, 2010. – 317 с.
- Добрынина, М. В., Горшков, С. А., Кинас, Н. М. Влияние плотности концентраций скатывающейся молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* на выедание ее хищными рыбами в р. Утка (Камчатка) // Вопр. ихтиологии. – 1988. – Т. 28, вып. 6. – С. 971–977.
- Долганов, В. Н. Генезис рыб отряда Salmoniformes // Биол. моря. – 2022. – Т. 48, № 5. – С. 291–297.
- Долганов, В. Н. Лососеобразные (Salmoniformes): морское или пресноводное происхождение? // Изв. ТИНРО. – 2022. – Т. 202, вып. 2. – С. 245–254.
- Долганов, В. Н. Экологическая эволюция лососеобразных рыб // Изв. ТИНРО. – 2024. – Т. 204, вып. 2. – С. 276–294.
- Долганов, В. Н., Земнухов, В. В. Формирование ихтиофауны лагун Северо-Восточного Сахалина // Изв. ТИНРО. – 2007. – Т. 151. – С. 266–270.
- Дроздов, В. В. Общая экология. – СПб.: Наука, 2011. – 412 с.
- Дрягин, П. А. Состояние и основные задачи ихтиологических исследований в СССР / Вторая зоологическая конференция БССР. – 1962. – С. 55–63.
- Дубина, В. А., Файман, П. А., Жабин, И. А., Пономарев, В. И., Кузлякина, Ю. А. Течения Охотского моря по спутниковым данным и результатам численного моделирования // Соврем. пробл. дистанц. зондирования Земли из космоса. – 2012. – Т. 9, № 1. – С. 206–212.
- Дуленин, А. А. Систематизация структуры сублиторальной растительности Дальневосточных морей России: дис. ... докт. биол. наук. – М.: ВНИРО, 2024. – 420 с.
- Дылдин, Ю. В., Орлов, А. М. Ихтиофауна пресных и солоноватых вод острова Сахалин: аннотированный список с таксономическими комментариями. 2. Семейства Cyprinidae–Salmonidae // Вопр. ихтиологии. – 2016. – Т. 56, № 5. – С. 525.
- Дылдин, Ю. В., Орлов, А. М., Великанов, А. Я., Макеев, С. С., Романов, В. И., Ганель, Л. Аннотированный список морской и солоноватоводной ихтиофауны залива Анива (Охотское море, о. Сахалин). 1. Семейства Petromyzontidae–Agonidae // Вопр. ихтиологии. – 2018. – Т. 58, № 4. – С. 421–449.
- Дылдин, Ю. В., Орлов, А. М., Великанов, А. Я., Макеев, С. С., Романов, В. И., Морузи, И. В., Ганель, Л. Ихтиофауна залива Анива (остров Сахалин, Охотское море). – Новосибирск: Новосибир. гос. аграр. ун-т, 2020. – 396 с.

Дылдин, Ю. В., Орлов, А. М., Ганель, Л., Романов, В. И., Фрике, Р., Васильева, Е. Д. Ихтиофауна пресных и солоноватых вод России и прилегающих территорий: аннотированный список с таксономическими комментариями. 1. Семейства Petromyzontidae–Pristigasteridae // *Вопр. ихтиологии*. – 2022. – Т. 62, № 3. – С. 294.

Дылдин, Ю. В., Орлов, А. М., Ганель, Л., Романов, В. И., Фрике, Р., Васильева, Е. Д. Ихтиофауна пресных и солоноватых вод России и прилегающих территорий: аннотированный список с таксономическими комментариями. 2. Отряд Cypriniformes, подотряды Catostomoidei, Cobitoidei и Cyprininoidei // *Вопр. ихтиологии*. – 2023. – Т. 63, № 4. – С. 386.

Дылдин, Ю. В., Орлов, А. М., Романов, В. И. Первая таксономическая ревизия ихтиофауны о. Сахалин / *Вопр. экологии водоемов и интенсификации рыбного хозяйства Сибири*. – Томск: Томский гос. ун-т, 2023. – С. 137–144.

Дьяков, Ю. П. Воспроизводство камбалообразных рыб (Pleuronectiformes) северной части Тихого океана. – Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2025. – 495 с.

Дьяков, Ю. П. Камбалообразные (Pleuronectiformes) дальневосточных морей России (пространственная организация, сезоны и продолжительность нереста, популяционная структура вида, динамика популяций). – Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2011. – 438 с.

Дьяков, Ю. П., Бугаев, А. В. О промысловой эксплуатации биологических ресурсов в водах Камчатского края // *Вестн. КамчатГТУ*. – 2023. – № 63. – С. 66–77.

Дьяков, Ю. П., Карпенко, В. И., Шевляков, Е. А. Водные биологические ресурсы Камчатки. Динамика, современное состояние, промысел / *Матер. Всерос. науч. конф., посвящ. 80-летию ФГУП «КамчатНИРО»*. – Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2012. – С. 10–21.

Егорова, И. А. Палеогеография района Карагинского залива в позднем плейстоцене – голоцене // *Вопр. геогр. Камчатки*. – 1989. – № 10. – С. 135–140.

Ежегодные и многолетние данные о режиме и качестве вод морей и морских устьев рек [Электронная база данных]. Водный кадастр Российской Федерации. Разд. 1. Поверхностные воды. Т. 4, ч. 1. Охотское море. – Обнинск: Росгидромет, 2018а..

Ежегодные и многолетние данные о режиме и качестве вод морей и морских устьев рек [Электронная база данных]. Водный кадастр Российской Федерации. Разд. 1. Поверхностные воды. Т. 4, ч. 1. Берингово море. – Обнинск: Росгидромет, 2018б

Ёлкин, Е. А. Девонская система (период) // *Большая российская энциклопедия*. – М., 2007. – Т. 8. – С. 410.

Ермакова, А. С. Русловые процессы на реках Камчатки: автореф. дис. ... канд. геогр. наук. – М.: МГУ, 2009. – 24 с.

Ерохин, В. Г. Биология молоди тихоокеанских лососей в прикамчатских водах Охотского моря: дис. ... канд. биол. наук. – Петропавловск-Камчатский, 2002. – 145 с.

Есин, Е. В. Эволюция мальмоидных гольцов (*Salvelinus malma* complex, Salmonidae) Камчатки: дис. ... докт. биол. наук в виде научн. докл. – М.: ИПЭЭ РАН, 2024. – 58 с.

Есин, Е. В., Маркевич, Г. Н. Гольцы рода *Salvelinus* азиатской части Северной Пацифики: происхождение, эволюция, современное разнообразие. – Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2017. – 188 с.

Есин, Е. В., Чалов, С. Р. Экологическая классификация рек вулканических территорий Камчатки // Чтения памяти В. Я. Леванидова. – 2014. – вып. 6. – С. 220–238.

Животные и растения залива Петра Великого. – Л.: Наука, 1976. – 412 с.

Животовский, Л. А. Генетика природных популяций. – Йошкар-Ола: Вертикаль, 2021. – 600 с.

Животовский, Л. А. Генетическая история лососевых рыб рода *Oncorhynchus* // Генетика. – 2015а. – Т. 51, № 5. – С. 584–599.

Животовский, Л. А. Промысловое районирование и выделение районов воспроизводства дальневосточных лососей // Успехи совр. биологии. – 2022. – Т. 142, № 5. – С. 487–497.

Животовский, Л. А. Эволюционная история тихоокеанских лососей и форелей // Тр. ВНИРО. – 2015. – Т. 157. – С. 4–23.

Завьялов, П. О. Актуальные вопросы динамики речных плумов в прибрежной зоне моря // Докл. на 8-м Всерос. объедин. метеоролог. и гидролог. съезде «Воздух, вода и устойчивое развитие» (29–31 октября 2024 г., Санкт-Петербург). – 2024. – URL: http://mgmtmo.ru/edumat/VIII_congress/IORAN_Zavyalov.pdf

Замбриборщ, Ф. С. Ихтиофауна лиманов и их рыбохозяйственное использование / Лиманы Северного Причерноморья. – Киев: Наукова думка, 1990. – С. 170–185.

Заочный, А. Н. Межгодовые изменения гидрометеорологических условий в районе обитания корфо-карагинской сельди // Отчет о НИР КоТИНРО. – Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 1976. – 39 с. (Гос. регистрация №71070019).

Запорожец, Г. В., Запорожец, О. М. Динамика запасов тихоокеанских лососей в бассейнах рек Авачинского залива (Восточная Камчатка) в конце XX – начале XXI века // Изв. ТИНРО. – 2011. – Т. 166. – С. 3–37.

Запорожец, Г. В., Запорожец, О. М. Состояние запасов тихоокеанских лососей в бассейне Авачинской губы (юго-восточная Камчатка) в 1985–2019 гг. // Изв. ТИНРО. – 2020. – Т. 200, № 2. – С. 334–363.

Запорожец, О. М., Запорожец, Г. В. Браконьерский промысел лососей в водоемах Камчатки: учет и экологические последствия. – Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2007. – 60 с.

Захарихина, Л. В. Провинции почв Камчатки, различающиеся составом и возрастом вулканических пеплов, на которых они образованы // Вестн. Томского гос. ун-та. Биология. – 2009. – № 2 (6). – С. 95–110.

Зданович, В. В., Криксунов, Е. А. Гидробиология и общая экология: словарь терминов. – М.: Дрофа, 2004. – 192 с.

Земнухов, В. В. Ихтиофауна залива Пильтун (Северо-Восточный Сахалин): состав, экология, происхождение: дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток: ИБМ ДВО РАН, 2008. – 129 с.

Золотов, О. Г. Обзор биологии терпугов рода *Hexagrammos* прикамчатских вод // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. – 2012. – вып. 24. – С. 30–67.

Золотов, О. Г., Варкентин, А. И., Балыкин, П. А., Буслов, А. В. Исследования морских промысловых рыб прикамчатских вод // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. – 2012. – вып. 25. – С. 98–122.

Зорбиди, Ж. Х. Кижуч азиатских стад. – Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2010. – 308 с.

Зюганов, В. В. Семейство колюшковых (Gasterosteidae) мировой фауны // Фауна СССР. Новая серия. – Л.: Наука, 1991. – Т. 5, вып. 1. № 137. – 261 с.

Иваненко, Н. В. Анализ почвенно-земельных ресурсов Камчатского края – перспективы использования // Успехи соврем. естест. – 2016. – № 12-1. – С. 85–89.

Иванков, В. Н., Андреева, Н. В., Тяпкина, Н. В., Рухлов, Ф. Н., Фадеева, Н. П. Биология и кормовая база молоди тихоокеанских лососей в ранний морской период жизни. – Владивосток: ДВГУ, 1999. – 260 с.

Иванов, О. А., Суханов, В. В. Видовая структура нектона прикурильских и прикамчатских вод Тихого океана // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. – 2013. – № 3. – С. 48–71.

Иванов, О. А., Суханов, В. В. Некоторые аспекты биогеографии в приложении к районированию дальневосточных морей России и сопредельных вод Тихого океана // Изв. ТИНРО. – 2015. – Т. 183, вып. 4. – С. 3–26.

Иванова, М. Б. Макробентос литорали вершины Пенжинской губы (Охотское море) // Со-врем. мир, природа и человек: Сб. науч. тр. – 2009. – Т. 1, № 2. – С. 119–121.

Иванова, М. Б. Состав, распределение и количественная характеристика сообществ макро-бентоса и их модификаций на литорали в районе поселка Усть-Палана (Охотское море, залив Шелихова) // Изв. ТИНРО. – 2005. – Т. 143. – С. 270–304.

Иванова, М. Б., Цурпало, А. П. Макробентос литорали Гижигинской и Ямской губ (залив Шелихова, Охотское море) // Изв. ТИНРО. – 2015. – Т. 182. – С. 144–161.

Иванюшина, Е. А. Изменения в бентосе Авачинской губы под влиянием антропогенного загрязнения // Сб. науч. статей по экологии и охране окружающей среды Авачинской бухты. – Петропавловск-Камчатский: Токио, 1998. – С. 47–54.

Ивлев, В. С. Экспериментальная экология питания рыб. – М.: Пищепромиздат, 1955. – 252 с.

Ивченко, В. В., Носкова, Е. Д. Рыбные ресурсы Куршского залива. – Калининград: Кн. изд-во, 1985. – 238 с.

- Ильин, А. В. Рельеф дна Камчатского залива // Тр. ИО АН СССР. – 1961. – Т. 50. – С. 21–28.
- Инструкция по сбору и обработке планктона. – М.: ВНИРО, 1971. – 82 с.
- Ионин, А. С. Берега Берингова моря. – М.: АН СССР, 1959. – 357 с.
- Ископаемые костистые рыбы СССР / Отв. ред. Л. И. Новицкая // Тр. ПИН АН СССР. – М.: Наука, 1980. – Т. 178. – 211 с.
- Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Бесчелюстные и древние рыбы: справочник для палеонтологов, биологов и геологов. – М.: ГЕОС, 2004. – 436 с.
- Кагановский, А. Г. Ихтиологические исследования на Дальнем Востоке за 15 лет советской власти // Вести ДВФ АН СССР. – 1938. – № 30 (3). – С. 191–199.
- Кагановский, А. Г. Промысловые рыбы реки Анадырь и Анадырского лимана // Вести ДВФ АН СССР. – Владивосток, 1933. – № 1–3. – С. 3–4.
- Кальо, Д. Л., Вийра, В. Я., Клааманн, Э. Р., Мянниль, Р. П., Мярсс, Т. И., Нестор, В. В., Нестор, Х. Э., Рубель, М. П., Сарв, Л. И., Эйнасто, Р. З. Экологическая модель силурийского бассейна восточной Прибалтики // Проблемы экологии фауны и флоры древних бассейнов. К I Междунар. конгр. по палеоэкологии: Тр. ПИН АН СССР. – М.: Наука, 1983. – Т. 194. – С. 43–61.
- Кальченко, Е. И., Коваль, М. В., Попков, А. А. Адаптационные изменения биохимических показателей у молоди кеты из эстуария рек Пенжина и Таловка (Северо-Западная Камчатка) // Физиолого-биохимические и молекулярно-генетические механизмы адаптаций гидробионтов: Тез. докл. Всерос. конф. с междунар. участием (Борок, 24–28 октября 2020 г.). – 2020. – С. 20.
- Камчатка, Курильские и Командорские острова. История развития рельефа Сибири и Дальнего Востока. – М.: Наука, б/г. – 440 с.
- Камчатский край (атлас «Знай и люби свой край»). – Хабаровск: АО «Дальневосточное аэрогеодезическое предприятие», 2018. – 32 с.
- Камчатский край (общие сведения). – 2023. – Официальный сайт Правительства Камчатского края. – Режим доступа: www.kamgov.ru/overview
- Канаев, В. Ф. Рельеф дна Кроноцкого залива // Тр. ИО АН СССР. – 1959. – Т. 36. – С. 5–20.
- Каплин, П. А., Леонтьев, О. К., Лукьянова, С. А., Никифоров, Л. Г. Берега. Природа мира. – М.: Мысль, 1991. – 480 с.
- Карасев, С. Г. Экология рыб нижнего Тобола и нижнего Иртыша. – Тобольск: ООО «Полиграфист», 2008. – 244 с.
- Карманов, Г. Е. Особенности режима эстуариев и прибрежных вод в период ската молоди западнокамчатской горбуши в связи с формированием численности нерестовой части стада (Ч. I. Роль приливно-отливных процессов). – Петропавловск-Камчатский: Архив КамчатНИРО, 1990. – Инв. № 5450. – 11 с.
- Карпевич, А. Ф. Методические указания по изучению выносливости рыб и беспозвоночных при изменении солености среды и методика ее определения. – М.: ВНИРО, 1976. – 55 с.

Карпенко, В. И. Биология молоди тихоокеанских лососей в прибрежных водах Камчатки: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток, 1983. – 22 с.

Карпенко, В. И. Особенности биологии молоди кижуча, нерки и чавычи в прибрежных водах Восточной Камчатки // Биол. моря. – 1982. – № 6. – С. 33–41.

Карпенко, В. И. Ранний морской период жизни тихоокеанских лососей. – М.: ВНИРО, 1998. – 165 с.

Карпенко, В. И., Андриевская, Л. Д., Коваль, М. В. Питание и особенности роста тихоокеанских лососей в морских водах. – Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2013. – 304 с.

Карпенко, В. И., Бонк, А. А. Тихоокеанские лососи рода *Oncorhynchus* (биология, состояние запасов, управление). – Петропавловск-Камчатский: КамчатГТУ, 2020. – 180 с.

Карпенко, В. И., Коваленко, М. Н., Василец, П. М., Багин, Б. Н., Кондрашенков, Е. Л., Ерохин, В. Г., Адамов, А. А., Смородин, В. П., Максименков, В. В., Яковлев, В. М. Методика морских исследований тихоокеанских лососей (методическое пособие). – Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 1997. – 64 с.

Карпенко, В. И., Лозовой, А. П., Погорелова, Д. П., Бонк, А. А. Ихтиофауна и пищевые отношения молоди рыб р. Коль // Матер. по биоразнообразию бассейна реки Коль (Западная Камчатка): монография. – Петропавловск-Камчатский: КамчатГТУ, Камчатпресс, 2016. – С. 108–146.

Картографический атлас Камчатского края (ч. 2). – Хабаровск: Дальневост. аэрогеодезич. предпр., 2015. – 128 с.

Каталог позвоночных Камчатки и сопредельных морских акваторий. – Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор, 2000. – 166 с.

Кафанов, А. И. О статусе арктической морской биогеографической области (по палеонтологическим данным) // Палеоэкология сообществ морских беспозвоночных. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1979. – С. 100–129.

Кафанов, А. И., Иванова, М. Б., Колтыпин, М. В. Состояние изученности литорали российских дальневосточных морей // Биол. моря. – 2004. – Т. 30, № 4. – С. 320–330.

Кафанов, А. И., Кудряшов, В. А. Морская биогеография: учеб. пособие. – М.: Наука, 2000. – 176 с.

Кафанов, А. И., Плехов, С. П. Донные сообщества лагуны Семячик (Кроноцкий биосферный заповедник, Восточная Камчатка) // Биол. моря. – 2001. – Т. 27, № 2. – С. 121–127.

Кафанов, А. Н., Андреева, В. В., Саматов, А. Д. Состав и суточная динамика зоопланктона лагуны Семячик (Восточная Камчатка) / Биота и сообщества дальневосточных морей: лагуны и заливы Камчатки и Сахалина. – Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. – С. 155–169.

Кафанов, А. Н., Печенева, Н. В. Состав и происхождение биоты лагун Северо-Восточного Сахалина // Изв. ТИНРО. – 2002. – Т. 130. – С. 297–328.

Кацыка, А. П. Климат Камчатки / Камчатская область: сб. статей и очерков по географии. – Петропавловск-Камчатский: Дальневост. кн. изд-во, 1966. – 169 с.

Кесслер, К. Ф. Рыбы, водящиеся и встречающиеся в Арало-каспийско-понтийской ихтиологической области // Тр. Арало-Касп. экспед. – СПб.: Тип. М. Стасюлевича, 1877. – Т. IV. – 360 с.

Кинас, Н. М. Качественная характеристика покатной молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* реки Утка (юго-западное побережье Камчатки) // Вопр. ихтиологии. – 1988. – Т. 28, вып. 3. – С. 404–409.

Кинас, Н. М. Особенности покатной миграции молоди горбуши на западном и восточном побережье Камчатки // Матер. пятого Всерос. совещ. «Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб». – СПб.: ГосНИОРХ, 1994. – С. 97–98.

Кириллов, А. Ф. Происхождение и история формирования пресноводной фауны рыб в водоемах Якутии // Наука и образование. – 2013. – № 2. – С. 88–93.

Кириллов, А. Ф., Иванов, Е. В., Ходулов, В. В. История формирования, современный видовой состав и особенности распределения пресноводной ихтиофауны р. Индигирки // Вестн. ЯГУ. – 2008. – Т. 5(2). – С. 9–19.

Кириллов, Ф. Н. Рыбы Якутии. – М.: Наука, 1972. – 358 с.

Кириллова, Е. А., Кириллов, П. И. Первичное расселение и некоторые морфологические характеристики мигрирующих личинок сахалинского подкаменщика *Cottus amblystomopsis* (Cottidae) реки Малая Хузи (Сахалин) // Вопр. ихтиологии. – 2024. – Т. 64, вып. 5. – С. 642–648.

Кириллова, Е. А., Кириллов, П. И., Павлов, Д. С. Особенности освоения нагульного водоема молодь нерки *Oncorhynchus nerka* в первый год жизни в бассейне Курильского озера / Современное состояние и методы изучения экосистем внутренних водоемов: сб. матер. Всерос. науч. конф. – Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2015. – С. 59–65.

Киселев, И. А. Методы исследования планктона // Жизнь пресных вод СССР. – Л.: ЗИН АН СССР, 1956. – Т. IV, ч. 1. – С. 253–258.

Киселевич, К. А. Промысловые рыбы Волго-Каспийского района, их привычки и особенности. – Астрахань, 1926. – 48 с.

Китаев, С. П. К систематике *Coregonus lavaretus* complex Евразии / Лососевые Карелии. – Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, Ин-т биологии, 1983. – С. 18–42.

Клочкова, Н. Г. Водоросли-макрофиты дальневосточных морей России: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Владивосток, 1998. – 45 с.

Клочкова, Н. Г., Березовская, В. А. Водоросли Камчатского шельфа. Распространение, биология, химический состав. – Владивосток, Петропавловск-Камчатский: Дальнаука, 1997. – 155 с.

Клочкова, Н. Г., Березовская, В. А. Макрофитобентос Авачинской губы и его антропогенная деструкция. – Владивосток: Дальнаука, 2001. – 208 с.

Клочкова, Н. Г., Клочкова, Т. А. Долговременные изменения растительных сообществ и флоры макрофитов в Авачинской губе / Сб. науч. статей по экологии и охране окружающей среды Авачинской бухты. – Петропавловск-Камчатский: Токио, 1998. – С. 27–38.

Клочкова, Н. Г., Королева, Т. Н., Кусиди, А. Э. Атлас водорослей-макрофитов прикамчатских вод. – Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2009а. – Т. 1. – 217 с.

Клочкова, Н. Г., Королева, Т. Н., Кусиди, А. Э. Атлас водорослей-макрофитов прикамчатских вод. – Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2009б. – Т. 2. – 302 с.

Клочкова, Н. Г., Королева, Т. Н., Кусиди, А. Э. Видовой состав и особенности вегетации водорослей-макрофитов в Авачинском заливе. – Петропавловск-Камчатский: КамчатГТУ, 2009в. – 165 с.

Клюканов, В. А. Происхождение, расселение и эволюция корюшковых (Osmeridae) // Основы классификации и филогении лососевых рыб. – Л.: ЗИН АН СССР, 1977. – С. 13–27.

Коблицкая, А. Ф. Определитель молоди пресноводных рыб. – М.: Легкая и пищ. пром-сть, 1981. – 208 с.

Коваленко, М. Н., Адамов, А. А., Ким, Э. Д. Орудия учетного лова молоди лососевых и их зона действия // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. – 2008. – вып. 10. – С. 136–150.

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

Коваль, М. В. Значение эстуариев в формировании биологического разнообразия ихтиофауны на п-ове Камчатка // Биологические проблемы Севера: матер. Междунар. научн. конф. (Магадан, 7–11 октября 2024 г.). – 2024б. – С. 137–139.

Коваль, М. В. Зоопланктон: состав, структура / Эволюция и современное состояние экосистемы западной части Берингова моря. – Ростов-на-Дону: Южн. науч. центр РАН, 2010. – С. 79–105.

Коваль, М. В. Кормовая база и особенности питания тихоокеанских лососей в прикамчатских водах Охотского и Берингова морей и в северной части Тихого океана: дис. ... канд. биол. наук. – Петропавловск-Камчатский: КамчатГТУ, 2007а. – 24 с.

Коваль, М. В. Распределение, миграции и размерно-весовая характеристика молоди тихоокеанских лососей в прибрежных водах Западной Камчатки и в Камчатском заливе в летний период 2004–2007 гг. // Бюл. изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. – Владивосток: ТИНРО-Центр, 2008. – № 3. – С. 115–124.

Коваль, М. В. Результаты траловых исследований КамчатНИРО в прибрежных водах Камчатки в июне–августе 2007 г. // Бюл. изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. – Владивосток: ТИНРО-Центр, 2007. – № 2. – С. 196–202.

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. – 2024а. – вып. 72. – 236 с.

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. (Севастополь, 13–18 сентября 2021 г.). – Севастополь: ФИЦ ИнБЮМ, 2021а. – С. 568–569.

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. матер. Всерос. науч. конф. (Севастополь, 21–25 сентября 2020 г.). – 2020. – С. 411–412.

Коваль, М. В., Горин, С. Л. Условия формирования видового разнообразия ихтиофауны в эстуариях Камчатки // Изучение водных и наземных экосистем: история и современность: тез. докл. Междунар. науч. конф. (Севастополь, 13–18 сентября 2021 г.). – Севастополь: ФИЦ ИнБЮМ, 2021. – С. 113–115.

Коваль, М. В., Горин, С. Л. Экология устьевых областей рек и эстуариев: современные представления и концептуальные подходы к изучению // Докл. на 8-м Всерос. объедин. метеорол. и гидрол. съезде «Воздух, вода и устойчивое развитие» (Санкт-Петербург, 29–31 октября 2024 г.). – 2024. – URL: http://mgmtmo.ru/edumat/VIII_congress/VNIRO_Koval_Gorin.pdf

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

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 Таловка (Северо-Западная Камчатка) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. – 2015в. – вып. 37. – С. 146–163.

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. // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. – 2015а. – вып. 37. – С. 164–191.

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. // Бюл. изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. – Владивосток: ТИНРО-Центр, 2012. – № 7. – С. 91–106.

Коваль, М. В., Горин, С. Л., Романенко, Ф. А., Лепская, Е. В., Полякова, А. А., Галямов, Р. А., Есин, Е. В. Условия среды и биологическое сообщество гиперприливного эстуария рек Пенжина и Таловка (Северо-Западная Камчатка) в теплое время года // Океанология. – 2017. – Т. 57, № 4. – С. 597–610.

Коваль, М. В., Горин, С. Л., Тепнин, О. Б., Коломейцев, В. В. Значение эстуариев в формировании продуктивности популяций анадромных рыб на п-ове Камчатка: экологические условия и рыбохозяйственный аспект // Конф. «Россия в Десятилетии ООН наук об океане. Ресурсы и знания» (Москва, 6–8 ноября 2024 г., РТУ МИРЭА). – 2024. – С. 37–41.

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

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.

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. – 2015б. – вып. 37. – С. 53–145.

Коваль, М. В., Есин, Е. В., Горин, С. Л., Галямов, Р. А., Кошель, В. Е. Видовое разнообразие, распространение и расселение рыб в реках бассейна Пенжинской губы // Вопр. ихтиологии. – 2018б. – Т. 58, № 6. – С. 648–658.

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. // Бюл. изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. – Владивосток: ТИНРО-Центр, 2010а. – № 5. – С. 215–225.

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.

Коваль, М. В., Субботин, С. И., Лозовой, А. П. Траловые исследования КамчатНИРО в прибрежных водах Западной и Восточной Камчатки в июле–августе 2010 г. // Бюл. изучения

тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. – Владивосток: ТИНРО-Центр, 2010б. – № 5. – С. 133–140.

Коваль, М. В., Субботин, С. И., Маркевич, Г. Н. Опыт применения бим-трала с целью оценки роли озера Нерпичье (эстуарий реки Камчатки) как нагульного водоема для молоди тихоокеанских лососей / Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: матер. XI Междунар. конф. – Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2010в. – С. 173–177.

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. // Бюл. изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. – Владивосток: ТИНРО-Центр, 2018а. – № 13. – С. 222–228.

Коваль, М. В., Тепнин, О. Б., Горин, С. Л., Фадеев, Е. С., Зикун, 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.

Кожевников, Ю. П., Железнов-Чукотский, Н. К. Берингия: история и эволюция. – М.: Наука, 1995. – 383 с.

Коломейцев, В. В., Горин, С. Л. Зона смешения морских и речных вод в восточной части Охотского моря (на шельфе Западной Камчатки): первые оценки пространственно-временной изменчивости ее границ // Морские исследования и образование – MARESEDU 2024: матер. XIII Междунар. науч.-практ. конф. (Москва, 28 октября – 1 ноября 2024 г.). – 2024. – С. 48–53.

Колпаков, Н. В. Эстуарные экосистемы северо-западной части Японского моря: структурно-функциональная организация и биоресурсы. – Владивосток: ТИНРО-Центр, 2018. – 428 с.

Колпаков, Н. В., Долганова, Н. Т., Надточий, В. А., Надточий, В. В., Гусарова, И. С., Галышева, Ю. А., Лукьянова, О. Н., Милованкин, П. Г., Безруков, Р. Г., Богачева, С. В. Экосистемные исследования биоресурсов прибрежных и эстуарных вод Южного Приморья / ТИНРО – 85. Итоги десятилетней деятельности. 2000–2010 гг.: сб. науч. тр. – Владивосток: ТИНРО-Центр, 2010. – С. 103–128.

Колпаков, Н. В., Милованкин, П. Г. Распределение и сезонные изменения обилия рыб в эстуарии реки Раздольная (залив Петра Великого, Японское море) // Вопр. ихтиологии. – 2010. – Т. 50, № 4. – С. 495–509.

Комаров, В. Л. Ботанический очерк Камчатки / Избранные сочинения. – М.; Л.: АН СССР, 1950. – Т. 6. – С. 5–52.

Комплексная программа рыбохозяйственных исследований на Дальневосточном бассейне в 2012–2016 гг. – Владивосток: ТИНРО-Центр, 2012. – 149 с.

Конвенция о биологическом разнообразии. – Организация Объединенных наций, 1992. – URL: <https://dev-chm.cbd.int/convention>

Кондратюк, В. И. Климат Камчатки. – М.: Гидрометеиздат, 1974. – 204 с.

Коновалов, С. М. Популяционная биология тихоокеанских лососей. – Л.: Наука, 1980. – 238 с.

Коновалова, Г. В. «Красные приливы» у Восточной Камчатки (Атлас-справочник). – Петропавловск-Камчатский: Камшат, 1995. – 56 с.

Коновалова, Г. В. Суточная динамика сетного фитопланктона лагуны Семячик Кроноцкого залива (Камчатка) в августе 1982 г. // Биология моря. – 2000. – Т. 26, № 1. – С. 45–48.

Копылов, Б. И., Павлов, В. П. Экология Авачинской губы: источники загрязнения, проблемы, решения, перспективы // Сб. науч. статей по экологии и охране окружающей среды Авачинской бухты. – Петропавловск-Камчатский: Токио, 1998. – С. 11–18.

Корнев, С. И. Ларга (*Phoca largha*) и ее влияние на ресурсы тихоокеанских лососей в устье р. Озерной (охотоморское побережье Камчатки) в 2017–2018 гг. // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. – 2019. – вып. 54. – С. 58–73.

Корнев, С. И., Миронова, А. М. Взаимодействие морских млекопитающих и морского рыболовства в прикамчатских водах (по материалам мониторинга в 2012–2022 гг.) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. – 2023. – вып. 71. – С. 92–109.

Корниенко, М. Н. Структурно-функциональная характеристика ионоцитов жабр и почки некоторых видов рыб при изменении солености окружающей среды: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток, 2008. – 24 с.

Красная книга Камчатского края. Т. 1: Животные / под ред. А. М. Токранова. – Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2018. – 196 с.

Красная книга Российской Федерации. Животные. 2-е изд. – М.: ФГБУ «ВНИИ Экология», 2021. – 1128 с.

Красюкова, З. В. Использование теории и зоогеографического метода Г. У. Линдберга при изучении истории дальневосточных морей и их фаун // Систематика и экология костистых рыб. – Л.: Тр. ЗИН АН СССР, 1982. – Т. 114. – С. 10–14.

Крохин, Е. М. Влияние размеров пропуска производителей красной на фосфорный режим нерестовых озер // Изв. ТИНРО. – 1967. – Т. 57. – С. 31–54.

Кудерский, Л. А., Шурухин, А. С., Попов, А. Н., Богданов, Д. В., Яковлев, А. С. Рыбное население эстуария реки Невы / Экосистема эстуария реки Невы: биологическое разнообразие и экологические проблемы. – М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2008. – С. 223–240.

Кузищин, К. В., Семенова, А. В., Груздева, М. А., Павлов, Д. С. Разнообразие жизненных стратегий и генетическая изменчивость микижи *Parasalmo mykiss* (Walbaum) реки Утхолок (Се-

веро-Западная Камчатка) / Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: матер. XIX Междунар. науч. конф. – Петропавловск-Камчатский: КФ ТИГ ДВО РАН, 2018. – С. 87–91.

Кузнецов, В. В. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. – М.: АН СССР, 1960. – 322 с.

Кузнецов, В. В. Популяционная структура и экология солоноватоводных сигов моря Лаптевых. – М.: ВНИРО, 2014. – 256 с.

Кузнецов, В. В., Кузнецова, Е. Н., Ключарева, Н. Г., Гангус, И. А., Белорусцева, С. А., Широков, Д. А. Экология размножения сиговых рыб *Coregonidae* в Обской губе Карского моря. – М.: ВНИРО, 2011. – 136 с.

Кузнецов, И. И. К вопросу об акклиматизации жилых рыб в бассейне р. Камчатка // Рыбное хоз-во. – 1955. – № 2. – С. 27–29.

Кузнецов, И. К. Опыты акклиматизации карасей на Камчатке и красной на Амуре // Рыбное хоз-во Дальнего Востока. – 1931. – № 1–2. – С. 49–53.

Кузьмичев, С. А. Особенности осморегуляции у некоторых видов осетровых рыб при повышении солености: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 2005. – 25 с.

Кукулина, Л. В. Изменчивость характеристик стока взвешенных наносов рек Камчатского края // Изв. РАН. Сер. географич. – 2019. – № 1. – С. 52–61.

Кукулина, Л. В. Сезонная изменчивость расхода и мутности воды на реках Камчатского края // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 5: География. – 2018. – № 4. – С. 57–67.

Кукулина, Л. В. Сток взвешенных наносов рек Камчатского края: дис. ... канд. геогр. наук. – М.: МГУ, 2013. – 215 с.

Кукулина, Л. В., Алексеевский, Н. И. Особенности пространственно-временной изменчивости водного стока рек Камчатского края // Водн. ресурсы. – 2016. – Т. 43, № 3. – С. 1–11.

Куренков, И. И. Биологические ресурсы внутренних водоемов Камчатки / Биологические ресурсы внутренних водоемов Сибири и Дальнего Востока. – М.: Наука, 1984. – С. 87–98.

Куренков, И. И. Гидробиологический очерк оз. Нерпичье (Восточная Камчатка) // Изв. ТИНРО. – 1967. – Т. 57. – С. 170–186.

Куренков, И. И. Зоогеография пресноводных рыб Камчатки // Вопр. геогр. Камчатки. – 1965. – вып. 3. – С. 25–34.

Куренков, И. И. Зоопланктон озер Камчатки. – Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2005. – 178 с.

Куренков, И. И. Результаты акклиматизации карася в водоемах Камчатки // Тр. совещ. по проблеме акклиматизации рыб и кормовых беспозвоночных ихтиологич. комиссии АН СССР и ВНИОРХ. – 1954. – вып. 3. – С. 130–134.

Куренков, И. И. Рыбохозяйственная бонитировка озер нижнего течения р. Камчатки: годовой отчет. Ч. II. – Петропавловск-Камчатский: КоТИНРО, 1978. – 78 с.

Куренцов, А. И. Зоогеография Камчатки / Фауна Камчатской области. – М.; Л.: АН СССР, 1963. – С. 4–60.

Кусакин, О. Г. Пояс жизни: рассказ о шельфе Охотского моря. – Хабаровск: Кн. изд-во, 1989. – 208 с.

Кусакин, О. Г., Иванова, М. Б. Состав, распределение и количественная характеристика макробентоса литорали беринговоморского побережья Камчатки (заливы Карагинский и Олюторский) // Изв. ТИНРО. – 2002. – Т. 130. – С. 266–296.

Кусакин, О. Г., Иванова, М. Б., Цурпало, А. П. Список видов животных, растений и грибов литорали дальневосточных морей России. – Владивосток: Дальнаука, 1997. – 168 с.

Кучерявый, А. В. Внутривидовая структура тихоокеанской миноги *Lethenteron camtschaticum* и ее формирование в реках Западной Камчатки (на примере р. Утхолок): дис. ... канд. биол. наук. – М.: МГУ, 2008. – 198 с.

Кучерявый, А. В. Структура сообщества миног Камчатки // Чтения памяти В. Я. Леванидова. – 2014. – Вып. 6. – С. 348–359.

Лабай, В. С., Атаманова, И. А., Заварзин, Д. С., Мотылькова, И. В., Мухаметова, О. Н., Никитин, Д. Н. Водоемы острова Сахалин: от лагун к озерам. – Южно-Сахалинск: Сахалинский обл. краеведческий музей, 2014. – 208 с.

Лагунов, И. И. Акклиматизация карасей на Камчатке // Рыбн. хозяйство. – 1939. – № 3. – С. 26.

Лакин, Г. Ф. Биометрия: учеб. пособие для биол. спец. вузов. – 4-е изд. – М.: Высш. шк., 1990. – 352 с.

Лебедев, В. Д., Спановская, В. Д., Савваитова, К. А., Соколов, Л. И., Цепкин, Е. А. Рыбы СССР. – М.: Мысль, 1969. – 446 с.

Лебедев, В. Н. Воды Юго-Восточной Камчатки. Ч. 2: Текущие воды. – Пг., 1919. – 130 с.

Лебедев, О. А. Водные позвоночные среднего карбона центральной России: дис. ... канд. биол. наук. – М.: ПИН РАН, 2002. – 399 с.

Леванидов, В. Я. Об осморегуляторной способности покатной молоди осенней кеты // Изв. ТИНРО. – 1952. – Т. 37. – С. 252–253.

Леванидов, В. Я. Экосистемы лососевых рек Дальнего Востока // Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981. – С. 3–21.

Леванидов, В. Я., Леванидова, И. М., Николаева, Е. Т. Бентические сообщества рек Корякского нагорья, Пенжины и Северо-Западной Камчатки // Систематика и биология пресноводных организмов северо-востока Азии. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978. – С. 3–26.

Леванидов, В. Я., Леванидова, И. М., Николаева, Е. Т. Годовая динамика бентоса р. Кирпичная (Юго-Восточная Камчатка) // Систематика и биология пресноводных организмов северо-востока Азии. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978. – С. 27–36.

Леванидова, И. М., Кохменко, Л. В. Количественная характеристика бентоса текучих водоемов Камчатки // Изв. ТИНРО. – 1970. – Т. 73. – С. 88–99.

Леман, В. Н., Есин, Е. В. Иллюстрированный определитель лососеобразных рыб Камчатки. – М.: ВНИРО, 2008. – 100 с.

Леман, В. Н., Михайлова, Т. Р., Кириченко, В. Е. Оценка браконьерства на малых лососевых реках (Камчатка) // Вопр. рыболовства. – 2015. – Т. 16, № 1. – С. 40–48.

Леонов, В. Л., Кобренков, Д. В. Основные закономерности распространения ледников последнего верхнеплейстоценового оледенения на юго-восточной Камчатке // Вестн. КраУНЦ. Науки о земле. – 2003. – № 1. – С. 74–85.

Лепская, Е. В. Фитопланктон эстуария реки Камчатка // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана (Эстуарий реки Камчатки. Итоги комплексного изучения экосистемы. Ч. II). – 2014. – вып. 32. – С. 5–20.

Лепская, Е. В., Тепнин, О. Б., Васильев, А. О., Шурыгина, А. А., Кириллова, Е. А. Водоросли комплекса «вредоносного цветения» в рекреационных акваториях Авачинской губы (Камчатка) летом 2023 г. // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Матер. XXIV Междунар. науч. конф., посвящ. 300-летию Российской академии наук. – Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2023. – С. 197–200.

Лепская, Е. В., Тепнин, О. Б., Коломейцев, В. В., Устименко, Е. А., Сергеенко, 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. // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. – 2014. – вып. 34. – С. 5–21.

Линдберг, Г. У. Крупные колебания уровня океана в четвертичное время и их влияние на бассейн Северного Ледовитого океана и его органический мир / В кн.: Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое. – Л., 1970. – С. 101–112.

Линдберг, Г. У. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. – Л.: Наука, 1972. – 548 с.

Линдберг, Г. У. О нахождении иваси и анчоуса на Камчатке // Природа. – 1935. – № 5. – С. 47–48.

Линдберг, Г. У. Четвертичный период в свете биогеографических данных. – Л.: Изд-во АН СССР, 1955. – 334 с.

Линдберг, Г. У., Легеза, М. И. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 2: Teleostomi. XII. Acipenseriformes – XXVIII. Polynemiformes. – М.; Л.: Наука, 1965. – 392 с.

Лисицын, А. П. Лавинная седиментация, перерывы в осадконакоплении в морях и океанах. – М.: Наука, 1998. – 308 с.

Лисицын, А. П. Маргинальный фильтр океанов // Океанология. – 1994. – Т. 34, № 5. – С. 735–747.

Литвиненко, Ю. С., Захарихина, Л. В. Гидрогеохимическое районирование речной сети Камчатки // Водн. ресурсы. – 2020. – Т. 47, № 2. – С. 182–195.

Литораль Берингова моря и Юго-Восточной Камчатки / Под ред. О. Г. Кусакина. – М.: Наука, 1978. – 175 с.

Лозовой, А. П., Климов, А. В., Коваль, М. В. Траловые исследования КамчатНИРО в прибрежных водах Западной Камчатки в июле–августе 2018 г. // Бюл. изуч. тихоокеан. лососей на Дальнем Востоке. – 2018. – № 13. – Владивосток: ТИНРО-Центр. – С. 229–235.

Лопатин, И. К. Зоогеография: уч. для ун-тов. 2-е изд. – Минск: Высш. шк., 1989. – 318 с.

Лососи–2021. Прогноз промысловой обстановки, распределения, возможного изъятия гидробионтов на Дальневосточном рыбохозяйственном бассейне (путинный прогноз). – Владивосток: ТИНРО, 2020. – 102 с.

Лососи–2023. Путинный прогноз. – Владивосток: Тихоок. фил. ФБГНУ «ВНИРО» (ТИНРО), 2022. – 100 с.

Лощия Охотского моря. вып. 1. Южная часть моря. – СПб.: Гл. управление навигации и картографии Минобороны РФ, 1998. – № 1406. – 390 с.

Лощия Охотского моря. вып. 2. Северная часть моря. – СПб.: Гл. управление навигации и картографии Минобороны РФ, 1999. – № 1407. – 326 с.

Майр, Э. Зоологический вид и эволюция. – М.: Мир, 1968. – 597 с.

Макеева, А. П., Павлов, Д. С., Павлов, Д. А. Атлас молоди пресноводных рыб России. – М.: Т-во науч. изданий КМК, 2011. – 383 с.

Максименков, В. В. Зоопланктон Авачинского залива в апреле 2018 г. // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Матер. XIX Междунар. науч. конф. – Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2018. – С. 240–242.

Максименков, В. В. Питание и пищевые отношения молоди рыб, обитающих в эстуариях рек и побережье Камчатки. – Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2007. – 278 с.

Максименков, В. В. Размерно-весовая характеристика некоторых беспозвоночных в эстуарии р. Пенжина (Камчатка) // Морские биологические исследования: достижения и перспективы: Матер. Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием (Севастополь, 19–24 сент. 2016 г.). – Севастополь: ИМБИ им. А. О. Ковалевского РАН, 2016. – С. 206–207.

Максименков, В. В. Состав и обилие зоопланктона в эстуариях рек Хайрюзовой и Белоголовой (северо-запад Камчатки) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Матер. XIV науч. конф. – Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2013. – С. 274–277.

Максименков, В. В., Карпенко, В. И., Василец, П. М. Классификация эстуариев рек Карагинского залива Берингова моря по видовому составу рыб // Пробл. охраны и рац. использ. биоресурсов Камчатки: Докл. обл. науч.-практ. конф. – Петропавловск-Камчатский: Камчатрыбвод, 2000. – С. 39–45.

Максименков, В. В., Максименкова, Т. В., Коваль, М. В. Кормовая база молоди тихоокеанских лососей в прибрежных водах Западной Камчатки в весенне-летний период 2004–2007 гг. // Бюл. изуч. тихоокеан. лососей на Дальнем Востоке. – 2008. – № 3. – Владивосток: ТИНРО-Центр. – С. 174–181.

Максименков, В. В., Полякова, А. А. О зоопланктоне Авачинской бухты (Восточная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Матер. XIV Междунар. науч. конф. – Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2014. – С. 190–192.

Максименков, В. В., Токранов, А. М. Пищевые взаимоотношения рыб в эстуарии реки Большая (Западная Камчатка). 1. Гидробиологические условия питания // Вопр. ихтиологии. – 1999. – Т. 39, № 5. – С. 679–683.

Максименков, В. В., Токранов, А. М. Пищевые взаимоотношения рыб в эстуарии реки Большая (Западная Камчатка). 2. Биотопические особенности питания и пищевые взаимоотношения // Вопр. ихтиологии. – 2000. – Т. 40, № 1. – С. 31–42.

Маркевич, Г. Н., Панфилова, П. Н. Современное состояние и многолетние изменения ихтиофауны эстуария реки Камчатка // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. – 2014. – вып. 32. – С. 21–34.

Мартынова, В. В. Влияния колебаний солености на рост, энергетику и рыбоводные качества молоди рыб: дис. ... канд. биол. наук. – Саранск: Мордов. гос. ун-т им. Н. П. Огарева, 2003. – 127 с.

Марченко, С. Л. Жизненные стратегии тихоокеанских лососей. Сообщение 1. Разнообразие жизненных форм // Изв. ТИНРО. – 2023. – Т. 203, вып. 4. – С. 770–786.

Марченко, С. Л. Становление пресноводной ихтиофауны материкового побережья Охотского моря // Рыбохозяйственная наука. История, современность, перспективы: Матер. Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 110-летию создания ГосНИОРХ им. Л. С. Берга. – 2024. – С. 374–378.

Материалы, обосновывающие прогнозируемый объем вылова тихоокеанских лососей во внутренних водах Российской Федерации и в территориальном море Российской Федерации на Дальнем Востоке России в 2024 году. – М.: ВНИРО, 2024. – 445 с.

Матишов, Г. Г., Болтачев, А. Р., Степаньян, О. В., Старцев, А. В., Карпова, Е. П., Статкевич, С. В., Аблязов, Э. Р., Прищепа, Р. Е. Современное таксономическое разнообразие и пространственное распределение сообществ рыб и высших ракообразных экотона эстуарной зоны реки Дон // Наука юга России. – 2017. – Т. 13, № 1. – С. 84–101.

Матишов, Г. Г., Гаргопа, Ю. М., Бердников, С. В., Дженюк, С. Л. Закономерности экосистемных процессов в Азовском море. – М.: Наука, 2006. – 304 с.

Матковский, А. К. Рыбы Обской и Тазовской губы Карского моря // Экология рыб Обь-Иртышского бассейна. – М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2006. – С. 311–325.

Матюшин, В. М. Изменения литоральной ихтиофауны Авачинской губы как показатель степени антропогенного воздействия / Рациональное использование ресурсов Камчатки, прилегающих морей и развитие производительных сил до 2010 г.: Матер. V Регион. науч.-практ. конф. – Петропавловск-Камчатский: ДВО АН СССР, 1989. – Т. 1. – С. 58–59.

Матюшин, В. М. К ихтиофауне литорали Восточной Камчатки // Биол. моря. – 1982. – № 4. – С. 60–62.

Мелекесцев, И. В. Основные этапы формирования современного рельефа Курило-Камчатской области // Камчатка, Курильские и Командорские острова. История развития рельефа Сибири и Дальнего Востока. – М.: Наука, 1974. – С. 337–344.

Мельник, Н. А. Эндемичные гольцы (*Salvelinus*, Salmonidae) бассейна реки Камчатки (морфология, экология и происхождение): дис. ... канд. биол. наук. – М.: ИПЭЭ РАН, 2021. – 173 с.

Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. – М.: Наука, 1974. – 254 с.

Мешкова, М. Г., Смирнов, Б. П. Ихтиофауна озера Большой Виллой // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Матер. IV науч. конф. – Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2003. – С. 71–76.

Микодина, Е. В. К вопросу об ареале и численности сахалинского осетра в связи с выбором мест для вселения заводской молоди / Аквакультура осетровых рыб: достижения и перспективы развития: Матер. докл. IV Междунар. науч.-практ. конф. – М.: ВНИРО, 2006. – С. 205–208.

Микодина, Е. В. Осетровые как редкие рыбы Камчатки // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Матер. XXIV Междунар. конф. (8–9 ноября 2023 г.). – Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2023. – С. 152–155.

Микодина, Е. В., Хрисанфов, В. Е., Пресняков, А. В., Новосадов, Г. А., Млынар, Е. В. Морфология, распространение и видовой статус осетров *Acipenser mikadoi* Hilgendorf, 1892 и *Acipenser medirostris* Ayres, 1854 в территориальных водах Дальнего Востока РФ // Рыбное хоз-во. – 2012. – № 4. – С. 74–77.

Микулин, А. Е. Зоогеография рыб: Учеб. пособие. – М.: ВНИРО, 2003. – 436 с.

Милованкин, П. Г. Биоценотические комплексы озер и эстуариев южного и центрального Приморья // Самар. науч. вестн. – 2019. – Т. 8. – № 3 (28). – С. 52–59.

Милованкин, П. Г. Рыбы, крабы и креветки озёр и эстуариев южного и центрального Приморья: состав и структура, особенности распределения: Дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток: ДВО РАН, 2020. – 187 с.

Мина, М. В. Микроэволюция рыб. Эволюционные аспекты фенетического разнообразия. – М.: Наука, 1986. – 207 с.

Михайлов, В. Н. Гидрология устьев рек. – М.: МГУ, 1998. – 176 с.

Михайлов, В. Н. Устья рек России и сопредельных стран: прошлое, настоящее и будущее. – М.: ГЕОС, 1997. – 413 с.

Михайлов, В. Н., Горин, С. Л. Новые определения, районирование и типизация устьевых областей рек и их частей – эстуариев // Водн. ресурсы. – 2012. – Т. 39, № 3. – С. 243–257.

Михайлов, В. Н., Горин, С. Л., Михайлова, М. В. Новый подход к определению и типизации эстуариев // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 5: География. – 2009. – № 5. – С. 3–11.

Михайлов, В. Н., Михайлова, М. В., Магрицкий, Д. М. Основы гидрологии устьев рек: Учеб. пособие. – М.: Триумф, 2018. – 314 с.

Многолетние данные о режиме и ресурсах поверхностных вод суши. Т. I. РСФСР. вып. 18. Бассейны рек Камчатской области. – Л.: Гидрометеиздат, 1987. – 385 с.

Моисеев, П. А. Биологические ресурсы Мирового океана. – М., 1989. – 368 с.

Моисеев, Р. С., Ширков, Э. И., Егина, Л. В., Ширкова, Е. Э., Дьяков, М. Ю. Сохранение численности и биологического разнообразия камчатских популяций лососей: социально-экономические аспекты // Тр. Камчат. фил-ла Тихоокеан. ин-та геогр. ДВО РАН. – Петропавловск-Камчатский: Камчат. печатный двор, 2003. – вып. 4. – С. 97–119.

Мороз, В. В., Богданов, К. Т. Атлас приливов Берингова, Охотского, Японского и Восточно-Китайского морей. – Владивосток: Тихоок. океанологич. ин-т им. В. И. Ильичева ДВО РАН, 2007.

Морской энциклопедический справочник. В 2 т. Т. 2 / Под ред. Н. Н. Исанина. – Л.: Судостроение, 1987. – 520 с.

Мухаметова, О. Н. Ихтиопланктон лагунных озёр юго-восточной части о. Сахалин: Дис. ... канд. биол. наук. – Южно-Сахалинск: СахНИРО, 2008. – 23 с.

Мэгарран, Э. Экологическое разнообразие и его измерение. – М.: Мир, 1992. – 161 с.

Мягих, К. А. Акклиматизация и промысел серебряного карася *Carassius auratus gibelio* во внутренних водоемах Камчатки / Современное состояние и методы изучения экосистем внутренних водоемов: Сб. матер. Всерос. науч. конф., посвящ. 100-летию со дня рожд. И. И. Куренкова (Петропавловск-Камчатский, 7–9 октября 2015 г.). – Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2015. – С. 213–218.

На Камчатке развивается проект альтернативного рыбоводства [Электронный ресурс] // Новости сайта «FISHNET.RU» за 24.04.2025. – Источник сообщения: Телеграм-канал «Рыбак Камчатки». – URL: https://t.me/rybak_kamchatky/5574

Нагорнов, А. А., Коваленко, М. Н. Техника и организация промысла тихоокеанских лососей в водах Камчатки // Лососевые рыбы: биология, воспроизводство, промысел: матер. Всерос. науч.-практ. конф. (Мурманск, 23–24 марта 2023 г.). – 2023. – С. 293–299.

Нагорнов, А. А., Коваленко, М. Н., Адамов, А. А. Современное состояние ставного неводного лова тихоокеанских лососей на Камчатке // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. – 2016. – вып. 40. – С. 32–41.

Назаркин, М. В. Миоценовые рыбы из агиевской свиты острова Сахалин: фауна, систематика и происхождение: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – СПб., 2000. – 22 с.

Назаркин, М. В. Новые ископаемые рыбы Дальнего Востока России и их палеобиогеографическое значение // Биологич. проблемы Севера: матер. междунар. научн. конф., посвященной 300-летию РАН (Магадан, 7–11 октября 2024 г.). – М.: Знание-М, 2024. – С. 188–189.

Назаркин, М. В. Новый бычок-рогатка (Pisces: Cottidae) из миоцена острова Сахалин, Россия // Палеонтол. журн. – 2017. – вып. 1. – С. 73–82.

Назаркин, М. В. Пресноводные рыбы из позднечетвертичных отложений побережья Восточно-Сибирского моря // Вопр. ихтиологии. – 1992. – Т. 32, вып. 5. – С. 48–56.

Назаркин, М. В., Воскобойникова, О. С. Новый ископаемый род и вид волосозубых рыб и положение семейства Trichodontidae в отряде Perciformes // Вопр. ихтиологии. – 2000. – Т. 40, № 6. – С. 725–742.

Науменко, А. Т., Лобков, Е. Г., Никаноров, А. П. Кроноцкий заповедник. – М.: Агропромиздат, 1986. – 192 с.

Науменко, Е. А. Мойва // Состояние биол. ресурсов Северо-Западной Пацифики. – Петропавловск-Камчатский, 2003. – С. 58–62.

Науменко, Н. И. Биология и промысел морских сельдей Дальнего Востока. – Петропавловск-Камчатский: Камчат. печатный двор, 2001. – 330 с.

Наумов, А. Д., Оленев, А. В. Зоологические экскурсии на Белом море: Пособие для летней учебной практики по зоологии беспозвоночных. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1981. – 176 с.

Наумов, С. Л., Дуглас, В. К., Ветошкевич, А. Д., Черепанова, М. В. Строение и развитие шельфовой зоны залива Карагинского в четвертичное время // Вопр. стратиграфии и палеогеографии Дальнего Востока. – Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. – С. 25–38.

Наумова, Т. Н. Распределение мойвы *Mallotus villosus catervarius* в восточной части Охотского моря в весенний период 2000–2019 гг. // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. – 2021. – вып. 60. – С. 43–52.

Национальный атлас почв Российской Федерации. – М.: Изд. Астель (Фак. почвоведения МГУ им. Ломоносова), 2011. – 632 с.

Национальный атлас России. Т. 2: Природа. Экология / Под ред. В. М. Котлякова. – М.: ПКО «Картография», 2007. – 496 с.

Национальный атлас России. Т. 3: Население. Экономика / Под ред. В. М. Котлякова. – М.: ПКО «Картография», 2012. – 496 с.

Нельсон, Д. С. Рыбы мировой фауны. – М.: Книж. дом Либроком, 2009. – 880 с.

Несис, К. А. Зоогеография Мирового океана: сравнение зональности пелагиали и регионального членения шельфа (по головоногим моллюскам) // Морская биогеография: предмет, методы, принципы районирования. – М.: Наука, 1982. – С. 114–134.

Нешатаев, В. Ю., Чернягина, О. А., Нешатаева, В. Ю., Кораблев, А. П., Кузьмина, Е. Ю. Флора и растительность проектируемого лососевого заказника «Утхолок» (Западная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Докл. VIII Междунар. науч. конф. – Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2008. – С. 141–166.

Нешатаева, В. Ю. Ботанико-географические закономерности растительного покрова материковой части Камчатского края // Биологич. проблемы Севера: матер. междунар. научн. конф., посвященной 300-летию РАН (Магадан, 7–11 октября 2024 г.). – М.: Знание-М, 2024. – С. 192–194.

Нешатаева, В. Ю. Растительность полуострова Камчатка. – М.: Изд-во науч. изданий КМК, 2009. – 537 с.

Нешатаева, В. Ю. Растительный покров полуострова Камчатка и его геоботаническое районирование // Тр. Карельского науч. центра РАН. – 2011. – № 1. – С. 3–22.

Никифоров, С. Н. Ихтиофауна пресных вод Сахалина и ее формирование: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток: ИБМ ДВО РАН, 2001. – 25 с.

Никольский, Г. В. О проблеме вида и видообразования. – М.: Знание, 1972. – 48 с.

Никольский, Г. В. Структура вида и закономерности изменчивости рыб. – М.: Пищевая пром-сть, 1980. – 184 с.

Никольский, Г. В. Теория динамики стада рыб. – М.: Пищ. пром-сть, 1974б. – 447 с.

Никольский, Г. В. Частная ихтиология. – М.: Советская наука, 1950. – 436 с.

Никольский, Г. В. Экология рыб. – 3-е изд., доп. – М.: Высш. школа, 1974а. – 367 с.

Новиков, Н. П., Соколовский, А. С., Соколовская, Т. Г., Яковлев, Ю. М. Рыбы Приморья. – Владивосток: Дальрыбвтуз, 2002. – 552 с.

Новикова, О. В. Биология и промысел озёрной формы тихоокеанской наваги *Eleginus gracilis* юго-восточной Камчатки // Вопр. рыболовства. – 2023. – Т. 24, № 1. – С. 71–85.

Новикова, О. В. Тихоокеанская навага *Eleginus gracilis* (Til.) в составе ихтиоценов прикамчатских вод и северных Курильских островов и ее трофические связи // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. – 2021. – вып. 62. – С. 38–70.

Новикова, О. В., Ракитина, М. В., Метленков, А. В., Черноиванова, Л. А., Немченко, А. Ю. Промысловые ресурсы тихоокеанской наваги *Eleginus gracilis* российских вод дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. – 2023. – Т. 203. – С. 745–769.

Новицкая, Л. И., Талимаа, В. Н., Лебедев, О. А. Бесчелюстные и рыбы в экосистемах девонских лагун Сибири и русской платформы // Проблемы экологии фауны и флоры древних бассейнов. К I Междунар. конгрессу по палеоэкологии: Тр. ПИН АН СССР. – М.: Наука, 1983. – Т. 194. – С. 86–97.

Обручева, О. П. Панцирные девонские рыбы птиктодонтиды // Закономерности исторического развития ископаемых организмов (конодонты, фораминиферы, растения, девонские рыбы) / Под ред. В. В. Маннера, В. В. Друщина. – М.: Изд-во МГУ, Геол. ф-т, 1981. – С. 155–167.

Обручева, О. П. Панцирные рыбы девона СССР (коккостейды и динихтииды). – М.: Изд-во МГУ, 1962. – 189 с.

Одум, Ю. Основы экологии. – М.: Мир, 1975. – 741 с.

Одум, Ю. Экология. В 2-х т. – М.: Мир, 1986. – Т. 1. – 328 с.; Т. 2. – 376 с.

Опасные русловые процессы и среда обитания лососевых рыб на Камчатке / Под ред. С. Р. Чалова, В. Н. Лемана, А. С. Чаловой. – М.: ВНИРО, 2014. – 240 с.

Орлов, А. М., Байталюк, А. А., Пеленев, Д. В. Особенности распределения и размерный состав тихоокеанской миноги *Lethenteron camtschaticum* в Северной Пацифике // Океанология. – 2014. – Т. 54, № 2. – С. 200–215.

Осадчиев, А. А. Речные плюмы. – М.: Научный мир, 2021. – 284 с.

Осинов, А. А. Лососевые рыбы (Salmonidae): происхождение, эволюция, филогения, систематика, охрана: дис... докт. биол. наук в виде науч. докл. – М.: МГУ, 2004. – 48 с.

Осинов, А. Г., Лебедев, В. С. Лососевые рыбы (Salmonidae, Salmoniformes): Положение в надотряде Protacanthopterygii, основные этапы эволюционной истории, молекулярные датировки // Вопр. ихтиологии. – 2004. – Т. 44. – С. 738–765.

Основы палеонтологии. Бесчелюстные, рыбы. Справочник для палеонтологов и геологов СССР (в 15-и т.) / Под ред. Д. В. Обручева. – М.: Наука, 1964. – 522 с.

Остроумов, А. Г. Нерестовое значение рек и озер Камчатской области и Корякского автономного округа (восточное побережье): Отчет о НИР КамчатНИРО. №6298. Гос. рег. №01880073029. – Петропавловск-Камчатский, 1998. – 140 с.

Остроумов, А. Г. Нерестовое значение рек и озер Камчатской области и Корякского автономного округа (западное побережье): Отчет о НИР КамчатНИРО. №6472. Гос. рег. №01980008756. – Петропавловск-Камчатский, 1999. – 122 с.

Остроумов, А. Г. Нерестовый фонд лососей Камчатской области: Отчет о НИР КамчатНИРО. №7025. Гос. рег. №01880073029. – Петропавловск-Камчатский, 1995. – 92 с.

Остроумов, А. Г. Нерестовый фонд лососей рек западной Камчатки (от р. Удовы до р. Квачины): Отчет о НИР КамчатНИРО. Гос. рег. №01880073029. – Петропавловск-Камчатский, 1991. – 72 с.

Остроумов, А. Г. Пресноводные рыбы Камчатки // Рыбоводство и рыболовство. – 1962. – № 3. – С. 23–25.

Отчет о результатах обследования лососевых рек п-ова Камчатка в 1950 году (реки Ича, Кихчик, Андриановка, Кимитина, Китильгина и др.). – Петропавловск-Камчатский: ГАКО, 1950. – № 210.1.440. – 106 с.

Отчет о рыбохозяйственном обследовании р. Ичи (западное побережье Камчатки, 1986 г.). – Петропавловск-Камчатский: ГАКО, 1987. – № 210.2.1571. – 73 с.

Отчет экспедиции Главрыбвода по обследованию р. Кихчик и р. Воровской в 1949 году. – Петропавловск-Камчатский: ГАКО, 1949. – № 210.1.435. – 265 с.

Отчет экспедиции Камчатгосрыбвода по рыбохозяйственному обследованию рек: Хайлюля (Карагинский р-н), Кахтаны (Тигильский р-н) и р. Сайчик (Соболевский р-н) в 1976 году. – Петропавловск-Камчатский: ГАКО, 1976. – № 210.2.1001. – 185 с.

Отчет экспедиции Камчатгосрыбвода по рыбохозяйственному обследованию реки Дранки в 1960 году. – Петропавловск-Камчатский: ГАКО, 1960б. – № 210.2.538. – 116 с.

Отчет экспедиции Камчатгосрыбвода по рыбохозяйственному обследованию рр. Макарьевки и Каюм в 1960 году. – Петропавловск-Камчатский: ГАКО, 1960а. – № 210.1.533. – 94 с.

Отчет экспедиции Камчатрыбвода по рыбохозяйственному обследованию р. Брюмки и Удовой в 1972 г. – Петропавловск-Камчатский: Камчатрыбвод, 1972б. – ГАКО № 210.2.745. – 180 с.

Отчет экспедиции Камчатрыбвода по рыбохозяйственному обследованию р. Вывенка в 1959 г. – Петропавловск-Камчатский: Камчатрыбвод, 1959. – ГАКО № 210.1.505. – 125 с.

Отчет экспедиции Камчатрыбвода по рыбохозяйственному обследованию р. Колпаковой (Соболевский р-н) и р. Сопочной (Тигильский р-н) в 1970 г. – Петропавловск-Камчатский: Камчатрыбвод, 1970б. – ГАКО № 210.2.668. – 219 с.

Отчет экспедиции Камчатрыбвода по рыбохозяйственному обследованию рек Анапки и Валаовой (Карагинский р-н) и р. Култушной (Олюторский р-н) в 1966 г. – Петропавловск-Камчатский: Отдел Гидрометфонда Камчатского УГМС, 1967. – Инв. № 173. – 144 с.

Отчет экспедиции Камчатрыбвода по рыбохозяйственному обследованию рек Белоголовой и Морошечной (Тигильский р-н) в 1968 г. – Петропавловск-Камчатский: Камчатрыбвод, 1969. – Отдел Гидрометфонда Камчатского УГМС. Инв. № 181 (27.03.2001). – 166 с.

Отчет экспедиции Камчатрыбвода по рыбохозяйственному обследованию рек Белой, Кичиги, Тымлат в 1973 г. – Петропавловск-Камчатский: Камчатрыбвод, 1973. – ГАКО № 210.2.780. – 110 с.

Отчет экспедиции Камчатрыбвода по рыбохозяйственному обследованию рек Кинкиль и Лесная (Тигильский р-н) в 1971 г. – Петропавловск-Камчатский: Камчатрыбвод, 1972а. – ГАКО № 210.2.704. – 180 с.

Отчет экспедиции Камчатрыбвода по рыбохозяйственному обследованию рек Коль (Соболевский р-н) и Аманина (Тигильский р-н) в 1978 г. – Петропавловск-Камчатский: Камчатрыбвод, 1978. – ГАКО № 210.2.1098. – 109 с.

Отчет экспедиции Камчатрыбвода по рыбохозяйственному обследованию рек Опала, Голыгина и Кошегочек (Усть-Большерецкий р-н) в 1967 г. – Петропавловск-Камчатский: Камчатрыбвод, 1968. – Отдел Гидрометфонда Камчатского УГМС. Инв. № 182 (27.03.2001). – 109 с.

Отчет экспедиции Камчатрыбвода по рыбохозяйственному обследованию рек Таловки, Рекинники (Пенжинский р-н) и Кехты (Соболевский р-н) в 1979 г. – Петропавловск-Камчатский: Камчатрыбвод, 1980. – ГАКО № 210.2.1237. – 99 с.

Отчет экспедиции Камчатрыбвода по рыбохозяйственному обследованию р. Апуки (Олюторский р-н) в 1969 г. – Петропавловск-Камчатский: Камчатрыбвод, 1970а. – Инв. № 180. – 147 с.

Отчет экспедиции Камчатрыбвода по рыбохозяйственному обследованию р. Воямполки (Тигильский р-н) в 1974 г. – Петропавловск-Камчатский: Камчатрыбвод, 1974. – Отдел Гидрометфонда Камчатского УГМС. Инв. № 185 (27.03.2001). – 65 с.

Отчет экспедиции Камчатрыбвода по рыбохозяйственному обследованию р. Маламваям в 1983 г. – Петропавловск-Камчатский: Камчатрыбвод, 1984. – ГАКО № 210.2.1330. – 210 с.

Отчет экспедиции по обследованию нерестилищ р. Хайлюли за 1954 г. (Кн. I). – Петропавловск-Камчатский: Камчатрыбвод, 1954а. – ГАКО № 210.1.470. – 91 с.

Отчет экспедиции по обследованию нерестилищ рек Уки и Начики за 1954 г. (Кн. II). – Петропавловск-Камчатский: Камчатрыбвод, 1954б. – ГАКО № 210.1.471. – 121 с.

Отчет экспедиции по обследованию нерестовых рек Камчатки за 1955 г. (Кн. I. Р. Панкара). – Петропавловск-Камчатский: Камчатгосрыбвод, 1955а. – ГАКО № 210.1.479. – 97 с.

Отчет экспедиции по обследованию нерестовых рек Камчатки за 1955 г. (Кн. II. Р. Пымта). – Петропавловск-Камчатский: Камчатгосрыбвод, 1955б. – ГАКО № 210.1.480. – 56 с.

Отчет экспедиции по обследованию нерестовых рек Камчатки за 1955 г. (Кн. III. Р. Карага). – Петропавловск-Камчатский: Камчатгосрыбвод, 1955в. – ГАКО № 210.1.481. – 105 с.

Отчет экспедиции по обследованию нерестовых рек Камчатки за 1955 г. (Кн. VI. Р. Авача). – Петропавловск-Камчатский: Камчатгосрыбвод, 1955г. – ГАКО № 210.1.482. – 69 с.

Отчет экспедиции по рыбохозяйственному обследованию р. Пахачи в 1964 г. – Петропавловск-Камчатский: Камчатрыбвод, 1964. – ГАКО № 210.2.329. – 130 с.

Отчет экспедиции по рыбохозяйственному обследованию р. Тигиль в 1981 г. – Петропавловск-Камчатский: Камчатрыбвод, 1981. – ГАКО № 210.2.329. – 128 с.

Оценка состояния запаса и обоснование прогнозируемого объема вылова тихоокеанских лососей р. *Oncorhynchus* в Камчатском крае на 2021 г. – Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2020. – 312 с.

Ошурков В.В. Изучение структуры и распределения сообществ гидробионтов на шельфе Восточной Камчатки и в сопредельных водах. – Отчет о науч.-иссл. работе Лаборатории гидробиологии Камчатского отдела Института биологии моря ДВНЦ АН РАН. Петропавловск-Камчатский: Отдел Гидрометфонда Камчатского УГМС, 1986. – Инв. № 906. – 183 с.

Ошурков, В. В. Сукцессии и динамика эпибентосных сообществ верхней сублиторали бо-реальных вод. – Владивосток: Дальнаука, 2000. – 206 с.

Павлов, Д. С. Подходы к охране редких и исчезающих рыб // Вопр. ихтиологии. – 1992. – Т. 32, вып. 5. – С. 3–19.

Павлов, Д. С., Кириллов, П. И., Кириллова, Е. А., Кузищин, К. В., Груздева, М. А., Кучеря-вый, А. В., Пичугин, М. Ю. Состояние биоразнообразия лососевых рыб, рыбообразных и среды их обитания в бассейне реки Утхолок. – М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2016. – 197 с.

Павлов, Д. С., Кириллова, Е. А., Кириллов, П. И., Нездолий, В. К. Покатная миграция, по-ведение и распределение молоди рыб в низовьях реки Озерной (Юго-Западная Камчатка) // Изв. РАН. Сер. биол. – 2015. – № 1. – С. 52–62.

Павлов, Д. С., Савваитова, К. А. Внутривидовая структура у рыб. Анадромия и резидент-ность у лососевых рыб (Salmonidae) / Актуальные проблемы современной ихтиологии. – М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2010. – С. 33–61.

Павлов, Д. С., Савваитова, К. А., Кузищин, К. В., Букварева, Е. Н., Веричева, П. Е., Звя-гинцев, В. Б., Максимов, С. В., Ожеро, З. Стратегия сохранения камчатской микижи. – М.: ИПЭЭ РАН, 2007. – 32 с.

Павлов, Д. С., Савваитова, К. А., Кузищин, К. В., Груздева, М. А., Мальцев, А. Ю., Стэн-форд, Д. А. Разнообразие жизненных стратегий и структура популяций камчатской микижи *Parasalmo mykiss* (Walb.) в экосистемах малых лососевых рек разного типа // Вопр. ихтиологии. – 2008. – Т. 48, № 1. – С. 42–49.

Павлов, Д. С., Савваитова, К. А., Кузищин, К. В., Груздева, М. А., Павлов, С. Д., Медни-ков, Б. М., Максимов, С. В. Тихоокеанские благородные лососи и форели Азии. – М.: Научный мир, 2001. – 200 с.

Павлов, Д. С., Савваитова, К. А., Кузищин, К. В., Груздева, М. А., Стэнфорд, Д. А. Состоя-ние и мониторинг биоразнообразия лососевых рыб и среды их обитания на Камчатке (на примере территории заказника «Река Коль»). – М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2009. – 156 с.

Павлов, Д. С., Стриганова, Б. Р., Букварева, Е. Н., Дгебуадзе, Ю. Ю. Сохранение биологического разнообразия как условие устойчивого развития. – М.: Тип. ЛЕВКО, Ин-т устойчивого развития, Центр экологической политики России, 2009. – 84 с.

Панин, К. И. О нахождении дальневосточной сардины-иваси *Sardinops sagax melanosticta* (Temm. et Schl.) в водах Восточной Камчатки // Докл. АН СССР. – 1936. – Т. 3, № 1. – С. 41–44.

Парин, Н. В., Евсеенко, С. А., Васильева, Е. Д. Рыбы морей России: аннотированный каталог. – М.: Тов-во науч. знаний КМК, 2014. – 733 с.

Паттерсон, К. Задачи и методы в биогеографии // Биосфера: эволюция, пространство, время. Биогеографические очерки. – М.: Прогресс, 1988. – С. 12–35.

Паули, В. Л. К биоценологии солоноватых вод. (Проблема минимума видов солоноватых вод) // Тр. Севастопольской биол. станции. – 1954. – Т. VIII. – М.; Л.: Изд. АН СССР. – С. 147–156.

Певзнер, М. М. Голоценовый вулканизм Срединного хребта Камчатки. – М.: ГЕОС, 2015. – 252 с.

Песенко, Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. – М.: Наука, 1982. – 287 с.

Петров, К. М. Биогеография: учеб. для вузов. – М.: Академ. просп., 2020. – 400 с.

Петров, О. М. Геологическая история Берингова пролива в позднем кайнозое // Берингия в кайнозое. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976. – С. 28–32.

Пильганчук, О. А., Шпигальская, Н. Ю., Денисенко, А. Д., Савенков, В. В. Генетическая дифференциация нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792) бассейна р. Камчатки // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. – 2019. – вып. 53. – С. 41–56.

Пичугин, М. Ю. Морфологические и биологические особенности двух видов девятииглых колюшек рода *Pungitius* (Gasterosteiformes) из водоемов Западной Камчатки // Вопр. ихтиологии. – 2014. – Т. 54, № 1. – С. 9–24.

Пичугин, М. Ю., Павлов, Д. С., Савваитова, К. А. Жизненный цикл и структура популяций трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (сем. Gasterosteidae) в реках Северо-Западной Камчатки (на примере реки Утхолок) // Вопр. ихтиологии. – 2008. – Т. 48, № 2. – С. 211–220.

Плехов, С. П. Донные фитоценозы лагуны Семячик (Кроноцкий залив, Юго-Восточная Камчатка) // Биология моря. – 1999. – Т. 25, № 2. – С. 155–158.

Подлесный, А. В. Принципиальное отличие проходных костистых рыб от непроходных // Вопр. ихтиологии. – 1968. – Т. 8, вып. 2 (49). – С. 211–215.

Поезжалова-Чегодаева, Е. А. Систематика и биология бельдюг рода *Zoarces* (Zoaridae) северной части Охотского моря: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Петропавловск-Камчатский, 2011. – 26 с.

Полонский, В. Ф., Лупачев, Ю. В., Скриптунов, Н. А. Гидролого-морфологические процессы в устьях рек и методы их расчета (прогноза). – СПб.: Гидрометеиздат, 1992. – 383 с.

Полутов, И. А. Морские промысловые рыбы Камчатки. – М.: Рыбное хозяйство, 1960. – 33 с.

Полутов, И. А., Лагунов, И. И., Никулин, П. Г., Вереин, В. Д., Дроздов, В. Г. Промысловые рыбы Камчатки. – Петропавловск-Камчатский: Дальневост. кн. изд-во, 1966. – 126 с.

Пономарев, С. А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб прибрежных экосистем Кандакшского залива Белого моря: дис. ... канд. биол. наук. – М., 2004. – 157 с.

Попов, А. М. О фауне Авачинской губы и ее распределении по биоценозам // Докл. АН СССР. – 1935. – Т. 4 (9), № 8–9 (77). – С. 353–356.

Попов, А. М. Промысловые ресурсы Камчатки и их эксплуатация // Природа. – 1934. – № 9. – С. 66–68.

Постановление Правительства Камчатского края от 28.12.2023 № 701-П. Об утверждении государственной программы Камчатского края «Развитие внутреннего и въездного туризма в Камчатском крае». – 2023. – URL: <https://mintur.kamgov.ru/files/66417c81268758.34467961.pdf>

Постановление Правительства Камчатского края от 30.10.2023 № 541-П. Об утверждении стратегии социально-экономического развития Камчатского края до 2035 года. – 2023. – URL: <https://docs.cntd.ru/document/406915132?marker=64U0IK>

Походина, М. А., Травина, Т. Н., Свириденко, В. Д., Русанова, В. А. Межгодовая изменчивость содержания в воде р. Большой (Камчатка) биогенных элементов (фосфор и азот) в зависимости от гидрологических условий, а также состава и количества заходящих в реку тихоокеанских лососей // Матер. Всерос. научн. конф. «Водные биологические ресурсы России: состояние, мониторинг, управление». – Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2017. – С. 229–236.

Правдин, И. Ф. Руководство по изучению рыб. – М.: Пищ. пром-сть, 1966. – 376 с.

Привольнев, Т. И. Влияние солености воды на водный обмен пресноводных рыб // Обмен веществ и биохимия рыб. – М.: Наука, 1967. – С. 232–237.

Программа комплексных исследований тихоокеанских лососей по закрепленным сферам деятельности ФБГНУ «КамчатНИРО» на 2019–2023 годы. – Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2019. – 47 с.

Прозоров, А. А. Экономический обзор Охотско-Камчатского края. – СПб., 1902. – 388 с.

Промысловые рыбы России / под ред. О. Ф. Гриценко, А. Н. Котляра, Б. Н. Котенева. – М.: ВНИРО, 2006. – 1280 с.

Промысловые рыбы СССР (Атлас цветных рисунков) / ред. Л. С. Берг, А. С. Богданов, Н. И. Кожин, Т. С. Расс. – М.: ВНИРО, Пищепромиздат, 1949. – 231 с.

Разумовский, В. И. Отчет по обследованию острова Карагинский для возможного промышленного развития островного хозяйства. АКО. – Петропавловск-Камчатский: ГАКО № 544.1.115, 1928. – 102 с.

- Расс, Т. С. Распространение промысловых рыб в Охотском море // Тр. ИО АН СССР. – 1955. – Т. 14. – С. 9–11.
- Реймерс, Н. Ф. Природопользование. Словарь-справочник. – М.: Мысль, 1990. – 639 с.
- Ресурсы поверхностных вод СССР. – Л.: Гидрометеиздат, 1973. – Т. 20: Камчатка. – 368 с.
- Решетников, Ю. С. Разнообразие рыб России // Исслед. по ихтиологии и смежным дисциплинам на внутренних водоемах в начале XXI века (к 80-летию профессора Л. А. Кудерского). – СПб.: ГосНИОРХ, Тов-во научн. изд. КМК, 2007. – С. 180–190.
- Решетников, Ю. С. Экология и систематика сиговых рыб. – М.: Наука, 1980. – 300 с.
- Решетников, Ю. С., Богданов, В. Д. Особенности воспроизводства сиговых рыб // Вопр. ихтиологии. – 2011. – Т. 51, № 4. – С. 502–525.
- Розенберг, Г. С., Рянский, Ф. Н. Теоретическая и прикладная экология: Учеб. пособ. – Нижневартовск: Изд-во Нижневарт. пед. ин-та, 2005. – 292 с.
- Романенко, Ф. А. Рельеф и рыхлые отложения нижнего течения реки Пенжины и прилегающей части Пенжинской губы // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. – 2015. – вып. 37. – С. 7–20.
- Романов, В. И. Ихтиофауна России в системе рыб мировой фауны: учеб. пособие. – Томск: Изд. Дом ТГУ, 2014. – 410 с.
- Ростов, И. Д., Юрасов, Г. И., Рудых, Н. И., Мороз, В. В., Дмитриева, Е. В., Ростов, В. И., Набиуллин, А. А., Храпченков, Ф. Ф., Бунин, В. М. Атлас по океанографии Берингова, Охотского и Японского морей. – Владивосток: ТОИ ДВО РАН, 2001. – 106 с.
- Руководство по гидрологическим исследованиям в прибрежной зоне морей и в устьях рек при инженерных изысканиях. – М.: Гидрометеиздат, 1972. – 393 с.
- Руководство по гидрологической практике. – 2011. – Т. 1. Гидрология: от измерений до гидрологической информации. – ВМО № 168. – 6-е изд. – 514 с.
- Руководство по гидрологической практике. – 2012. – Т. 2. Управление водными ресурсами и практика применения гидрологических методов. – ВМО № 168. – 6-е изд. – 324 с.
- Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях. – М.: АН СССР, 1961. – 262 с.
- Рыболовные участки: время провести границу [Электронный ресурс]. – Новости сайта «Рыбак Камчатки», 09.04.2025. – URL: <https://rybak-kamchatky.ru/news/2676.html>
- Савваитова, К. А. Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). – М.: Агропромиздат, 1989. – 224 с.
- Савваитова, К. А. К систематике гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae) из бассейна Восточно-Сибирского моря // Науч. докл. высш. школы. Сер. биол. науки. – 1961. – вып. 2. – С. 37–41.

Салменкова, Е. А. Внутривидовое генетическое разнообразие и его изменения под влиянием антропогенных воздействий // Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб: матер. 5-го Всерос. совещ. – СПб.: Изд-во ГосНИОРХ, 1994. – С. 167–168.

Салменкова, Е. А. Механизмы хоминга лососевых рыб // Успехи современной биологии. – 2016. – Т. 136, № 6. – С. 593–607.

Самойлов, И. В. Устья рек. – М.: Географгиз, 1952. – 526 с.

Самойлова, Г. С., Шапиро, М. Н., Соловьев, А. В., Горячко, М. Д., Пучков, П. И., Лебединцев, А. И., Пташинский, А. В., Горячко, М. Д., Прокинова, А. Н. Камчатский край // Большая российская энциклопедия. – 2016. – URL: text/2039707.

Сарычев, Г. А. Путешествие флота капитана Сарычева по Северовосточной части Сибири, Ледовитому морю и Восточному океану, в продолжение осьми лет, при Географической и Астрономической морской Экспедиции, бывшей под начальством флота капитана Биллингса с 1785 по 1793 год: в 2 ч. – СПб.: Шнора, 1802. – 410 с.

Сарычев, П. Д., Сарычева, Л. П. Ихтиофауна Семячинского лимана (Восточная Камчатка) / Биологические ресурсы шельфа, их рациональное использование и охрана: Тез. докл. II Регион. конф. молодых ученых и специалистов Дальнего Востока. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1983а. – С. 65.

Сарычев, П. Д., Сарычева, Л. П. Неритический планктон прилежащего к Семячикскому лиману участка Кроноцкого залива (Восточная Камчатка) / Биологические ресурсы шельфа, их рациональное использование и охрана: Тез. докл. II Регион. конф. молодых ученых и специалистов Дальнего Востока. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1983б. – С. 65–66.

Сарычев, П. Д., Сарычева, Л. П. Сообщества Семячикского лимана (Восточная Камчатка) // Биология шельфовых зон Мирового океана. – Владивосток: ДВНН АН СССР, 1982. – Ч. 1. – С. 63–64.

Саускан, В. И. Промысловые пресноводные и проходные рыбы России: учебное пособие для вузов. – СПб.: Лань, 2020. – 276 с.

Саушкина, Д. Я. Ихтиопланктон Авачинской губы в 2014–2017 гг. // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. – 2019. – вып. 55. – С. 126–137.

Сафронов, С. Г. К вопросу исследования Авачинской губы как нагульного водоема тихоокеанских лососей / Сб. науч. статей по экологии и охране окружающей среды Авачинской бухты. – Петропавловск-Камчатский: Токио, 1998. – С. 71–77.

Сафронов, С. Г. О межгодовой и многолетней изменчивости планктонного сообщества в северной части Карагинского залива / Биологические ресурсы Камчатского шельфа, их рациональное использование и охрана: Тез. докл. науч.-практ. конф. (Петропавловск-Камчатский, 15–16 октября 1987 г.). – 1987. – С. 113–115.

Сафронов, С. Г. Особенности сезонных изменений биомассы планктона в восточной части Охотского моря / Исслед. биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа: Сб. науч. тр. – Петропавловск-Камчатский: КоТИНРО, 1991. – вып. 1, ч. 2. – С. 188–199.

Сафронов, С. Н., Никитин, В. Д., Лабай, В. С., Заварзина, Н. К. Круглоротые и рыбы пресных и олигогалинных вод острова Сахалин / под ред. Н. В. Колпакова. – Владивосток: АО «ИПК Дальпресс», СахНИРО, 2024. – 342 с.

Сафронов, С. Н., Ольховая, Л. В., Белинская, А. А. Морфо-экологическая характеристика сахалинского подкаменщика *Cottus amblystomopsis* рек бассейна залива Анива (о. Сахалин) / Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: матер. XI Междунар. конф. (24–25 ноября 2010 г.). – Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2010. – С. 350–354.

Сафьянов, Г. А. Геоморфология морских берегов. – М.: МГУ, 1996. – 400 с.

Сафьянов, Г. А. Эстуарии. – М.: Мысль, 1987. – 190 с.

Световидов, А. Н. Сельдевые (Clupeidae): Фауна СССР. Рыбы. – М.; Л.: АН СССР, 1952. – Т. II, вып. 1, № 48. – 331 с.

Световидов, А. Н. Трескообразные: Фауна СССР. Рыбы. – М.; Л.: АН СССР, 1948. – Т. IX, вып. 4. – 221 с.

Семенов, В. Н. Классификация морских бассейнов Бореально-Арктической зоны: экологический подход. – Апатиты: Кольский филиал АН СССР, 1988б. – 26 с.

Семенов, В. Н. Систематика и экология морских бассейнов Севера на разных этапах изоляции. – Апатиты: Кольский филиал АН СССР, 1988а. – 45 с.

Семко, Р. С. Отчет о поездке на Малое Саранное озеро в апреле 1936 г. – Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, ГАКО № 480.3.99, 1936. – 7 с.

Сиделева, В. Г., Гото, А. Видовой статус и переописание трех видов группы *Cottus poecilopus* (Cottidae) Евразии // Вопр. ихтиологии. – 2009. – Т. 49, № 5. – С. 617–631.

Сиделева, В. Г., Гото, А. Новый вид подкаменщика *Cottus kolyomensis* sp. nova (Scorpaeniformes: Cottidae) из рек Колымского края // Вопр. ихтиологии. – 2012. – Т. 52, № 3. – С. 288–294.

Сидоров, Б. И., Тяптиргянов, М. М. Пресноводные рыбы, земноводные и пресмыкающиеся Якутии: справочник-определитель. – Якутск: Бичик, 2004. – 64 с.

Синяков, С. А. Дрифтерный лов тихоокеанских лососей в исключительной экономической зоне Российской Федерации: биологические, экономические и нормативно-правовые аспекты // Рыб. хоз-во. – 2008. – № 1. – С. 19–24.

Слюнин, Н. В. Охотско-Камчатский край (естественно-историческое описание): в 2-х т. – СПб., 1900. – 690 с.

Сметанин, А. Н. Гидрохимический фон лососевых рек Камчатки. – Петропавловск-Камчатский: Мин-во охр. окружающей среды и природных ресурсов Камч. края, 1993. – 25 с.

Сметанин, А. Н. Формирование и структура биоты природных экосистем Камчатки. – М.: Инфра-М, 2022. – 183 с.

Сметанин, А. Н. Функциональная структура биоты в природных экосистемах Камчатки: дис. ... докт. биол. наук. – М.: Российский гос. аграрный заочный ун-т, 2011. – 316 с.

Сметанин, А. Н., Демидов, Н. Т. Возникновение Камчатки и ее природа. – Ростов н/Д: Донской изд. дом, 2007. – 408 с.

Смирнов, Н. А. К вопросу о делении рыб на биологические группы // Вести рыбопромышл. – 1912. – Т. XXVII, № 6–7. – С. 35–42.

Смирнов, Н. А. Несколько замечаний об анадромии рыб // Русск. гидробиол. журн. – 1924. – Т. III, № 6–7. – С. 54–58.

Солдатов, В. К., Линдберг, Г. У. Обзор рыб дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. – 1930. – Т. 5. – 576 с.

Соломина, О. Н. Горное оледенение Северной Евразии в голоцене. – М.: Научн. мир, 1999. – 272 с.

Сорокин, В. С. Экологические ряды организмов во франских бассейнах главного девонского поля / В кн.: Проблемы экологии фауны и флоры древних бассейнов. К I Международному конгрессу по палеоэкологии // Тр. ПИН АН СССР. – М.: Наука, 1983. – Т. 194. – С. 74–86.

Состояние морских экосистем, находящихся под влиянием речного стока реки Амур. – Владивосток: Дальнаука, 2009. – 240 с.

Состояние морских экосистем, находящихся под влиянием речного стока. – Владивосток: Дальнаука, 2005. – 261 с.

Состояние промысловых ресурсов Дальневосточного рыбохозяйственного бассейна (материалы к прогнозу общего допустимого вылова гидробионтов на 2021 г.). – Владивосток: ТИНРО, 2020. – 176 с.

Социально-экономический профиль Камчатского края – 2020 / под ред. Е. Б. Веприковой, Р. В. Гулидова. – Хабаровск: ФАНУ «Востокгосплан», 2021. – 51 с.

Спасский, Н. Н. Характеристика состояния озера Калыгир (В. Камчатка) в связи с замором рыбы, имеющим место в озере в зиму 1938–39 года: отчет о работах на озере летом 1939 г. – Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 1940. – Инв. № 182. – 27 с.

Справочные материалы по дрейфтерному лову тихоокеанских лососей / под ред. О. Ф. Гриценко. – М.: ВНИРО, 2010. – 196 с.

Столяров, А. П. Структурно-функциональная организация эстуарных экосистем Белого моря: дис. ... канд. биол. наук. – М., 2011. – 399 с.

Столяров, А. П. Эстуарные экосистемы Белого моря. – Владимир: Калейдоскоп, 2017. – 360 с.

Строганов, А. Н. Треска от плиоцена до современности: генезис и специфика процессов формообразования. – М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2020. – 230 с.

Строганов, А. Н., Пономарева, М. В., Пономарева, Е. В., Жукова, К. А., Малютина, А. М. О влиянии тектонических взаимодействий на макро- и микроэволюционные процессы у морских рыб // Тез. докл. 13-й съезд ГБО при РАН (Архангельск, 16–20 сентября 2024 г.). – Архангельск: КИРА, 2024. – С. 104–105.

Сычевская, Е. К. Отряд *Gasterosteiformes* / В кн.: Ископаемые костистые рыбы СССР // Тр. ПИН АН СССР. – М.: Наука, 1980. – Т. 178. – С. 83–84.

Сычевская, Е. К. Пресноводная палеогеновая ихтиофауна СССР и Монголии // Тр. ПИН АН СССР. – М.: Наука, 1986. – вып. 29. – 157 с.

Сычевская, Е. К., Гречина, И. И. Ископаемые колюшки рода *Gasterosteus* из неогеновых отложений Дальнего Востока // Палеонт. журн. – 1981. – вып. 1. – С. 95–104.

Таранец, А. Я. Краткий определитель рыб советского Дальнего Востока и прилежащих вод // Изв. ТИНРО. – 1937. – Т. XI. – С. 5–50.

Тарасян, К. К., Шулежко, Т. С., Удовик, Д. А. и др. Применение метода фотоидентификации для изучения летних скоплений белухи (*Delphinapterus leucas*) в эстуариях рек Западной Камчатки // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. – 2013. – вып. 28. – С. 41–49.

Телеш, И. В., Науменко, Е. Н., Алимов, А. Ф. Достижения и перспективы изучения эстуарных экосистем: итоги международного симпозиума ESCA–42 (Estuarine and Coastal Science Association–42) // Биол. внутр. вод. – 2009. – № 4. – С. 3–7.

Терентьев, Д. А., Михалютин, Е. А., Матвеев, А. А. Современное состояние запасов, многолетняя динамика распределения и размерной структуры массовых промысловых видов рыб на шельфе западного побережья Камчатки в летний период // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. – 2013. – вып. 30. – С. 5–27.

Тиллер, И. В. Биология и динамика численности проходной мальмы *Salvelinus malma* (Walbaum) Камчатки. – Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2017. – 96 с.

Токранов, А. М. Биоразнообразие литоральных рыб прикамчатских вод // Биологическое разнообразие: изучение, сохранение, восстановление, рациональное использование: матер. II Междунар. науч.-практ. конф. (Керчь, 27–30 мая 2020 г.). – Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2020а. – С. 476–479.

Токранов, А. М. Ихтиологические и рыбохозяйственные исследования в прибрежных водах и внутренних водоемах Камчатки в XVIII–XX веках: аннот. библиогр. указ. – Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2004а. – 740 с.

Токранов, А. М. Ихтиофауна литорали прикамчатских вод и сопредельной северо-западной части Берингова моря // Вестн. КамчатГТУ. – 2011. – вып. 53. – С. 66–80.

Токранов, А. М. Ихтиофауна литорали прикамчатских вод и сопредельной северо-западной части Берингова моря // Вестн. КамчатГТУ. – 2020б. – вып. 53. – С. 66–80.

Токранов, А. М. Мигранты в дальневосточных морях России // Тр. ВНИРО. – 2015. – Т. 156. – С. 146–159.

Токранов, А. М. Находки осетровых рыб (Acipenseridae) в водоемах Камчатки в конце XX – начале XXI веков // Вопр. ихтиологии. – 2016. – Т. 56, № 3. – С. 371–376.

Токранов, А. М. Нахождение сибирского усатого гольца *Barbatula toni* (Balitoridae) на Камчатке // Вопр. ихтиологии. – 2001. – Т. 41, № 2. – С. 268–269.

Токранов, А. М. О «бесчешуйном звере» и других обитателях камчатских вод. – Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2004б. – 152 с.

Токранов, А. М. Особенности биологии донных и придонных рыб различных семейств в прикамчатских водах: автореф. дис. ... докт. биол. наук. – Петропавловск-Камчатский: Камчат. фил-л Тихоокеан. ин-та геогр., 2009. – 84 с.

Токранов, А. М. Проблемы сохранения биоразнообразия водных экосистем Камчатки // Матер. междунар. науч. конф. «Регионы нового освоения: современное состояние природных комплексов и их охрана» (Хабаровск, 5–7 октября 2021 г.). – Хабаровск: ИВЭП ДВО РАН, 2021. – С. 91–95.

Токранов, А. М. Распределение и некоторые черты биологии восточной бельдюги *Zoarces elongatus* (Zoaridae) в прикамчатских водах Охотского моря // Вопр. ихтиологии. – 2005. – Т. 45, № 1. – С. 62–69.

Токранов, А. М. Распространение и некоторые черты биологии сибирского усатого гольца *Barbatula toni* (Balitoridae) в бассейне р. Камчатки // Вопр. ихтиологии. – 2006. – Т. 46, № 6. – С. 760–765.

Токранов, А. М. Сиговые рыбы Камчатки: итоги изучения и проблемы сохранения // Матер. XXIX Крашенинниковских чтений. – Петропавловск-Камчатский: Камч. краевая науч. библика им. С. П. Крашенинникова, 2012. – С. 255–258.

Токранов, А. М. Состав сообщества рыб эстуария р. Большая (Западная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. – 1994. – Т. 34, № 1. – С. 5–12.

Токранов, А. М. Становление популяции сибирского усатого гольца *Barbatula toni* (Balitoridae) в бассейне р. Камчатки // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: матер. V Междунар. конф. (22–24 ноября 2004 г.). – Петропавловск-Камчатский: Камчат-пресс, 2004. – С. 88–91.

Токранов, А. М. Чужеродные виды гидробионтов в фауне Камчатки // Экология Камчатки и устойчивое развитие региона: матер. 1-й Всерос. науч.-практ. конф. (Петропавловск-Камчатский, 22–23 октября 2012 г.). – Петропавловск-Камчатский: КамГУ им. Витуса Беринга, 2013. – С. 114–124.

Токранов, А. М., Бугаев, В. Ф. Где крупнее лососи? (справочное пособие). – Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2011. – 72 с.

Токранов, А. М., Бугаев, В. Ф. Сообщество рыб приустьевой зоны р. Камчатка // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: сб. матер. II науч. конф. – Петропавловск-Камчатский: Камчат, 2001. – С. 97–98.

Токранов, А. М., Винников, А. В., Федоров, В. В., Шейко, Б. А. Рыбы прибрежных вод Северо-Западной Камчатки // Ресурсы традиционного природопользования народов Севера и Дальнего Востока России. – Петропавловск-Камчатский: Камчат, 1996. – С. 81–82.

Токранов, А. М., Липнягов, С. В., Ким, О. О. Подкаменщик рода *Cottus* Linnaeus (Cottidae) из бассейна р. Ука (Северо-Восток Камчатки) // Чтения памяти В. Я. Леванидова. – 2019. – вып. 8. – С. 166–174.

Токранов, А. М., Максименков, В. В. Функциональная структура сообщества рыб эстуария р. Большой (Западная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. – 1994. – Т. 34, № 1. – С. 5–12.

Токранов, А. М., Мурашева, М. Ю. Изменение ихтиофауны Авачинской губы (Юго-Восточная Камчатка) в результате антропогенного воздействия и трансформации прибрежных ландшафтов // Трешниковские чтения–2018: Современная географ. картина мира и технологии географ. образования: матер. Всерос. науч.-практ. конф. – Ульяновск: УлГПУ им. И. Н. Ульянова, 2018. – С. 207–208.

Токранов, А. М., Мурашева, М. Ю. Ихтиофауна литорали Авачинской губы (Юго-Восточная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: матер. XVIII Междунар. науч. конф. – Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2017. – С. 292–297.

Токранов, А. М., Мурашева, М. Ю. Ихтиофауна литорали Авачинской губы (Юго-Восточная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. – 2018а. – Т. 58, № 4. – С. 422–427.

Токранов, А. М., Мурашева, М. Ю. Состав литоральной ихтиофауны северо-восточной части Авачинской губы (Юго-Восточная Камчатка) в 2014–2021 гг. // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: матер. XXII Междунар. науч. конф. – Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2021. – С. 168–172.

Токранов, А. М., Орлов, А. М. Теплолюбивые и восточнотихоокеанские мигранты в ихтиофауне тихоокеанских вод Северных Курильских островов и Камчатки в XX–XXI веках // Рос. журн. биол. инвазий. – 2015. – № 3. – С. 50–70.

Токранов, А. М., Орлов, А. М., Шейко, Б. А. Промысловые рыбы материкового склона прикамчатских вод. – Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2005. – 52 с.

Токранов, А. М., Транбенкова, А. Г., Шейко, Б. А. Современный состав ихтиофауны Авачинской губы // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: матер. регион. науч. конф. – Петропавловск-Камчатский: Камч. печатный двор, 2000. – С. 141–143.

Токранов, А. М., Шейко, Б. А. Изучение ихтиофауны Авачинской бухты в XX в. // Изучение и освоение Камчатки в XX веке: матер. XIX Крашенинниковских чтений. – Петропавловск-Камчатский: Камч. обл. науч. б-ка, 2002. – С. 117–121.

Токранов, А. М., Шейко, Б. А. Современный состав ихтиофауны Авачинской губы (Юго-Восточная Камчатка) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. – 2015. – вып. 36. – С. 48–54.

Толстяк, Т. И. Ихтиофауна Халактырского озера // Отчет о НИР КоТИНРО. – Рег. № 3189. – Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 1974. – 32 с.

Транбенкова, А. Г. Изменение ихтиофауны Авачинской губы как следствие антропогенного воздействия // Экологические проблемы Северной Пацифики: матер. студ. экол. конф. – Петропавловск-Камчатский, 1999. – С. 100–103.

Трофимов, И. К. О распределении сельди озер Нерпичье, Калыгирь и Виллой в море и в лагунах // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: докл. IV научн. конф. – Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2004б. – С. 125–140.

Трофимов, И. К. Озерная форма сельди: ее происхождение и распространение // Изв. ТИНРО. – 2005. – Т. 142. – С. 64–81.

Трофимов, И. К. Озерные сельди Камчатки: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток: ТИНРО-Центр, 2004а. – 24 с.

Трофимов, И. К. Промысел сельди *Clupea pallasii* озер Нерпичье, Калыгирь и Виллой (Восточная Камчатка) // Изв. ТИНРО. – 2006. – Т. 147. – С. 75–80.

Трофимов, И. К., Коваль, М. В., Тепнин, О. Б., Золотов, А. О. О распределении сеголетков сельди *Clupea pallasii* в Камчатском заливе // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. – 2009. – вып. 14. – С. 47–52.

Трофимов, И. К., Наumenко, Н. И. Некоторые аспекты биологии тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* озер Нерпичье и Калыгирь (Восточная Камчатка) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. – 2000. – вып. 5. – С. 12–18.

Тупоногов, В. Н., Кодолов, Л. С. Полевой определитель промысловых и массовых видов рыб дальневосточных морей России. – Владивосток: Русский Остров, 2014. – 336 с.

Упрямов, В. Е. Разработка рыбоводно-биологического обоснования возможности проведения горно-эксплуатационных работ по добыче золота из россыпей в бассейне р. Пенжины Камчатской области. – Петропавловск-Камчатский: Архив КамчатНИРО, 1991. – Инв. № 5356. – 17 с.

Упрямов, В. Е. Разработка рыбоводно-биологического обоснования возможности проведения горно-эксплуатационных работ по добыче золота из россыпей р. Белая (бассейн р. Пенжины) Камчатской области. – Петропавловск-Камчатский: Архив КамчатНИРО, 1992. – Инв. № 5437. – 33 с.

Фадеев, Н. С. Справочник по биологии и промыслу рыб северной части Тихого океана. – Владивосток: ТИНРО-Центр, 2005. – 366 с.

Файман, П. А. Сезонная изменчивость циркуляции вод Охотского моря, рассчитанная на основе стационарной модели океана // Вестн. ДВО РАН. – 2015. – № 6. – С. 21–28.

Федорец, Ю. В. Ихтиофауна различных биотопов прибрежного мелководья и эстуариев рек залива Петра Великого // Изв. Самарского науч. центра РАН. – 2014. – Т. 16, № 1 (4). – С. 1180–1184.

Федоров, В. В. Ихтиофауна Берингова моря и некоторые аспекты ее происхождения и формирования // Изв. ТИНРО. – 1973. – Т. 87. – С. 3–41.

Федоров, В. В., Парин, Н. В. Пелагические и бентопелагические рыбы тихоокеанских вод России. – М.: ВНИРО, 1998. – 156 с.

Федоров, В. В., Черешнев, И. А., Назаркин, М. В., Шестаков, А. В., Волобуев, В. В. Каталог морских и пресноводных рыб северной части Охотского моря. – Владивосток: Дальнаука, 2003. – 204 с.

Флора и фауна острова Матуа (средние Курильские острова): атлас-определитель. – Т. 1. Море. – Череповец: ООО «Интрон», 2020. – 496 с.

Френкель, С. Э. Зоопланктон пелагиали эстуарных водоемов реки Камчатки в 2009–2011 годах // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. – 2013. – вып. 31. – С. 74–88.

Хен, Г. В. Сезонная и межгодовая изменчивость вод Берингова моря и ее влияние на распределение и численность гидробионтов: дис. ... канд. геогр. наук. – Владивосток: ТИНРО, 1988. – 160 с.

Хлебович, В. В. К биологической типологии эстуариев Советского Союза // Тр. ЗИН АН СССР. – 1986. – Т. 141. – С. 5–16.

Хлебович, В. В. К физиологии эвригалинности: критическая соленость внешней и внутренней среды / Вопр. гидробиологии. – М.: Наука, 1965. – Т. 1. – С. 440–441.

Хлебович, В. В. Критическая соленость биологических процессов. – Л.: Наука, 1974. – 235 с.

Хлебович, В. В. Критическая соленость и хорогалиникум: современный анализ понятий // Тр. ЗИН АН СССР. – 1989. – Т. 196. – С. 5–11.

Хлебович, В. В. Особенности состава водной фауны в зависимости от солености среды // Журн. общ. биол. – 1962. – Т. 23, № 2. – С. 90–97.

Хлебович, В. В., Иванов, В. В. Эстуарные экосистемы и их место в устьевых природных комплексах Арктики (на примере устьевой области Енисея) // Успехи совр. биол. – 2018. – Т. 138, № 2. – С. 218–224.

Хотинский, Н. А. Голоцен Северной Евразии. – М.: Наука, 1977. – 200 с.

Храпченков, Ф. Ф. Структура Камчатского течения и его особенности // Метеорология и гидрология. – 2000. – № 3. – С. 70–77.

Царик, В. В., Мушегов, А. Н., Гаврилов, А. И., Ломовцев, В. М., Иванов, П. С., Ларин, В. К. Отчет экспедиции Камчатрыбвода по рыбохозяйственному обследованию рек Пенжина (Тигильского района) и Сайчик (Соболевского района) в 1975 г. – Петропавловск-Камчатский: Отдел Гидрометфонда Камчатского УГМС, 1975. – Инв. № 186. – 122 с.

Чебанова, В. В. Бентос лососевых рыб Камчатки: автореф. дис. ... докт. биол. наук. – М.: ВНИРО, 2008. – 49 с.

Чебанова, В. В. Динамика распределения и обилия макрозообентоса в озерной системе Нерпичье-Култучное (эстуарий р. Камчатки) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. – 2013. – вып. 31. – С. 89–97.

Чебанова, В. В. Кормовая база молоди лососей в бассейнах рек Большая и Паратунка (Камчатка) // Тр. ВНИРО. – 2002. – Т. 141. – С. 229–239.

Челноков, Ф. Г. Ихтиологическое обследование водоемов в районе Аметистового месторождения в 1989 г. и предварительная оценка возможного ущерба рыбному хозяйству от его детальной разведки / Отчет о НИР. – Петропавловск-Камчатский: Архив КамчатНИРО, 1990. – Инв. № 5288. – 57 с.

Челноков, Ф. Г. Результаты ихтиологических исследований, выполненных КоТИНРО в районе Аметистового месторождения Камчатской области в 1989–1991 годах. – Петропавловск-Камчатский: Архив КамчатНИРО, 1992. – Инв. № 5432. – 87 с.

Челноков, Ф. Г., Упрямов, В. Е., Введенская, Т. Л. Предварительные данные о составе ихтиофауны и биологии рыб в водоемах района Аметистового месторождения и заключение о возможности проведения его детальной разведки в связи с интересами рыбного хозяйства / Отчет о НИР. – Петропавловск-Камчатский: Архив КамчатНИРО, 1991. – Инв. № 5360. – 90 с.

Чередников, С. Ю., Власенко, Е. С., Жердев, Н. А., Кузнецова, И. Д., Лукьянов, С. В. Лимитирующие факторы абиотической среды и биологические особенности важнейших промысловых мигрантов Азовского моря // Водн. биоресурсы и среда обитания. – 2020. – Т. 3, № 1. – С. 27–41.

Черешнев И.А. 1996б. Аннотированный список рыбообразных и рыб пресных вод Арктики и сопредельных территорий // Вопр. ихтиологии. Т. 36. вып. 5. С. 597–608.

Черешнев И.А. 1998. Биогеография пресноводных рыб Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука. 130 с.

Черешнев И.А. 2003. Новые данные по морфологии и биологии малоизученных бычков-подкаменщиков о-ва Кунашир // Чтения, посвящ. памяти В.Я. Леванидова. Владивосток : Дальнаука. вып. 2. С. 368–376.

Черешнев И.А. 2008. Пресноводные рыбы Чукотки. Магадан: СВНЦ ДВО РАН. 324 с.

Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. 2002. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука. 496 с.

Черешнев И.А., Поезжалова-Чегодаева Е.А. 2011. Систематика и биология бельдюг рода *Zoarces* (Zoaridae, Pisces) северной части Охотского моря. Магадан: СВНЦ ДВО РАН. 184 с.

Черешнев И.А., Шестаков А.В., Скопец М.Б. 2001а. Определитель пресноводных рыб Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука. 128 с.

Черешнев И.А., Шестаков А.В., Скопец М.Б., Коротаев Ю.А., Макоедов А.Н. 2001б. Пресноводные рыбы Анадырского бассейна. Владивосток: Дальнаука. 336 с.

Черешнев, И. А. Биологическое разнообразие пресноводной ихтиофауны Северо-Востока России. – Владивосток: Дальнаука, 1996а. – 197 с.

Черешнев, И. А. Зоогеографическое районирование приберингийских территорий на основании распространения пресноводных рыб // Биогеография Берингийского сектора Субарктики: матер. X всесоюз. симпоз. «Биол. проблемы Севера» (Магадан, 1983 г.). – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986б. – С. 100–121.

Черешнев, И. А. Пресноводные рыбы Северо-Востока Азии: фауна, систематика, история расселения: дис. ... докт. биол. наук в виде научн. докл. – Владивосток: ИБМ ДВО РАН, 1992а. – 75 с.

Черешнев, И. А. Происхождение пресноводной ихтиофауны районов Берингии // Биогеография Берингийского сектора Субарктики: матер. X всесоюз. симпоз. «Биол. проблемы Севера» (Магадан, 1983 г.). – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986а. – С. 122–145.

Черешнев, И. А. Редкие, эндемичные и нуждающиеся в охране пресноводные рыбы Северо-Востока Азии // Вопр. ихтиологии. – 1992б. – Т. 32, вып. 4. – С. 18–29.

Черешнев, И. А. Систематическое положение и таксономический статус налима Восточной Сибири // Биологические проблемы Севера: тез. докл. X Всесоюз. симп.: в 3 ч. Ч. 2. Животный мир. – Магадан: ИБПС ДВНЦ АН СССР, 1983. – С. 296–297.

Черешнев, И. А. Состав ихтиофауны и особенности распространения пресноводных рыб в водоемах Северо-Востока СССР // Вопр. ихтиологии. – 1990. – Т. 30, вып. 5. – С. 836–844.

Чернавин В.В. 1921. Происхождение брачного наряда у лососей // Журн. Петроград. агроном. ин-та. №3–4. 171 с.

Чернов Ю.И. 1991. Биологическое разнообразие: сущность и проблемы // Успехи современной биологии. Т 111. вып. 4. С. 499–507.

Чернова Н.В., Назаркин М.В. 2016. Новый для фауны Охотского моря вид липаровых рыб – липарис Палласа *Liparis callyodon* (Liparidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 56, № 5. С. 508–512.

Чернявский В.И. 1981. Циркуляционные системы Охотского моря // Изв. ТИНРО. Т. 105. С. 13–19.

Чернягина О. А., Якубов В.В. 2004. Материалы к флоре Северо-Западной Камчатки // Тр. Камч. филиала ТИГ ДВО РАН. Петропавловск-Камчатский: Камч. печатный двор. Кн. изд-во. С. 345–380.

Четвергов А.В., Архандеев М.В., Ильинский Е.Н. 2003. Состав, распределение и состояние запасов донных рыб у Западной Камчатки в 2000 г. // Тр. КФ ТИГ ДВО РАН. вып. 4. С. 227–256.

Шатило, И. В., Леман, В. Н. Любительское и спортивное рыболовство на Камчатке: современное состояние, проблемы и подходы к их решению, перспективы развития. – Петропавловск-Камчатский: Проект Программы развития ООН, 2008. – 80 с.

Шевляков, Е. А. Структура и динамика нелегального берегового промысла тихоокеанских лососей в Камчатском регионе в современный период // Рыб. хоз-во. – 2013. – № 2. – С. 58–64.

Шевляков, Е. А., Золотухин, С. Ф., Бугаев, А. В., Винников, А. В., Шевляков, В. А., Травин, С. А. Определитель основных источников травмирования тихоокеанских лососей. – М.: ВНИРО, 2006. – 79 с.

Шевляков, Е. А., Маслов, А. В. Реки, определяющие воспроизводство тихоокеанских лососей на Камчатке, как реперы для оценки заполнения нерестового фонда // Изв. ТИНРО. – 2011. – Т. 164. – С. 114–139.

Шедько, С. В. Список круглоротых и рыб пресных вод побережья Приморья // Чтения памяти В. Я. Леванидова. – Владивосток: Дальнаука, 2001. – вып. 1. – С. 229–249.

Шедько, С. В., Мирошниченко, И. Л., Немкова, Г. А. Филогения лососевых рыб (Salmoniformes: Salmonidae) и ее молекулярная датировка: анализ ядерного гена RAG1 // Генетика. – 2012. – Т. 48, № 5. – С. 676–680.

Шейко, Б. А., Федоров, В. В. Класс Cephalaspidomorphi – Миноги. Класс Chondrichthyes – Хрящевые рыбы. Класс Holocerphali – Цельноголовые. Класс Osteichthyes – Костные рыбы / Каталог позвоночных животных Камчатки и сопредельных морских акваторий. – Петропавловск-Камчатский: Камч. печатный двор, 2000. – С. 7–69.

Шестаков, А. В. Особенности биологии двух симпатричных видов сига – сига-востряка *Coregonus anaulorum* и сига-пыжьяна *C. lavaretus pidschian* (Coregonidae) р. Анадырь // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: матер. XIX Междунар. конф. – Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2018. – С. 392–395.

Шкаберда, О. А., Василевская, Л. Н. Оценка изменений температуры воздуха на Камчатке за последние 60 лет // Вестник ДВО РАН. – 2013. – № 3. – С. 69–77.

Шкаберда, О. Л. Современные тенденции изменения климата Камчатки: дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток: ДВФУ, 2014. – 235 с.

Шмидт, П. Ю. Рыбы восточных морей Российской империи. – СПб.: Рус. имп. геогр. общ., 1904. – 466 с.

Шмидт, П. Ю. Рыбы Охотского моря. – М.: АН СССР, 1950. – 370 с.

Шмидт, П. Ю. Рыбы Тихого океана (очерк современных теорий и воззрений на распространение и развитие фауны рыб Тихого океана). – М.: Пищепромиздат, 1948. – 124 с.

Шубников, Д. А. Прибрежно-эстуарное сообщество рыб северной части Индийского океана и экологические связи ее компонентов // Вопр. ихтиологии. – 1977. – Т. 17, вып. 5 (106). – С. 824–842.

Шубников, Д. А. Типы миграционных циклов проходных и полупроходных рыб // Вопр. ихтиологии. – 1976. – Т. 16, вып. 4 (99). – С. 587–591.

Шуваева, Ю. Э., Чернягина, О. А. Материалы по флоре водных и прибрежно-водных местообитаний в окрестностях биостанции «Река Коль» / Матер. по биоразнообразию бассейна реки Коль (Западная Камчатка): моногр. – Петропавловск-Камчатский: КамчатГТУ, Камчатпресс, 2016. – С. 20–43.

Шулежко, Т. С., Горин, С. Л., Коваль, М. В., Соловьев, Б. А., Глазов, Д. М., Рожнов, В. В. Распределение белухи *Delphinapterus leucas* (Pallas, 1776) в эстуариях рек Западной Камчатки и факторы, его определяющие // Биология моря. – 2018. – Т. 44, № 4. – С. 228–235.

Шулежко, Т. С., Тарасян, К. К., Казанский, Ф. В., Иванов, Д. И., Глазов, Д. М., Рожнов, В. В. Численность, поведение и половозрастная структура белух в эстуарии рек Хайрюзовой и Белоголовой (Северо-Западная Камчатка) / Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: тез. докл. XII Междунар. науч. конф., посвящ. 300-летию со дня рождения С. П. Крашенинникова. – Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2011. – С. 198–202.

Шунтов, В. П. Биология дальневосточных морей России: монография: в 3 т. – Владивосток: ТИНРО, 2022. – 1365 с.

Шунтов, В. П. О комплексной программе (подпрограмме) исследований тихоокеанских лососей в Дальневосточном бассейне в 2018–2022 гг. // Бюл. изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. – Владивосток: ТИНРО-Центр, 2017. – № 12. – С. 169–191.

Шунтов, В. П. Опыт тотальной количественной оценки ихтио-теутоценозов дальневосточных морей российских вод // Бюл. изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. – Владивосток: ТИНРО-Центр, 2012. – № 7. – С. 84–90.

Шунтов, В. П., Темных, О. С. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах. – Владивосток: ТИНРО-Центр, 2008. – Т. 1. – 479 с.

Шунтов, В. П., Темных, О. С. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах. – Владивосток: ТИНРО-Центр, 2011. – Т. 2. – 473 с.

Экологические рыбохозяйственные исследования в Вислинском заливе Балтийского моря: сб. науч. тр. – Калининград: АтлантНИРО, 1992. – 199 с.

Экология промысловых видов рыб Баренцева моря: коллективная монография. – Апатиты: КНЦ РАН, 2001. – 461 с.

Экосистема Карского моря – новые данные экспедиционных исследований: матер. науч. конф. (Москва, 27–29 мая 2015 г.). – М.: АПР, 2015. – 320 с.

Экосистема эстуария реки Невы: биологическое разнообразие и экологические проблемы. – М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2008. – 477 с.

Эстуарий // Большая российская энциклопедия / гл. ред. Ю. С. Осипов. – М.: Большая российская энциклопедия, 2017. – Т. 35. – С. 481.

Якубов, В. В. Растения Камчатки: полевой атлас. – М., 2007. – 257 с.

Якубов, В. В., Чернягина, О. А. Каталог флоры Камчатки (сосудистые растения). – Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2004. – 165 с.

Яржомбек, А. А., Козлов, А. В. Экология рыб. – Калуга: Эйдос, 2010. – 146 с.

Abell, R., Thieme, M. L., Revenga, C., Bryer, M., Kottelat, M., Bogutskaya, N., et al. Freshwater ecoregions of the world: a new map of biogeographic units for freshwater biodiversity conservation // *BioScience*. – 2008. – Vol. 58, Issue 5. – P. 403–414.

Able, K. A reexamination of fish estuarine dependence: evidence for connectivity between estuarine and ocean habitats // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* – 2005. – Vol. 64. – P. 5–17.

Able, K., Fahay, M. Ecology of estuarine fishes: temperate waters of the Western North Atlantic. – Baltimore: The Johns Hopkins Univ. Press, 2010. – 566 p.

Able, K., Fahay, M. The first year in the life of estuarine fishes in the Middle Atlantic Bight. – New Brunswick: Rutgers Univ. Press, 1998. – 342 p.

Able, K., Simenstad, C. A., Strydom, N. A., Bradley, M., Sheaves, M. Habitat use and connectivity / In: *Fish and Fisheries in Estuaries: A Global Perspective* (2nd ed.). – UK: Wiley-Blackwell, 2022. – P. 188–254.

Ahlberg, P. E., Clack, J. A. A firm step from water to land // *Nature*. – 2006. – Vol. 440. – P. 747–749.

Alaska arctic marine fish ecology catalog / eds. Thorsteinson, L. K., Love, M. S. – U.S. Geological Survey, Scientific Investigations Report 2016–5038 (OCS Study, BOEM 2016–048). – 2016. – 768 p.

Albouy, C., Guilhaumon, F., Araujo, M. B., et al. Combining projected changes in species richness and composition reveals climate change impacts on coastal Mediterranean fish assemblages // *Global Change Biology*. – 2012. – Vol. 18. – P. 2995–3003.

Alexandrou, M. A., Swartz, B. A., Matzke, N. J., Oakley, T. H. Genome duplication and multiple evolutionary origins of complex migratory behavior in Salmonidae // *Mol. Phylogenet. Evol.* – 2013. – Vol. 69. – P. 514–523.

- Anderson, M. E. Studies on the Zoarcidae (Teleostei: Perciformes) of the Southern Hemisphere. 2. Two new genera and two new species from temperate South America // *Proc. Calif. Acad. Sci.* – 1988. – Vol. 45. – P. 267–276.
- Andrén, E., Klimaschewski, A., Self, A. E., Amour, N. St., Andreev, A. A., Bennett, K. D., Conley, D. J., Edwards, T. W. D., Solovieva, N., Hammarlund, D. Holocene climate and environmental change in north-eastern Kamchatka (Russian Far East), inferred from a multi-proxy study of lake sediments // *Global Planet. Change.* – 2015. – Vol. 134. – P. 41–54.
- Atlas of Pacific Salmon. – Portland, Oregon: State of Salmon; Dynagraphics, 2005. – 150 p.
- Attrill, M. J., Rundle, S. D. Ecotone or ecocline: ecological boundaries in estuaries // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* – 2002. – Vol. 55. – P. 929–936.
- Bailey, R. M. Pisces (zoology) / In: *Encyclopedia of Science and Technology* (3rd ed.). – Vol. 10. – New York: McGraw-Hill Publ., 1971. – P. 281–282.
- Bamber, R. N., Henderson, P. A. Pre-adaptive plasticity in atherinids and the estuarine seat of teleost evolution // *J. Fish Biol.* – 1988. – Vol. 33. – P. 17–23.
- Bănărescu, P. Zoogeography of fresh waters. Vol. 3: Distribution and dispersal of freshwater animals in Africa, Pacific areas and South America. – Wiesbaden: GmbH, 1995. – 1617 p.
- Barber, F. G., Murty, T. S. Perennial sea ice: speculation concerning physical and biological consequences / In: *Polar Oceans*. ed. M. J. Dunbar. – Montreal: Arctic Institute of North America, 1977. – P. 257–268.
- Barletta, M., Lima, A. Systematic review of fish ecology and anthropogenic impacts in South American estuaries: setting priorities for ecosystem conservation // *Front. Mar. Sci.* – 2019. – Vol. 6, Art. 237. – P. 1–29.
- Barnes, R. S. K. Estuarine biology // *The Institute of Biology's Studies in Biology.* – No. 49. – London: Edward Arnold, 1974. – 76 p.
- Barnes, R. S. K. What, if anything, is a brackish water fauna? // *Trans. R. Soc. Edinb., Earth Sci.* – 1989. – Vol. 80. – P. 235–240.
- Barr, I. D. East Siberian Palaeoglacier Atlas (ESPA). – 2014. – URL: <https://sites.google.com/site/esi-berian-palaeoglacieratlas/>
- Barr, I. D., Solomina, O. Reprint of “Pleistocene and Holocene glacier fluctuations upon the Kamchatka Peninsula” // *Global Planet. Change.* – 2015. – Vol. 134. – P. 155–165.
- Barry, R. G. The present climate of the Arctic Ocean and possible past and future states / In: *The Arctic seas: climatology, oceanography, geology, and biology* / ed. Y. Herman. – New York: Van Nostrand Reinhold, 1989. – P. 1–46.
- Basset, A., Barbone, E., Elliott, M., Li, Bai-Lian, Jørgensen, S. E., Lucena-Moya, P., Pardo, I., Mouillot, D. A unifying approach to understanding transitional waters: fundamental properties emerging from ecotone ecosystems // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* – 2013. – Vol. 132. – P. 5–16.

- Bate, G. C., Nunes, M., Escott, B., Mnikathi, A., Craigie, J. Micro-estuary – a new estuary type recognised for South African conditions // Trans. R. Soc. South Afr. – 2017. – Vol. 72. – P. 85–92.
- Batker, D., de la Torre, I., Costanza, R., Swedeen, P., Day, J. W., Boumans, R., Bagstad, K. Gaining ground: wetlands, hurricanes and the economy: the value of restoring the Mississippi River Delta // E.L.R. – 2010. – Vol. 40. – P. 11106–11110.
- Beadle, L. C. Physiological problems for animal life in estuaries / In: The Estuarine Environment. – London: Applied Science Publ., 1972. – P. 51–60.
- Beheregaray, L. B., Sunnucks, P., Briscoe, D. A. A rapid fish radiation associated with the last sea-level changes in southern Brazil: the silverside *Odontesthes perugiae* complex // Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. – 2002. – Vol. 269. – P. 65–73.
- Benton, M. J. When life nearly died: the greatest mass extinction of all time. – London: Thames & Hudson, 2015. – 352 p.
- Bernatchez, L., Wilson, C. C. Comparative phylogeography of Nearctic and Palearctic fishes // Mol. Ecol. – 1998. – Vol. 7. – P. 431–452.
- Berra, T. M. An atlas of distribution of the freshwater fish families of the world. – Lincoln: Univ. of Nebraska Press, 1981. – 198 p.
- Berra, T. M. Freshwater fish distribution. – Chicago: Univ. of Chicago Press, 2007. – 606 p.
- Billé, R. Integrated coastal zone management: four entrenched illusions // S.A.P.I.E.N.S. – 2008. – Vol. 1 (2). – P. 52–64.
- Bilton, D. T., Paula, J., Bishop, J. D. D. Dispersal, genetic differentiation and speciation in estuarine systems // Estuar. Coast. Shelf Sci. – 2002. – Vol. 55. – P. 937–952.
- Blaber, S. J. M. Deep sea, estuarine and freshwater fishes: life history strategies and ecological boundaries // South. Afr. J. Aquat. Sci. – 1991. – № 17. – P. 2–11.
- Blaber, S. J. M. Fish and fisheries of tropical estuaries. – London; New York: Chapman & Hall, 1997. – 367 p.
- Blaber, S. J. M. Fishes and fisheries in tropical estuaries: the last 10 years // Estuar. Coast. Shelf Sci. – 2013. – Vol. 135. – P. 57–65.
- Blaber, S. J. M. Osmoregulation in juvenile *Rhabdosargus holubi* (Steindachner) (Teleostei: Sparidae) // J. Fish Biol. – 1974a. – Vol. 6. – P. 797–800.
- Blaber, S. J. M. Temperature and salinity tolerance of juvenile *Rhabdosargus holubi* (Steindachner) (Teleostei: Sparidae) // J. Fish Biol. – 1973. – Vol. 5. – P. 593–599.
- Blaber, S. J. M. The ecology of fishes of estuaries and lagoons of the Indo-Pacific with particular reference to Southeast Africa / In: Fish community ecology in estuaries and coastal lagoons. – México: Universidad Nacional Autónoma de México, 1985. – P. 247–266.
- Blaber, S. J. M. The population structure and growth of juvenile *Rhabdosargus holubi* (Steindachner) (Teleostei: Sparidae) in a closed estuary // J. Fish Biol. – 1974b. – Vol. 6. – P. 455–460.

Blaber, S. J. M. Tropical estuarine fishes: ecology, exploitation and conservation. – Oxford: Blackwell Science, 2000. – 384 p.

Blaber, S. J. M., Barletta, M. A review of estuarine fish research in South America: what has been achieved and what is the future for sustainability and conservation? // J. Fish Biol. – 2016. – P. 1–32.

Blaber, S. J. M., Brewer, D. T., Salini, J. P. Fish communities and the nursery role of the shallow inshore waters of a tropical bay in the Gulf of Carpentaria, Australia // Estuar. Coast. Shelf Sci. – 1995. – Vol. 40. – P. 177–193.

Blaber, S. J. M., Brewer, D. T., Salini, J. P. Species composition and biomasses of fishes in different habitats of a tropical northern Australian estuary: their occurrence in the adjoining sea and estuarine dependence // Estuar. Coast. Shelf Sci. – 1989. – Vol. 29. – P. 509–531.

Black, G. A., Dempson, J. B., Bruce, W. J. Distribution and postglacial dispersal of freshwater fishes of Labrador // Can. J. Zool. – 1986. – Vol. 64. – P. 21–31.

Blair, S. D., Matheson, D., He, Y., Goss, G. G. Physiological and morphological investigation of Arctic grayling (*Thymallus arcticus*) gill filaments with high salinity exposure and recovery // Conserv. Physiol. – 2017. – Vol. 5. – doi: 10.1093/conphys/cox040.

Blair, S. D., Matheson, D., He, Y., Goss, G. G. Reduced salinity tolerance in the Arctic grayling (*Thymallus arcticus*) is associated with rapid development of a gill interlamellar cell mass: implications of high-saline spills on native freshwater salmonid // Conserv. Physiol. – 2016. – Vol. 4. – doi: 10.1093/conphys/cow010.

Blondel, J. Guilds or functional groups: does it matter? // Oikos. – 2003. – Vol. 100. – P. 223–231.

Bloom, D. D., Piller, K. R., Lyons, J., Mercado-Silva, N., Medina-Nava, M. Systematics and biogeography of the silverside tribe Menidiini (Teleostomi: Atherinopsidae) based on the mitochondrial ND2 gene // Copeia. – 2009. – Vol. 2009. – P. 408–417.

Boesch, D. F. Scientific requirements for ecosystem-based management in the restoration of Chesapeake Bay and Coastal Louisiana // Ecol. Eng. – 2006. – Vol. 26, № 1. – P. 6–26.

Boeuf, G., Payan, P. How should salinity influence fish growth? // Comp. Biochem. Physiol. – 2001. – Vol. 130. – P. 411–423.

Bolin, B., Degens, E. T., Duvigneaud, P., Kempe, S. The global biogeochemical carbon cycle / In: SCOPE 13. The Global Carbon Cycle. The International Council of Scientific Unions. – New York: John Wiley and Sons, 1979. – P. 1–56.

Bolin, R. L. Description of a new genus and species of cottid fish from the Tasman Sea, with a discussion of its derivation // Vidensk. Medd. Danske Naturhist. Foren. Kobenhavn. – 1952. – Vol. 114. – P. 431–441.

Bond, W. A., Erikson, R. N. Fishery data from the Anderson River Estuary, Northwest Territories, 1990 // Can. Manuscr. Rep. Fish. Aquat. Sci. – 1992. – № 2171. – Winnipeg: Department of Fisheries and Oceans. 35 p.

Boulenger, G. A. The distribution of African freshwater fishes // Nature. – 1905. – Vol. 72. – P. 413–421.

Briggs, J. C. A marine center of origin: reality and conservation / In: Frontiers of biogeography: new directions in the geography of nature / eds. M. V. Lomolino, L. R. Heaney. – Sunderland, USA: Sinauer Associates, 2004. – P. 255–269.

Briggs, J. C. Global biogeography // Developments in Paleontology and Stratigraphy. – Amsterdam: Elsevier Science, 1995. – Vol. 14. – 454 p.

Briggs, J. C. Marine centers of origin as evolutionary engines // J. Biogeogr. – 2003. – Vol. 30. – P. 1–18.

Briggs, J. C. Marine zoogeography. – New York: McGraw-Hill, 1974. – 475 p.

Briggs, J. C., Bowen, B. W. A realignment of marine biogeographic provinces with particular reference to fish distributions // J. Biogeogr. – 2012. – Vol. 39. – P. 2–30.

Brooks, S. J., Diekmann, B., Jones, V. J., Hammarlund, D. Holocene environmental change in Kamchatka: a synopsis // Global Planet. Change. – 2015. – Vol. 134. – P. 166–174.

Brown, J. H., Gibson, A. C. Biogeography. – Toronto; London: C. V. Mosby and Co., 1983. – 600 p.

Bulger, A. J., Hayden, B. P., Monaco, M. E., Nelson, D. M., McCormick-Ray, M. G. Biologically-based estuarine salinity zones derived from a multivariate analysis // Estuaries. – 1993. – Vol. 16, № 2. – P. 311–322.

Busby, M. S. Guide to the identification of larval and early juvenile poachers (Scorpaeniformes: Agonidae) from the Northeastern Pacific Ocean and Bering Sea. – U.S. Dep. Commer. NOAA Tech. Rep. NMFS 137. – 1998. – 88 p.

Bussing, W. A. Patterns of the distribution of the Central American ichthyofauna / In: The Great American Biotic Interchange / eds. F. G. Stehli, S. D. Webb. – New York: Plenum Press, 1985. – P. 453–473.

Cameron, W. M., Pritchard, D. W. Estuaries / In: The Sea. – New York: Wiley, 1963. – Vol. 2. – P. 306–324.

Chao, L. N., Pereira, L. E., Vieira, J. P., Bemvenuti, M. A., Cunha, L. P. R. Relacao preliminar dos peixes estuarinos e marinhos da Lagoa dos Patos e Regiao Costeira Adjacent // Atlantica. – Rio Grande, Brasil, 1982. – Vol. 5. – P. 67–75.

Charpy-Roubaud, C., Sournia, A. The comparative estimation of phytoplanktonic, microphytobenthic and macrophytobenthic primary production in the oceans // Mar. Microb. Food Webs. – 1990. – Vol. 4, № 1. – P. 31–57.

Chícharo, L., Chícharo, M. A. Applying the ecohydrology approach to the Guadiana estuary and coastal areas: lessons learned from dam impacted ecosystems // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* – 2006. – Vol. 70. – P. 1–2.

Christensen, N. L., Bartuska, A. M., Brown, J. H. The report of the ecological society of America committee on the scientific basis for ecosystem management // *Ecol. Appl.* – 1996. – Vol. 6, № 3. – P. 747–775.

Clement, G. A., Lebedev, O. A. Revision of the early tetrapod *Obruchevichthys Vorobyeva*, 1977 from the Frasnian (Upper Devonian) of the north-western East European Platform // *Paleontol. J.* – 2014. – Vol. 48. – P. 1082–1091.

Climate change and estuaries. – 1st ed. / eds. M. J. Kennish, H. W. Paerl, J. R. Crosswell. – Boca Raton: CRC Press, 2024. – 663 p.

Coastal zone management global perspectives: regional processes, local issues / eds. M. Ramkumar, J. James, D. Menier, K. Kumaraswamy. – Elsevier Science, 2019. – 568 p.

Coastal zone [Электронный ресурс]. – 2021. – URL: http://www.coastalwiki.org/wiki/Coastal_zone

Coasts and estuaries: the future / eds. E. Wolanski, J. W. Day, M. Elliott, R. Ramachandran. – Elsevier, 2019. – 701 p.

Coates, S. A., Colclough, S. R., Robson, M., Harrison, T. D. Development of an estuarine classification scheme for the water framework directive. Phase 1 & 2 – Transitional Fish Component. Environment Agency R&D Technical Report. – 2004. – E1–131/TR. – 55 p.

Cody, M. L. Ecology and evolution of communities. – Cambridge: Belknap Pr., 1975. – 214 p.

Cohen, D. M. How many recent fishes are there? // *Proc. Calif. Acad. Sci.* – 1970. – Ser. 4, Vol. 38, № 17. – P. 341–346.

Connor, L., Ryan, D., Feeney, R., Roche, W. K., Shepard, S., Kelly, F. L. Biogeography and fish community structure in Irish estuaries // *Reg. Stud. Mar. Sci.* – 2019. – Vol. 32. – P. 100–183.

Costa, M. J., Cabral, H. N., Drake, P., Economou, A. N., Fernandez-Delgado, C., Gordo, L., Marchand, J., Thiel, R. Recruitment and production of commercial species in estuaries / In: *Fishes in Estuaries* / eds. M. Elliott, K. Hemingway. – Oxford: Blackwell Science, 2002. – P. 54–123.

Costanza, R. Ecological economics and the management of coastal and estuarine systems / In: *Changes in fluxes in estuaries: implications from science to management. Int. Symp. Ser., ECSA/ERF Symposium* / eds. K. R. Dyer, R. J. Orth. – Fredensborg: Olsen & Olsen, 1994. – P. 387–394.

Costanza, R., d'Arge, R., de Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, G., Limburg, K. E., Naeem, S., O'Neill, R. V., Paruelo, J., Raskin, R. G., Sutton, P. C., Van den Belt, M., Van den Belt, H. The value of the world's ecosystem services and natural capital // *Nature*. – 1997. – Vol. 387. – P. 253–260.

Cowan, J. H., Yáñez-Arancibia, A., Sanchez-Gil, P., Deegan, L. Chapter 13. Estuarine nekton / In: Estuarine Ecology. – 2nd ed. – Wiley-Blackwell, USA, 2013. – P. 327–355.

Cox, C. B., Ladle, R. G., Moore, P. D. Biogeography: an ecological and evolutionary approach. – 10th ed. – USA: John Wiley & Sons Ltd., 2020. – 514 p.

Craig, P. C. Fish use of coastal waters of the Alaskan Beaufort Sea: a review // Trans. Am. Fish. Soc. – 1984. – Vol. 113. – P. 265–282.

Craig, P. C., Griffiths, W. B., Haldorson, L., McElderry, H. Distributional patterns of fishes in an Alaskan Arctic Lagoon // Polar Biol. – 1985. – Vol. 4. – P. 9–18.

Crespi, B. J., Fulton, M. J. Molecular systematics of Salmonidae: combined nuclear data yields a robust phylogeny // Mol. Phylogenet. Evol. – 2004. – Vol. 31. – P. 658–679.

Crête-Lafrenière, A., Weir, L. K., Bernatchez, L. Framing the Salmonidae family phylogenetic portrait: a more complete picture from increased taxon sampling // PLoS ONE. – 2012. – Vol. 7. – P. 46–62.

Crooks, S., Turner, R. K. Integrated coastal management: sustaining estuarine natural resources // Adv. Ecol. Res. – 1999. – Vol. 29. – P. 241–289.

Crossman, E. J., McAllister, D. E. Zoogeography of freshwater fishes of the Hudson Bay drainage, Ungava Bay and the Arctic Archipelago / In: The Zoogeography of North American Freshwater Fishes / eds. C. H. Hocutt, E. O. Wiley. – New York: John Wiley and Sons, 1986. – P. 53–104.

Cumbaa, S. L., McAllister, D. E., Morlan, R. E. Late Pleistocene fish fossils of *Coregonus*, *Stenodus*, *Thymallus*, *Catostomus*, *Lota* and *Cottus* from the Old Crow basin, Northern Yukon, Canada // Can. J. Earth Sci. – 1981. – Vol. 18, № 11. – P. 1740–1754.

Cuvier, G. Historical portrait of the progress of ichthyology: from its origins to our own time / ed. T. W. Pietsch. – Paris: Publ. scientifiques du Muséum, 2020. – 670 p.

Daeschler, E. B., Downs, J. P. New description and diagnosis of *Hynieria lindae* (Sarcopterygii, Tristichopteridae) from the Upper Devonian Catskill Formation in Pennsylvania, US // J. Vertebr. Paleontol. – 2018. – Vol. 38. – P. 134–144.

Daeschler, E. B., Shubin, N. H., Jenkins, F. A. A Devonian tetrapod-like fish and the evolution of the tetrapod body plan // Nature. – 2006. – Vol. 440. – P. 757–763.

Dalrymple, R. W., Zaitlin, B. A., Boyd, R. Estuarine facies models: conceptual models and stratigraphic implications // J. Sediment. Petrol. – 1992. – № 62. – P. 113–1146.

Dame, R., Alber, M., Allen, D., et al. Estuaries of the South Atlantic Coast of North America: their geographical signatures // Estuaries. – 2000. – Vol. 23, № 6. – P. 793–819.

Darlington, P. J. Zoogeography: the geographical distribution of animals. – New York: Wiley, 1957. – 675 p.

Darwin, C. On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. – 6th ed. – London: Murray, 1873. – 458 p.

- Davis, J. L. A morphogenetic approach to world shorelines // *Z. Geomorphol.* – 1964. – № 8. – P. 127–142.
- Day, J. H. The origin and distribution of estuarine animals in South Africa / In: Davis, D. H. S. (ed.). *Ecological Studies in Southern Africa. – Monographia Biologicae* 24. – 1964. – P. 59–173.
- Day, J. W., Barras, J., Clairain, E., Johnston, J., Justix, et al. Implications of global climatic change and energy cost and availability for the restoration of the Mississippi Delta // *Ecol. Eng.* – 2005. – Vol. 24. – P. 253–265.
- Day, J. W., Hall, C. A. S., Kemp, W. M., Yáñez-Arancibia, A. *Estuarine Ecology.* – Hoboken, NJ: John Wiley & Sons Inc., 1989. – 558 p.
- De Moura, P. M., Vieira, J. P., Garcia, A. M. Fish abundance and species richness across an estuarine-freshwater ecosystem in the neotropics // *Hydrobiologia.* – 2012. – Vol. 696. – P. 107–122.
- Dgebuadze, Y. Y. Fishery and freshwater ecosystems of Russia: status, trends, research, management and priorities / In: *Freshwater fisheries ecology.* – UK: John Wiley & Sons, 2016. – P. 120–133.
- Dionne, J. C. Towards a more adequate definition of the St. Lawrence estuary // *Z. Geomorphol.* – 1963. – № 7. – P. 36–44.
- Dodson, J. J., Laroche, J., Lecomte, F. Contrasting evolutionary pathways of anadromy in euteleostean fishes // *Am. Fish. Soc. Symp.* – 2009. – Vol. 89. – P. 63–77.
- Dodson, J. J., Tremblay, S., Colombani, F., Carscaden, J. E., Lecomte, F. Trans-Arctic dispersals and the evolution of a circumpolar marine fish complex, the capelin (*Mallotus villosus*) // *Mol. Ecol.* – 2007. – Vol. 16. – P. 5030–5043.
- Dyer, K. R. *Coastal and estuarine sediment dynamics.* – New York: Wiley Intersc. Publ., 1986. – 342 p.
- Dyer, K. R. *Estuaries. A Physical Introduction.* – Chichester: J. Wiley & Sons, 1997. – 195 p.
- Dyldin, Y. V., Orlov, A. M., Hanel, L., et al. Ichthyofauna of the Fresh and Brackish Waters of Russia and Adjacent Areas: Annotated List with Taxonomic Comments. 3. Orders Siluriformes–Syngnathiformes // *J. Ichthyol.* – 2024. – Vol. 64, № 6. – P. 903–961.
- Ecology of Tropical Oceans* / Eds. A. Longhurst, D. Pauly. – San Diego: Academic Press, 1987. – 407 p.
- Ecology, behaviour and conservation of the charrs, genus *Salvelinus** / Eds. P. Magnan, C. Audet, H. Glemet, M. Legault, M. A. Rodriguez, E. B. Taylor // *Environ. Biol. Fishes.* – 2002. – Vol. 64 (1–3). – 360 p.
- Ecosystem Ecology: a new synthesis* / Eds. Raffaelli, D. G., Frid, C. L. J. – Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2010. – 162 p.
- Edeline, E. Adaptive phenotypic plasticity of eel diadromy // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 2007. – Vol. 341. – P. 229–232.

- Edgar, G. J., Barrett, N. S., Last, P. R. The distribution of macroinvertebrates and fishes in Tasmanian estuaries // J. Biogeogr. – 1999. – Vol. 26. – P. 1169–1189.
- Ekman, S. Zoogeography of the sea. – Vol. 9. – London: Sidgwick and Jackson, 1953. – 417 p.
- Elias, S. A., Brigham-Grette, J. Late Pleistocene glacial events in Beringia // Encyclopedia of Quaternary Sci. – Amsterdam: Elsevier, 2013. – P. 191–201.
- Elliott, M., Franco, A., Ramos, S., Hemingway, K. L., Marshall, S. 2022. Study methods: data processing, analysis and interpretation / In: Fish and Fisheries in Estuaries: A Global Perspective (2nd ed.). – UK: Wiley-Blackwell, 2022. – P. 941–1005.
- Elliott, M., Dewailly, F. Structure and components of European estuarine fish assemblages // Neth. J. Aquat. Ecol. – 1995. – № 29. – P. 397–417.
- Elliott, M., Hemingway, K. L., Costello, M. J., Duhamel, S., Hostens, K., Labropoulou, M., Marshall, S., Winkler, H. Links between fish and other trophic levels / In: Fishes in Estuaries. Eds. M. Elliott, K. Hemingway. – Oxford: Blackwell Science, 2002. – P. 124–216.
- Elliott, M., McLusky, D. S. The need for definition in understanding estuaries // Estuar. Coast. Shelf Sci. – 2002. – № 55. – P. 815–827.
- Elliott, M., Quintino, V. The estuarine quality paradox, environmental homeostasis and the difficulty of detecting anthropogenic stress in naturally stressed areas // Mar. Pollut. Bull. – 2007. – Vol. 54. – P. 640–645.
- Elliott, M., Whitfield, A. K. Challenging paradigms in estuarine ecology and management // Estuar. Coast. Shelf Sci. – 2011. – Vol. 94. – P. 306–314.
- Elliott, M., Whitfield, A. K., Potter, I. C., Blaber, S. J. M., Cyrus, D. P., Nordlie, F. G., Harrison, T. D. The guild approach to categorizing estuarine fish assemblages: A global review // Fish Fish. – 2007. – № 8. – P. 241–268.
- Encyclopedia of estuaries / Ed. M. Kennish. – Dordrecht; Heidelberg; New York; London: Springer, 2016. – 760 p.
- Eschmeyer, W. N., Herald, E. S. A field guide of Pacific coast fishes of North America. – Boston; New York: Houghton Mifflin Company, 1983. – 336 p.
- Eschmeyer, W. N., Hureau, J. C. *Sebastes mouchezi*, a senior synonym of *Helicolenus tristanensis*, with comments on *Sebastes capensis* and zoogeographical considerations // Copeia. – 1971. – Vol. 3. – P. 576–579.
- Estuaries / Ed. G. H. Lauff. – Washington (DC): AAAS Publ., 1967. – № 83. – 757 p.
- Estuaries of the World / Series eds.: Montagna, P., Ducrottoy, J. P. – Springer Nature Switzerland, 2014–2021. – URL: <https://www.springer.com/series/11705>
- Estuaries: classification, ecology and human impacts / Ed. S. J. Jordan. – New York: Nova Science Publ. Inc., 2012. – 363 p.

Estuarine and Coastal Sciences Series / Series eds.: Mitchell, S., Elliott, M. – AE Amsterdam: Elsevier Ltd., 2021. – URL: <https://www.elsevier.com/>

Estuarine Ecology / Eds.: Day, J. W., Crump, B. C., Kemp, W. M., Yáñez-Arancibia, A. – 2nd ed. – New York: Wiley-Blackwell, 2012. – 568 p.

Euryhaline fishes / Eds.: McCormick, S. D., Farrell, A. P., Brauner, C. J. – US: Academic Press, Elsevier, 2013. – 555 p.

Evaluation of nursery function of mangroves and seagrass beds for tropical decapods and reef fishes: patterns and underlying mechanisms / Ed. Nagelkerken, I. – Dordrecht: Springer, 2009. – P. 357–400.

Evermann, V. W., Goldsborough, E. L. Fishes of Alaska // Bull. Bur. Fish. (for 1906). – 1907. – № 26. – P. 219–360.

Fairbairn, D. J. Biochemical genetic analysis of population differentiation in Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) from the northwest Atlantic, Gulf of St. Lawrence, and Bering Sea // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 1986. – Vol. 38. – P. 669–677.

Fairbridge, R. W. The estuary: its definition and geodynamic cycle / In: Chemistry and biogeochemistry of estuaries. – New York: John Wiley & Sons, 1980. – P. 1–37.

Falardeau, M., Bouchard, C., Robert, D., Fortier, L. First records of Pacific sand lance (*Ammodytes hexapterus*) in the Canadian Arctic Archipelago // Polar Biol. – 2017. – Vol. 40. – P. 2291–2296.

Fanning, L., Mahon, R., McConney, P. (eds). Towards Marine Ecosystem-based Management in the Wider Caribbean. – Amsterdam: Amsterdam Univ. Press, 2011. – (MARE Publ. № 6). – 426 p.

Fauna of Mahanadi Estuary (Orissa). – Estuarine Ecosystem Ser. № 3. – Calcutta: Zoological Survey of India, 1998. – 218 p.

Ferguson, A. Genetics of sea trout with particular reference to Britain and Ireland / In: Harris, G., Milner, G. (eds). Sea Trout: Biology, Conservation and Management. – Oxford: Blackwell, 2006. – P. 157–182.

Feyrer, F., Cloern, J. E., Brown, L. R., Fish, M. A., Hieb, K. A., Baxter, R. D. Estuarine fish communities respond to climate variability over both river and ocean basins // Global Change Biol. – 2015. – Vol. 21. – P. 1–12.

Fish and Fisheries in Estuaries: A Global Perspective. – 2nd ed. – Vol. 2 / Eds.: Whitfield, A. K., Able, K. W., Blaber, S. J. M., Elliott, M. – UK: Wiley-Blackwell, 2022. – 1104 p.

Fish Community Ecology in Estuaries and Coastal Lagoons: Towards Ecosystem Integration / Ed. Yáñez-Arancibia, A. – Mexico (DF): UNAM Press, Instituto Ciencias del Mar y Limnología, 1985. – 654 p.

Fishes in Estuaries / Eds.: Elliott, M., Hemingway, K. – Oxford: Blackwell Science Ltd., 2002. – 636 p.

- Flint, R. F. Glacial geology and the Pleistocene Epoch. – N. York: Lodge Press, 2008. – 553 p.
- Fluker, B. L., Pezold, F., Minton, R. L. Molecular and morphological divergence in the inland silverside (*Menidia beryllina*) along a freshwater–estuarine interface // Environ. Biol. Fish. – 2011. – Vol. 91. – P. 311–325.
- Follett, W. I. The freshwater fishes – their origins and affinities // Syst. Zool. – 1960. – Vol. 9, № 3/4. – P. 212–232.
- Fontaine, M. Physiological mechanisms in the migrations of marine and amphihaline fish // Adv. Mar. Biol. – 1975. – Vol. 13. – P. 241–335.
- Forbes, A. T., Cyrus, D. P. Biological effects of salinity gradient reversals in a southeast African estuarine lake // Neth. J. Aquat. Ecol. – 1993. – Vol. 27. – P. 265–272.
- Francis, M. P., Morrison, M. A., Leathwick, J., Walsh, C. Predicting patterns of richness, occurrence and abundance of small fish in New Zealand estuaries // Mar. Freshw. Res. – 2011. – Vol. 62. – P. 1327–1341.
- Franco, A., Elliott, M., Franzoi, P., et al. Life strategies of fishes in European estuaries: the functional guild approach // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 2008. – Vol. 354. – P. 219–228.
- Frank, A. Integrated Coastal Zone Management (Status, Challenges and Prospects). – Springer, 2018. – 197 p.
- Freshwater Fisheries Ecology / Ed. Craig, J. F. – Chichester, UK: John Wiley & Sons Ltd., 2016. – 899 p.
- Freshwater fishes of North America. – Vol. 1 / Eds.: Warren, M. L. Jr., Burr, B. M. – Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press, 2014. – 644 p.
- Freshwater fishes of North America. – Vol. 2 / Eds.: Warren, M. L. Jr., Burr, B. M. – Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press, 2020. – 911 p.
- Fricke, R., Eschmeyer, W. Eschmeyer's catalog of fishes. – USA: Institute for Biodiversity Science and Sustainability, California Academy of Sciences, 2024. – URL: <https://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>
- Fruge, D. J., Wiswar, D. W., Dugan, L. J., Palmer, D. E. Fish Population Characteristics of Arctic National Wildlife Refuge Coastal Waters, Summer 1988 // US Fish and Wildlife Service. – Fairbanks, AK, 1989. – 69 p.
- Galis, F. Key innovations and radiations / In: Gunter, P. W. (ed.). The Character Concept in Evolutionary Biology. – San Diego: Academic Press, 2001. – P. 581–605.
- Garcia, A. M., Raseira, M. B., Vieira, J. P., et al. Spatiotemporal variation in shallow water freshwater fish distribution and abundance in a large subtropical coastal lagoon // Environ. Biol. Fish. – 2003. – Vol. 68. – P. 215–228.
- Garcia, M. L., Jaureguizar, A., Protogino, L. From fresh water to slope: fish community ecology in the Río de la Plata and the sea beyond // Lat. Am. J. Aquat. Res. – 2010. – Vol. 38. – P. 81–94.

Gentile, J. H., Harwell, M. A., Cropper, W., Harwell, C. C., De Angelis, D., Davis, S., Ogden, J. C., Lirman, D. Ecological conceptual models: a framework and case study on ecosystem management for South Florida sustainability // *Sci. Total Environ.* – 2001. – Vol. 274. – P. 231–253.

Gerlach, S. *Marine Pollution*. – New York: Springer-Verlag, 1981. – 218 p.

Gess, R. W. The earliest record of terrestrial animals in Gondwana: a scorpion from the Famennian (Late Devonian) Witpoort Formation of South Africa // *Afr. Invertebr.* – 2013. – Vol. 54. – P. 373–379.

Gillanders, B. M., McMillan, M. N., Reis-Santos, P., Baumgartner, L. G., Brown, L. R., et al. *Climate Change and Fishes in Estuaries* / In: *Fish and Fisheries in Estuaries: A Global Perspective*. – 2nd ed. – UK: Wiley-Blackwell, 2022. – P. 380–457.

Glaeser, B. *Human-Nature Relations in Flux: Two Decades of Research in Coastal and Ocean Management* / In: Wolanski, E., Day, J. W., Elliott, M., Ramachandran, R. (eds). *Coasts and Estuaries: The Future*. – Elsevier, 2019. – Ch. 37. – P. 641–659.

Glushkova, O. Yu. Late Pleistocene glaciations in North-East Asia // *Dev. Quat. Sci.* – 2011. – Vol. 15. – P. 865–875.

Golikov, A. N., Dolgolenko, M. A., Maximovitch, N. V., Scarlato, O. A. Theoretical approaches to marine biogeography // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1990. – Vol. 63. – P. 289–301.

Golikov, A. N., Scarlato, O. A. Evolution of the Arctic ecosystems during the Neogene period / In: Herman, Y. (ed.). *The Arctic seas: climatology, oceanography, geology, and biology*. – New York: Van Nostrand Reinhold, 1989. – P. 257–279.

Gonzalez, R. J., Wilson, R. W., Wood, C. M. Ionoregulation in tropical fishes from ion-poor, acidic blackwaters / In: Val, A. L., de Almeida-Val, V. M. F., Randall, D. J. (eds.). *The Physiology of Tropical Fishes*. – Amsterdam: Elsevier, 2006. – P. 397–442.

Grant, W. S., Teel, D. J., Kobayashi, T., Schmitt, C. Biochemical population genetics of Pacific halibut (*Hippoglossus stenolepis*) and comparison with Atlantic halibut (*H. hippoglossus*) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* – 1984. – Vol. 41. – P. 1083–1088.

Green, J. *The biology of estuarine animals*. – London: Sidgwick & Jackson, 1968. – 401 p.

Greenwood, M. F. D. Nekton community change along estuarine salinity gradients: can salinity zones be defined? // *Estuar. Coasts*. – 2007. – Vol. 30, № 3. – P. 537–542.

Griffiths, D. Pattern and process in the ecological biogeography of European freshwater fish // *J. Anim. Ecol.* – 2006. – Vol. 75. – P. 734–751.

Griffiths, W. B., Fechhelm, R. G., Gallaway, B. J., Martin, L. R., Wilson, W. J. Abundance of selected fish species in relation to temperature and salinity patterns in the Sagavanirktok Delta, Alaska, following construction of the Endicott Causeway // *Arctic*. – 1998. – Vol. 51. – P. 94–104.

Gross, M. R. Evolution of diadromy in fishes // *Am. Fish. Soc. Symp.* – 1987. – Vol. 1. – P. 14–25.

- Gross, M. R., Coleman, R. M., McDowall, R. M. Aquatic productivity and the evolution of diadromous fish migration // Science. – 1988. – Vol. 239. – P. 1291–1293.
- Gunter, G. A list of the fishes of the mainland of North and Middle America recorded from both freshwater and seawater // Am. Midl. Nat. – 1942. – Vol. 28. – P. 305–326.
- Haedrich, R. L. Estuarine fishes. Chapter 7 / In: Ecosystems of the World. Vol. 26 Estuarine and Enclosed Seas. – Amsterdam: Elsevier, 1983. – P. 183–207.
- Hale, S. S. Freshwater Habitat Relationships: Round Whitefish (*Prosopium cylindraceum*). – Anchorage, AK: Alaska Department of Fish and Game, Habitat Division Resource Assessment Branch, 1981. – 20 p.
- Hampel, H., Elliott, M., Cattrijsse, A. Macrofaunal communities in the habitats of intertidal marshes along the salinity gradient of the Schelde Estuary // Estuar. Coast. Shelf Sci. – 2009. – Vol. 84. – P. 45–53.
- Harrison, M. K., Crespi, B. J. Phylogenetics of Cancer crabs (Crustacea: Decapoda: Brachyura) // Mol. Phylogenet. Evol. – 1999. – Vol. 12. – P. 186–199.
- Harrison, T. D. Ichthyofauna of South African estuaries in relation to the zoogeography of the region // Smithiana Bull. – 2005. – № 6. – P. 1–27.
- Harrison, T. D. Preliminary assessment of the biogeography of fishes in South African estuaries // Mar. Freshw. Res. – 2002. – Vol. 53. – P. 479–490.
- Harrison, T. D., Whitfield, A. K. A global functional analysis of fish-estuary associations and selected environmental factors // Rev. Fish. Biol. Fish. – 2024. – Vol. 34. – P. 805–825.
- Harrison, T. D., Whitfield, A. K. Geographical and typological changes in fish guilds of South African estuaries // J. Fish Biol. – 2008. – Vol. 73. – P. 2542–2570.
- Harrison, T. D., Whitfield, A. K. Global biogeography of estuary-associated fishes // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. – 2022. – Vol. 102. – P. 1–19.
- Hart, J. L. Pacific fishes of Canada. – Ottawa: Fish. Res. Board Can., 1973. – Can. J. Fish. Aquat. Sci. Bull. 180. – 740 p.
- Harwell, M. A., Gentile, J. H., Bartuska, A., Harwell, C. C., Myers, V., Obeysekera, J., Ogden, J. C., Tosini, S. C. A science-based strategy for ecological restoration in South Florida // Urban Ecosyst. – 1999. – Vol. 3 (3–4). – P. 201–222.
- Hasler, A. D., Scholz, A. T. Olfactory imprinting and homing in salmon. – Berlin: Springer-Verlag, 1983. – 255 p.
- Hedgpeth, J. W. Ecological aspects of the Laguna Madre, a hypersaline estuary / In: Lauff, G. H. (ed.). Estuaries. – Washington, D.C.: AAAS, 1967. – Publ. 83. – P. 408–419.
- Hedgpeth, J. W. Estuarine dependence and colonisation // Atlantica. – 1982. – Vol. 5. – P. 57–58.
- Hedgpeth, J. W. Some preliminary considerations of the biology of inland mineral waters // Arch. Oceanogr. Limnol. – 1959. – Vol. 11. – P. 111–141.

Heim, K. C., Whitman, M. S., Moulton, L. L. Arctic grayling (*Thymallus arcticus*) in saltwater: a response to Blair et al. (2016) // *Conserv. Physiol.* – 2016. – Vol. 4. – doi:10.1093/conphys/cow055.

Hendrickson, D. Geography of Western North American freshwater fishes: description and relations to intracontinental tectonism / In: Hocutt, C. H., Wiley, E. O. (eds.). *Zoogeography of Western North American Freshwater Fishes.* – New York: John Wiley & Sons, 1986. – P. 519–613.

Hendry, A. P., Bohlin, T., Jonsson, B., Berg, O. K. To sea or not to sea? Anadromy in salmonids / In: Hendry, A. P., Stearns, S. C. (eds.). *Evolution illuminated: salmon and their relatives.* – New York: Oxford Univ. Press, 2004. – P. 92–125.

Henriques, S., Cardoso, P., Cardoso, I., et al. Processes underpinning fish species composition patterns in estuarine ecosystems worldwide // *J. Biogeogr.* – 2017. – Vol. 44. – P. 627–639.

Henriques, S., Guilhaumon, F., Villéger, S., et al. Biogeographical region and environmental conditions drive functional traits of estuarine fish assemblages world-wide // *Fish Fish.* – 2017. – Vol. 18. – P. 752–771.

Herman, Y., Hopkins, D. M. Arctic Ocean climate in late Cenozoic time // *Science.* – 1980. – Vol. 209. – P. 557–562.

Hinrichsen, D. *The Atlas of Coasts and Oceans.* – Chicago: Univ. Chicago Pr., 2011. – 128 p.

Hirano, T., Johnson, D. W., Bern, H. A., Utida, S. Studies on water and ion movements in the isolated urinary bladder of selected fresh-water, marine and euryhaline teleosts // *Comp. Biochem. Physiol.* – 1973. – Vol. 45. – P. 529–540.

Historical Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes. Albert, J. S., Reis, R. E. (eds.). – Berkeley, CA: Univ. California Press, 2011. – 388 p.

Hjertager, A., Ekeli, K. O., Fekjan, J. *Fisker saltvanns- og ferskvannsararter i Norge.* – Oslo: Shibsted Forlag AS, 2013. – 340 p.

Hoff, U., Biskaborn, B. K., Dirksen, V. G., Dirksen, O., Kuhn, G., Meyer, H., Nazarova, L., Roth, A., Diekmann, B. Holocene environment of Central Kamchatka, Russia: Implications from a multi-proxy record of Two-Yurts Lake // *Global Planet. Change.* – 2015. – Vol. 134. – P. 101–117.

Hopkins, D. M. The paleoecology and climatic history of Beringia during late Cenozoic time // *Inter-Nord.* – 1972. – Vol. 12. – P. 121–150.

Horn, M. H., Allen, L. G., Lea, R. N. *Biogeography* / In: Allen, L. G., Pondella, D. J., Horn, M. H. (eds.). *The Ecology of Marine Fishes: California and Adjacent Waters.* – Berkeley, CA: Univ. California Press, 2006. – P. 3–25.

Houde, E. D., Able, K. A., Strydom, N. A., Wolanski, E., Arula, T. Reproduction, ontogeny and recruitment / In: *Fish and Fisheries in Estuaries: A Global Perspective* (2nd ed.). – UK: Wiley-Blackwell, 2022. – P. 60–187.

House, C. R. Osmotic regulation in the brackish water teleost *Blennius pholis* // *J. Exp. Biol.* – 1963. – Vol. 40. – P. 87–104.

Ichthyology in context (1500–1880). Smith, P. J., Egmond, F. (eds.). – Leiden; Boston: Brill, 2024. – Intersections, Vol. 87. – 726 p.

Ilves, K. L., Taylor, E. B. Evolutionary and biogeographical patterns within the smelt genus *Hypomesus* in the North Pacific Ocean // J. Biogeogr. – 2008. – Vol. 35. – P. 48–64.

Jellyman, D. J., Glova, G. J., Sagar, P. M., et al. Spatiotemporal distribution of fish in the Kakanui River estuary, South Island, New Zealand // N. Z. J. Mar. Freshw. Res. – 1997. – Vol. 31. – P. 103–118.

Johns, G. C., Avise, J. A. Tests for ancient species flocks based on molecular phylogenetic appraisals of *Sebastes* rockfishes and other marine fishes // Evolution. – 1998. – Vol. 52. – P. 1135–1146.

Kafanov, A. I. Neogene *Macoma* (*Bivalvia*, *Tellinidae*) migration from the Pacific to the Atlantic through the Bering Strait: taxonomic and biogeographic remarks // Boll. Soc. Paleontol. Ital. – 1999. – Vol. 38. – P. 77–85.

Kafanov, A. I., Volvenko, I. V., Fedorov, V. V., Pitruk, D. L. Ichthyofaunistic biogeography of the Japan (East) Sea // J. Biogeogr. – 2000. – Vol. 27, № 4. – P. 915–933.

Kafanov, A. I., Volvenko, I. V., Pitruk, D. L. Ichthyofaunistic biogeography of the East Sea: comparison between benthic and pelagic zonalities // Ocean Polar Res. – 2001. – Vol. 23, № 1. – P. 35–49.

Kannappan, T., Karthikeyan, M. M. Diversity of fishes in relation to physico-chemical properties of Manakudy estuary, Southwest coast of India // Int. J. Biodivers. Conserv. – 2013. – Vol. 5 (7). – P. 396–407.

Karleskint, G. Jr., Turner, R., Small, J. W. Jr. Introduction to Marine Biology. – 3rd ed. – Canada: Brooks/Cole, Cengage Learning, 2010. – 581 p.

Keefer, M. L., Caudill, C. C. Homing and straying by anadromous salmonids: a review of mechanisms and rates // Rev. Fish Biol. Fish. – 2014. – Vol. 24. – P. 333–368.

Kendall, A. W., Vinter, B. Development of Hexagrammids (*Pisces*: *Scorpaeniformes*) in the Northeastern Pacific Ocean. – NOAA Tech. Rep. NMFS 2. – U.S. Department of Commerce, National Marine Fisheries Service, 1984. – 44 p.

Kennish, M. J. (ed.). Estuarine Research, Monitoring, and Resource Protection. – Boca Raton, FL: CRC Press, 2005. – 297 p.

Kennish, M. J. Ecology of Estuaries. Vol. 2. Biological Aspects. – Boca Raton, FL: CRC Press, 1990. – 264 p.

Kennish, M. J. Environmental threats and environmental future of estuaries // Environ. Conserv. – 2002. – Vol. 29. – P. 78–107.

Ketchum, B. H. Estuarine characteristics / In: Estuaries and Enclosed Seas. – Amsterdam, 1983. – P. 1–14.

Khan, R. A. Fish faunal resources of Sunderban Estuaries System with special reference to the biology of some commercially important species // *Rec. Zool. Surv. India. Occ. Paper* № 209. – 2003. – 150 p.

Khlebovich, V. V. Some physico-chemical and biological phenomena in the salinity gradient // *Limnologica*. – Berlin, 1990. – Vol. 20, № 1. – P. 5–8.

Kinne, O. Salinity: 3. Animals: 1. Invertebrates / In: Kinne, O. (ed.). *Marine ecology: a comprehensive, integrated treatise on life in oceans and coastal waters: 1. Environmental factors: 2.* – 1971. – P. 821–995.

Kinney, E. H., Roman, C. T. Response of primary producers to nutrient enrichment in a shallow estuary // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1998. – Vol. 163. – P. 89–98.

Kinnison, M. T., Hendry, A. P. From macro-to micro-evolution: tempo and mode in salmonid evolution / In: *Evolution Illuminated: Salmon and Their Relatives* (eds. A. P. Hendry, S. C. Stearns). – New York: Oxford Univ. Press, 2004. – P. 208–231.

Klimaschewski, A., Barnekow, L., Bennett, K. D., Andreev, A. A., Andrén, E., Bobrov, A. A., Hammarlund, D. Holocene environmental changes in southern Kamchatka, Far Eastern Russia, inferred from a pollen and testate amoebae peat succession record // *Global Planet. Change*. – 2015. – Vol. 134. – P. 142–154.

Knoppers, B. Aquatic primary production in coastal lagoons / In: Kjerfve, B. (ed.). *Coastal Lagoon Processes*. – Elsevier Oceanogr. Ser., Vol. 60, 1994. – Ch. 9. – P. 243–286.

Ko, J. Y., Day, J. W. A review of ecological impact of oil and gas development on coastal ecosystems in the Mississippi Delta // *Ocean Coast. Manage.* – 2004. – Vol. 47 (11–12). – P. 597–623.

Kobayashi, I., Takano, O. Records of major and minor transgression and regression events in the Paleo Sea of Japan during Late Cenozoic // *Rev. Mex. Cienc. Geol.* – 2001. – Vol. 19. – P. 226–234.

Kogl, D. R. Monitoring and evaluation of Arctic waters with emphasis on the North Slope drainages: Colville River study. – Alaska Dept. of Fish and Game. Federal Aid in Fish Restoration. Project F-9-3. Job G-III-A. Vol. 12. – 1971. – P. 23–61.

Koskinen, M. T., Ranta, E., Piironen, J., Veselov, A., Titov, S., Haugen, T. O., Nilsson, J., Carlstein, M., Primmer, C. R. Genetic lineages and postglacial colonization of grayling (*Thymallus thymallus*, Salmonidae) in Europe, as revealed by mitochondrial DNA analyses // *Mol. Ecol.* – 2000. – Vol. 9. – P. 1609–1624.

Kosyan, R. D., Velikova, V. N. Coastal zone – Terra (and aqua) incognita – Integrated Coastal Zone Management in the Black Sea // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* – 2016. – Vol. 169. – P. 1–16.

Koval, M. V. A relational database on the abundance, distribution, and environmental conditions of Pacific salmon at sea. – NPAFC Doc. № 800. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatka Research Institute of Fisheries & Oceanography (KamchatNIRO), 2004. – 30 p.

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, 2011. – 41 p.

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 (Structure, functioning, service and management) (Hull, UK, 6–10 Sept. 2020). – 2021. – P. 425.

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. – P. 222–227.

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. – P. 90–93.

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. – P. 29–38.

Koval, M. V., Tepnin, O. B., Kolomeytshev, V. V. Temperature criteria for the estimation of juvenile pink salmon survival during early marine period of life // YS Synthesis Symposium Abstract Booklet. – NPAFC, Vancouver, BC, 2022. – P. 34.

Krishnamurthy, R. R., Glavovic, B. C., Kannen, A., Green, D. R., Ramanathan, A., Han, Z., Tinti, S., Agardy, T. Integrated Coastal Zone Management. – Res. Publ. Services, 2008. – 800 p.

Krupina, N. I., Reisz, R. R. Reconstruction of dentition in hatchlings of *Andrejevichthys epitomus*, a late Famennian dipnoan from Russia // Mod. Geol. – 1999. – Vol. 24. – P. 99–108.

Kume, M., Lavergne, E., Ahn, H., Terashima, Y., Kadowaki, K., Ye, F., Kareyama, S., Kai, Y., Henmi, Y., Yamashita, Y., Kasai, A. Factors structuring estuarine and coastal fish communities across Japan using environmental DNA metabarcoding // Ecol. Indic. – 2021. – Vol. 121. – 107216.

Lee, C. E., Bell, M. A. Causes and consequences of recent freshwater invasions by saltwater animals // Trends Ecol. Evol. – 1999. – Vol. 14. – P. 284–288.

Lepage, M., Capderrey, C., Elliott, M., Meire, P. Estuarine degradation and rehabilitation / In: Fish and Fisheries in Estuaries: A Global Perspective (2nd ed.). – UK: Wiley-Blackwell, 2022. – P. 458–552.

Levings, D. Ecology of salmonids in estuaries around the world: adaptations, habitats, and conservation. – Vancouver: Univ. of British Columbia Press, 2016. – 372 p.

Levy, D. A., Levings, C. D. A description of the fish community of the Squamish River estuary, British Columbia: relative abundance, seasonal changes, and feeding habits of salmonids. – Fish. Mar. Serv. Rep. No. 1475, 1978. – 63 p.

Lindsey, C. C., McPhail, J. D. Zoogeography of the fishes of the Yukon and MacKenzie basins / In: Hocutt, C. H., Wiley, E. O. (eds.). The Zoogeography of North American Freshwater Fishes. – New York: Wiley, 1986. – P. 639–674.

Little, C. The Biology of Soft Shores and Estuaries. – Oxford Univ. Press, 2000. – 264 p.

Long, D. J. Quaternary colonization or Paleogene persistence? Historical biogeography of skates (Chondrichthyes: Rajidae) in the Antarctic ichthyofauna // Paleobiology. – 1994. – Vol. 20. – P. 215–228.

Lucas, M. C., Baras, E., Thom, T. J., Duncan, A., Slavik, O. Migration of Freshwater Fishes. – UK: Blackwell Science Ltd., 2001. – 420 p.

Magoro, M. L. Characterization and ecology of selected micro-estuaries and micro-outlets in the Eastern Cape Province, South Africa. – PhD thesis. Port Elizabeth: Nelson Mandela Univ., 2018. – 163 p.

Manfred, M., Maureen, E. R. Slow dynamics of the Northern Hemisphere glaciation // Paleogeography. – 2005. – Vol. 20. – PA4022.

Manley, W. F., Kaufman, D. S. Alaska PaleoGlacier atlas. – Univ. of Colorado, Institute of Arctic and Alpine Research (INSTAAR), 2002. – Vol. 1. – URL: instaar.colorado.edu/QGISL/ak_paleoglacier_atlas.

Marcinkevicius, M., Gosztonyi, A. Early life history of three Patagonian zoarcids // Rev. Biol. Mar. Oceanogr. – 2013. – № 48 (2). – P. 285–292.

Marinkovitch, L. Jr., Gladenkov, A. Y. Evidence for an early opening of the Bering Strait // Nature. – 1999. – Vol. 397. – P. 149–151.

Marinkovitch, L. Jr., Gladenkov, A. Y. New evidence for the age of Bering Strait // Quat. Sci. Rev. – 2001. – № 20. – P. 329–335.

Markevich, G., Esin, E. Trout and char of Russia / In: Kershner, J. L., Williams, J. E., Gresswell, R. E., Lóbon-Cerviá, J. (eds.). Trout and Char of the World. – USA: American Fisheries Society, 2019. – P. 517–571.

Marliave, J., Peden, A. Larvae of *Liparis fucensis* and *Liparis callyodon*: is the “cottoid bubblemorph” phylogenetically significant? // Fish. Bull. U.S. – 1989. – № 87. – P. 735–743.

Marshall, W. S. Osmoregulation in estuarine and intertidal fishes / In: McCormick, S. D., Farrell, A. P., Brauner, C. J. (eds.). Euryhaline Fishes. – US: Academic Press, Elsevier, 2013. – P. 395–434.

Marshall, W. S., Grosell, M. Ion transport, osmoregulation, and acid–base balance / In: Evans, D. H., Claiborne, J. B. (eds.). The Physiology of Fishes. – Boca Raton, FL: CRC Press, 2006. – P. 177–230.

Martino, E., Able, K. W. Fish assemblages across the marine to low salinity transition zone of a temperate estuary // Estuar. Coast. Shelf Sci. – 2003. – Vol. 56. – P. 967–985.

- Masuda, H., Amaoka, K., Araga, C., Uyeno, T., Yoshino, T. The Fishes of the Japanese Archipelago. – Vol. 1. – Tokyo: Tokai Univ. Press, 1984. – 437 p.
- Matarese, A. C., Kendall, A. W., Blood, D. M., Vinter, B. M. Laboratory guide to early life history stages of the Northeast Pacific fishes. – NOAA Tech. Rep. NMFS 80. – Washington, DC: US Dep. Commerce, NMFS, 1989. – 652 p.
- Matthews, W. J. Patterns in Freshwater Fish Ecology. – Springer Science and Business Media B.V., 1998. – 756 p.
- McCusker, M. R., Bentzen, P. Phylogeography of 3 North Atlantic wolffish species (*Anarhichas* spp.), with phylogenetic relationships within the family Anarhichadidae // J. Heredity. – 2010. – Vol. 101. – P. 591–601.
- McDonald, D. G., Wood, C. M. Branchial and renal acid and ion fluxes in the rainbow trout *Salmo gairdneri*, at low environmental pH // J. Exp. Biol. – 1981. – Vol. 93. – P. 101–118.
- McDowall, R. M. Diadromy and genetic diversity in Nearctic and Palearctic fishes // Mol. Ecol. – 1999. – Vol. 8. – P. 527–528.
- McDowall, R. M. Diadromy and the assembly and restoration of riverine fish communities: a downstream view // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 1996. – Vol. 53. – Suppl. 1. – P. 219–236.
- McDowall, R. M. Diadromy in Fishes: Migrations between Freshwater and Marine Environments. – Portland, OR: Timber Press, 1988. – 308 p.
- McDowall, R. M. Different kinds of diadromy: different conservation problems // ICES J. Mar. Sci. – 1999a. – Vol. 56. – P. 410–413.
- McDowall, R. M. New Zealand Freshwater Fishes: An Historical and Ecological Biogeography. – Fish & Fisheries Series. Vol. 32. – London; New York: Springer, 2010. – 449 p.
- McDowall, R. M. The evolution of diadromy in fishes (revisited) and its place in phylogenetic analysis // Rev. Fish. Biol. Fisheries. – 1997. – Vol. 7. – P. 443–462.
- McDowall, R. M. The origin of the salmonid fishes: marine, freshwater... or neither? // Rev. Fish. Biol. Fisheries. – 2002. – Vol. 11. – P. 171–179.
- McDowall, R. M. The role of estuaries in the life cycles of fishes in New Zealand // Proc. N. Z. Ecol. Soc. – 1976. – Vol. 23. – P. 27–32.
- McDowall, R. M. Why are so many boreal freshwater fishes anadromous? Confronting «conventional wisdom» // Fish. Fisheries. – 2008. – Vol. 9. – P. 208–213.
- McHugh, J. L. Estuarine fisheries: Are they doomed? / In: Wiley, M. (ed.). Estuarine Processes. – New York: Academic Press, 1976. – P. 15–27.
- McHugh, J. L. Estuarine nekton // Am. Assoc. Adv. Sci. Publ. – 1967. – № 83. – Washington, DC. – P. 581–620.

- McKay, S. J., Nakayama, I., Smith, M. J., Delvin, R. H. Genetic relationship between masu and amago salmon examined through sequence analysis of nuclear and mitochondrial DNA // Zool. Sci. – 1998. – Vol. 15. – P. 971–979.
- McLusky, D. S. Estuarine Ecosystem (Tertiary Level Biology). – 1st ed. – Glasgow; London: Blackie, 1981. – 160 p.
- McLusky, D. S. The Estuarine Ecosystem. – New York: Chapman and Hall, 1989. – 215 p.
- McLusky, D. S., Elliott, M. The Estuarine Ecosystem: Ecology, Threats and Management. – 3rd ed. – Oxford: Univ. Press, 2004. – 214 p.
- Mecklenburg, C. W., Lynghammar, A., Johannesen, E., Byrkjedal, I., Christiansen, J. S., et al. Marine Fishes of the Arctic Region. – Vol. I–II. – Akureyri: Conservation of Arctic Flora and Fauna, 2018. – 739 p.
- Mecklenburg, C. W., Mecklenburg, T. A., Sheiko, B. A., Steinke, D. Pacific Arctic Marine Fishes. – Akureyri: Conservation of Arctic Flora and Fauna, 2016. – 406 p.
- Mecklenburg, C. W., Mecklenburg, T. A., Thorsteinson, L. K. Fishes of Alaska. – Bethesda, MD: American Fisheries Society, 2002. – 1085 p.
- Mehl, J. A. P. Ecology, osmoregulation and reproductive biology of the white steenbras *Lithognathus lithognathus* (Teleostei: Sparidae) // Zool. Afr. – 1973. – Vol. 8. – P. 157–230.
- Miller, R. R. Geographical distribution of Central American freshwater fishes // Copeia. – 1966. – Vol. 1966. – P. 773–802.
- Miller, R. R. Origin and affinities of the freshwater fish fauna of Western North America / In: Hubbs, C. L. (ed.). Zoogeography. – Am. Assoc. Adv. Sci. Publ., 1959. – P. 187–222.
- Milner, A. M. Colonization and ecological development of new streams in Glacier Bay National Park, Alaska // Freshwater Biol. – 1987. – Vol. 18. – P. 53–70.
- Mitsch, W., Day, J., Gilliam, J., Groffman, P., Hey, D., Randall, G., Wang, N. Reducing nitrogen loading to the Gulf of Mexico from the Mississippi River basin: strategies to counter persistent problem // BioScience. – 2001. – Vol. 51, № 5. – P. 373–388.
- Moksness, E. (ed.), Dahl, E., Støttrup, J. Global Challenges in Integrated Coastal Zone Management. – Wiley-Blackwell, 2013. – 264 p.
- Møller, P. R., Gravlund, P. Phylogeny of the eelpout genus *Lycodes* (Pisces, Zoarcidae) as inferred from mitochondrial cytochrome b and 12S rDNA // Mol. Phylogenet. Evol. – 2003. – Vol. 26. – P. 369–388.
- Montgomery, D. R. Coevolution of the Pacific salmon and Pacific Rim topography // Geology. – 2000. – Vol. 28. – P. 1107–1110.
- Moulton, L. L., Fawcett, M. H. Oliktok Point Fish Studies – 1983. – Anchorage, AK: Woodward-Clyde Consultants for Kuparuk River Unit, 1984. – 77 p.

Moyle, P. B., Cech, J. J. *Fishes: An Introduction to Ichthyology*. – Englewood Cliffs, NJ: Prentice Hall, 1988. – 592 p.

Moyle, P. B., Cech, J. J. Jr. *Fishes: An Introduction to Ichthyology*. – 5th ed. – Upper Saddle River, USA: Prentice-Hall, 2004. – 726 p.

Moyle, P. B., Stompe, D. K. Non-native fishes in estuaries / In: *Fish and Fisheries in Estuaries: A Global Perspective* (2nd ed.). – UK: Wiley-Blackwell, 2022. – P. 684–705.

Murray, L., Wetzel, R. L. Oxygen production and consumption associated with the major autotrophic components in two temperate seagrass communities // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1987. – Vol. 38. – P. 231–239.

Muylaert, K., Sabbe, K., Vyverman, W. Changes in phytoplankton diversity and community composition along the salinity gradient of the Schelde estuary (Belgium/The Netherlands) // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* – 2009. – Vol. 82. – P. 335–340.

Myers, G. S. Derivation of the freshwater fish fauna of Central America // *Copeia*. – 1966. – Vol. 1966, № 4. – P. 766–773.

Myers, G. S. Fresh-water fishes and West Indian zoogeography // *Ann. Rept. Smithsonian Inst.* – 1938. – P. 339–364.

Myers, G. S. Fresh-water fishes and West Indian zoogeography // *Stanford Ichthyol. Bull.* – 1951. – Vol. 4, № 1. – P. 11–21.

Myers, G. S. Paleogeographic significance of freshwater fish distribution in the Pacific // *Proc. Seventh Pacific Sci. Congr.* – 1953. – Vol. 4. – P. 38–48.

Myers, G. S. Salt-tolerance of freshwater fish groups in relation to zoogeographical problems // *Bijdr. Dierkd.* – 1949a. – Vol. 28. – P. 315–322.

Myers, G. S. The fresh-water fish fauna of North America // *Proc. XVI Int. Congr. Zool.* – 1963. – Vol. 4. – P. 15–20.

Myers, G. S. Usage of anadromous, catadromous and allied terms for migratory fishes // *Copeia*. – 1949b. – Vol. 2. – P. 89–97.

Nazarkin, M. V. A new genus and species of greenling (*Hexagrammidae*) from the Miocene of Sakhalin Island // *J. Ichthyol.* – 1997a. – Vol. 37, № 1. – P. 5–13.

Nazarkin, M. V. A new late Miocene flounder from Agnevo svita, Sakhalin Island // *J. Ichthyol.* – 1997. – Vol. 37, № 8. – P. 547–553.

Nazarkin, M. V. Gunnels (*Perciformes*, *Pholidae*) from the Miocene of Sakhalin Island // *J. Ichthyol.* – 2002. – Vol. 42, № 4. – P. 279–288.

Nazarkin, M. V. New stichaeid fishes (*Stichaeidae*, *Perciformes*) from Miocene of Sakhalin // *J. Ichthyol.* – 1998. – Vol. 38, № 4. – P. 279–291.

Nazarkin, M. V. On the finding of a big-mouth sculpin fish (*Hemitriptoridae*) in Miocene fossils of Sakhalin // *J. Ichthyol.* – 1999. – Vol. 39, № 5. – P. 370–376.

- Nazarkin, M. V. The structure of the Miocene northwestern Pacific ichthyofauna as revealed by two fossil fish assemblages from Sakhalin Island, Russia // *Paleontol. Res.* – 2021. – Vol. 25, Issue 4. – P. 1–9.
- Neilson, B., Cronin, L. (eds). *Estuaries and Nutrients.* – Clifton (NJ): Humana, 1981. – 643 p.
- Nelson, J. S. On the relationships of the New Zealand marine fish *Antipodocottus galathea* with the Japanese *Stlengis misakia* (Scorpaeniformes: Cottidae) // *Rec. N. Z. Oceanogr. Inst.* – 1985. – Vol. 5. – P. 1–12.
- Nelson, J. S., Grande, T. C., Wilson, M. V. H. *Fishes of the World.* – 5th ed. – Hoboken, NJ: John Wiley & Sons, 2016. – 707 p.
- Newell, B. S., Barber, W. E. Estuaries important to Australian fisheries // *Austral. Fish.* – 1975. – Vol. 34. – P. 17–20.
- Nichols, J. T. Fishes of the White Nile // *Am. Mus. Novit.* – 1928. – Vol. 319. – P. 1–7.
- Nicolas, D., Lobry, J., Lepage, M., Sautour, B., Le Pape, O., Cabral, H. N., Uriarte, A., Boët, P. Fish under influence: a macroecological analysis of relations between fish species richness and environmental gradients among European tidal estuaries // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* – 2010. – Vol. 86. – P. 137–147.
- Nordlie, F. G. Fish communities of estuarine salt marshes of eastern North America, and comparisons with temperate estuaries of other countries // *Rev. Fish Biol. Fish.* – 2003. – Vol. 13. – P. 281–325.
- Northcote, T. G. A review of management and enhancement options for the Arctic grayling (*Thymallus arcticus*) with special reference to the Williston Reservoir watershed in British Columbia // *Fish. Manag. Rep.* – 1993. – P. 101–69.
- Novacek, M. J., Marshall, L. G. Early biogeographic history of Ostariophysian fishes // *Copeia.* – 1976. – P. 1–12.
- Nyman, L. Conservation of freshwater fish (protection of biodiversity and genetic variability in aquatic ecosystem). – Drottningholm, Sweden: Inst. Freshwater Res., 1991. – 38 p.
- Odum, H. T. Insidious alteration of the estuarine environment // *Trans. Am. Fish. Soc.* – 1970. – Vol. 99. – P. 836–847.
- Odum, H. T., Copeland, B. J., McMahan, E. A. *Coastal Ecological Systems of the United States.* – Vol. III. – Washington (DC): The Conservation Foundation, 1974. – 453 p.
- Officer, C. B. *Physical oceanography of estuaries (and associated coastal waters).* – New York: Wiley-Interscience Publ., 1976. – 465 p.
- Olsen, T., Burgess, F. (eds). *Pollution and Marine Ecology.* – New York: Wiley-Interscience, 1967. – 364 p.
- Orth, R. J., et al. A global crisis for seagrass ecosystems // *BioScience.* – 2006. – Vol. 56. – P. 987–996.

- Pacific Salmon Life Histories / eds. Groot, C., Margolis, L. – Vancouver, Can., 1991. – 564 p.
- Parker, R. R. Marine mortality schedules of pink salmon of the Beela Coola River, Central British Columbia // J. Fish. Res. Board Can. – 1968. – Vol. 25, № 4. – P. 757–794.
- Parker, R. R. Size selective predation among juvenile salmonid fishes in a British Columbia Inlet // J. Fish. Res. Board Can. – 1971. – Vol. 28, № 10. – P. 1503–1510.
- Pasquaud, S., Vasconcelos, R. P., França, S., et al. Worldwide patterns of fish biodiversity in estuaries: effect of global vs. local factors // Estuar. Coast. Shelf Sci. – 2015. – Vol. 154. – P. 122–128.
- Patrick, R. Rivers of United States. Vol. 1: Estuaries. – New York: John Wiley & Sons Publ., 1994. – 825 p.
- Pauly, D. The fishes and their ecology / In: Pauly, D., Mines, A. N. (eds). Small-scale Fisheries of San Miguel Bay, Philippines: Biology and Stock Assessment. – ICLARM Tech. Rep. 7. – 1982. – P. 15–33.
- Pauly, D., Yáñez-Arancibia, A. Fisheries in coastal lagoons / In: Kjerfve, B. (ed.). Coastal Lagoon Processes. – Amsterdam: Elsevier, 1994. – Oceanogr. Ser., № 60. – P. 377–400.
- Pauly, D., Yáñez-Arancibia, A. Fisheries in lagoon-estuarine ecosystems / In: Estuarine Ecology. – 2nd ed. – New York: Wiley-Interscience, 2013. – P. 465–482.
- Pearcy, W. G. Ocean ecology of North Pacific salmonids. – Univ. Washington, 1992. – 179 p.
- Perillo, G. M. E. Definitions and geomorphologic classifications of estuaries // Geomorphol. Sedimentol. Estuaries. – Develop. Sedimentol., № 53. – 1995. – P. 17–47.
- Perillo, G. M. E., Piccolo, M. C. Global variability in estuaries and coastal settings / In: Treatise on estuarine and coastal science. – Vol. 1. – Academic Press, 2011. – P. 7–36.
- Perillo, G. M. E., Piccolo, M. C., Pino-Quivira, M. What do we know about the geomorphology and physical oceanography of South American estuaries? / In: Estuaries of South America: Their Geomorphology and Dynamics. – Berlin: Springer Verlag, 1999. – 223 p.
- Pielou, E. C. After the ice age: The return of life to glaciated North America. – Chicago: Univ. of Chicago Press, 1991. – 366 p.
- Pihl, L., Cattrijsse, A., Codling, I., Mathieson, S., McLusky, D. S., Roberts, C. Habitat use by fishes in estuaries and other brackish areas / In: Fishes in Estuaries. – Oxford: Blackwell Science, 2002. – P. 10–53.
- Plaut, I. Effects of salinity acclimation on oxygen consumption in the freshwater blenny, *Salaria fluviatilis*, and the marine blenny, *S. pavo* // Mar. Freshwater Res. – 1999. – Vol. 50. – P. 655–659.
- Popov, A. M. Fishes of Avatcha Bay on the southern coast of Kamchatka // Copeia. – 1933. – № 2. – P. 59–67.
- Potter, I. C., Beckley, L. E., Whitfield, A. K., Lenanton, R. C. J. Comparisons between the role played by estuaries in the life cycles of fishes in temperate Western Australia and southern Africa // Environ. Biol. Fishes. – 1990. – Vol. 28. – P. 143–178.

Potter, I. C., Claridge, P. N., Warwick, R. M. Consistency of seasonal changes in an estuarine fish assemblage // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1986. – Vol. 32. – P. 217–228.

Potter, I. C., Ivantsoff, W., Cameron, R., Minnard, J. Life cycles and distribution of atherinids in the marine and estuarine waters of southern Australia // *Hydrobiologia* – 1986. – Vol. 139. – P. 23–40.

Potter, I. C., Tweedley, J. R., Elliott, M., Whitfield, A. K. The ways in which fish use estuaries: a refinement and expansion of the guild approach // *Fish Fish.* – 2015. – № 16. – P. 230–239.

Potter, I. C., Warwick, R. M., Hall, N. G., Tweedley, J. R. The physico-chemical characteristics, biota and fisheries of estuaries / In: *Freshwater fisheries ecology*. – UK: John Wiley & Sons Ltd., 2016. – P. 48–79.

Pritchard, D. W. Estuarine hydrography // *Adv. Ecol. Physiol.* – 1952. – № 1. – P. 243–280.

Pritchard, D. W. What is an estuary: Physical viewpoint / In: Lauff, G. H. (ed.). *Estuaries*. – Washington (DC): AAAS Publ., 1967. – Vol. 1. – P. 149–176.

Quinn, T. P. The behavior and ecology of Pacific salmon and trout. – Bethesda, MD: American Fisheries Society; Vancouver & Toronto: UBC Press, 2005. – 378 p.

Raseira, M. B., Vieira, J. P., Garcia, A. M. The beach seine fish assemblage of the Patos Lagoon and marine adjacent areas, Brazil: from the ocean to the limnic // *J. Fish Biol.* – 2002. – Vol. 61 (Suppl. A). – P. 279.

Ray, G. C. Connectivities of estuarine fishes to the coastal realm // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* – 2005. – Vol. 64. – P. 18–32.

Ray, G. C. Do the metapopulation dynamics of estuarine fishes influence the stability of shelf ecosystems? // *Bull. Mar. Sci.* – 1997. – Vol. 60, № 3. – P. 1040–1049.

Ray, G. C., Hayden, B. P., McCormick-Ray, M. G., Smith, T. M. Land-seascape diversity of the U.S. east coastal zone with particular reference to estuaries / In: Ormond, R. G. F., Gage, J. D., Angel, M. V. (eds). *Marine Biodiversity: Patterns and Processes*. – Cambridge, UK: Cambridge Univ. Press, 1997. – P. 337–371.

Raymo, M. E. The initiation of northern hemisphere glaciation // *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* – 1994. – Vol. 22. – P. 353–383.

Reid, G. K. *Ecology of Inland Waters and Estuaries*. – New York: Reinhold, 1961. – 375 p.

Remane, A. Die Brackwasserfauna // *Zool. Anz., Suppl.* – 1934. – Bd. 7. – S. 34–74.

Remane, A. Ecology of brackish waters / In: *Biology of Brackish Water. Die Binnengewässer*. – Bd. 25. – New York: Wiley & Sons, 1971. – P. 1–210.

Remane, A. Einführung in die zoologische Ökologie der Nord- und Ostsee // *Tierwelt der Nord- und Ostsee*. – 1940. – Bd. 24, Teil 1a. – S. 1–238.

Reyes, E., Day, J. W., Lara-Domínguez, A. L., Sánchez-Gil, P., Zárate-Lomelí, D., Yáñez-Arancibia, A. Assessing coastal management plans using watershed spatial models for the Mississippi

delta USA, and Usumacinta-Gijalva delta Mexico // Ocean Coast. Manage. – 2004. – Vol. 47 (11–12). – P. 693–708.

Richardson, S. L. Current knowledge of larvae of sculpins (Pisces: Cottidae and allies) in North-east Pacific genera with notes on intergeneric relationships // Fish. Bull. – 1981. – Vol. 79, № 1. – P. 103–121.

Ricker, W. E. Russian-English dictionary for students of fisheries and aquatic biology. – Ottawa: Fisheries Research Board of Canada, 1973. – 428 p.

Rocha-Olivares, A., Rosenblatt, R. H., Vetter, R. D. Cryptic species of rockfishes (Sebastes: Scorpenidae) in the Southern Hemisphere inferred from mitochondrial lineages // J. Hered. – 2001. – Vol. 90. – P. 404–411.

Rohde, K. Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause // Oikos. – 1992. – Vol. 65. – P. 514–527.

Romer, A. S. Vertebrate paleontology. – 2nd ed. – Chicago: Univ. of Chicago Press, 1964. – 687 p.

Rosen, B. R. From fossils to Earth history: applied historical biogeography / In: Myers, A. A., Giller, P. S. (eds). Analytical Biogeography. – London: Chapman and Hall, 1988. – P. 437–481.

Rosen, D. E. Phylogeny and zoogeography of salmoniform fishes and relationships of *Lepidogalaxias salamandroides* // Bull. Am. Mus. Nat. Hist. – 1974. – Vol. 153, № 2. – P. 265–326.

Rounsefell, G. A. Anadromy in North American Salmonidae // Fish. Bull. U.S. Fish Wildl. Serv. – 1958. – Vol. 58, № 131. – P. 171–185.

Roux, M. J., Harwood, L. A., Zhu, X., Sparling, P. Early summer nearshore fish assemblage and environmental correlates in an Arctic estuary // J. Great Lakes Res. – 2016. – Vol. 42. – P. 256–266.

Schelske, C. L., Odum, E. P. Mechanisms maintaining high productivity in Georgia estuaries // Proc. Gulf Caribb. Fish. Inst. – 1962. – № 14. – P. 75–80.

Schmitter-Soto, J. J., Bemis, K. E., Dowling, T. E., Espinosa-Pérez, H. S., Findley, L. T., et al. How many fish species are in North America? // Ichthyol. Herpetol. – 2024. – Vol. 112, № 4. – P. 615–618.

Schubel, J. R., Hirschberg, D. J. Estuarine graveyards, climatic change, and the importance of the estuarine environment / In: Wiley, M. L. (ed.). Estuarine Interactions. – New York: Academic Press, 1978. – P. 285–303.

Schulte, P. M. Responses to environmental stressors in an estuarine fish: interacting stressors and the impacts of local adaptation // J. Therm. Biol. – 2007. – Vol. 32, № 3. – P. 152–161.

Schultz, E. T., McCormick, S. D. Euryhalinity in an evolutionary context / In: McCormick, S. D., Farrell, A. P., Brauner, C. J. (eds). Euryhaline Fishes. – Amsterdam: Academic Press, Elsevier, 2013. – P. 478–533.

Sconfiatti, R., Marino, R. Patterns of zonation of sessile macrobenthos in a lagoon estuary (northern Adriatic Sea) / In: Ros, J. D. (ed.). Topics in Marine Biology: Proceedings of the 22nd European Marine Biology Symposium (Barcelona, Spain, August 1987). – Sci. Mar. – 1989. – Vol. 53, № 2–3. – P. 655–661.

Scott, W. B., Crossman, E. J. Freshwater fishes of Canada. – Bull. Fish. Res. Board Can. – 1973. – № 184. – 966 p.

Semkin, P., Baigubekov, K., Barabanshchikov, Y., Gorin, S., Koltunov, A., et al. The carbonate system of Penzhina Bay and the Shelikhov Gulf in the Sea of Okhotsk during extreme tides in summer // J. Mar. Sci. Eng. – 2024. – Vol. 27, № 517. – P. 1–19.

Sfriso, A., Facca, Ch. Distribution and production of macrophytes and phytoplankton in the lagoon of Venice: comparison of actual and past situation // Hydrobiologia – 2007. – Vol. 577. – P. 71–85.

Sheaves, M., Johnston, R. Ecological drivers of spatial variability among fish fauna of 21 tropical Australian estuaries // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 2009. – Vol. 385. – P. 245–260.

Silva, A. C. F., Tavares, P., Shapouri, M., Stigter, T. Y., Monteiro, J. P., Machado, M., da Fonceca, L. C., Ribeiro, L. Estuarine biodiversity as an indicator of groundwater discharge // Estuar. Coast. Shelf Sci. – 2012. – Vol. 97. – P. 38–43.

Slobodin, S. B., Anderson, P. M., Glushkova, O. Y., Lozhkin, A. V. Western Beringia (Northeast Asia) / In: Kotlyakov, V. M., Velichko, A. A., Vasil'ev, S. A. (eds). Human colonization of the Arctic: the interaction between early migration and the paleoenvironment. – London: Academic Press, Elsevier, 2017. – Chap. 3.1. – P. 241–298.

Smith, C. L., Powell, C. R. The summer fish communities of Brier Creek, Marshall County, Oklahoma // Am. Mus. Novit. – 1971. – Vol. 2458. – P. 1–30.

Smith, L. S. Introduction to Fish Physiology. – Neptune City, NJ: TFH Publ., 1982. – 256 p.

Smith, N. F., Talbot, C., Eddy, F. B. Dietary salt intake and its relevance to ionic regulation in freshwater salmonids // J. Fish Biol. – 1989. – Vol. 35. – P. 749–753.

Solovyev, B. A., Shpak, O. V., Glazov, D. M., et al. Summer distribution of beluga whales (*Delphinapterus leucas*) in the Sea of Okhotsk // Russ. J. Theriol. – 2015. – Vol. 14, № 2. – P. 201–215.

Spalding, M. D., Fox, H. E., Allen, G. R., Davidson, N., Ferdaña, et al. Marine Ecoregions of the World: A Bioregionalization of Coastal and Shelf Areas // BioScience. – 2007. – Vol. 57, № 7. – P. 573–583.

Sparks, J. S., Smith, W. L. Freshwater fishes, dispersal ability, and nonevidence: “Gondwana Life Rafts” to the rescue // Syst. Biol. – 2005. – Vol. 54. – P. 158–165.

Stabell, O. B. Homing and Olfaction in Salmonids: A Critical Review with Special Reference to the Atlantic Salmon // Biol. Rev. – 1984. – Vol. 59. – P. 333–388.

Stearley, R. F. Historical ecology of Salmoninae, with special reference to *Oncorhynchus* / In: Mayden, R. L. (ed.). Systematics, Historical Ecology, and North American Freshwater Fishes. – Stanford Univ., California, 1992. – P. 622–658.

Stergiou, K. I. Capelin (*Mallotus villosus*, Pisces: Osmeridae), glaciations, and speciation: A nomothetic approach to fisheries ecology and reproductive biology // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1989. – Vol. 56. – P. 211–224.

Stickley, C. E., John, K., Koc, N., Jordan, R. W., Passchier, S., Pearce, R. B. Evidence for middle Eocene Arctic Sea ice from diatoms and ice-rafted debris // Nature. – 2009. – Vol. 460. – P. 376–379.

Stickney, R. Estuarine ecology of the Southeastern United States and Gulf of Mexico. – College Station: Texas A&M Univ. Press, 1984. – 310 p.

Swatdipong, A., Vasemägi, A., Koskinen, M. T., Piironen, J., Primmer, C. R. Unanticipated population structure of European grayling in its northern distribution: implications for conservation prioritization // Front. Zool. – 2009. – Vol. 6. – P. 6.

Syvitski, J. M., Harvey, N., Wolanski, E., Burnett, W. C., Perillo, G. M., et al. Dynamics of the coastal zone / In: Coastal Fluxes in the Anthropocene. – Berlin: Springer, 2005. – P. 39–94.

Takenouti, A. Y., Ohtani, K. Currents and water masses in the Bering Sea: A review of Japanese work / In: Oceanography of the Bering Sea with emphasis on renewable resources. Proc. of an Int. Symp. for Bering Sea study (Hokodate, Japan, 31 Jan. – 4 Feb. 1972). – USA: Vail-Ballou Press, 1974. – P. 39–57.

Taylor, E. B., Bentzen, P. Evidence for multiple origins and sympatric divergence of trophic ecotypes of smelt (*Osmerus*) in northeastern North America // Evolution. – 1993. – Vol. 47. – P. 813–832.

Taylor, E. B., Dodson, J. J. A molecular analysis of relationships and biogeography within a species complex of Holarctic fish (*Osmerus*) // Mol. Ecol. – 1994. – Vol. 3. – P. 235–248.

Tchernavin, V. The origin of salmon: Is its ancestry marine or freshwater? // Salm. Trout Mag. – 1939. – Vol. 95. – P. 120–140.

Teichert, N., Pasquaud, S., Borja, A., et al. Living under stressful conditions: fish life history strategies across environmental gradients in estuaries // Estuar. Coast. Shelf Sci. – 2017. – Vol. 188. – P. 18–26.

Telesh, I. V., Khlebovich, V. V. Principal processes within the estuarine salinity gradient: a review // Mar. Pollut. Bull. – 2010. – Vol. 61. – P. 149–155.

Ter Morshuizen, L. D., Whitfield, A. K., Paterson, A. W. Influence of freshwater flow regime on fish assemblages in the Great Fish River and estuary // South Afr. J. Aquat. Sci. – 1996. – Vol. 22. – P. 52–61.

The Ocean Ecology of Pacific Salmon and Trout. R. J. Beamish (ed.). – Bethesda, MD: American Fisheries Society, 2018. – 1147 p.

The Venice system for the classification of marine waters according to salinity. – 1959 // Symposium on the classification of brackish waters. Venice, 8–14 Apr. 1958. – P. 346–347.

Thia-Eng, C. Essential elements of integrated coastal zone management // *Ocean Coast. Manage.* – 1993. – Vol. 21. – P. 81–108.

Thorstad, E. B., Økland, F., Aarestrup, K., Heggberget, T. G. Factors affecting the within-river spawning migration of Atlantic salmon, with emphasis on human impacts // *Rev. Fish. Biol. Fish.* – 2008. – Vol. 18. – P. 345–371.

Ticolas, D., Lobry, J., Lepage, M., Sautour, B., Le Pape, O., Cabral, H. N., Uriarte, A. Fish under influence: a macroecological analysis of relations between fish species richness and environmental gradients among European tidal estuaries // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* – 2010. – Vol. 86. – P. 137–147.

Tokuya, K., Amaoka, K. Studies on larval and juvenile blennies in the coastal waters of Southern Hokkaido (Pisces: Blennioidei) // *Bull. Fac. Fish., Hokkaido Univ.* – 1980. – Vol. 31, № 1. – P. 16–49.

Treatise on Estuarine and Coastal Science. D. McLusky, E. Wolanski (eds.). – Vol. 1–12. – Academic Press, 2011. – 4594 p.

Trout and Char of the World. Kershner, J. L., Williams, J. E., Gresswell, R. E., Lóbon-Cerviá, J. (eds.). – Bethesda, MD: American Fisheries Society, 2019. – 777 p.

Tweedley, J. R., Warwick, R. M., Hallett, C. S., Potter, I. C. Fish-based indicators of estuarine condition that do not require reference data // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* – 2017. – Vol. 191. – P. 209–220.

Twilley, R. R., Rivera-Monroy, V. H., Chen, R., Botero, L. Adapting an ecological mangrove model to simulate trajectories in restoration ecology // *Mar. Pollut. Bull.* – 1998. – Vol. 37. – P. 404–419.

Tyus, H. M. Ecology and Conservation of Fishes. – New York: CRC Press, Taylor & Francis Group, 2012. – 562 p.

UNWOA (United Nations World Ocean Assessment). Chapter 44. Estuaries and Deltas. – Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2017. – P. 839–852.

Valle-Levinson, A. V. Definition and classification of estuaries / In: *Contemporary Issues in Estuarine Physics.* – Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2010. – P. 1–11.

Van Der Laan, R. Freshwater Fish List. – 43th ed. – Almere, The Netherlands, Dec. 2024. – 1122 p.

Van der Maarel, E. Ecotones and ecoclines are different // *J. Veg. Sci.* – 1990. – Vol. 1. – P. 135–138.

Vasconcelos, R. P., Henriques, S., Franca, S., et al. Global patterns and predictors of fish species richness in estuaries // *J. Anim. Ecol.* – 2015. – Vol. 84. – P. 1331–1341.

Vasconcelos, R. P., Reis-Santos, P., Cabral, H. N., Costa, J. L., Costa, M. J. River coast connectivity, estuarine nursery function and coastal fisheries / In: *Treatise on Estuarine and Coastal Science.* – Vol. 10. – Academic Press, 2011. – P. 81–107.

- Vermeij, G. J. Anatomy of an invasion: the trans-Arctic interchange // *Paleobiology*. – 1991. – Vol. 17. – P. 281–307.
- Vermeij, G. J., Banker, R., Capece, L. R., Hernandez, E. S., Salley, S. O., Vriesman, V. P., Wortham, B. E. The coastal North Pacific: origins and history of a dominant marine biota // *J. Biogeogr.* – 2019. – Vol. 46. – P. 1–18.
- Vermeij, G. J., Motani, R. Land to sea transitions in vertebrates: the dynamics of colonization // *Paleobiology*. – 2018. – Vol. 44. – P. 237–250.
- Vilar, C. C., Joyeux, J. C., Giarrizzo, T., Spach, H. L., Vieira, J. P., Vaske-Junior, T. Local and regional ecological drivers of fish assemblages in Brazilian estuaries // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 2013. – Vol. 485. – P. 181–197.
- Vilar, C. C., Joyeux, J. C., Spach, H. L. Geographic variation in species richness, rarity, and the selection of areas for conservation: an integrative approach with Brazilian estuarine fishes // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* – 2017. – Vol. 196. – P. 134–140.
- Wallace, J. H. The estuarine fishes of the east coast of South Africa. Part 1. Species composition and length distribution in the estuarine and marine environments. Part 2. Seasonal abundance and migrations // *Investig. Rep. Oceanogr. Res. Inst.* – 1975. – Vol. 40. – P. 1–72.
- Wallace, J. H., Kok, H. M., Beckley, L. E. Inshore small-mesh trawling survey of the cape south coast. Part 2. Occurrence of estuarine associated fishes // *S. Afr. J. Zool.* – 1984a. – Vol. 19. – P. 165–169.
- Wallace, J. H., Kok, H. M., Beckley, L. E., Bennett, B., Blaber, S. J. M., Whitfield, A. K. South African estuaries and their importance to fishes // *S. Afr. J. Sci.* – 1984b. – Vol. 80. – P. 203–207.
- Wallace, J. H., Van der Elst, R. P. The estuarine fishes of the east coast of South Africa. Part 4. Occurrence of juveniles in estuaries. Part 5. Ecology, estuarine dependence and status // *Investig. Rep. Oceanogr. Res. Inst.* – 1975. – Vol. 42. – P. 1–63.
- Welch, D. W., Rechisky, E. L., Challenger, W. C., Porter, A. D. Critical periods in the marine life history of Pacific salmon // *NPAFC Tech. Rep.* – 2013. – № 9. – P. 179–183.
- Wen, J., Nie, Z.-L., Ickert-Bond, S. M. Intercontinental disjunctions between eastern Asia and western North America in vascular plants highlight the biogeographic importance of the Bering land bridge from late Cretaceous to Neogene // *J. Syst. Evol.* – 2016. – Vol. 54, iss. 5. – P. 469–490.
- West, J. M., Williams, G. D., Madon, S. P., Zedler, J. B. Integrating spatial and temporal variability into the analysis of fish food web linkages in Tijuana Estuary // *Environ. Biol. Fish.* – 2003. – Vol. 67. – P. 297–309.
- West, R. L., Smith, M. W., Barber, W. E., Reynolds, J. B., Hop, H. Autumn migration and overwintering of Arctic grayling in coastal streams of the Arctic National Wildlife Refuge, Alaska // *Trans. Am. Fish. Soc.* – 1992. – Vol. 121. – P. 709–715.

- Whitfield, A. K. An estuary-association classification for the fishes of Southern Africa // S. Afr. J. Sci. – 1994. – Vol. 90. – P. 411–417.
- Whitfield, A. K. Biology and ecology of fishes in the southern African estuaries. – Ichthyol. Monogr. J.L.B. Smith Inst. Ichthyol. – 1998. – № 2. – 223 p.
- Whitfield, A. K. Estuaries – how challenging are these constantly changing aquatic environments for associated fish species? // Environ. Biol. Fish. – 2021. – Vol. 104. – P. 517–528.
- Whitfield, A. K. Fish species in estuaries – from partial association to complete dependency // J. Fish Biol. – 2020. – Vol. 97, iss. 4. – P. 1262–1264.
- Whitfield, A. K. Fishes of Southern African Estuaries: From Species to Systems. – Smithiana Monogr. – 2019. – No. 4. – Publ. by SAIAB. – 495 p.
- Whitfield, A. K. Ichthyofaunal assemblages in estuaries: a South African case study // Rev. Fish Biol. Fisheries. – 1999. – Vol. 9. – P. 151–186.
- Whitfield, A. K. Preliminary documentation and assessment of fish diversity in sub-Saharan African estuaries // Afr. J. Mar. Sci. – 2005. – Vol. 27. – P. 307–324.
- Whitfield, A. K. Why are there so few freshwater fish species in most estuaries? // J. Fish Biol. – 2015. – Vol. 86. – P. 1227–1250.
- Whitfield, A. K., Able, K. W., Barletta, M., Blaber, S. J. M., Harrison, T. D. Life-history guilds of fishes associated with estuaries: opportunism versus dependency // Estuar. Coast. Shelf Sci. – 2023. – Vol. 292. – 108456. – doi: 10.1016/j.ecss.2023.108456.
- Whitfield, A. K., Able, K. W., Blaber, S. J. M., Elliott, M. Introduction / In: Fish and Fisheries in Estuaries: A Global Perspective (2nd ed.). – UK: Wiley-Blackwell, 2022a. – P. 1–15.
- Whitfield, A. K., Able, K. W., Blaber, S. J. M., Elliott, M., Franco, A., Harrison, T. D., Houde, E. D. Feeding ecology and trophic dynamics / In: Fish and Fisheries in Estuaries: A Global Perspective (2nd ed.). – UK: Wiley-Blackwell, 2022c. – P. 255–331.
- Whitfield, A. K., Able, K. W., Blaber, S. J. M., Elliott, M., Franco, A., Harrison, T. D., Potter, I. C., Tweedley, J. R. Fish assemblages and functional groups / In: Fish and Fisheries in Estuaries: A Global Perspective (2nd ed.). – UK: Wiley-Blackwell, 2022b. – P. 16–59.
- Whitfield, A. K., Blaber, S. J. M. The effects of temperature and salinity on *Tilapia rendalli* Boulenger 1896 // J. Fish Biol. – 1976. – Vol. 9. – P. 99–104.
- Whitfield, A. K., Elliott, M. Ecosystem and biotic classifications of estuaries and coasts / In: Treatise on Estuarine and Coastal Science. – Vol. 1. – Academic Press, 2011. – P. 99–124.
- Whitfield, A. K., Elliott, M. Fishes as indicators of environmental and ecological changes within estuaries: a review of progress and some suggestions for the future // J. Fish Biol. – 2002. – Vol. 61. – P. 229–250.

Whitfield, A. K., Elliott, M., Basset, A., Blaber, S. J. M., West, R. J. Paradigms in estuarine ecology – a review of the Remane diagram with a suggested revised model for estuaries // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* – 2012. – Vol. 97. – P. 78–90.

Whitfield, A. K., Gillanders, B. M., Able, K. W. Climate change effects on fish populations / In: *Climate Change and Estuaries* (1st ed.). – Boca Raton: CRC Press, 2024. – P. 475–505.

Whitfield, A. K., Weerts, S., Weyl, O. L. F. Fish assemblage changes in selected Holocene lagoons and lakes on the southern African coast // *Ecol. Evol.* – 2017. – Vol. 7. – P. 7382–7398.

Wilson, M. V. H. Middle Eocene freshwater fishes from British Columbia // *Life Sci. Contr.*, Royal Ontario Mus. – 1977. – № 113. – P. 1–61.

Wilson, M. V. H., Li, G.-Q. Osteology and systematic position of the Eocene salmonid *Eosalmo driftwoodensis* Wilson from western North America // *Zool. J. Linn. Soc.* – 1999. – Vol. 125. – P. 279–311.

Wilson, M. V. H., Williams, R. R. J. Salmoniform fishes: key fossils, supertree, and possible morphological synapomorphies / In: *Origin and Phylogenetic Interrelationships of Teleosts* (eds. Nelson, J. S., Schultze, H.-P., Wilson, M. V. H.). – München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2010. – Chap. 17. – P. 379–409.

Wiswar, D. W., West, R. L. Fisheries investigations on the Arctic National Wildlife Refuge, Alaska, 1984 / In: Garner, G. W., Reynolds, P. E. (eds.). *Arctic National Wildlife Refuge Coastal Plain Resource Assessment: 1985 Update Report.* – Anchorage (AK): US Fish and Wildlife Service, 1987. – P. 778–800.

Withers, K., Nipper, M. (eds.). *Environmental Analysis of the Gulf of Mexico.* – Spec. Publ. № 1. Corpus Christi (TX): Harte Res. Inst. for Gulf of Mexico Studies, Texas A&M Univ., 2007. – 700 p.

Wolanski, E. Estuarine ecohydrology modeling: what works and within what limits? / In: Wolanski, E., Day, J. W., Elliott, M., Ramachandran, R. (eds.). *Coasts and Estuaries: The Future.* – Elsevier, 2019. – Chap. 29. – P. 503–520.

Wolanski, E., Chícharo, L., Chícharo, M. A., Morais, P. An ecohydrology model of the Guadiana Estuary (south Portugal) // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* – 2006. – Vol. 70. – P. 132–143.

Wolanski, E., Elliott, M. Ecosystem and biotic classifications of estuaries and coasts / In: *Treatise on Estuarine and Coastal Science.* – Vol. 1. – Academic Press, 2011. – P. 99–124.

Wolanski, E., Elliott, M. *Estuarine Ecohydrology: An Introduction* (2nd ed.). – Elsevier Science, 2016. – 322 p.

Wolanski, E., Elliott, M. The physics-biology links in suspended and settled estuarine mud dynamics: a review / In: *Sediment Transport Research – Further Recent Advances.* – 2024. – P. 1–22.

Wootton, R. J. *Ecology of Teleost Fishes.* – London: Chapman and Hall, 1990. – 404 p.

Wootton, R. J. *Fish Ecology.* – Dordrecht: Springer, 1992. – 212 p.

Yáñez-Arancibia, A. (ed.). *Fish Community Ecology in Estuaries and Coastal Lagoons: Towards Ecosystem Integration*. – Mexico (DF): Inst. Ciencias del Mar y Limnol., UNAM Press, 1985. – 654 p.

Yáñez-Arancibia, A. (ed.). *Integrated coastal management in the Gulf of Mexico large marine ecosystem* // *Ocean Coast. Manage.* – 2004. – Vol. 47(11–12). – P. 537–757.

Yáñez-Arancibia, A. *Terms of reference towards coastal management and sustainable development in Latin America: introduction to Special Issue in progress and experiences* // *Ocean Coast. Manage.* – 1999. – Vol. 42(2–4). – P. 77–104.

Yáñez-Arancibia, A., Day, J. W. *System approach for coastal ecosystem-based management in the Gulf of Mexico: ecological pulsing, the basis for sustainable management* / In: Day, J. W., Yáñez-Arancibia, A. (eds.). *The Gulf of Mexico Ecosystem-Based Management*. – College Station (TX): Texas A&M Univ. Press, 2012. – Chap. 20. – P. 326–355.

Yáñez-Arancibia, A., Ramirez-Gordillo, J. J., Day, J., Yoskowitz, D. *Environmental sustainability of economic trends in the Gulf of Mexico: what is the limit for Mexican coastal development* / In: Cato, J. (ed.). *Gulf of Mexico: Origin, Waters, and Biota. Ocean and Coastal Economy*. – Vol. 2. – College Station (TX): Texas A&M Univ. Press, 2009. – P. 82–104.

Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E., Billups, K. *Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present* // *Science*. – 2001. – Vol. 292. – P. 686–693.

Zalewsk, M., Bednarek, A. *Ecohydrology: a concept and management tool for European waterbodies* / In: Sychev, V. G., Mueller, L. (eds.). *Novel Methods and Results of Landscape Research in Europe, Central Asia and Siberia*. – Vol. 2. *Understanding and Monitoring Processes in Soils and Water Bodies*. – Moscow: FSBSI «Pryanishnikov Institute of Agrochemistry», 2018. – P. 430–433.

Zonenshain, L. P., Napatov, L. M. *Tectonic history of the Arctic region from the Ordovician through the Cretaceous* / In: Herman, Y. (ed.). *The Arctic Seas: Climatology, Oceanography, Geology, and Biology*. – New York: Van Nostrand Reinhold, 1989. – P. 829–862.