



GLOBAL
ENVIRONMENT
FACILITY



Е.В. Есин, В.В. Чебанова, В.Н. Леман

Экосистема малой лососевой реки Западной Камчатки (среда обитания, донное население и ихтиофауна)



Сохранение
биоразнообразия
лососевых Камчатки
и их устойчивое
использование

Проект ПРООН/ГЭФ "Сохранение
биоразнообразия лососевых Камчатки
и их устойчивое использование"



Всероссийский научно-исследовательский
институт рыбного хозяйства и океанографии



Е.В. Есин, В.В. Чебанова, В.Н. Леман

Экосистема малой лососевой реки Западной Камчатки

(среда обитания, донное население и ихтиофауна)

Москва

Товарищество научных издательств КМК

2009

УДК 597.553.2:597-15

Е.В. Есин, В.В. Чебанова, В.Н. Леман

Экосистема малой лососевой реки Западной Камчатки (среда обитания, донное население и ихтиофауна). — М.: Т-ва науч. изд-в КМК, 2009. — 176 с.

Впервые для Камчатки представлены количественные данные по видовому составу, численности, биомассе и разнообразию мест обитания рыб, а также их закономерные изменения по длине малой реки от истоков до устья. Приводится комплексная иерархическая классификация речных местообитаний (зоны и биотопы в их составе) на основе четких количественных критериев. Показана зависимость структуры, численности населения и морфологии молоди лососевых рыб от разнообразия типов и морфологии русел малой реки. Выявлена связь между обилием зообентоса и дрефты и особенностями питания рыб вдоль продольного профиля реки. Разработаны методические рекомендации по проведению оценки численности лососевых рыб с учетом разнообразия типов и морфологии русел рек.

Книга предназначена для специалистов в области ихтиологии и экологии. Результаты работы могут быть использованы для обоснования выбора ключевых участков камчатских рек, важных для поддержания биоразнообразия и требующих приоритетной охраны.

Рецензент:

к.б.н., Э.Л. Бакштанский (Всероссийский НИИ рыбного хозяйства и океанографии)

Мнение авторов необязательно отражает точку зрения ПРООН, других учреждений системы ООН и организаций, сотрудниками которых они являются.

Программа развития Организации Объединенных наций (ПРООН) является глобальной сетью ООН в области развития, выступающей за позитивные изменения в жизни людей путем предоставления странам-участницам доступа к источникам знаний, опыта и ресурсов.



Издание осуществлено при финансовой поддержке Проекта ПРООН/ГЭФ "Сохранение биоразнообразия лососевых Камчатки и их устойчивое использование"

ISBN 978-5-87317-546-8

© Программа развития ООН, 2009

ВВЕДЕНИЕ

Западное побережье полуострова Камчатка на участке от р. Морошечная на севере до р. Озерная на юге представляет собой уникальный регион Северной Пацифики, где на фоне постоянно растущего техногенного воздействия сохраняются условия для одновременного массового нереста диких популяций тихоокеанских лососей, форелей и голец родов *Oncorhynchus*, *Parasalmo* и *Salvelinus*. Основой воспроизводственного потенциала лососей остаются речные нерестилища, находящиеся в естественном состоянии.

Высокая густота речной сети и небольшая длина пробега вод в регионе определяют то, что более 95 % общего количества водотоков на Западной Камчатке составляют реки короче 100 км и ручьи. Верхние звенья речных систем представлены склоновыми потоками без русел. По ложинам, оврагам и балкам протекают постоянные или временные потоки в слабо-выраженных руслах, длина которых обычно не превышает 2 км, а площадь водосбора 1,5 км². Склоновые потоки и водотоки овражно-балочной сети впадают в ручьи длиной до 10 км, постоянно протекающие в пределах собственных неглубоких долин площадью до 50 км². Ручьи впадают в малые реки длиной до 100 км и площадью водосбора менее 2000 км² (классификация по [Маккавеев, 1955; Кондратьев и др., 1982]).

Экологическая значимость малых водотоков огромна, т.к. они определяют гидрологическую, гидрохимическую и биологическую специфику крупнейших пресноводных бассейнов; доказана высокая значимость малых водотоков в формировании и поддержании биологического разнообразия гидробионтов (Авакян, Широков, 1994; Богатов, 1994; Hynes, 1970; Hartman et al., 1982; Barnes et al., 1983; The ecology..., 1986). В Северной Пацифике малые реки и ручьи используются лососевыми рыбами для нереста, а также нагула и зимовки жилых форм и молоди проходных лососей с продолжительным пресноводным периодом жизни (кижуч *O. kisutch*, чавыча *O. tshawytscha*, мальма *S. malma* и др.). Плотность обитания молоди лососей в небольших реках часто значительно выше, чем в руслах крупных рек (Hartman et al., 1982; Pacific salmon, 1995; Cote, 2007 и др.), а условия обитания в притоках во многом определяют численность не только жилых, но и проходных рыб (Bradford et al., 2001; Sharma, Hilborn, 2001).

В течение речного периода жизни лосося включаются в состав упорядоченных и длительно существующих комплексов, или сообществ (Odum, 1957; Cummins, 1974; Waters, 1977) — взаимосвязанных групп организмов всех экологических групп, обитающих на определенном участке водотока и обладающих характерной структурой трофических связей (Одум, 1986). Предполагается, что сообщества обладают функцией самоорганизации, т.к. между всеми их компонентами имеются внутренние потоки вещества, энергии и информации (Одум, 1986; Бигон и др., 1989). При этом основные потоки вещества и энергии в малых водотоках сосредоточены в низших звеньях трофических сетей, занимаемых беспозвоночными животными (Богатов, 1995), а структурно-функциональная стабильность систем достигается за счет аккумуляции вещества и энергии в высших звеньях (Смит, 1976; Gerking, 1950), занимаемых рыбами.

Длина речных участков, на которых функционируют обособленные сообщества гидробионтов, определяется длиной "пробега" взвешенного органического вещества и дистанцией миграций гидробионтов низших трофических уровней (Богатов, 1994; 1995). В малых водотоках при стабильных абиотических условиях длина таких участков обычно не превышает нескольких сотен метров (Богатов, 1994), максимум 1—1,5 км (McClay, 1970). В результате, в формировании каждого конкретного сообщества все вышележащие звенья водотока участвуют лишь опосредованно, через систему взаимодействий следующих друг за другом сообществ. На относительно высокую автономность речных сообществ также указывает способность ассоциаций гидробионтов длительное время самостоятельно функционировать на отшнурованных (изолированных) отрезках русел.

Неразрывность связи компонентов особенно высока именно в сообществах малых водотоков. Во-первых, на небольших акваториях возможно быстрое пространственное перераспределение вещества и энергии с телами мигрирующих гидробионтов (Богатов, 1994; Scarlett, Cederholm, 1984) и "добегающими" водными массами (Underwood, 1986; Stanford et al., 2005); во-вторых, на внутренние потоки вещества и энергии в небольших водотоках существенную стабилизирующую роль оказывают аллохтонные материалы наземного происхождения (Cummins et al., 1989; Pearson et al., 1989). Сообщества малых водотоков Северной Пацифики

отличаются особой прочностью связей за счет простоты пищевых отношений (Леванидов, 1981) и наличия общего источника энергии в виде органики "морского происхождения" от тел умирающих после нереста лососей (Кольцов, 1995; Золотухин, 2001).

Важной причиной разнообразия сообществ гидробионтов в речных системах является неоднородность условий обитания (Angermeier, Schlosser, 1989; Tockner et al., 2006). Для описания различающихся чем-либо элементов среды используют понятие биотоп — пространство (участок реки или ручья) с более или менее однородными экологическими факторами (по [Одум, 1986]). Критерии однородности принимаются условно и могут быть оценены с произвольной точностью. Биотоп является местом обитания неслучайной группы взаимодействующих организмов (Новиков, 1949). В зависимости от его размера совокупность населяющих биотоп организмов может сохранять относительно постоянный состав и функционировать на протяжении длительного времени, т.е. образовывать упорядоченное сообщество, либо образовывать временные комплексы в составе сообщества. Таким образом, речное сообщество населяет биотоп или комплекс биотопов меньшего ранга.

Сообщество гидробионтов, находящееся в закономерной связи с окружающей средой в пределах участка реки с характерным диапазоном условий (биотоп или комплекс биотопов), принято называть экосистемой (по [Одум, 1986]). Системы, образованные совокупностью организмов и средой их обитания, характеризуются устойчивостью структуры и наличием многочисленных стабилизирующих внутренних связей, за счет чего способны сохраняться и функционировать на протяжении длительного периода времени. Нижняя и верхняя границы речных экосистем могут быть приняты только условно — каждый участок реки сообщается с нижележащими участками посредством стока органических и неорганических материалов, а также привнесения органики вместе с телами мигрирующих вверх и вниз по течению гидробионтов (Одум, 1986). Экосистемы малых водотоков также тесно связаны со своей водосборной территорией, т.к. материалы наземного происхождения играют важную роль в их трофических сетях (Титов, 1952). На примере малых рек Северной Америки показано, что более половины органического вещества, усваиваемого молодью лососей, может иметь сухопутное происхождение и поступать в водоток напрямую с телами наземных организмов или с листвой, которую в дальнейшем перерабатывают бентосные организмы, (Husler, 1975; Davies, Walker, 1986). Таким образом, зависимость экосистем малых рек и ручьев от местных условий проявляется намного отчетливее, чем в средних и больших реках (Михайлов и др., 2005). В силу тесноты и простоты связи со своей водосборной территорией малые водотоки быстро реагируют на изменения природных и техногенных факторов, причем влияние последних по масштабу может быть сопоставимо с влиянием естественных процессов. Это позволяет рассматривать экосистемы малых рек как надежные имитационные модели при тех или иных антропогенных преобразованиях (Алексеевский и др., 1999).

Развитие представлений об устройстве экосистем водотоков имеет длительную историю. Впервые комплексное деление рек и ручьев Северной Пацифики на зоны со специфическими условиями обитания рыб было разработано Рикером (Ricker, 1934). Автор делил водотоки Канады на верхнюю форелевую зону, нижнюю форелевую зону и карповую зону, основываясь на характеристиках потока по химическому составу воды, температуре, ширине и глубине русла, скорости течения, составу дна, флоре и фауне.

Согласно более поздней концепции Иллиеса (Illies, 1953; Illies, Botosaneanu, 1963) по комплексу условий обитания рыб водотоки делятся на 3 зоны. В верховьях, образованных родниками и ручьями с непостоянным стоком, выделяется зона кренали. Ниже следует ритраль — холодноводная (обычно до 20 °C) часть водотока с высокой скоростью течения, турбулентным потоком и галечно-валунным дном. В нижнем течении рек выделяется потамаль — зона относительно ламинарного потока с возможным развитием в глубинных слоях дефицита кислорода и мощными илистыми наносами. Каждая зона, в свою очередь, делится на эпи-, мета- и гипо- подзоны, или биотопы (Illies, 1961).

В 1980 г. рядом авторов (Vannote et al., 1980) была сформулирована концепция непрерывного "речного континуума" (river continuum). Концепция утверждала поступательное изменение трофических связей в речных экосистемах в соответствии с плавной модификацией параметров потока вниз по течению. Четко обособленных зон или биотопов при этом не выделялось. По мере развития концепции накапливались факты, противоречащие представлениям о линейном изменении непрерывных речных экосистем (Statzner, 1987). В местах впадения крупных притоков (Minshall et al., 1985), резкого изменения ландшафтов (Rahel, Hubert, 1991) или при концентрации большого количества естественных убежищ на небольшом протяжении русла (Townsend, 1989) отмечались скачкообразные изменения состава сообществ. Описанные дан-

ные легли в основу концепции "динамики пятен" (patch-dynamics), согласно которой речные бассейны разделяются на обособленные биотопы, смена которых происходит в связи со сменой геоморфологических областей долин (Pringle et al., 1988). Принципиальная разница между концепциями состояла в том, что в первой за ведущие факторы формирования экосистем принимались закономерно меняющиеся свойства потока; во второй — меняющиеся ландшафты, определяющие мозаичное расположение множества экосистем в каждом конкретном бассейне (Богатов, 1995).

Постепенно сформировалось многофакторное представление о причинах изменения речных систем вниз по течению. Физические процессы, влияющие на речное население через формирование разнообразия биотопов разного структурного уровня (от участка русла определенного типа до отдельной гряды в этом русле), были оценены в продольной (сток, выработка профиля реки), боковой (эрозия берегов и блуждание русел), вертикальной (взаимодействие поверхностных и подрусловых вод) и временной составляющих (Ward, 1989). Линейно-континуальная и площадная модели устройства речных систем были объединены в комбинированную теорию (Allan, 1995), согласно которой в пределах одной геоморфологической области водотокам схожего размера присущи общие черты, при этом в каждом бассейне за счет уникальности его расположения образуется своя последовательность речных зон с характерным набором биотопов, т.е. смена экосистем в континууме бассейна определяется комплексом общих внешних и уникальных внутриводоточных факторов (Knighton, 1998; Stanford, 1996; Montgomery, 1999; Poole, 2002; Vendra et al. 2004).

Множество современных теорий о структуре и функциях речных систем были объединены рядом авторов (Stanford et al., 2005; Tockner et al., 2006) в концепцию "изменяющейся мозаики биотопов" (shifting habitat mosaic), которая представляет водоток и его долину в виде общего "коридора", состоящего из множества взаимосвязанных, переходящих друг в друга аквальных и сухопутных биотопов. Сила связи между рекой и окружающей территорией изменяется в "коридоре" под влиянием гидрологических и геоморфологических процессов, главными среди которых являются сток воды и наносов. Пространственная мозаика биотопов не остается статичной во времени за счет постоянной смены фаз водного режима, горизонтальных деформаций русел, вымывания и отложения аллювия, переноса древесного топлива, регенерации наземного растительного покрова и т.д. Скорость и продолжительность изменений могут сильно различаться. К типичным кратковременным изменениям можно отнести резкий подъем воды в период ливневых дождей. К более длительным изменениям, охватывающим период в несколько лет или десятилетий, относятся изменения аквальных биотопов, вызванные отмиранием проток, превращением ключей в протоки и обратно, спрямлением излучин, движением перекатов и т.д. Изменение реки в сезонном, многолетнем и многовековом аспекте, проявляющееся в преобладании того или иного направления деформаций и переформаций русла, постепенно приводит к выработке и структуризации речной долины, в результате чего повышается общее разнообразие и устойчивость комплекса экосистем бассейна (Stanford et al., 2005).

На Камчатке экосистемные исследования до последнего времени не проводились (Павлов и др., 2009). Наиболее удобными объектами для такого рода экологических работ являются малые водотоки западного побережья полуострова, т.к. на относительно небольшом протяжении они пересекают различные типы ландшафтов и поэтому отличаются высоким разнообразием условий обитания гидробионтов. Однако ввиду трудоемкости комплексных исследований, их эффективное выполнение возможно лишь на ограниченном количестве модельных объектов с наиболее высоким разнообразием условий среды и населения. В связи с этим целью работы стала комплексная характеристика типичной малой реки Западной Камчатки, которую можно рассматривать как модель для проведения биомониторинга при оценке различных видов антропогенного воздействия на экосистемы малых лососевых водотоков региона.

Большую помощь в сборе и обработке гидрологических данных авторам оказал С.Р. Чалов (кафедра гидрологии суши МГУ им. М.В. Ломоносова, ВНИРО). В разборе содержимого желудков рыб приняла участие С.Э. Френкель (ВНИРО). За предоставленные материалы по авиаучетам нерестилищ авторы признательны А.В. Маслову (КамчатНИРО). Исследования не состоялись бы без помощи начальника Карымайского КНП КамчатНИРО С.Н. Паутова. В полевых работах принимали участие Ю.В. Сорокин и А.И. Манухов (ВНИРО); А.В. Улатов (КамчатНИРО); В.Э. Федосов и А.С. Ермакова (МГУ).

Глава 1 ИХТИОФАУНА МАЛЫХ ВОДОТОКОВ ЗАПАДНОЙ КАМЧАТКИ

Подавляющее число малых водотоков Западной Камчатки отличается низкой или умеренно низкой температурой и мутностью воды, быстрым течением и каменистым ложем. Подобные условия благоприятны для нереста, развития и нагула лососевых рыб из семейства Salmonidae. К группе так называемых **лососевых водотоков**, где может проходить полный цикл воспроизводства лососевых рыб (Леванидов, 1981; Леванидова и др., 1989), относятся ручьи и малые реки региона — постоянные водотоки с собственной долиной, текущие по разработанному руслу, продольный профиль которого выработан самим потоком, т.е. при условии, что мощности потока достаточно для перемещения и аккумуляция донных наносов (по [Завадский, 2005]). Овражно-балочные водотоки на Западной Камчатке возникают в условиях недостаточной мощности потока, их русла формируются за счет поверхностного размыва и поступления внешних материалов (например, обвально-осыпных явлений, отложения мелкофракционных материалов и т.п.). Переотложение наносов в руслах овражно-балочной сети не выражено, аллювиальной толщи не формируется. Лососи, зарывающие свою икру в грунт, способны использовать овражные водотоки лишь для нагула в летне-осенний период.

Рыбное население, т.е. *совокупность рыб всех местных видов* (Зданович, Криксунов, 2004) на Западной Камчатке отличается видовой обедненностью. Под этим понимается несоответствие разнообразия таксонов рыб природным условиям региона, в котором, по данным ихтиогеографических сравнений, условия среды могли бы удовлетворить экологическим запросам групп таксонов, населяющих другие районы со сходными природными условиями (Голубцов, Малков, 2007). По современным оценкам на Западной Камчатке обитает не более 20—21 вида (Черешнев, 1996; Каталог позвоночных..., 2000; Федоров и др., 2003; Черешнев и др. 2002), в ручьях и малых реках встречаются 16 из них (**табл. 1.1**). Оставшиеся виды принадлежат к обитателям солоноватых эстуариев и прибрежных озер: обыкновенная малоротая корюшка *Hypomesus olidus*, морская малоротая корюшка *Hypomesus japonicus*, тихоокеанская навага *Eleginus gracilis*, тихоокеанская сельдь *Clupea pallasii* и плоскоголовая широколобка *Megalocottus platycephalus*.

Ихтиофауна подавляющего большинства малых рек полуострова характеризуется резким преобладанием эвригаллиных и проходных рыб, причем 9 видов из последней группы относятся к семейству Лососевые. Роль пресноводных видов минимальна, на Западной Камчатке этот комплекс представлен всего двумя видами — истинно пресноводным камчатским хариусом и реликтовой жилой формой арктического гольца *Salvelinus sp. 4*, который обитает в оз. Начикинское (Черешнев и др. 2002; Савваитова, 1989).

В ихтиогеографическом отношении реки Западной Камчатки попадают в Южно-Камчатский подокруг (на юг от бассейна р. Палана по охотскому побережью и р. Озерная-Восточная по тихоокеанскому) в составе Охотско-Камчатского округа. Последний выделен в Тихоокеанской провинции Циркумполярной подобласти в связи с историей формирования ихтиофауны (Берг, 1962; Черешнев, 1998). Считается, что рецетный комплекс видов, населявший реки полуострова до последнего оледенения, закончившегося около 10 тыс. лет назад, был почти полностью уничтожен (Линдберг, 1972; Леванидов, 1981). Основную часть современной фауны подокруга сформировали рыбы из отряда Лососеобразные - Salmoniformes (лососи, форели, гольцы и расселившийся из ледниковых рефугиумов хариус), представленные многочисленными внутривидовыми таксонами (Черешнев, 1998; Федоров и др., 2003).

Абсолютное доминирование лососеобразных рыб во многом объясняется их высокой эволюционной пластичностью. Благодаря хомингу, т.е. возврату для размножения в родную реку или даже на конкретный участок ее русла, популяции большинства видов из разных рек оказываются в определенной степени изолированными, эволюционный процесс в них приобретает собственную направленность (Коновалов, 1980; Алтухов и др., 1997). В сложных речных системах (например, в крупнейшем западно-камчатском бассейне р. Большая) популяции могут подразделяться на **субпопуляции** отдельных нерестовых притоков или озер (Бугаев, 1995; Глубоковский, 1995).

Таблица 1.1. Фауна рыб ручьев и малых рек Западной Камчатки (латинские названия по [Богуцкая, Насека, 2004])

Семейство	Род	Вид	Ареал
Лососевые <i>Salmonidae</i> Cuvier, 1816	Тихоокеанские лососи <i>Oncorhynchus</i> Suckley, 1861	Кижуч <i>O. kisutch</i> (Walbaum, 1792)	преимущественно бореальный
		Чавыча <i>O. tshawytscha</i> (Walbaum, 1792)	арктическо-бореальный
		Нерка <i>O. nerka</i> (Walbaum, 1792)	арктическо-бореальный
		Сима <i>O. masou</i> (Brevoort, 1856)	широкобореальный приазиатский
		Кета <i>O. keta</i> (Walbaum, 1792)	арктическо-бореальный
		Горбуша <i>O. gorbuscha</i> (Walbaum, 1792)	арктическо-бореальный
	Гольцы <i>Salvelinus</i> Richardson, 1836	Мальма (северная мальма) <i>S. malma malma</i> (Walbaum, 1792)	арктическо-бореальный
		Кунджа <i>S. leucomaenis</i> (Pallas, 1814)	широкобореальный приазиатский
Тихоокеанские форели <i>Parasalmo</i> Vladykov, 1972	Микижа <i>P. mykiss</i> (Walbaum, 1792)	высокобореальный приазиатский	
Хариусовые <i>Thymallidae</i> Gill, 1884	Хариусы <i>Thymallus</i> Cuvier, 1829	Камчатский хариус <i>T. mertensii</i> Valenciennes, 1848	субарктический палеарктический
Корюшковые <i>Osmeridae</i> Regan, 1913	Корюшки <i>Osmerus</i> Linnaeus, 1758	Зубатая корюшка* <i>O. mordax dentex</i> Steindachner et Kner, 1870	арктическо-бореальный
Сиговые <i>Coregonidae</i> Linnaeus, 1758	Вальки <i>Prosopium</i> Jordan, 1848	Обыкновенный валеж** <i>P. cylindraceum</i> (Pennant, 1784)	субарктический неарктический
Колюшковые <i>Gasterosteidae</i> Bonaparte, 1831	Трехиглые колюшки <i>Gasterosteus</i> Linnaeus, 1758	Колюшка трехиглая <i>G. aculeatus</i> Linnaeus, 1758	арктическо-бореальный
	Многоиглые колюшки <i>Pungitius</i> Coste, 1848	Колюшка девятииглая <i>P. pungitius</i> (Linnaeus, 1758)	арктическо-бореальный
		Амурская девятииглая колюшка*** <i>P. sinensis</i> (Guichenot, 1869) morph. <i>wosnessenskii</i> (Kessler, 1876)	широкобореальный приазиатский
Камбаловые <i>Pleuronectidae</i> , Rafinesque, 1815	Речные камбалы <i>Platichthys</i> Girard, 1854	Звездчатая камбала* <i>P. stellatus</i> (Pallas, 1787)	арктическо-бореальный

Примечание: * — только в притоках нижнего течения крупных рек;

** — только в притоках рр. Таловка и, возможно, Рекинники;

*** — в данной работе многоиглой колюшке с мелкими щитками на теле присвоен видовой статус. Такая позиция подтверждается наличием достоверно диагностируемых габитуальных различий между видами в составе смешанных выборок амурской и девятииглой колюшек (Черешнев, 1996; Пичугин, 2006; Пичугин и др., 2004), а также различиями в экологии молоди. Согласно мнению других авторов (Каталог позвоночных..., 2000) амурская колюшка является аналогом формы *trachurus* в составе полнокомплексного вида *P. pungitius*

Структура субпопуляций усложнена образованием экологических **форм** (или морф), которые характеризуются различными жизненными стратегиями и могут существовать автономно продолжительное время (Савваитова, 1989; Павлов, Савваитова, 2008). Разнообразие жизненных стратегий подразумевает формирование нескольких вариантов эпигенетического проявления линии развития (табл. 1.2). Формы различаются по комплексу морфофизиологических признаков, возникающих в пределах нормы реакции в зависимости от

условий развития (Дгебуадзе, 1998). Внешняя среда действует как сигнал, включающий или выключающий соответствующий механизм, уже заложенный в геноме организма (Медников, 1987).

Таблица 1.2. Разнообразие типов жизненной стратегии лососеобразных рыб Западной Камчатки

Тип жизненной стратегии		Характеристика жизненного цикла	Примеры
Проходные	типично анадромные	перестройка водно-солевого обмена на "морской" тип необратима, после ската нагуливаются в океане до полового созревания; нерестятся 1 раз в жизни	тихоокеанские лососи
	диадромные	перестройка водно-солевого обмена на "морской" тип обратима, после ската нагуливаются в океане, но каждый год или раз в несколько лет возвращаются в реку на зимовку и нерест; способны нереститься несколько раз в жизни	микижа* и гольцы
Полу-проходные	эстуарные и эстуарно-речные	перестройка водно-солевого обмена неполная, после ската остаются на нагул в солоноватых водах (эстуариях) или выходят в них каждый год; способны нереститься несколько раз в жизни	микижа и кунджа
Жилые	потамодромные	перестройки водно-солевого обмена не происходит, на нагул уходят в главную реку или озеро (способны на непродолжительное время выходить в эстуарий); на нерест 1 раз в несколько лет или каждый год поднимаются в небольшие притоки	микижа, гольцы и хариус
	резидентные (оседлые)	перестройки водно-солевого обмена не происходит, весь жизненный цикл проходит в небольшой реке; чаще нерестятся 1 раз в несколько лет или каждый год	микижа и хариус
	карликовые (ручьевые)	перестройки водно-солевого обмена не происходит, весь жизненный цикл проходит в районе нерестилищ, нерестятся 1 раз в жизни в размерном диапазоне молоди	гольцы

Примечание: * — на примере камчатской микижи показано, что проходная форма с обратимым типом перестройки водно-солевого обмена разделяется на типично-проходную, которая после ската покидает побережье и нагуливается до полового созревания вдалеке от берегов, и проходную-Б (прибрежную), которая после кратковременного летнего нагула в соленой воде возвращается на зимовку в реку и лишь на следующий год покидает побережье до полового созревания (Павлова и др., 2001). Аналогичные подформы проходной диадромной формы могут быть выделены и у гольцов (Семко, Троицкий, 1971; Савваитова, 1989)

Проходные лососи из одной популяции нередко разделяются на **расы** — *группы особей, имеющие стойкие морфологические особенности, передающиеся по наследству* (Берг, 1962) *вследствие наличия специфических черт размножения, т.е. времени захода в реку, типа избираемых нерестилищ, срока эмбрионального развития и т.п.* (Никольский, 1953). Для некоторых видов, например, для горбуши, образование рас связано с разделением популяции на **темпоральные группировки** — *группы особей, образованные потомками одного поколения (например, четных и нечетных лет)*. В отличие от форм, различия между расами в той или иной степени генетически обусловлены (Атлантический лосось, 1998).

В ответ на высокую пространственно-временную неоднородность условий малых водотоков население молоди и взрослых жилых лососевых рыб разделяется на временные функциональные группы — **гильдии** (Root, 1967) или **агрегации** в русскоязычной литературе (Шилов, 1977; Живоглядов, 2004). Подобные элементы населения представляют собой *неслучайные группы особей на определенном этапе жизненного цикла, которые используют одни и те же ресурсы в пределах участка водотока сходным образом* (Wootton, 1998). Под ресурсами чаще всего понимают жизненное пространство и источники пищи (Glova, 1986; Li, Li, 1996).

Оседлые рыбы, которые на данном этапе жизненного цикла не покидают своего местообитания, т.е. входят в состав территориальных сообществ (Павлов, 1979), разделяются на агрегации 4-х типов (по [Панов, 1983; Живоглядов, 2004]):

- *агрегации пассивных резидентных особей* — молодь в местах выхода из гнезд и рыбы всех возрастов со сниженным уровнем метаболизма во время зимовки;
- *вынужденные агрегации активных резидентных особей* (пищевые скопления) — неустойчивые скопления рыб в местах локального избытка корма;
- *территориальные агрегации активных резидентных особей* — рыбы, поддерживающие фиксированный пространственный контакт (удерживающие кормовой участок) в условиях лимитированной кормовой базы и высокой разнокачественности среды при относительно стабильных внешних условиях (например, в летне-осенний период);
- *агрегации нерестующих особей* — половозрелые рыбы на нерестилищах;

Мигрирующие (в т.ч. участвующие в целенаправленном скате в соленые воды) и кочующие рыбы, которые переселяются (перемещаются) с данного участка водотока вверх или вниз по течению (Павлов, 1979; Павлов и др., 2007; Pavlov et al., 2005), разделяются на агрегации 4-х типов (по [Панов, 1983; Павлов и др., 2006]):

- *агрегации пассивно скатывающихся особей* — покатники видов с коротким пресноводным периодом жизни, ранняя молодь видов с продолжительным пресноводным периодом жизни во время первичного расселения вниз по течению из районов нерестилищ, а также сносимая потоком ослабленная молодь;
- *активно-добровольные агрегации мигрирующих особей* — рыбы на этапе вторичного расселения из притоков в главную реку или обратно;
- *агрегации активно скатывающихся смолтов* — сформированные смолты и рыбы, повторно скатывающиеся после кратковременного нагула в соленой воде и последующей зимовки, целенаправленно мигрирующие в соленые воды;
- *активно-вынужденные агрегации мигрирующих особей* — рыбы во время миграций из неблагоприятных местообитаний, где условия угрожают жизнедеятельности (например, при промерзании участков реки), а также во время нерестовых миграций.

Количественное соотношение особей в составе временных агрегаций находится в тесной зависимости от условий на данном участке водотока и определяет структуру его населения. Так, сеголетки кижуча в августе в условиях достаточной обеспеченности пищей целиком включаются в состав территориальных агрегаций резидентных особей, а при недостатке корма и местообитаний разделяются на территориальных и пассивно мигрирующих (Chapman, 1962, 1966). Очевидно, что возможность изменения сочетания элементов в составе населения обеспечивает пластичность способов эксплуатации окружающей среды (Шилов, 1977; Martel, 1996).

На Западной Камчатке в ручьях и малых реках нерестятся все виды лососевых рыб и хариус. Вклад малых водотоков в воспроизводственный потенциал отдельных видов тихоокеанских лососей был изучен на примере бассейна р. Большая, в котором водотоки короче 100 км занимают около 60 % водной поверхности (**рис. 1.1**). Из представленной таблицы, которая составлена на основе анализа фондовых материалов КамчатНИРО по аэровизуальным учетам нерестилищ, выполненных Остроумовым А.Г. в 1950-х гг., видно, что в малых водотоках сосредоточено около 40 % от бассейновых нерестилищ чавычи, 32 % нерестилищ кижуча, 21 % — реофильной нерки, 18 % — кеты и 15 % — горбуши (**табл. 1.3**). Основная часть нерестилищ промысловых тихоокеанских лососей сосредоточена в 3-х главных реках длиной 100 и более км (рр. Карымчина, Плотникова, Быстрая + Большая), около 5 % нерестилищ главных рек приходится на небольшие лососевые (пойменные) ключи, являющиеся отшнуровавшимися старичными руслами. Распределение нерестилищ прочих лососевых рыб демонстрирует иную картину. Так, все нерестилища микижи и ее проходной формы на Камчатке сосредоточены в малых равнинных реках (Кузицин и др., 2002; 2006). В этих же водотоках нерестится большая часть кунджи (Черешнев и др., 2002) и камчатский хариус (Скопец, 1993). Сима поднимается на нерест в предгорную зону малых рек и ручьев (Смирнов, 1975).

Важнейшую роль в воспроизводстве лососевых рыб малые водотоки играют за счет использования их площадей молодью видов с длительным пресноводным периодом жизни для нагула и зимовки. Известно, что молодь чавычи, кижуча, нерки, симы, микижи и гольцов во время расселения с нерестилищ проникает в самые малые притоки, причем плотность обитания в последних часто значительно выше, чем в главных руслах (Смирнов, 1975; Pacific salmon..., 1995; Cote, 2007 и др.). Значение малых водотоков в воспроизводстве лососевых рыб растет пропорционально увеличению густоты речной сети. На примере речных бассейнов Северной Америки с густотой речной сети 0,55—0,65 км/км² показана зависимость общей продукции смолтов кижуча, чавычи и стальноголового лосося от количества малых рек (Bradford et al., 2001; Sharma, Hilborn, 2001). Бассейн р. Большая отличается большей разветвленностью речной сети (0,67 км/км²) и, по аналогии, можно ожидать, что количество смолтов на выходе из

главной реки в большой степени определяется условиями обитания в малых реках и ручьях.

В конечном счете, обилие рыбного населения в бассейнах главных рек определяется разнообразием условий обитания и нереста лососей в руслах низшего порядка. Существенный вклад в повышение продуктивности камчатских водотоков дают жилые формы колюшек и гольцов, а также хариус, жизненный цикл которых по большей части приурочен к ручьям и малым рекам (Зюганов, 1991; Скопец, 1993).

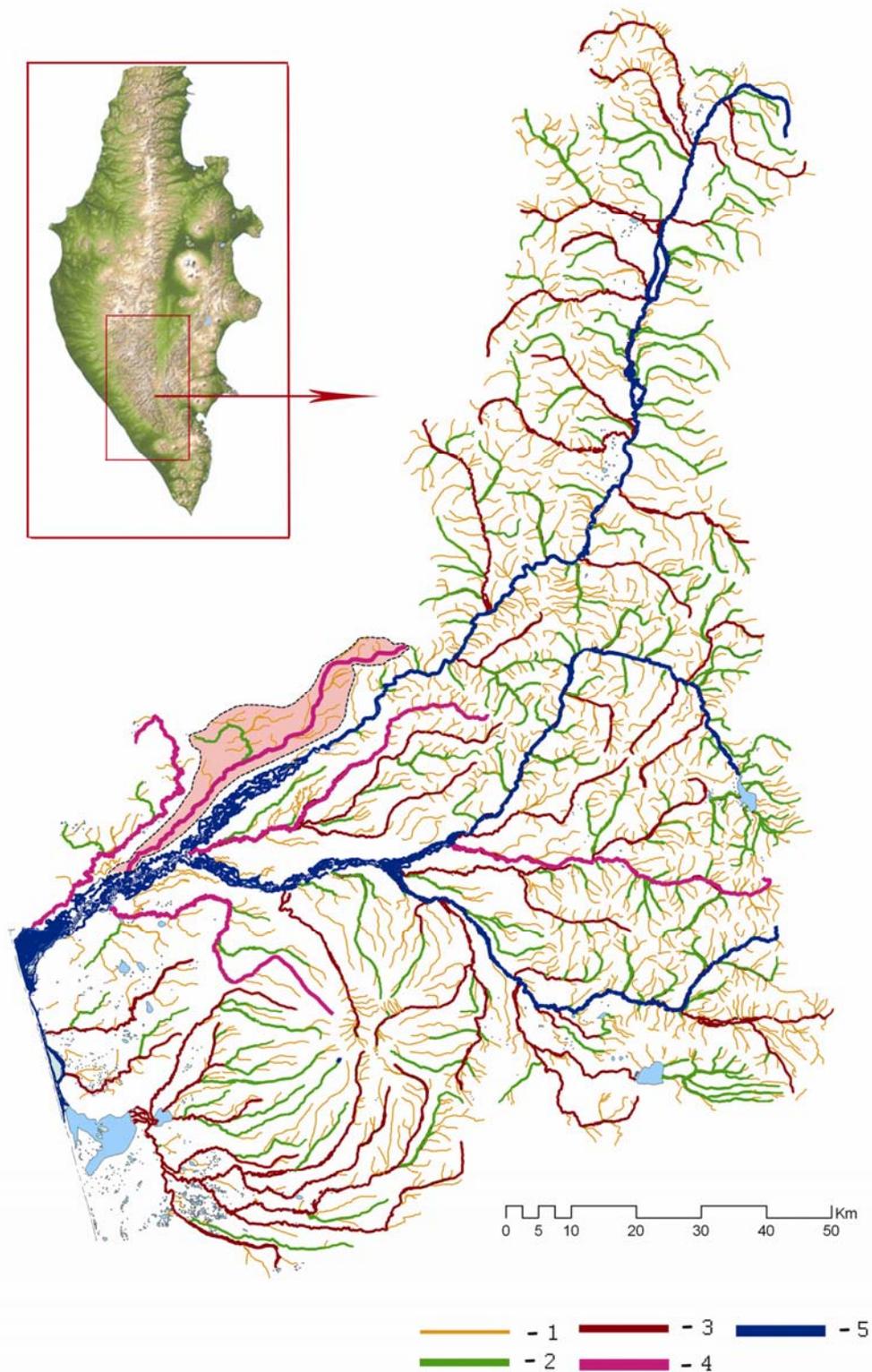


Рис. 1.1. Карта-схема водотоков разной длины в бассейне р. Большая (заливкой выделен бассейн р. Начилова). 1 — ручьи длиной < 10 км; 2 — реки длиной 10—30 км; 3 — реки длиной 30—60 км; 4 — реки длиной 60—90 км; 5 — средние реки длиной > 100 км.

Таблица 1.3. Среднемноголетний потенциальный вклад (% от суммарной площади нерестилищ и абсолютные площади нерестилищ в га) водотоков разной длины в воспроизводство стад тихоокеанских лососей бассейна р. Большая (по фондовым материалам КамчатНИРО)

Длина водотоков, км	Кол-во водотоков, шт.	Суммарная протяженность, км	Чавыча		Нерка		Кижуч		Горбуша		Кета	
			%	га	%*	га	%	га	%	га	%	га
< 10	2050	4138	0,0	0,011 - 0,017	0,3 (0,2)	0,008 - 0,010	1,1	1,407 - 1,923	0,4	10,196 - 11,999	0,5	1,0522 - 1,330
10 - 30	96	1440	16,5	4,791 - 5,245	6,7 (4,0)	1,956 - 2,100	10,7	15,018 - 17,654	2,0	50,182 - 60,607	3,8	8,731 - 10,600
30 - 60	21	757	14,7	4,178 - 4,753	6,9 (4,2)	1,982 - 2,237	11,9	16,197 - 19,813	5,4	138,879 - 154,155	7,0	16,072 - 19,552
60 - 90	5	355	9,2	2,605 - 3,005	6,8 (4,1)	1,864 - 2,150	8,1	11,720 - 13,419	7,0	189,499 - 196,599	6,5	15,940 - 17,700
100 - 130	1	100	15,8	4,607 - 5,009	17,2 (10,4)	4,840 - 5,646	9,9	13,158 - 17,170	8,9	239,550 - 247,700	6,4	15,870 - 16,990
130 - 180	1	134	15,2	4,200 - 5,030	14,4 (8,7)	4,300 - 4,480	11,3	15,600 - 19,000	22,5	586,200 - 651,500	47,1	118,056 - 123,556
> 180	1	275	28,5	7,920 - 9,420	47,7 (28,9)	13,300 - 15,700	46,4	65,300 - 76,500	53,8	1366,600 - 1595,500	28,8	70,310 - 77,330
озера с притоками	3	-	0,0	-	39,5	18,806 - 20,854	0,6	0,778 - 0,921	0,0	-	0,0	-

Примечание: * — без скобок указаны % площади нерестилищ реофильной нерки, в скобках указаны % с учетом лимнофильной нерки, для нерестилищ озер и их притоков % даны от общей площади нерестилищ реофильной и лимнофильной нерки

Глава 2 МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Выбор объекта исследования

Малые реки традиционно являются основными объектами модельных экологических исследований (Экологические проблемы..., 2003; Экосистема малой..., 2007; The ecology..., 1986). Этому в немалой степени способствуют такие их особенности как:

- небольшой, но постоянный сток;
- связь с крупным водным объектом (главной рекой или озером);
- тесная связь с ландшафтами и наземными системами;
- высокое биологическое разнообразие на небольшом протяжении;
- высокая скорость обновления (динамичность) системы;
- высокая чувствительность к естественным и антропогенным воздействиям.

Поскольку комплексное изучение структурно-функциональных характеристик сообществ гидробионтов на фоне изменчивости условий среды сопряжено с большими техническими сложностями, нереально провести исследования на всех малых реках региона, в первую очередь, из-за их количества и разнообразия. На Западной Камчатке сообщества малых рек и ручьев до последнего времени остаются сравнительно слабо изучены. В этой связи в качестве объекта изучения целесообразно выбрать типичную малую реку, бассейн которой отличается:

- высоким биологическим разнообразием (внутри- и межвидовое разнообразие, разнообразие экосистем, обилие населения);
- высоким разнообразием условий обитания, т.е. бассейн реки должен обладать полным спектром условий, характерных для водотоков данной территории;
- доступностью для исследования на всем протяжении, что позволит получить подробные данные о состоянии сообществ в продольном профиле и на разных участках при схожих условиях (за счет быстрого перемещения исследователей вдоль реки);
- соответствием интенсивности антропогенного воздействия на реку среднему показателю для территории (слишком продолжительное антропогенное воздействие может привести к модификации сообществ по сравнению с более удаленными и менее доступными реками).

Основываясь на сформулированных позициях, в качестве объекта изучения была выбрана р. Начилова, которая при относительно небольшой протяженности пересекает все основные ландшафты региона: горные склоны, предгорья, равнину и приморскую низменность. Свойственные ее бассейну природные условия во многом типичны для многочисленных притоков средних и больших рек западного побережья Камчатки на участке от р. Морошечная на севере до р. Озерная на юге.

2.2. Физико-географические условия в бассейне модельной р. Начилова

Река Начилова (длина 75 км, площадь водосбора 315 км²) — крупнейший правобережный приток р. Большая ниже слияния рр. Быстрая и Плотникова. Водоток берет начало на юго-западных отрогах Срединного хребта и течет в субширотном направлении с востока на запад, пересекая 4—5 морских террас обширной Западно-Камчатской низменности. Последняя представляет собой слабо расчлененную равнину, образовавшуюся в процессе тектонической депрессии мезозойского возраста. Самая высокая точка бассейна — гора Начилова, имеет высоту 725 м над уровнем моря, самая низкая точка — урез в устьевом створе, который расположен на высоте 11 м над у.м. Средняя высота бассейна — 80 м, при этом 85 % территории находится ниже 200 м над у.м.

Речная сеть бассейна асимметрична — водосборная площадь правобережных притоков в 2 раза больше, чем левобережных (коэфф. асимметрии речной сети $K_a = F_{\text{л}} / F_{\text{пр}} = 0,44$). Средняя плотность речной сети составляет 0,77 км/км², озер нет (**рис. 2.1**). Из 9-ти наиболее крупных притоков 6 впадает со стороны правого берега, главный среди них — р. Микочева (длина 18,5 км, площадь водосбора около 35 км²) впадает в 35 км выше устья р. Начилова. Река Микочева имеет приток руч. Малый Микочева длиной около 7 км. Второй по протяженности правобережный приток р. Начилова — руч. Начиловский (7 км) впадает в нее в 60 км от устья;

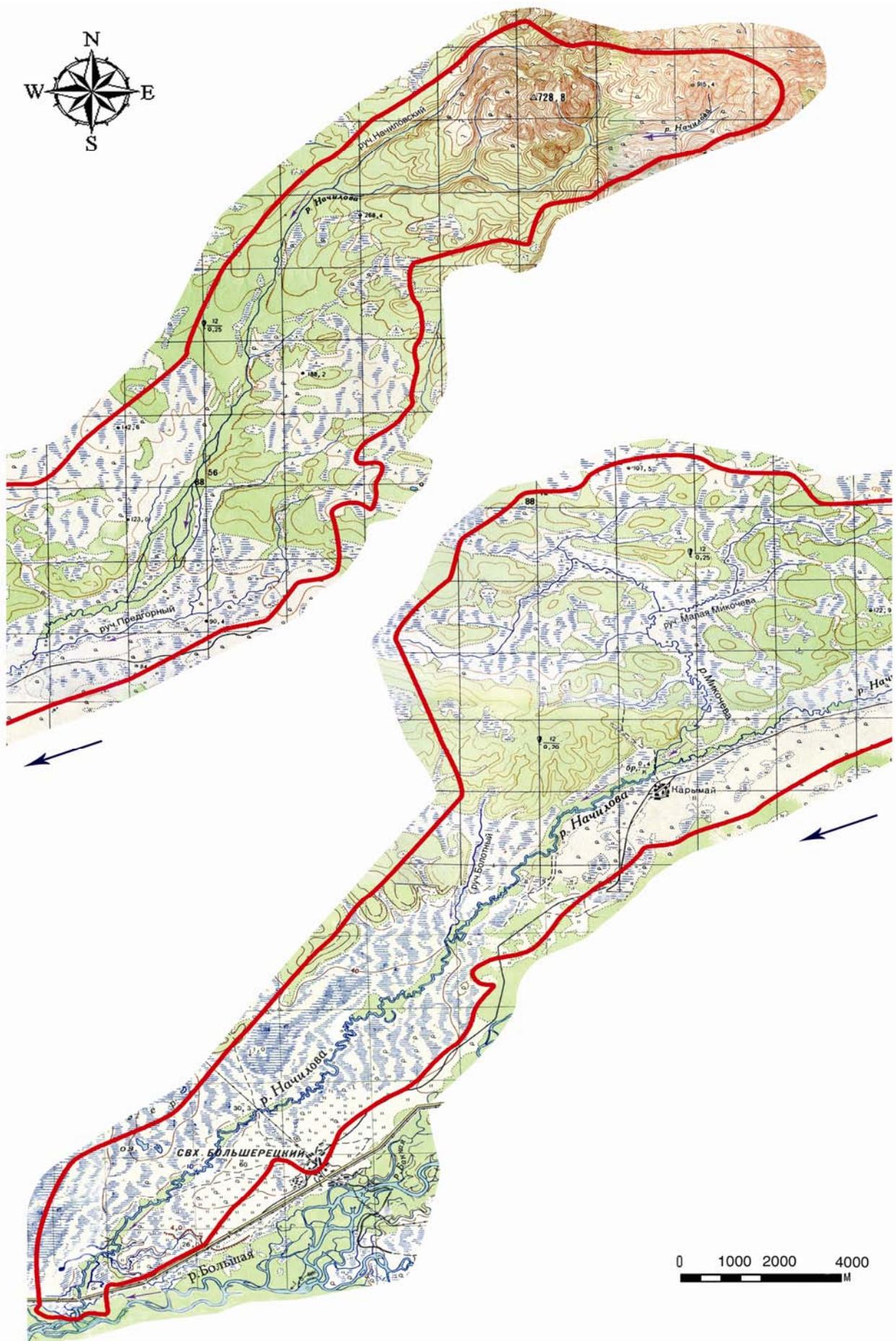


Рис. 2.1. Карта бассейна р. Начилова (красной линией обозначены границы бассейна).

третий — руч. Болотный (4,1 км) впадает в 30 км выше устья. Крупнейший левобережный приток — руч. Предгорный (10 км) впадает в 47 км от устья.

Малые размеры бассейна определяют однородность климатических условий. Климат морской, умеренный, с муссонной тенденцией, что выражается в уменьшении влажности воздуха и количества осадков в направлении центра полуострова. Среднегодовая температура воздуха составляет $-0,6\text{ }^{\circ}\text{C}$, среднегодовая сумма атмосферных осадков — 870 мм (табл. 2.1).

Таблица 2.1. Средние месячные и годовые температуры воздуха ($t\text{ }^{\circ}\text{C}$) и количество осадков (x , мм) в бассейне р. Начилова (по данным Усть-Большерецкой ГМС)

Период	Янв	Фев	Мар	Апр	Май	Июн	Июл	Авг	Сен	Окт	Ноя	Дек	Год
$t, \text{ }^{\circ}\text{C}$	-12,3	-12,3	-8,5	-2,8	2,3	6,9	10,6	11,3	8,6	3,3	-4,6	-9,2	-0,6
x , мм	42	33	27	37	59	60	99	106	118	121	98	70	870

Период с устойчивой положительной температурой воды продолжается с мая по ноябрь, зимой река полностью не замерзает. Среднегодовая температура воды в р. Начилова за период с 1995 по 2002 г. оценена в $4,0\text{ }^{\circ}\text{C}$ (по данным Усть-Большерецкой ГМС). В июле-августе в среднем течении главного русла вода прогревается до $14\text{--}15\text{ }^{\circ}\text{C}$ (рис. 2.2), в нижнем течении — до $24\text{ }^{\circ}\text{C}$.

Водотоки бассейна характеризуются Тянь-шаньским типом водного режима. Для них характерно весенне-летнее (начало мая — середина июня) половодье, т.е. ежегодно повторяющееся в одно и то же время продолжительное увеличение водности, вызванное таянием снега в горах и предгорьях и дождями на равнине. Половодье обычно очень мощное, уровень воды в р. Начилова поднимается на $1,5\text{--}2$ м, в крупнейших притоках — на $1\text{--}1,5$ м. Установлено, что в верхнем течении реки половодью предшествует недельный период, когда меженное русло уже очистилось ото льда и снега, но подъем уровня воды еще не начался; в среднем и нижнем течении в начале мая талая вода течет поверх льда, а ледоход начинается после значительного подъема уровня. В июне половодье сменяется неустойчивой меженью, прерываемой кратковременными и непериодическими дождевыми паводками разной интенсивности. Летом значительного подъема уровня во время паводков не происходит, в начале осени их интенсивность может значительно возрастать. Устойчивая межень наступает в октябре. С этого момента река питается преимущественно подземными водами, их доля в стоке увеличивается вниз по течению (Кузин, 1960), о чем свидетельствует рост электропроводности и минерализации воды. Так, в р. Начилова по нашим данным при выходе потока из предгорий на равнину эти показатели в декабре возросли втрое — с $0,028$ до $0,075$ мСм/см и с 28 мг/л до 75 мг/л, соответственно.

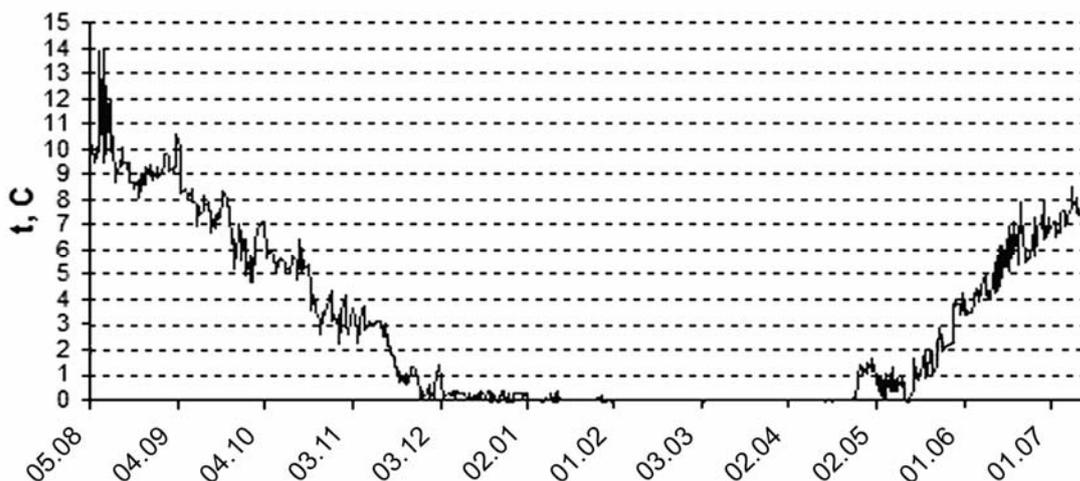


Рис. 2.2. Годовая динамика температуры воды в среднем течении р. Начилова в 2005—2006 гг. (даты указаны через каждые 30 суток).

Река Начилова относится к дальневосточной зоне с мутностью рек меньше 50 мг/л (Ресурсы поверхностных..., 1973). По данным Усть-Большерецкой ГМС среднееголетняя мутность воды в нижнем течении реки составляет $4,6$ мг/л. В межень мутность воды не превышает 3 мг/л, в половодье не поднимается выше $8\text{--}10$ мг/л.

Вдоль р. Начилова проложена проходима́я весь год грунто́вая доро́га, удаленная от русла на 1—2,5 км. Через водотоки бассейна имеются 3 моста и 4 необорудованных переезда, однако размеры реки позволяют перейти ее вброд на всем протяжении, средний летний расход в устье 2,6 м³/с.

До начала 1990-х гг. в бассейне р. Начилова активно развивалось сельское хозяйство. Основному антропогенному воздействию была подвержена пойма нижнего течения. В результате вырубки тальникового леса между поселками Карымай и Кавалерское, распашки полей под кормовые культуры и выпаса крупного рогатого скота в реку, особенно в паводки, поступали минеральные взвеси, удобрения и навоз. С середины 90-х годов, когда сельское хозяйство пришло в упадок, растительный покров водосборной территории, в частности тальниковый лес на пойме, начал восстанавливаться. В период исследований основные угрозы биоразнообразию в бассейне р. Начилова сводились к незначительным стокам с нарушенных земель, пастбищ и свалок брошенной техники вокруг пос. Карымай; разовому поступлению взвесей при переезде реки вброд; браконьерскому вылову производителей лососевых рыб; несанкционированному подледному лову молоди лососевых рыб. В целом, несмотря на имеющиеся потенциальные угрозы, антропогенная нагрузка на р. Начилова в 2001—2007 гг. была сопоставима с таковой в бассейнах более удаленных малых рек Западной Камчатки.

2.3. Методика исследования

Основным способом изучения состояния и динамики развития речных экосистем является экологический мониторинг — система регулярных наблюдений за изменениями условий среды и популяций гидробионтов с целью оценки, контроля и прогноза развития параметров биоразнообразия (по [Международная Конвенция..., 1992; Международный стандарт СТ ИСО 4225-80]). Корректное выявление причин изменения речных систем возможно лишь на основе комплексного подхода к их изучению. Анализируются геоморфологические, гидрологические и биологические данные, собранные на сети постоянных полевых станций, распределенных по бассейну с учетом всего разнообразия условий. Выбор месторасположения станций осуществляется на основе предварительного анализа картографического материала с оценкой основных гидрографических параметров:

- высоты участка над уровнем моря и его приуроченности к горному, предгорному или равнинному поясу;
- порядка водотока;
- уклона дна водотока;
- близости основных притоков и транспортных путей.

Для выбора местоположения станций в бассейне р. Начилова использовались топографические электронные карты масштаба 1:200000 и 1:100000 с нанесенной координатной сеткой. Обработка материала и построение тематических карт бассейна производилась в программе Arc Gis.

Уклон водной поверхности (I , м/км русла, или ‰) станций вычислялся по формуле:

$$I = \frac{\sum \Delta H}{(n - 1) L} \cdot 1000 \quad 2.1$$

где ΔH — разница высоты между ближайшими горизонталями (соответствует перепаду высот в 40 м), L — расстояние между ближайшими горизонталями, n — число горизонталей на участке реки выбранной длины.

Порядок водотока ($N_{\text{ш}}$, ед.) в районе станции рассчитывался по формуле Шайдеггера (Косицкий и др., 1999):

$$N_{\text{ш}} = \log_2 S + 1, \quad 2.2$$

где S — число постоянных водотоков 1-го порядка с длиной менее 10 км выше участка исследований, т.е. число ручьев. Значения порядка по формуле Шайдеггера изменяются непрерывно и принимают дробные значения, учитывая впадение малых притоков. Преимущество используемой формулы по сравнению с распространенными системами порядковой кодировки (Нежиховский, 1988) состоит в том, что порядок по Шайдеггеру отражает непрерывное, плавное увеличение водности реки.

Всего в бассейне было выбрано 13 станций (рис. 2.3), основные гидрографические характеристики которых приведены в таблице 2.2. Комплекс полевых работ на каждой станции включал русловые, гидрологические, гидробиологические и ихтиологические исследования, а также ландшафтно-геоботанические исследования на прилегающей к станции территории.

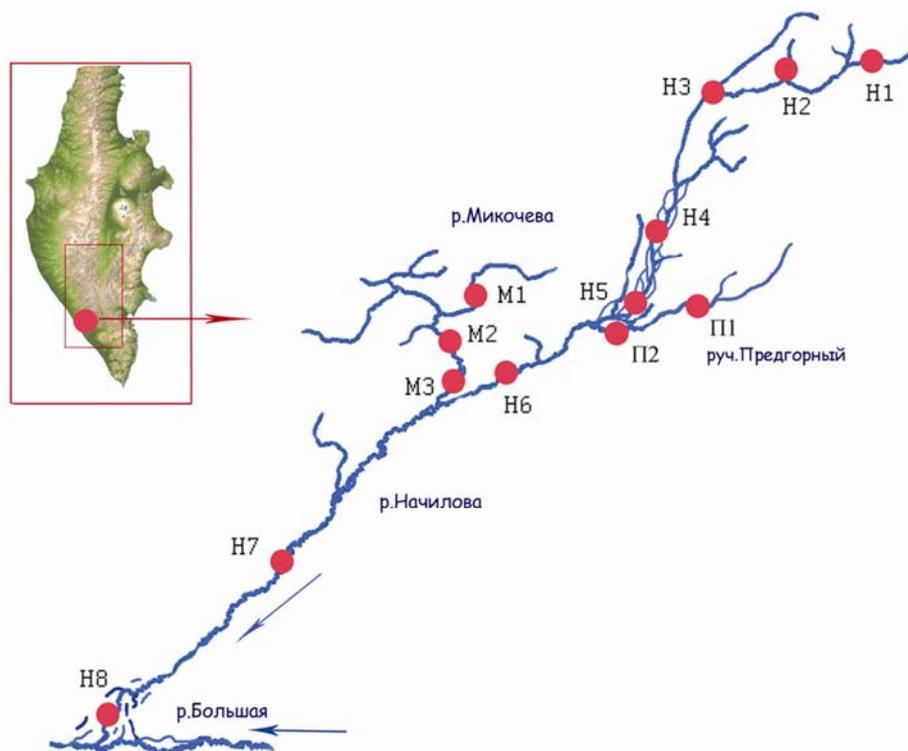


Рис. 2.3. Схема расположения станций полевых работ в бассейне р. Начилова.

Полевые исследования были начаты в 2001 г., основной объем работ выполнен в 2003—2007 гг. на главном русле и крупнейших притоках — руч. Предгорный и р. Микочева. Работы проводились в июле каждого года (5—25 июля) после стабилизации водного режима, когда четче и нагляднее проявляются морфология русла и рельеф дна. Сжатые сроки работ и относительно устойчивый уровень воды в этот период обеспечили сравнимость гидрологических и биологических данных, полученных в разных частях реки. О сезонной изменчивости судили по исследованиям, проведенным в межень в сентябре и декабре 2006 г., а также в половодье в мае 2007 г. С 23 мая по 5 июля 2003 г. и с 1 июня по 7 июля 2004 г. на участке р. Большая в 10 км ниже устья р. Начилова дополнительно учитывался скат молоди лососей.

Таблица 2.2. Характеристика станций полевых работ

Высотный пояс	Станция	Расстояние от устья бассейна, км	Порядок	Высота, м над у.м.	Уклон, м/км	Ширина долины, м	Длина станции, м
Горный	Н1	69,9	1,0	295	42	70	300
	Н2	68,2	1,0	260	25	250	350
Предгорный	Н3	60,6	3,0	225	18	400	350
	Н4	52,4	3,8	120	9	900	500
	Н5	49,3	4,2	100	7	1500	350
	П1	49,1	2,0	120	11	300	250
	П2	51,2	2,0	100	8	1500	250
Равнинный	Н6	38,1	4,5	68	5	2000	200
	Н7	12,5	5,5	25	2	2000	150
	Н8	1,0	6,0	11	1	-	150
	М1	45,2	2,0	75	6	800	150
	М2	40,2	3,8	65	< 1	-	250
	М3	37,1	4,5	64	2	1500	150

2.4. Ландшафтные исследования

Выделение структурно-геоморфологических элементов водосборной территории р. Начилова проводилось с использованием топографической карты масштаба 1:100000, структурно-геоморфологической схемы Западной Камчатки (Новейшие отложения..., 1978), а также в процессе визуальных обследований местности.

Границы предварительно оконтуренных по карте высотных поясов на месте уточнялись с помощью GPS-приемника, дающего точность измерения по высоте не менее 10 м. В пределах каждого из выделенных поясов учитывались крутизна склонов долины, ее структурированность (наличие надпойменных террас, сформированной поймы и т.п.), интенсивность осыпных явлений и наличие выходов коренных пород.

На склонах и ложах долин в области истоков, верхнего, среднего, нижнего течения и устьевого участков рр. Начилова и Микочева определялись преобладающие типы растительных ассоциаций (по [Тюлина, 2001]). Всего заложено 25 геоботанических площадок размером 500 x 500 м и 4 маршрутных профиля длиной 2,5—3 км, проложенных поперек долины.

2.5. Русловая съемка

На первом этапе полевых работ проводилось рекогносцировочное обследование местности, позволяющее определить тип русла и разбить сеть гидрологических створов в пределах каждой из 13 постоянных станции. Репрезентативность получаемых данных достигалась по возможности более полным учетом разнообразия элементов руслового рельефа при выборе мест проведения работ.

Плановая русловая съемка на каждой станции включала измерения ширины, глубины и гранулометрического состава русловых отложений (в т.ч. окатанности гальки) вдоль поперечных и продольных разрезов русла, а также извилистости и разветвленности русла.

Линейные промеры русел осуществлялись с использованием стального шеста, имеющего насечки через 0,05 м, веревки с метками через 0,5 м и рулетки. При построении продольного профиля русла измерения проводились через каждые 0,5—1,0 м створа, помимо этого оценивались площади локальных стаций обитания лососей. Для получения координат терминальных точек створов (береговых границ русла) использовался GPS-приемник (точность ± 0,5 м). Помимо определения координат береговой линии при помощи приемника были получены линии фарватера некоторых станций. Значения измерения глубин, ширины русла и координат уреза воды на поперечных створах заносились в компьютер в файловых форматах *.xls и *.dms (градусы-минуты-секунды). Для обработки промерных данных участков использовалась картографическая программа GS Surfer.

На основе данных о серии географических координат рассчитывались коэффициенты извилистости (k_s , равен отношению длины русла между двумя точками (l_s , м) к кратчайшему пути между этими точками (l , м)) и разветвленности (k_b , равен отношению числа рукавов и проток (N_b , шт.) к длине участка (l , м) русел.

На 9-ти станциях (Н1, Н3, Н4, Н6, Н7, Н8, П2, М2 и М3) проводилось исследование руслообразующих (донных) наносов. Каждая проба грунта на плесах и перекатах (или на порогах и стрежне) была взята с площади 0,0625 м² (25x25 см). Грунт просушивался, выбирались частицы диаметром более 50 мкм. Из остатка отбиралась навеска 1 кг, которая разделялась на 7 фракций в колонке разноячеистых сит. Обломки крупнее 50 мкм сортировались с помощью штангенциркуля на 2 фракции — диаметром больше и меньше 100 мкм. Для каждой пробы грунта определялся фракционный состав (табл. 2.3) и рассчитывался средний диаметр частиц (d) по формуле (Чалов и др., 2003):

$$d = 0,01 \sum_{i=1}^m d_i p_i \quad 2.3$$

где m — число фракций, d_i — средний диаметр i -той фракции, p_i — содержание i -той фракции в % по массе.

Кроме того, в пробах грунта определялась масса частиц каждой фракции с точностью до 0,1 г и, на основании массового преобладания одной из них, устанавливался тип преобладающей фракции.

Отдельно определялась окатанность гальки, под которой понимали характеристику сглаженности ее контуров (Чалов, 1995). Для разделения частиц по степени окатанности использовалась пятибалльная шкала Хабакова (Борсук, 1973): 0 — остроугольные обломки (щебень); 1 — угловатые гальки с обтертыми ребрами; 2 — угловатоокатанные гальки с обтертыми ребрами, но еще сохранившие первоначальную огранку; 3 — гальки хорошо окатанные, сохранившие лишь следы первоначальной формы; 4 — превосходно окатанные гальки. Анализировались выборки, состоящие не менее чем из 30 средних галек (диаметром 25—50 мкм). В случаях возникновения затруднений при определении окатанности расколотых галек, когда одна часть сохраняет следы окатанности, а

вторая имеет остроугольные неокатанные ребра, использовались данные по восстановленной до раскалывания окатанности.

Таблица 2.3. Классификация частиц наносов по их среднему диаметру (Константинов, 1986)

Подфракции	Фракции, мм						
	валуны	галька	гравий	песок	пыль	ил	глина
Крупная		50 - 100	5 - 10	0,5 - 1,0	0,05 - 0,1	0,005 - 0,010	
Средняя	больше 100	20 - 50	2 - 5	0,2 - 0,5	0,01 - 0,05	0,001 - 0,005	меньше 0,001
Мелкая		10 - 20	1 - 2	0,1 - 0,2			

2.6. Гидрологические исследования

Гидрологическую съемку выполняли на каждой станции, а также в местах обитания лососевых рыб. Съемка включала измерения скорости течения, глубины русла, расхода потока, температуры и мутности воды. Скорость течения измеряли при помощи вертушки ИСП-1, закрепленной на металлическом шесте. Встроенный микрокомпьютер автоматически переводит значение числа оборотов винта вертушки в усредненное значение скорости течения (м/с) прямолинейной струи с точностью 0,001 м/с в диапазоне 0—2,500 м/с. Скоростной режим характеризовали по средней, минимальной и максимальной скорости течения.

Для определения расхода воды (Q , м³/сек) промерялся поперечный профиль русла (глубина и ширина, м) с разбивкой на сектора, в каждом из них определялась средняя скорость течения, площадь сечения и затем — расход. Расход воды в реке рассчитывался как сумма расходов всех секторов (Инструкция о..., 1987).

Годовой ход температуры воды в нижнем течении рр. Начилова и Микочева анализировался на основе данных гидрологического поста по среднесуточным значениям температуры воды за 1995—2002 гг. (Карымайский пост Усть-Большерецкой метеостанции). В среднем течении р. Начилова данные о температуре воды были получены с помощью термодатчика "ПИРАТ" (производство ВНИРО), установленного в реке и автоматически измеряющего температуру 2 раза в сутки в течение года (с 20.07.05. по 15.07.06). Для определения суточной динамики температуры воды в июле 2004 и 2006 гг. на каждой станции через каждые 3 часа измерялась температура с точностью до 0,1 °С с помощью сдвоенного ртутного термометра.

Мутность воды или содержание твердых частиц в толще потока (S , мг/л) измерялась гравиметрическим методом, который состоит в отборе проб воды и их последующей фильтрации через бумажные фильтры с известным весом (Быков, Васильев, 1978). Мутность считалась по формуле:

$$S = \frac{F_{\text{фильтр}} - F_{\text{сух}}}{W} \quad 2.4$$

где $F_{\text{фильтр}}$ — масса абсолютно сухого фильтра с выделенными наносами, измеренная с точностью 10^{-4} г; $F_{\text{сух}}$ — вес абсолютно сухого фильтра до фильтрования, измеренная с точностью 10^{-4} г; W — объем пробы, л. Объем пробы воды подбирался в зависимости от визуальной мутности потока с таким расчетом, чтобы при последующем фильтровании осадок наносов на фильтре составлял не менее 0,1 г. Обычно использовались пробы объемом 4—8 л.

2.7. Гидробиологические исследования

2.7.1. Сбор и обработка проб бентоса

Сбор количественных проб бентоса проводился на постоянных станциях мониторинга (табл. 2.4) с учетом биотопического разнообразия: на станциях Н1 и Н3 — на порогах, глайдах (быстротоках) и отмелях, на остальных станциях — в центральной части перекатов и плесов. При этом одновременно определялись температура воды, глубина, скорость течения. На участках русла с глубиной менее 1 м использовался складной бентометр с площадью захвата 0,06 м² (Методические рекомендации..., 2003), на глубоких участках — дночерпатель Петерсена (0,02 м²). Пробы бентоса промывались через сито (газ № 36) и фиксировались 4 %-ным раствором формальдегида. При камеральной обработке из проб выбирались организмы макрозообентоса (> 2 мм), их определяли, подсчитывали и взвешивали (сырая масса). Всего за период работ отобрано и обработано 34 количественные пробы.

Определение видового состава донных беспозвоночных в настоящее время затруднено вследствие слабой таксономической изученности регионального бентоса. Систематическая принадлежность личинок амфибиотических насекомых устанавливалась в соответствии с возможностями современных определителей — 84 % идентифицированы до вида или группы видов, остальные — до рода; планарии, бокоплав и пиявки определялись до вида; олигохеты и моллюски — до семейства (по доступным определителям точной идентификации поддаются лишь несколько видов олигохет). Систематическая принадлежность водяных клещей, нематод и мермитид не устанавливалась. Общность фаун на участках русла разного типа рассчитывалась по формуле Серенсена (Serensen, 1948). При определении структуры донного населения использовалась классификация Чельцова-Бебутова в модификации В.Я. Леванидова (1977): доминанты — доля от общей численности равна или больше 15,0 %, субдоминанты — от 5,0 до 14,9 %, второстепенные — от 1,0 до 4,9 %, третьестепенные — менее 1,0 %.

2.7.2. Сбор и обработка проб дрефта донных беспозвоночных

Суточные серии обловов дрефта с отбором проб каждые 3 часа проводились на постоянных станциях Н3, Н4, Н7, Н8 в р. Начилова и на станции М3 в нижнем течении р. Микочева (табл. 2.4). Пробы собирались сачком (входное отверстие 0,1 x 0,2 м, длина мешка 1,5 м, газ № 38) на линии створов, которые выбирались на прямых участках реки. На каждом створе сачок устанавливался в 3-х точках (у берегов и в центре) и, в зависимости от глубины потока — на одном горизонте (в толще воды) или 2-х горизонтах (у поверхности и у дна). Экспозиция сачка в каждой точке варьировала в пределах 1—3 мин в зависимости от скорости течения. Одновременно измерялась скорость течения на входе в сачок и рядом без сачка. По их соотношению определялся коэффициент фильтрации сачка (Шубина, Орлов, 1991). Этот показатель изменялся от 0,7 на горных руслах ($V_{\text{теч.}} 0,5—0,9$ м/с) до 0,8—0,9 на равнинных ($V_{\text{теч.}} 0,2—0,6$ м/с).

Пойманные беспозвоночные на месте фиксировались 70°-ным спиртом, затем в лабораторных условиях определялись, просчитывались и взвешивались. Численность и биомассу пойманных в створе дрейфующих беспозвоночных усредняли и пересчитывали на единицу объема (1 м³) с учетом коэффициента фильтрации сачка. Всего выполнено 10 суточных серий обловов, что составило 90 количественных проб дрефта.

Таблица 2.4. Количество собранных и проанализированных проб макрозообентоса и дрефта по станциям в бассейне р. Начилова

Пробы	Станции							
	Н1	Н3	Н4	Н7	Н8	М1	М2	М3
Бентосные	1	6	7	6	4	2	2	6
Дрефт	-	1	4	2	1	-	-	2

2.8. Ихтиологические исследования

2.8.1. Сбор ихтиологического материала

- Обловы молодежи и взрослых жилых рыб проводились различными орудиями лова:
- сак-ловушка (1шт.) — диаметр (d) входного отверстия 1,1 м, длина кута 1,1 м, ячей 2 мм;
 - сачок (1 шт.) — d входного отверстия 0,4 м, длина кута 0,6 м, ячей 4 мм;
 - мальковый невод (1шт.) — длина (l) 8 м, высота стенки (h) 1,6 м, длина кута 1,2 м, ячей в крыльях 5 мм, в куте 2,5 мм;
 - ставные жаберные сети (9 шт.) — l 15 м, h 2 м, ячей 15, 18 и 20 мм;
 - вентери (5 шт.) — l 2,5 м, h 0,25 м, d входных отверстий 7,5 см, ячей 5 мм;
 - мережа (1шт.) — l 16 м, h крыльев 1,6 м, d входного отверстия ловушки 1 м, l ловушки 1,7 м, ячей в крыльях 5 мм, в ловушке 2,5 мм;
 - электролов аккумуляторный *Samus sp.el.* (1шт.) — d входного кольца катодной ловушки 1 м, ячей кута ловушки 2 мм, предельная площадь работы 4 м²; настройки на "щадящем" режиме (Bird, Cowx, 1993; Snyder, 1993), обеспечивающим широко амплитудный зубчатый тетанус мускулатуры (Веселов, 2006) всех размерных групп рыб на несколько секунд (параметры: 400—500 В, 50 Мг, ширина импульса 3,5 мс, продолжительность разряда 3—4 с);
 - поплавоочная удочка (1 шт.) — l удилица 5,5 м, d лески 0,1 мм, крючки №№ 2—3;
 - спиннинги (2 шт.) — блесны-вертушки, №№ 2—4.

Для более полного учета рыбного населения станций в зависимости от особенностей местных условий подбирались разные орудия лова (подробнее см гл. 5).

В мае-июле 2003—2004 гг. на участке р. Большая, расположенном в 10 км ниже устья р. Начилова (стационарный пост учета ската КамчатНИРО), совместно с сотрудниками Камчат-

НИРО проводились дополнительные обловы скатывающейся молодежи лососевых рыб с периодичностью раз в 3 дня (с 23:00 вечера до 06:00 утра). Использовали конусные мальковые ловушки с диаметром входного отверстия 0,6 м, представляющие собой каркас, обтянутый металлической сеткой ячейкой 3 мм. Ловушки устанавливались 4 раза за ночь в 4-х точках по поперечному профилю русла и на 2-х горизонтах (у поверхности и у дна). Работали с лодки, которая через блок-ролик крепилась к тросу, натянутому поперек русла. Учет численности молодежи осуществлялся по принятой методике (Инструкция о..., 1987). Обловы покатников в р. Начилова проводили с использованием мережи.

Всего за 6 лет работ было учтено около 24 тыс. экз. молодежи лососеобразных и колюшковых рыб, из них тихоокеанских лососей р. *Oncorhynchus* — около 13750 экз., гольцов р. *Salvelinus* — около 3800 экз., тихоокеанских форелей р. *Parasalmo* — 1762 экз., хариуса *Thymallus mertensii* — 137 экз., колюшек сем. *Gasterosteidae* — около 4550 экз. В течение периода работ на каждой станции по 25—40 экз. молодежи разных возрастно-видовых групп отбиралось для камеральной обработки, остальная рыба выпускалась обратно в реку.

В июле 2005—2006 гг. и в сентябре 2006 г. методом пешей маршрутной съемки (Кузьмин, 1984) по всему бассейну проводился учет производителей лососей и гольцов. При этом поштучно считали готовых к нересту и отнерестившихся рыб, а также снулых, погибших от различных травм, выловленных и оставленных на берегу или в русле зверями и браконьерами рыб. Учет анадромных лососей позволил идентифицировать основные нерестилища и разграничить зоны нереста видов.

Для изучения зимнего распределения молодежи и взрослых жилых рыб в бассейне реки в декабре 2006 г. проводилось визуальное обследование открытых ото льда участков русла и подводная видеосъемка цифровой видеокамерой (в режиме минимального фокусного расстояния). Закрепленный на тросе бокс с камерой (производства Епиандр Video) сплавлялся по реке на разном удалении от берега, в т.ч. и подо льдом. Бокс огружался таким образом, чтобы камера была направлена под углом 30° к поверхности, съемка проводилась без подсветки и только в дневные часы. Всего отснято около 2,5 часов видео. Полученный материал обрабатывался в программе Sony Pixela, после чего вид рыбы и ее положение в пространстве можно было различить на расстоянии около 2 м.

В июле 2005 и 2006 гг. для изучения устойчивости пространственной структуры рыбного населения был проведен эксперимент по мечению пестряток микижи, кижуча и мальмы с их последующим повторным выловом. На неогороженном участке равнинного русла (станция М3) площадью 500 м² были выловлены по 20 экз. каждого вида (длиной 77—120 мм), которых после ампутации жирового плавника выпустили в реку. Повторные обловы на том же участке провели спустя 20 часов после выпуска, а затем — через 1 год. Оба раза в течение 3-х суток проводили по 9 серий обловов из 4 заметов в каждой с постоянным усилием.

2.8.2. Обработка ихтиологического материала

В бассейне р. Начилова основным объектом разноплановых ихтиологических исследований была молодежь лососевых рыб, у относительно немногочисленных половозрелых особей определялись только возраст, размерно-весовые показатели, пол и стадия зрелости гонад (табл. 2.5).

Таблица 2.5. Объем обработанного материала (экз.)

Вид	Биологический анализ	Определение возраста	Промеры на чешуе и отолитах	Подсчет меристических параметров	Промеры пластических признаков	Изучение наполнения желудков
Кижуч	754 / 72	757 / 55	145 / -	118 / 0	233 / 0	352 / 0
Чавыча	90 / 48*	90 / 12*	-	-	-	-
Нерка	40 / 22	40 / 22	-	-	-	-
Сима	104 / 74	110 / 74	-	-	-	23 / 0
Кета	10 / 30	- / 30	-	-	-	-
Горбуша	59 / 65	-	-	-	-	-
Мальма	674 / 196	690 / 196	135 / -	119 / 0	270 / 0	46 / 0
Кунджа	239 / 13	229 / 13	-	-	-	28 / 0
Микижа	452 / 37*	380 / 1*	-	33 / 0	-	60 / 0
Хариус	120 / 21	120 / 21	-	-	-	36 / 0
Колюшки	406 / 515	183 / 79	-	-	-	-

Примечание: перед чертой — количество молодежи, за чертой — количество половозрелых рыб;

* — помимо собственных в анализе использовались и литературные данные

Биологический анализ молодежи и взрослых рыб включал определение размерно-весовых показателей и пола, сбор проб регистрирующих структур (Правдин, 1966). Измерялась длина рыбы по Смитту (АС, мм) от вершины рыла до развилки хвостового плавника. Масса тела рыбы и масса тела без полостных органов ("масса порки") определялась прямым взвешиванием с точностью до 0,1 г. Пол рыб определялся по извлеченным гонадам, стадия зрелости гонад оценивалась визуально по общепринятой 6-ти бальной шкале (Мурза, Христофоров, 1991). Размерно-весовые характеристики и соотношение полов производителей кижуча позднего нереста, кеты поздней расы, горбуши, чавычи и камчатской семги (проходной формы микижи) были взяты из отчетов КамчатНИРО и отдельных публикаций.

Определение возраста тихоокеанских лососей, микижи и хариуса проводилось по препаратам чешуи, взятой из 2—3 ряда над боковой линией на участке между задним краем спинного и передним краем жирового плавников (Мартынов, 1987), как показано на **рисунке 2.4**. Возраст мальмы, кунджи и колюшек определялся по тотальным препаратам отолитов *sagitta*, предварительно просветленных в глицерине. Подсчет темных колец проводился на антимаккулярной (уплощенной) стороне отолитов в отраженном свете. Отолиты лососевых рыб в длину более 150 мм предварительно шлифовались.

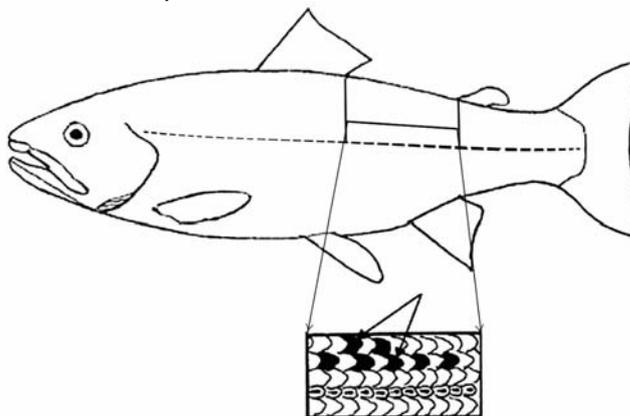


Рис. 2.4. Участок взятия проб чешуи.

Черным цветом выделены предпочитаемые для сбора чешуи над боковой линией.

Промеры регистрирующих структур у молодежи тихоокеанских лососей (кижуча) проводились на чешуе с неразрушенным центром, у молодежи гольцов — только на отолитах. Все исследования выполнялись на электронных образах чешуи и отолитов с помощью системы цифровой обработки изображения (image-capture system). С препаратов были получены электронные изображения, дальнейшая обработка которых проводилась с помощью ПСП Biomedics ImageProPlus. На чешуйном материале отдельно подсчитывалось количество колец склеритов в первой годовой зоне и в зоне после сужения. Длина приростов первого и второго года вычислялась как средняя между двумя радиусами, проведенными из середины центральной площадки перпендикулярно к валикам склеритов на заднем крае пластинки (**рис. 2.5 А**). Приросты отолитов оценивались по одному радиусу под прямым углом к темным зонам в обычно принятом для измерений лососевых рыб секторе, отличающемся наибольшим числом четких структур (**рис. 2.5 Б**).

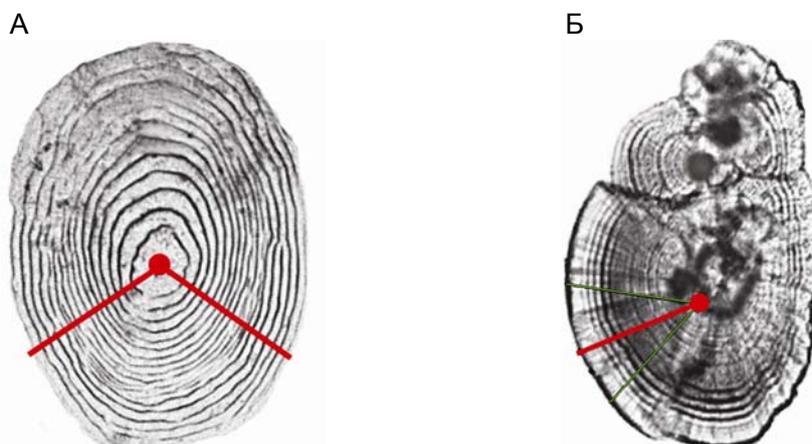


Рис. 2.5. Направление измерения длины приростов чешуи и отолита.

В качестве точки начала измерений из нескольких центров отолита выбирался один, относящийся к рассматриваемому сектору. В случаях, когда премордии, образовавшие своим слиянием отолит, имели одинаково детально сформированную зону стадии пигментации, для измерений выбирался наибольший из них (Кузнецова и др., 2004).

Изучение морфологии молоди проводилось по схеме Правдина (1966). Исследовались 25 индексов (в % от АС) пластических и 9 меристических признаков. Для пластических признаков приняты обозначения: *c* — длина головы, *ao* — длина рыла, *o* — горизонтальный диаметр глаза, *op* — заглазничное расстояние, *io* — межглазничное расстояние, *hcz* — высота головы на уровне затылка, *lm* — длина верхней челюсти, *lmx* — длина верхнечелюстной кости, *hmx* — ширина верхнечелюстной кости, *lmd* — длина нижней челюсти, *H* — наибольшая высота тела, *h* — наименьшая высота тела, *pl* — длина хвостового стебля, *ID* — длина основания спинного плавника, *hD* — высота спинного плавника, *IA* — длина основания анального плавника, *hA* — высота анального плавника, *IP* — длина грудного плавника, *IV* — длина брюшного плавника; расстояния: *aD* — антедорсальное, *pD* — постдорсальное, *aV* — антевентральное, *aA* — антеанальное, *P-V* — пектровентральное и *V-A* — вентроанальное (рис. 2.6). Для меристических признаков: *ll* — число прободенных чешуй в боковой линии; *D* — число ветвистых лучей в спинном плавнике (у хариуса общее число лучей в спинном плавнике), *A* — в анальном плавнике, *P* — в грудном плавнике и *V* — в брюшном плавнике; *sp.br.* — число жаберных тычинок на первой жаберной дуге, *br.st.* — число жаберных лучей (просчитывалось на обеих сторонах), *pc* — число пилорических придатков, *vert.* — число позвонков.

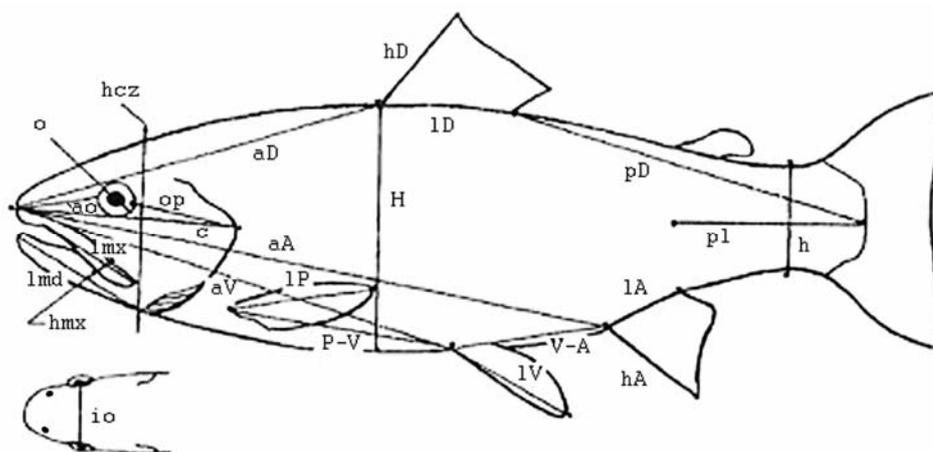


Рис. 2.6. Схема промеров пластических признаков.

Для устранения влияния последствий фиксации на морфологические различия разных выборок (Leslie, Moore, 1986) строго соблюдалась процедура фиксации и хранения материала в 4 %-ном растворе изотоничного формальдегида.

Изучение питания молоди лососеобразных рыб проводилось в соответствии с общепринятыми требованиями (Методическое пособие..., 1974; Руководство по изучению..., 1986). После взвешивания с точностью до 0,1 мг содержимое желудков разбиралось по группам (хирономиды, поденки, олигохеты, бокоплавы, имаго и проч). У амфибиотических насекомых — основных кормовых объектов молоди таксономическая принадлежность устанавливалась на уровне семейств. По массе пищевых комков, извлеченных из желудков рыб, определялись индивидуальные индексы наполнения желудков (ИНП, ‰), которые рассчитываются как отношение массы пищи к полной массе рыбы, умноженное на 10000. При определении среднего ИНП в выборке единичные пустые желудки не учитывались. В качестве дополнительных показателей интенсивности питания рассчитывались среднее количество и масса жертв в одном желудке. Чтобы судить о значении различных кормовых объектов в питании молоди определялась частота встречаемости, а также их среднее количество и масса жертв каждой группы в одном желудке в абсолютных и относительных величинах.

2.8.3. Анализ ихтиологического материала

Богатство населения на станциях полевых работ определялось по количеству видов и внутривидовых форм рыб в уловах, а также по количеству возрастных групп в составе каждого вида. Встречаемость отдельных видов и возрастных групп в уловах рассчитывалась как доля в выборке, размер которой определялся моментом включения 25 экз. всех субдоминантных видов. При таком подходе в зависимости от выравненности структуры населения (см. пояснения к

формуле 2.5) доля субдоминантов в уловах предгорного пояса бассейна р. Начилова составляла 25—50 %, в уловах равнинного пояса — 10—20 % (Sneath, Sokal, 1973). Средняя встречаемость группы (x , %) определялась как среднее арифметическое от показателей встречаемости за несколько серий обловов. Среднемноголетняя встречаемость рассчитывалась по результатам обловов за несколько лет с учетом годовых рыболовных усилий (общего количества особей, выловленных за год).

Равномерность распределения особей по видам с учетом возможного недолова отдельных возрастно-видовых групп в связи с их биологией или несовершенством орудий лова определялась по индексу видового разнообразия Шеннона (Shannon, 1948), нормированного по количеству видов (Zahl, 1977):

$$E_H = - \sum \frac{n_i}{N} \ln \frac{n_i}{N} \frac{1}{\ln S} \quad 2.5$$

где n_i — число особей i -ого вида в выборке, N — суммарное число особей в выборке, S — число таксонов в выборке. Величина этого показателя возрастает пропорционально увеличению равномерности структуры выборки, максимальное значение индекс принимает при равенстве долей всех видов. Достоинство индекса Шеннона при анализе структуры маловидовых групп заключается в том, что показатель увеличивает значимость редких видов и поэтому более наглядно демонстрирует соотношение обилия между доминирующими и редкими (случайными) таксонами (Одум, 1986). Необходимость нормирования показателя связана с влиянием на его значение числа таксонов в выборке, причем сила влияния возрастает пропорционально снижению сложности структуры (Kirsta, 1994).

Энтропийная оценка уровня абсолютной организации населения проводилась по формуле (Сметанин и др., 1983):

$$Q = H_{\max} - H \quad 2.6$$

где $H_{\max} = \ln S$, а H — индекс Шеннона. Величина показателя растет пропорционально увеличению доли случайных компонентов.

Выделение территориальных группировок в составе населения рыб проводилось с использованием анализа мер сходства (Джонгман и др., 1999; Krebs, 1999). Для этого применялся кластерный анализ невзвешенных попарно-групповых (UPGMA) средних значений встречаемости видов. Значения средней встречаемости предварительно логарифмировались по формуле $\ln(x + 1)$. В качестве меры различий использовалось Эвклидово расстояние (Дюран, Одделл, 1977), сравнение выборок осуществлялось посредством построения дендрограммы различий в программе Statsoft Statistica.

Попарное сравнение внутреннего разнообразия группировок проводилось с использованием модифицированного коэффициента ценотического различия Шорыгина (по [Шорыгин, 1939]):

$$C_{xy} = \sum (Pa_i - Pb_i), \quad 2.7$$

где Pa_i и Pb_i — средняя встречаемость i -ого вида в попарно сравниваемых уловах. Величина показателя возрастает пропорционально увеличению различий в структуре сравниваемых выборок.

Степень доминирования отдельных видов в группировках оценивалась по формуле (Сметанин и др., 1983):

$$D = \sum \left(\frac{n_i}{N} \right)^2 \quad 2.8$$

Анализ морфометрических различий молодежи из разных пространственно-временных группировок проводился по меристическим признакам, индексам пластических признаков (в % от АС), величинам приростов регистрирующих структур. Достоверность различий признаков внешней морфологии определялась попарным сравнением выборочных средних значений по критерию Стьюдента (t_{st} , метод — независимый по группам). В анализе использовались только пары нормально распределенных параметров с дисперсионным отношением ниже порогового значения ($p < 0,05$). Оценка достоверности различий приростов чешуи или отолитов двухлеток также проводилась по критерию t_{st} . Для устранения влияния порционности нарастания склеритов на распределение приростов использовалась логарифмическая шкала значений приростов (Джонгман и др., 1999).

Разделение выборок осуществлялось через оценку доли вклада отдельных морфометрических индексов в общую дискриминацию. Использовался дискриминантный анализ программы Statsoft Statistica с пошаговым включением по статистике Лямбды Уилкса (отношение детерминанта матриц внутригрупповых дисперсий индексов к детерминанту матрицы всех индексов). Графическое отображение результатов осуществлялось методом канонического анализа в про-

странстве главных дискриминирующих корней (Дубров и др., 2003). При сравнении выборок их объем составлял не менее 20 экз. с каждой станции, причем для минимизации компоненты различий, связанной с аллометрическими составляющими роста, отбиралась одноразмерная молодь.

Скорость группового линейного роста молоди лососей (G_L , приращение длины тела в % за сутки) рассчитывалась по формуле:

$$G_L = \frac{\ln L_t - \ln L_0}{\Delta t} \cdot 100 \quad 2.9$$

где L_t и L_0 — средняя длина (мм) рыб, выловленных на одной станции с временной разницей Δt (сутки). При расчетах использовались единовременные уловы по 20—30 экз. молоди с каждой станции.

Скорость индивидуального линейного роста молоди за период после возобновления сезонного роста на втором году жизни рассчитывалась по результатам анализа структуры чешуи и отолитов двухлеток на выборках по 22—31 экз. с каждой станции. На основании данных о величинах приростов за второй год вычислялись длины тела в начальный момент (показатель L_0 при расчете G_L). При этом использовалась формула аллометрического роста:

$$AC = b r^a \quad 2.10$$

где AC — длина тела по Смитту, мм; b — константа интеграции; r — радиус чешуи, мм; a — коэффициент регрессии (константа аллометрии). Константы находились путем одномерного регрессионного анализа зависимости AC — r методом наименьших квадратов в программе Statsoft Statistica. Одновременно вычислялся коэффициент корреляции (R) при $p < 0,05$ между длиной тела и радиусом чешуи. При определении средних показателей индивидуальной скорости роста в выборке оценивалась симметрия и количество пиков распределения показателя.

Для тихоокеанских лососей зависимость строилась для этапа роста при сформированной чешуе, что позволило избежать введения поправки Ли. Средняя длина тела при закладке чешуи определялась по уравнению линейной зависимости между числом склеритов на чешуе и длиной тела (Леман, Чебанова, 2002).

Глава 3 СОСТАВ ИХТИОФАУНЫ БАССЕЙНА Р. НАЧИЛОВА

3.1. Видовой состав

Ихтиофауна модельной р. Начилова отличается высоким разнообразием и включает 13 видов проходных, полупроходных и пресноводных рыб из 3-х семейств и 6-ти родов. В течение года в уловах встречаются молодь и половозрелые особи 6-ти видов тихоокеанских лососей (кижуча, чавычи, нерки, симы, кеты и горбуши), 2-х видов гольцов (мальмы и кунджи), тихоокеанских форелей (микижи и ее проходной формы камчатской семги) и камчатского хариуса. Также в состав ихтиофауны входят трехиглая, девятииглая и амурская колюшки. Численную основу населения круглый год образует молодь тихоокеанских лососей.

В нижнем течении р. Начилова воспроизводится тихоокеанская минога — *Lethenteron camtschaticum* (Tilesius, 1811) (отряд многообразные Petromyzontiformes). Скот пескороек и серебристой молоди миноги наблюдается в устье в мае-июле.

3.2. Заходы тихоокеанских лососей

Сведения о численности тихоокеанских лососей, которые заходили на нерест в р. Начилова за последние 10 лет, приведены в **таблице 3.1**. Данные по промысловым видам получены в результате аэровизуальных учетов КамчатНИРО, выполненных Масловым А.В., данные по сима — в результате собственных пеших учетов.

Таблица 3.1. Количество производителей (пределы и среднее) тихоокеанских лососей, зашедших в бассейн р. Начилова за период с 1998 по 2007 гг. (в тыс. шт.)

Год	Вид					
	чавыча*	нерка	горбуша	кета	кижуч (раннего нереста)	сима
1998	0,20-0,25 (0,23)	4,30-4,70 (4,50)	750,0-850,0 (800,00)	1,40-1,70 (1,60)	1,30-1,50 (1,40)	не учитывалась
1999	0,10-0,16 (0,13)	0,14-0,16 (0,15)	единично	единично	0,15-0,25 (0,20)	не учитывалась
2000	0,05-0,07 (0,06)	1,10-1,30 (1,20)	56,0-70,0 (63,00)	0,95-1,10 (1,03)	0,30-0,35 (0,33)	не учитывалась
2001	0,07-0,09 (0,08)	0,31-0,36 (0,34)	единично	единично	0,12-0,15 (0,14)	не учитывалась
2002	0,05-0,07 (0,06)	0,41-0,45 (0,43)	125,0-135,0 (130,00)	3,40-3,60 (3,50)	0,10-0,15 (0,13)	не учитывалась
2003	0,36-0,40 (0,38)	0,60-0,70 (0,65)	68,0-72,0 (70,00)	14,0-15,0 (14,50)	0,70-0,80 (0,75)	не учитывалась
2004	0,60-0,70 (0,65)	0,70-0,85 (0,78)	140,0-160,0 (150,00)	1,30-1,40 (1,35)	0,90-1,10 (1,00)	0,15-0,20 (0,18)
2005	0,17-0,19 (0,18)	0,15-0,17 (0,16)	единично	0,70-0,80 (0,75)	0,95-0,99 (0,97)	0,20
2006	0,72-0,85 (0,79)	0,70-0,80 (0,75)	единично	3,50-3,60 (3,55)	0,30-0,40 (0,35)	0,20-0,25 (0,23)
2007	не учитывалась	единично	единично	0,30-0,35 (0,33)	1,30-1,40 (1,35)	не учитывалась

Примечание: * — производители, зашедшие в устье р. Начилова

Максимальные заходы в отчетный период наблюдались в 1998, 2002 и 2004 гг., в основном за счет горбуши. Количество лососей на нерестилищах в эти годы изменялось от 134 до 807 тыс. экз., что составляет от 0,64 до 3,71 % от суммарно зарегистрированной добычи в устье р. Большая без учета мальмы, кунджи и позднего кижуча. С 2005 г. заходы горбуши в бассейн значительно сократились. В последние годы высокая численность тихоокеанских лососей в основном обеспечивалась за счет кеты и кижуча. Обращает на себя внимание значительное

колебание численности стад всех тихоокеанских лососей, причем заходы массовых видов изменялись в смежные годы в 15—30 раз.

Оценка площади нерестилищ, выполненная в бассейне в 1950-е годы Остроумовым А.Г., показала, что горбуша во время размножения раз в несколько лет способна занять 6—6,5 га речного дна, площадь ее нерестилищ изменяется от года к году в 5—10 раз. Все нерестилища кижуча достигают площади 3,7 га, кеты — около 1,4 га, а нерки и симы — всего по 0,1 га. Общая площадь нерестилищ, которую потенциально способны занять тихоокеанские лососи в бассейне р. Начилова, оценена в 11,0—12,9 га.

3.3. Характеристика видов

3.3.1. Кижуч *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum, 1792)

В р. Начилова вид представлен двумя расами — раннего (осеннего) и позднего (зимнего) нереста. Кижуч раннего нереста заходит в реку с конца июля по сентябрь, массовый ход обычно наблюдается с середины по конец августа. Размножение происходит в верхнем течении с сентября по октябрь. Нерестилища приурочены к местам выхода грунтовых вод (Грибанов, 1948; Леман, 2003) вдоль берегов основного русла и крупных рукавов. Кижуч позднего нереста заходит в реку с октября по ноябрь, ход разреженный. Нерест начинается с ноября и продолжается по февраль (по устным сообщениям местных жителей). Позднего кижуча в бассейн р. Начилова заходит больше, чем раннего, но его количественный учет сильно затруднен, т.к. часть рыб идет подо льдом. Нерестилища поздней расы расположены повсеместно: в руслах и придаточной системе.

Размерно-весовая характеристика производителей приведена в **таблице 3.2**, рыбы позднего нереста отличаются заметно меньшими размерами. В уловах обоих рас абсолютно преобладают рыбы в возрасте 2.1+ лет (более 90 % выборки). Среди производителей раннего нереста в 2006 г. было отмечено несколько самцов в возрасте 2.0+ (каюрки), которые созрели после 2—3-х месяцев морского нагула. Карликовых речных самцов не обнаружено.

Таблица 3.2. Основные биологические показатели кижуча, пойманного в бассейне р. Начилова в 2001—2006 гг.

Стадия жизненного цикла	Возраст, n экз.	Месяц поимки	Пол	АС, мм	Q, г	♂ : ♀
Личинки, молодь	0+, 280	VII	самцы и самки	27-63 (40,0)	0,2-3,4 (1,1)	1,2 : 1
Молодь	1+, 300	VII	самцы и самки	58-127 (93,2)	2,5-24,9 (12,0)	1,1 : 1
Смолты	2+, 74	V,	самцы и самки	130-135 (132,4)	24,7-26,9 (25,1)	1 : 1
		VII				
Производители раннего нереста	1.1+, 17	IX	самцы	530-640 (595)	2000-3090 (2560)	1 : 1
			самки	560-610 (586)	2350-3500 (3005)	
"Каюрки"	2.1+, 35	IX	самцы	583-690 (624)	2550-3500 (3120)	1 : 1
			самки	580-630 (609)	2610-3600 (3180)	
Производители позднего нереста*	2.0+, 3	VII	самцы	310-330 (322)	500-800 (695)	-
Производители позднего нереста*	2.1+, 17	XI	самцы	450-560 (500)	2200-2850 (2500)	1,1 : 1
			самки	475-610 (540)	2350-3100 (2700)	

Примечание: * — по результатам анализа рыб, выловленных сотрудниками КамчатНИРО в 2006 г.

Выход из бугров и расселение молоди по ближайшим отмелям растянуты и продолжаются с конца апреля по июль. *Личинки* (alevin) имеют 2 источника питания: внутренний — от остатков желточного мешка и внешний — от перевариваемых бентосных организмов, которых личинки схватывают со дна. При длине тела 34—35 мм остаток желтка редуцируется и молодь переходит на *мальковую* (fry) стадию развития (Смирнов, 1975). В это время кижуч широко расселяется по реке. В июле 2005 г. в ночные часы в устье р. Микочева и в нижнем течении главной реки была зафиксирована массовая миграция сеголеток кижуча, связанная с их скатом из района нерестилищ (Pavlov et al., 2005; Павлов и др., 2006). Через створы станций МЗ и Н8 14 и 17 июля с 0:00 до 6:00 часов в среднем скатывалось по 13,5 и 20 экз./мин соответственно. Сеголетки других видов в ловушки попадались единично. При длине 49—52 мм завершается

формирование систем органов, молодь переходит на *пестряточную* (par) стадию развития с оседлым типом поведения. Смолтификация и скат в море происходят с конца мая (после половодья) до начала июля в возрасте 2+ (изредка в возрасте 1+ или 3+) при длине более 120 мм и массе свыше 24 г. Пойманные в нижнем течении р. Начилова *смолты* (smolts) находились на поздних стадиях смолтификации. Размерно-весовая характеристика молоди кижуча приведена в **таблице 3.2**. Достоверных размерно-весовых различий между неполовозрелыми рыбами разных полов не зафиксировано. Гонады лососей в возрасте 0+ — 2+ находились на I—II стадии зрелости.

3.3.2. Чавыча *Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum, 1792)

Типично анадромный вид, в бассейне р. Начилова не воспроизводится. Нерестилища расположены в крупных рукавах и главном русле рр. Большая, Быстрая и Плотникова выше устья р. Начилова. В мае-июне анадромные особи ловятся в устье р. Начилова, отдельные экз. поднимаются по реке на 1—1,5 км, но затем возвращаются в главную реку. В отдельные годы в устье скапливается до 850 производителей, размерно-весовая характеристика которых приведена в **таблице 3.3**.

Таблица 3.3. Основные биологические показатели чавычи, пойманной в бассейне р. Начилова в 2001—2006 гг.

Стадия жизненного цикла	Возраст, <i>n</i> , экз.	Месяц поимки	Пол	АС, мм	Q, г	♂ : ♀
Молодь	0+, 35	VII	самцы и самки	44-55 (49,9)	0,9-1,8 (1,4)	2 : 1
	1+, 46	VII	самцы и самки	99-100 (99,5)	12,9-13,4 (13,2)	1 : 1
Смолты	2+, 9	V	самцы и самки	100-105 (103,6)	13,1-17,1 (16,3)	1,5 : 1
Производители*	0.3+, 3	IV - VI	самцы и самки	835- 895 (873)	7010-7700 (7450)	3 : 1
	0.4+, 3			932-961 (943)	8990-9520 (9200)	
	1.2+, 10			523-624 (589)	1170-2900 (1860)	
	1.3+, 17			595-721 (654)	2870-4120 (3860)	
	1.4+, 9			761-873 (811)	6100-7640 (6990)	
	1.5+, 4			927-992 (960)	9500-10600 (10070)	
	2.3+, 4			674-751 (698)	2800-4010 (3180)	

Примечание: * — по результатам анализа рыб, выловленных рыбаками-любителями на участке лицензионного лова в устье

Активное расселение молоди продолжается все лето. Сеголетки и немногочисленные двухлетки начинают попадаться в устье р. Начилова в начале июля, к концу сентября молодь чавычи поднимается по реке не менее, чем на 15 км (до устья руч. Болотный). Размерно-весовая характеристика молоди чавычи, выловленной в июле в нижнем течении реки, приведена в **таблице 3.3**. Достоверных размерно-весовых различий между молодью разных полов не зафиксировано, гонады сеголеток находились на I стадии зрелости, гонады всех двухлеток — на II. Массовая смолтификация и скат в р. Большая происходят в возрасте 1+ в июне, в р. Начилова смолтификации двухлеток не происходит. Перезимовавшие в притоке трехлетки длиной и массой свыше 100 мм и 13 г скатываются в мае во время половодья.

3.3.3. Нерка *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792)

В р. Начилова воспроизводится летняя реофильная раса. Сроки хода на нерест — с конца июля по середину августа. Размножение происходит с конца августа по середину сентября на выходах грунтовых вод (Леман, 2003) в среднем течении бассейна.

Размерно-весовая характеристика производителей приведена в **таблице 3.4**, самцы незначительно крупнее самок (достоверных различий не получено). Возрастная структура сложная, в уловах доминируют рыбы в возрасте 1.2+ и 1.3+.

Выход молоди из бугров происходит в мае-июне. В бассейне р. Начилова молодь нерки не задерживается — к августу большая часть сеголеток покидает реку. Оставшаяся молодь распределяется в нижнем течении бассейна и зимует. Скат двухлеток в главную реку растянут и продолжается с мая по август. Трехлетки в р. Начилова не ловились. Подобный механизм эксплуатации малых рек характерен для нерки на всем ареале (Бугаев, 1995; McCart, 1967;

Pacific salmon..., 1995). Размерно-весовая характеристика молоди в июле приведена в **таблице 3.4**. Достоверных размерно-весовых различий между сеголетками и двухлетками разных полов не зафиксировано, гонады находились на I—II стадии зрелости.

Таблица 3.4. Основные биологические показатели нерки, пойманной в бассейне р. Начилова в 2001—2006 гг.

Стадия жизненного цикла	Возраст, <i>n</i> , экз.	Месяц поимки	Пол	АС, мм	Q, г	♂ : ♀
Молодь	0+, 24	VII	самцы и самки	28-67 (40,7)	0,2-2,6 (0,9)	1,5 : 1
	1+, 16	VII	самцы и самки	69-74 (68,5)	3,1-3,5 (3,4)	1 : 1
Производители	1.2+, 8	VII, IX	самцы самки	530-575 (553) 530-560 (550)	1900-2210 (2010) 1750-2100 (1915)	1,7 : 1
	1.3+, 10	VII, IX	самцы самки	595-675 (631) 570-620 (589)	2600-3450 (3010) 2250-2580 (2395)	1 : 1
	2.2+, 3	VII	самцы самка	605-615 (-) 630 (-)	2650-2850 (-) 3250 (-)	-
	2.3+, 1	VII	самец	670 (-)	3100 (-)	-

3.3.4. Сима *Oncorhynchus masou* (Brevoort, 1856)

В бассейне р. Начилова относительно немногочисленный вид, представленный проходной анадромной формой, а также карликовыми самцами, которые созревают, не выходя в море. Сезонных рас у сими не выделяется, проходные производители обоих полов заходят в реку с середины июня по начало июля. Нерест сими происходит с конца июля по середину августа в верхнем течении в местах фильтрации речного потока в дно перед грядами порогов. Жизненный цикл карликовых самцов целиком связан с бассейном малой реки. В мае-июле они ловятся по всей реке, нигде не образуя скоплений. В августе карликовые самцы, нагуливающиеся в среднем и нижнем течении, мигрируют вверх в район нерестилищ. После размножения все особи погибают.

Размерно-весовая характеристика проходных производителей приведена в **таблице 3.5**. Возраст проходных самцов и самок составляет 2.1+ (или реже 2.2+). Половое созревание карликовых самцов начинается осенью в возрасте 1+ (реже следующей весной в возрасте 2-) при достижении длины около 10 см и массы чуть менее 10 г. Карликовых самцов в возрасте 3+ не обнаружено.

Таблица 3.5. Основные биологические показатели сими, пойманной в бассейне р. Начилова в 2001—2006 гг.

Стадия жизненного цикла	Возраст, <i>n</i> , экз.	Месяц поимки	Пол	АС, мм	Q, г	♂ : ♀
Молодь	0+, 54	VII	самцы и самки	29-48 (35,7)	0,1-1,5 (0,6)	1 : 1,3
	1+, 50	VII	самцы и самки	90-105 (96,5)	9,9-15,1 (12,1)	1,6 : 1
Карликовые самцы	1+, 12	VII, IX	самцы	98-138 (115,7)	12,9-42,1 (22,6)	-
	2+, 38	IX	самцы	148-155 (150,8)	50,7-58,2 (54,7)	-
Производители	2.1+, 20	VII	самцы самки	430- 505 (465) 430-487 (462)	1000- 2100 (1350) 850-1690 (1150)	2 : 1
	2.2+, 4	VII	самец самки	520 (-) 465-500 (485)	2250 (-) 1010-1990 (1500)	-

Выход молоди из бугров начинается после спада уровня воды в конце мая — начале июня. Сеголетки обитают в районе нерестилищ, после зимовки в июне-августе двухлетки начинают мигрировать вниз по течению. Размерно-весовая характеристика молоди сими приведена в **таблице 3.5**. Достоверных размерно-весовых различий между молодью разных полов не

зафиксировано, гонады находились на I—II стадии зрелости. Часть самцов в возрасте 1+ имела гонады на III стадии. Массовая смолтификация в бассейне р. Большая происходит в возрасте 2+, но к этому времени в бассейне р. Начилова мигрирующей симы уже не остается.

3.3.5. Кета *Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792)

В р. Начилова вид представлен расами раннего и позднего хода. Ранняя кета появляется в устье в середине июля, ход прекращается во второй половине августа. Поздняя кета идет в конце августа — сентябре. Нерест обеих рас продолжается с августа по октябрь. Кета раннего хода выбирает в качестве нерестилищ места выклинивания подруслового потока в среднем и нижнем течении. Поздняя кета нерестится в среднем течении на выходах грунтовых вод (Волобуев и др., 1990; Леман, 2003).

Размерно-весовая характеристика производителей приведена в **таблице 3.6**, в среднем самцы крупнее самок. Производители раннего хода отличаются заметно более выраженным брачным нарядом. Возраст рыб обеих рас составляет 0.3+ (70 % особей) или 0.4+.

Выход молоди из бугров продолжается с конца апреля до начала июня. Сеголетки собираются стаями и скатываются вниз по течению, задерживаясь в придаточной системе в устье до конца июля. За это время они вырастают с 29—30 до 49—51 мм. Пик ската, по-видимому, совпадает с пиком половодья. Размерно-весовая характеристика покатников кеты, выловленной в июле в устье р. Начилова, приведена в **таблице 3.6**, гонады молоди находились на I стадии зрелости.

Таблица 3.6. Основные биологические показатели кеты, пойманной в бассейне р. Начилова в 2003—2006 гг.

Стадия жизненного цикла	Возраст, <i>n</i> , экз.	Месяц поимки	Пол	АС, мм	Q, г	♂ : ♀
Молодь	0+, 10	VII	самцы и самки	49-51 (50,5)	0,9-1,1 (1,0)	2 : 1
Производители (обе расы)	0.3+, 22	VII - IX	самцы самки	490-755 (640) 480-725 (605)	1900-4900 (3640) 2100-3900 (3250)	4,5 : 1
	0.4+, 7	VII - IX	самцы самки	660-750 (700) 710-720 (715)	3900-5200 (4500) 3700-3900 (3800)	2,5 : 1

3.3.6. Горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792)

Популяция р. Большая (в т. ч. горбуша из р. Начилова) после аномально многочисленного захода 1983 г. характеризуется чередованием поколений высокой численности четных лет и низкой численности нечетных лет. В бассейне р. Начилова заходы горбуши в 1998, 2002 и 2004 гг. превосходили заходы всех прочих лососей на порядок, составляя 130—800 тыс. экз., а в нечетные годы снижались практически до нуля. Обычно горбуша поднимается на нерест в реку в июле-августе, сроки хода могут сильно варьировать. Для воспроизводства преимущественно используется нижнее течение бассейна. В качестве нерестилищ вид выбирает участки склона дна при выходе на перекаты, где русловой поток фильтруется в грунт (Леман, 2003). В годы высокой численности горбуша проникает выше по течению главной реки и в ее притоки, для нереста могут использоваться иные участки русла. Размерно-весовая характеристика производителей из р. Большая приведена в **таблице 3.7**.

Таблица 3.7. Основные биологические показатели горбуши, пойманной в нижнем течении р. Большая в 2003—2006 гг.

Стадия жизненного цикла	Возраст, <i>n</i> , экз.	Месяц поимки	Пол	АС, мм	Q, г	♂ : ♀
Молодь	0+, 59	VI	самцы и самки	30-37 (33,2)	0,1-0,4 (0,2)	1,2 : 1
Производители четных лет	0.1+, 65	VII - IX	самцы самки	380-610 (500) 435-565 (489)	875-3120 (1650) 880-2135 (1480)	1 : 1
Производители нечетных лет		VII - VIII	самцы самки	420-615 (505) 435-520 (480)	870-3100 (1600) 980-1850 (1300)	1,3 : 1

Выход молоди из бугров происходит в апреле-мае. Молодь на стадии личинки (или малька) при длине 29—34 мм полностью скатывается из р. Начилова к началу июля. Размерно-весовая характеристика покатников, выловленных в июне в 10 км ниже устья р. Начилова, приведена в **таблице 3.7**. Гонады молоди находились на I стадии зрелости.

3.3.7. Мальма *Salvelinus malma* (Walbaum, 1792)

В бассейне р. Начилова мальма — массовый вид. Камчатская мальма известна своей способностью образовывать сложную пространственную и биологическую структуру в пределах единых речных популяций (Савваитова, 1989), что, наряду с отсутствием строгой изоляции между группировками, повышает их стабильность в целом (Алтухов, Рычков, 1970). Так, виду свойственны различные варианты реализации жизненной стратегии (Берг, 1948; Савваитова, 1989; Черешнев и др., 2002; Пичугин и др., 2006а). В бассейне р. Большая выделяется несколько форм: проходная диадромная, полупроходная эстуарная, жилая потамодромная (нагуливается в главных реках, нерестится в малых притоках) и речная (не выходит из притоков), также образуются карликовые половозрелые самцы. В некоторых постоянно или временно изолированных от речной сети водотоках существуют популяции карликового (ручьевого) типа, в которых половозрелые жилые самки и самцы присутствуют в одинаковом соотношении (Черешнев и др., 2002; Леман и др., 2006). В бассейне р. Начилова воспроизводятся диадромная и потамодромная мальма, различающиеся размерами, окраской и морфологией, в верхнем течении в нересте участвуют карликовые самцы. Формы образуют единую популяционно-генетическую систему (Волобуев, 1975; Алтухов, Рычков, 1970). Выбор той или иной жизненной стратегии происходит на этапе речного нагула под воздействием комплекса параметров, в числе которых кормность участка обитания, гидрологические условия и т.п. (Савваитова, 1989).

Выход молоди всех форм из бугров очень растянут и продолжается с мая (после спада половодья) по конец июля. С 25 по 28 июля в верхнем течении ловились личинки длиной 29—32 мм с нерассосавшимся желточным мешком. До поздней осени сеголетки остаются вблизи нерестилищ, зимуют здесь же. Весной часть молоди выносятся из бассейна во время половодья, оставшиеся двухлетки проникают в самые удаленные от нерестилищ притоки. Размерно-весовая характеристика молоди мальмы, выловленной в бассейне в июле, приведена в **таблице 3.8**. Достоверных размерно-весовых различий между пестрятками разных полов не зафиксировано. Гонады молоди 0+ — 2+ находились на I—II стадии зрелости, часть самцов в возрасте 2+ имела гонады на III стадии. Обращает на себя внимание тот факт, что соотношение полов у двухлеток мальмы закономерно изменялось вниз по течению: в верховьях бассейна, где сосредоточенно большинство нерестилищ, преобладали самцы, в уловах в равной части бассейна соотношение полов почти выравнивалось, а в самом нижнем течении, где концентрация нерестилищ минимальна, самок становилось незначительно больше самцов.

Проходная форма. Представлена относительно немногочисленными в период работ самцами и самками (самки преобладают), совершающими ежегодные нагульные миграции в морские воды и возвращающимися в реку на нерест и зимовку. Половозрелые проходные рыбы, которые пропускают нерест данного года (Савваитова, 1989), в р. Начилова, по видимому, не заходят.

Смолтификация и первый скат в море у обоих полов происходит с мая по начало июля при достижении длины 130—140 мм и массы 18—20 г в возрасте 3+. Смолтов других возрастов в р. Начилова не обнаружено. Все покатники, отловленные в устье реки в 2005—2007 гг., находились на ранних стадиях серебрения: темные мальковые пятна отсутствовали, но розовые и красные пятнышки были хорошо различимы. Со второй половины июля по конец августа молодь проходной формы в возрасте 3+ — 4+ в бассейне отсутствует. С начала сентября на устьевом участке (станция Н8) появляются "тысячники" — неполовозрелые рыбы в возрасте 3+, которые возвращаются в реку после первого кратковременного нагула в соленой воде (Семко, Троицкий, 1971; Савваитова, 1989). Также в небольших количествах ловится молодь в возрасте 4+ (не более 5 % от выборки "тысячников"), которая возвратилась после 2-ой нагульной миграции в море. Выше устьевом участка "тысячники" обоих возрастов не поднимаются. Внешне рыбы очень похожи на смолтов первого ската, но отличаются менее выраженной пятнистостью. На следующий год перезимовавшие "тысячники" возраста 4+ при длине более 200 мм и массе, приближающимся к 100 г, покидают бассейн вместе со смолтами.

Половозрелые "морские" гольцы в возрасте 5+ (35 % выборки), 6+ (60 %) и 7+ (5 %) поднимаются на нерест с августа до октября (**табл. 3.8**). В качестве нерестилищ они выбирают мелководья с мелкофракционными донными отложениями в главном русле и крупных рукавах среднего течения. Нерестилища обычно приурочены к местам локального перегиба продоль-

ного профиля русла, где наблюдается фильтрация подруслового потока, также встречаются прибрежные нерестилища на выходах грунтовых вод. В верховья бассейна производители проходной формы не поднимаются. Отнерестившиеся рыбы покидают реку до начала ледовых явлений.

Таблица 3.8. Основные биологические показатели мальмы, пойманной в бассейне р. Начилова в 2001—2007 гг.

Стадия жизненного цикла, форма	Возраст, <i>n</i> , экз.	Месяц поимки	Пол	АС, мм	Q, г	♂ : ♀
Молодь	0+, 210	VII	самцы и самки	27-50 (39,5)	0,1-1,5 (0,7)	2,1 : 1
	1+, 173	VII	самцы и самки	62-115 (90,3)	2,9-18,7 (8,1)	1,2 : 1
	2+, 84	VII	самцы и самки	113-148 (131,1)	16,7-33,8 (24,1)	1,1 : 1
Карликовые самцы	2+, 10	VII	самцы	127-148 (132,2)	19,8-33,0 (21,5)	-
	3+, 67	VII	самцы	139-193 (163,5)	32,5-58,7 (48,7)	-
Производители, речная форма	4+, 43	VII, IX	самцы	211-299 (251,7)	78,2-129,6 (103,1)	>10:1
			самки	198-215 (206,6)	71,8-79,6 (75,9)	
	5+, 17	VII	самцы	212-305 (263,2)	82,4-150,0 (119,1)	>10:1
			самки	219-220 (220,3)	83,5-84,1 (83,8)	
Смолты	3+, 19	V	самцы и самки	138-160 (145,3)	19,3-38,2 (27,1)	1 : 1,5
Неполовозрелые "тысячники"*	3+, 101	IX	самцы и самки	168-280 (226,7)	31,4-130,7 (94,9)	1 : 1,5
	4+, 7	IX	самцы и самки	265-280 (273,5)	125,2-130,7 (128,3)	1 : 1,3
Производители, проходная форма	5+, 21	IX	самцы	275-460 (373)	185-837 (536)	1 : 1,3
			самки	266-446 (359)	159-793 (479)	
	6+, 35	IX	самцы	331-527 (451)	351-1367 (1090)	1 : 1,7
самки	340-510 (447)	375-1299 (1056)				
	7+, 3	IX	самцы	550 (-)	1850 (-)	-
			самки	536-540 (-)	1800-1990 (-)	

Примечание: * — по результатам анализа рыб, выловленных рыбаками-любителями на участке лицензионного лова в устье

Жилая форма. Представлена многочисленными самцами и единичными самками, которые нагуливаются по всей водной сети бассейна р. Большая и поднимаются в среднее и верхнее течение р. Начилова для размножения и зимовки.

Часть молоди в пестряточной окраске, которая выносятся во время половодья или мигрирует из бассейна самостоятельно, не смолтифицируется и остается на нагул в главных реках и приустьевых областях притоков р. Большая. Половое созревание происходит при достижении возраста 4+ (70 %) — 5+ (30 %), длины более 190 мм и массы свыше 70 г. (**табл. 3.8**). Половозрелые жилые рыбы, которые ловились в верхнем течении и устье р. Начилова в июле-сентябре 2006 г., сильно отличались от "тысячников" того же размера яркой окраской.

Речная мальма идет на нерест в среднее и верхнее течение бассейна с июля до поздней осени. В качестве нерестилищ форма использует очень разнообразные участки: прибрежные отмели перед перекатами в притоках нижнего течения, протоки и отмели с мелкофракционными наносами в среднем течении (здесь нерест идет совместно с проходной формой), участки галечников среди валунных наносов на стрежне главной реки и притоков в верхнем течении. Рыбы держатся в районе нерестилищ всю осень и, возможно, зиму. Скот половозрелых жилых гольцов в р. Большая происходит ранней весной.

Важной особенностью формы является резкое численное преобладание половозрелых самцов над самками. За период исследований жилые самки мальмы были пойманы лишь на станциях НЗ и Н8 в числе 5 экз. (**табл. 3.8**).

Карликовые самцы. Часть особей, вышедших из бугров в верхнем течении р. Начилова и ее притоков, остается в районе нерестилищ на всю жизнь. В возрасте 2+ при достижении длины 120—130 мм и массы 20—25 г соматический рост прекращается и рыбы созревают в размерном диапазоне впервые скатывающихся смолтов (**табл. 3.8**). В отличие от последних, карликовые самцы обладают яркой пестряточной окраской и пропорциями тела, более характерными для молоди. От половозрелых самцов речной формы карликовые самцы однозначно отличаются меньшим возрастом (речная форма никогда не участвует в нересте в возрасте 2+ — 3+), более мелкими размерами и особенностями окраски (у карликовой формы она более яркая, с зеленоватым оттенком). Карликовые самцы нерестятся в верхнем и среднем течении бассейна в возрасте 2+ (около 10 %) и 3+, старшие возрастные группы у карликов не встречены.

3.3.8. Кунджа *Salvelinus leucomaenis* (Pallas, 1814)

Относительно немногочисленный вид, представленный в р. Начилова исключительно проходной диадромной формой. Карликовые самцы и жилые формы, которые выделяются у кунджи во многих речных системах (Савваитова и др., 2007), в р. Начилова и ее притоках не воспроизводятся.

Производители заходят в реку в июле-августе, ход разреженный. Численность поднимающихся на нерест рыб невысокая. Нерест кунджи происходит в августе-сентябре в среднем течении главной реки и в крупнейших равнинных притоках на границе глубоких плесов и перекатов, по-видимому, на участках фильтрации потока в дно. Одиночные бугры располагаются на стрежне на глубине 1—1,5 м.

Размерно-весовая характеристика производителей, отловленных в 2005 и 2006 гг., приведена в **таблице 3.9**, достоверных различий в размерах самцов и самок не зафиксировано. Заходящие на нерест рыбы имели возраст 6+ — 8+, кунджа в возрасте 5+ в р. Начилова не обнаружена.

Выход молоди из бугров происходит в июне. Сеголетки держатся в районе нерестилищ, двухлетки и трехлетки расселяются преимущественно вниз по течению. В бассейне р. Начилова молодь кунджи эксплуатирует исключительно водотоки нижнего течения. Смолтификация происходит в мае-июне 5-го года жизни (в редких случаях 6-го) при достижении длины 180—200 мм и массы 75—90 г (Черешнев и др., 2002; Савваитова и др., 2007). В мае 2007 г. в устье были пойманы 2 серебристых смолта длиной 193 и 197 мм и массой 87,8 и 91,0 г. В конце июля и в сентябре в нижнем течении реки также ловилась крупная серебристая молодь кунджи в возрасте 4+. Предполагается, что данная группа рыб представляет собой аналог "тысячников" мальмы. Размерно-весовая характеристика молоди, выловленной в среднем и нижнем течении бассейна, приведена в **таблице 3.9**. Достоверных различий в длине и массе самцов и самок у молоди не установлено, гонады рыб в возрасте 0+ — 1+ находились на I стадии зрелости, гонады рыб возраста 3+ — 4+ — на II стадии.

Таблица 3.9. Основные биологические показатели кунджи, пойманной в бассейне р. Начилова в 2003—2006 гг.

Стадия жизненного цикла	Возраст, л, экз.	Месяц поимки	Пол	АС, мм	Q, г	♂ : ♀
Молодь	0+, 29	VII	самцы и самки	33-50 (43,5)	0,4-1,8 (1,3)	2,5 : 1
	1+, 71	VII	самцы и самки	73-97 (84,9)	4,7-10,6 (7,8)	2,5 : 1
	2+, 59	VII	самцы и самки	124-159 (141,3)	22,1-50,2 (33,6)	1,8 : 1
	3+, 54	VII	самцы и самки	161-195 (170,5)	47,3-89,8 (63,1)	1,7 : 1
Смолты	4+, 2	V	самцы	193-197 (-)	87,2-91,0 (-)	-
Неполовозрелые "тысячники"	4+, 24	VII, IX	самцы и самки	205-280 (247,5)	97,0-153,5 (127,4)	1,5 : 1
Производители, проходная форма	6+, 3	VII, IX	самцы самка	320-365 (-) 351 (-)	340-348 (-) 387 (-)	-
	7+, 9	VII, IX	самцы самки	367-441 (402) 372-448 (410)	351-652 (499) 380-719 (512)	1,3 : 1
	8+, 1	VII	самец	581 (-)	2100 (-)	-

3.3.9. Микижа *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792)

Тихоокеанские форели в бассейне представлены проходной (камчатская семга) и жилой речной формами, причем жилые рыбы сильно преобладают по численности. Случаи поимки взрослой полупроходной микижи неизвестны. Стоит отметить, что наряду с распространенным мнением о систематическом единстве форм микижи (Савваитова и др., 1973; Павлов и др., 2001; Behnke, 1966), ряд исследователей до недавнего времени считали камчатскую семгу самостоятельным видом (Глубоковский, 1995; Черешнев и др., 2002). Последние данные о биологии и приуроченности нереста тихоокеанских форелей однозначно указывают на таксономическое единство всех камчатских форм (Павлов и др., 1999; Кузицин и др., 2006; Кузицин и др., 2007).

В бассейне р. Начилова обе формы микижи нерестятся в среднем течении в июне после половодья. Выход молоди из бугров происходит в конце июля — начале августа. Быстрому эмбриогенезу способствует интенсивный прогрев темной воды в равнинных водотоках (Кузицин и др., 2002; Кузицин и др., 2006). Подавляющая часть сеголеток мигрирует вниз по течению от нерестилищ. Так, на участке р. Начилова ниже устья р. Микочева, в которой происходит нерест микижи, 7 сентября 2006 г. плотность обитания сеголеток на прибрежных отмелях составляла 0,2—0,3 экз. на м² дна. В это же время в 1 км выше по течению от устья р. Микочева не было поймано ни одного сеголетка. Двухлетки и трехлетки микижи расселяются по водотокам нижнего течения, старшая молодежь и взрослые особи жилой формы летом выходят в среднее течение. Размерно-весовая характеристика молоди микижи из р. Начилова и ее притоков приведена в **таблице 3.10**. Достоверных различий в длине и массе между неполовозрелыми рыбами разных полов не зафиксировано, гонады находились на I—II стадии зрелости.

В связи со спорами о таксономическом статусе проходной формы микижи известный интерес представляет возможная морфологическая неоднородность молоди в смешанных выборках проходной и жилой форм. Этот вопрос был изучен на пестрятках микижи из нижнего течения нерестового притока — р. Микочева (станция М3), где размножается камчатская семга и жилая микижа. Установлено, что молодежь в возрасте 1+ морфологически однородна — распределение 25 индексов пластических признаков (в % от длины тела) соответствует нормальному. Асимметрия и эксцесс распределений статистически не значимы, ошибки параметров почти всегда больше их абсолютных значений (**табл. 3.11**), флуктуирующих асимметрий не выявлено. Разделение молоди на формы происходит на третий-четвертый год жизни.

Таблица 3.10. Основные биологические показатели микижи, пойманной в бассейне р. Начилова в 2003—2006 гг.

Стадия жизненного цикла, форма	Возраст, <i>n</i> , экз.	Месяц поимки	Пол	АС, мм	Q, г	♂ : ♀
Молодь	0+, 59	IX	самцы и самки	30-55 (43,7)	0,3-3,2 (1,8)	1 : 1,5
	1+, 271	VII	самцы и самки	67-122 (96,5)	3,8-21,1 (11,3)	1,3 : 1
	2+, 89	VII	самцы и самки	113-185 (148,5)	20,0-65,6 (38,5)	1,7 : 1
"Рекруты", речная форма	3+, 33	VII	самцы и самки	166-245 (205,2)	55,3-200,0 (110,2)	1,5 : 1
"Рекруты" и жилые производители, речная форма	4+, 21	VII - IX	самцы и самки	300-346 (330,3)	255,0-540,0 (360,1)	1,5 : 1
	5+, 16	VII - IX	самцы и самки	320-365 (344,0)	297,0-600,0 (452,0)	3 : 1
Производители, проходная форма*	2.1+, 3.1+, 4.1+	VI - VIII	самцы самки	42,5-57,2 (53,2) 50,1-67,7 (55,4)	нет данных	1,6 : 1
	2.2+, 3.2+, 4.2+	VI - VIII	самцы самки	57,2-68,9 (64,0) 59,7-78,7 (65,4)	нет данных	
	2.3+, 3.3+, 4.3+	VI - VIII	самцы самки	64,6-68,9 (68,5) 67,5-85,9 (75,4)	нет данных	

Примечание: * — данные по (Максимов, 1976)

Проходная форма. Представлена рыбами обоих полов, совершающими нагульные миграции в морские воды и возвращающимися в реку на нерест. В бассейне р. Начилова численность сильно снижена в результате интенсивного браконьерского вылова, по устным сообщениям местных жителей в среднем течении ежегодно вылавливается 10—15 особей. В процессе работ своими силами проходную микижу поймать не удалось.

Таблица 3.11. Морфометрическая характеристика молоди микижи из уловов нижнего течения р. Микочева за 2004 г. (станция М3)

Признак	AC= 97-125 (99,4) мм; Q = 10,3-56,3 (29,5) г; n = 65 экз.						
	M ± m	Lim	Std.dev.	Skewness	Err.of skew.	Kurtosis	Err. of kurt.
c	24,1 ± 0,2	22,3 - 24,6	0,7	-0,3	1,2	-0,6	0,7
ao	5,2 ± 0,0	4,0 - 6,2	0,5	-0,6	1	0,7	0,9
o	6,2 ± 0,1	5,4 - 7,0	0,3	-0,2	0,7	0,9	1,1
op	12,5 ± 0,1	11,7 - 13,6	0,4	0,6	1,5	0,1	0,2
io	6,9 ± 0,1	5,9 - 7,7	0,4	-0,2	0,4	-0,2	0,2
hcz	16,2 ± 0,2	15,1 - 17,7	0,6	0,4	0,6	-0,3	0,3
lm	10,8 ± 0,1	10,1 - 11,7	0,3	0,3	0,8	-0,7	0,8
lmx	8,6 ± 0,1	7,7 - 10,3	0,6	0,9	1,3	0,6	0,8
hmx	2,6 ± 0,1	2,2 - 3,0	0,2	0,4	0,9	0,1	0,2
lmd	13,5 ± 0,1	11,3 - 14,8	0,7	-0,7	1,5	1,2	1,4
H	21,9 ± 0,2	19,6 - 22,9	0,9	0,2	1,6	0,2	0,4
h	9,1 ± 0,1	7,8 - 9,6	0,4	-0,8	1	0,5	0,7
pl	16,5 ± 0,2	14,7 - 18,2	0,8	-0,7	0,9	2,2	2,2
ID	12,0 ± 0,1	11,0 - 13,9	0,6	0,8	1	0,4	0,5
hD	15,8 ± 0,2	14,1 - 16,7	0,8	-0,7	1,5	-0,6	0,7
IA	9,0 ± 0,1	8,4 - 9,8	0,4	0,3	0,8	-0,8	1,0
hA	12,3 ± 0,2	11,2 - 13,5	0,8	0,2	1,1	-0,9	1,1
IP	15,1 ± 0,1	13,3 - 16,3	0,6	-0,4	0,9	0,7	0,9
IV	11,8 ± 0,1	10,3 - 12,7	0,6	-0,7	1,2	0,3	0,5
aD	46,1 ± 0,3	44,2 - 49,1	1,2	0,6	1,8	1,0	1,3
pD	36,1 ± 0,2	34,5 - 37,8	0,9	0,1	0,4	-0,9	1,1
aV	49,5 ± 0,3	47,4 - 53,2	1,2	0,8	1,8	1,0	1,7
aA	66,1 ± 0,3	64,0 - 69,0	1,4	0,6	1,6	-0,4	0,9
P-V	29,1 ± 0,2	26,7 - 32,9	1,0	0,6	1,5	1,7	1,9
V-A	17,6 ± 0,2	15,9 - 19,5	0,8	-0,1	0,6	0,3	0,5

Смолтификация и скат в море из юго-западных рек полуострова происходят с конца июня по конец июля в возрасте 2+ — 4+, более 90 % скатывается в возрасте 3+ (Максимов, 1976; Павлов и др., 2001; Pavlov et al., 2005) при достижении длины 110—210 мм и массы 20—95 г. Смолты такого размера (23 экз.) были выловлены мальковыми ловушками 21—29 июня 2003 и 2004 гг. на участке р. Большая в 10 км ниже устья р. Начилова. Через створ крупнейшей протоки р. Большая ночью скатывалось не менее 10 смолтов микижи в час. Также серебристые смолты единично попадались на отмелях р. Большая в уловы малькового невода. В устье р. Начилова в начале июля 2005 и 2006 гг. ни неводом, ни мережей не было поймано ни одного смолта. По-видимому, смолтификация молоди происходит в главной реке, стадо проходной формы пополняется за счет крупной молоди, которая в возрасте 2+ — 3+ покинула равнинный приток и вышла на нагул в главную реку.

Известно, что до 20 % проходной микижи в бассейне р. Большая представлено прибрежной подформой (проходная-Б), которая возвращается в реку на зимовку после первого кратковременного нагула в соленой воде (Максимов, 1976). В нижнем течении р. Начилова "полуфунтовиков" (термин по [Павлов и др., 2001]) микижи (аналог стадии "тысячника" у голецов) во время работ поймано не было.

Первая нерестовая миграция происходит после 1—2 лет нагула в морских водах, большая часть особей нерестует 2 раза в жизни. Длина и масса половозрелых рыб, заходящих в притоки р. Большая, приведена в **таблице 3.10** по расчетным данным Максимова (1976). По сообщениям местных жителей производители заходят в р. Начилова в сентябре-декабре (возможно, по март-апрель) и зимуют в омутах в нижнем течении. С конца мая рыбы поднимаются к

нерестилищам. В бассейне р. Начилова достоверно известно о существовании всего 2-х нерестилищ в верхнем течении и устье р. Микочева. Оба места нереста представляют собой систему из переката в вершине излучины и очень глубокой отстойной ямы, расположенной сразу за перекатом. Стоит отметить, что подобное расположение форм рельефа в продольном профиле русла в целом не характерно для лососевых рек — гребень переката может сформироваться в вершине излучины только малых рек равнинного пояса, где транспортирующая способность потока низка. Нерест происходит в июне во время спада половодья, к началу июля проходные рыбы покидают бассейн.

Жилая форма. Представлена рыбами, которые остаются в р. Начилова на всю жизнь и, по-видимому, не выходят на нагул и нерест в р. Большая. Самцы численно преобладают. Карликовых половозрелых самцов, как в р. Коль (Мальцев, 2007), в р. Начилова и ее притоках не обнаружено.

Половое созревание начинается в возрасте 3+ при достижении длины 170 мм и массы более 60 г (гонады в июле на III стадии зрелости). В этот период жизненного цикла "рекруты" (пополнение нерестового стада) в р. Начилова имеют характерный светло-серебристый тон боков и очень высокую пятнистость. По нашим данным в нересте участвуют рыбы всего 2-х возрастных групп: 4+ (60 %) и 5+. Длина и масса 26 пойманных самцов возраста 4+ — 5+ колебались в пределах 320—350 (в среднем 332,5) мм и 296—550 (422,0) г соответственно. Длина и масса 11 самок — 300—365 (в среднем 329,0) мм и 255—600 (418,0) г (табл. 3.10). Рыбы распределены по ямам в среднем течении реки и нигде не образуют скоплений; протяженных миграций они, по-видимому, не совершают. Нерест происходит в ограниченном числе мест среднего течения на границе отмелей и перекатов в местах фильтрации потока в дно. Крупная жилая микижа в возрасте 6+ — 8+ длиной 380—480 мм, которая в массе ловится в более крупных притоках р. Большая (Максимов, 1976; Павлов и др., 2001), во время работ в бассейне р. Начилова единично ловилась только в устье вдалеке от нерестилищ.

3.3.10. Хариус *Thymallus mertensii* Valenciennes, 1848

В бассейне р. Начилова хариус — немногочисленный вид. Рыбы ведут исключительно жилой образ жизни, протяженных миграций они не совершают, выше равнинного пояса никогда не поднимаются.

Темпы роста в бассейне очень высокие, половое созревание начинается в возрасте 3+ при достижении длины 300 мм и массы более 200 г (часть рыб в июле имеет гонады на III стадии зрелости). В нересте участвуют рыбы 4+ — 5+ лет. Размножение происходит в мае в конце половодья на отмелях и в спокойных заводях (Скопец, Прокопьев, 1990; Волобуев, Рогатных, 1999; Черешнев и др., 2002). Точное месторасположение нерестилищ хариуса в бассейне р. Начилова неизвестно, сеголетки в период работ не ловились.

Длина выловленных в июле производителей хариуса с сохранившимися чертами брачного наряда колебалась в пределах 364—430 (в среднем 395,1) мм, масса — 500—685 (610,5) г (табл. 3.12), самцы были несколько мельче самок. Особей старше 5+ поймано не было. По аналогии с микижей нерестовое пополнение хариуса названо "рекрутами".

Таблица 3.12. Основные биологические показатели хариуса, пойманного в бассейне р. Начилова в 2003—2006 гг.

Стадия жизненного цикла	Возраст, n, экз.	Месяц поимки	Пол	АС, мм	Q, г	♂ : ♀
Молодь	1+, 48	VII	самцы и самки	74-105 (89,0)	4,3-15,0 (7,8)	1,5 : 1
	2+, 25	VII	самцы и самки	149-241 (182,9)	40,6-90,0 (61,5)	1,5 : 1
Молодь, "рекруты"	3+, 27	VII	самцы и самки	218-360 (287,0)	120,0-490,0 (270,0)	1,2 : 1
"Рекруты", производители	4+, 29	VII	самцы и самки	364-395 (377)	500,0-650,0 (570)	2 : 1
Производители	5+, 12	VII - IX	самцы	410-421 (418,4)	660-680 (671)	1 : 1
			самки	423-430 (426,7)	669-685 (680)	

Выход молоди из грунта происходит в июне при размерах 20—25 мм (Скопец, Прокопьев, 1990; Волобуев, Рогатных, 1999). Сеголетки держатся в районе нерестилищ,

двухлетки и трехлетки расселяются по перекатам в нижнем течении бассейна. Размерно-весовая характеристика молоди из р. Начилова приведена в **таблице 3.12**. Достоверных различий в длине и массе между самцами и самками в возрасте 1+ — 3+ не зафиксировано, гонады находились на I—II стадии зрелости. Старшая молодежь частично покидает бассейн.

3.3.11. Трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758

Массовый в р. Начилова вид, на 99 % образованный жилой формой, которая в течение всего жизненного цикла не покидает реки. Скаты молоди в устье и в нижнем течении притоков в период работ не наблюдался. По количеству боковых пластин (28—31, в среднем 26,3 шт.) жилая колюшка из бассейна р. Начилова близка к фенотипу *trachurus*, что в целом характерно для популяций 3-иглой колюшки Западной Камчатки (Пичугин и др., 2006б). В мае 2006 г. во время половодья на устьевом участке было выловлено 3 половозрелых особи анадромной проходной колюшки в возрасте 3+ (**табл. 3.13**), отличающейся полным рядом боковых пластин (30—33 шт.), прогонистым телом, серебристой окраской и наличием мощного кия на хвостовом стебле. Выше по течению анадромные производители из р. Большая, по-видимому, не поднимаются.

В бассейне р. Начилова 3-иглая колюшка нерестится в водотоках нижнего течения, гнезда строятся на дне прибрежных отмелей. Сроки нереста — с конца мая по конец июля. По данным Зюганова (1991) эмбриональное развитие продолжается менее 10 дней. Вышедшие в толщу воды сеголетки держатся вблизи нерестилищ плотными группами по 100—300 экз. до поздней осени. Половое созревание происходит в возрасте 2+ (изредка 3+). Предельный возраст в бассейне — 5 лет, но до этого возраста доживает менее 5 % рыб. Размерно-весовые характеристики 3-иглой колюшки из р. Начилова и ее притоков приведены в **таблице 3.13**.

3.3.12. Девятииглая колюшка *Pungitius pungitius* (Linnaeus, 1758)

Массовый вид, представленный жилой формой, которая в течение всего жизненного цикла не покидает реки. По количеству боковых пластин (9—13, изредка до 15 шт.) 9-иглая колюшка из бассейна р. Начилова близка к фенотипу *hologimna*, спинных колючек 9—12.

По р. Начилова вид проник выше 3-иглой и амурской колюшек — отдельные особи попадались в придаточной системе главной реки в предгорном поясе, в районе устья руч. Предгорный (станции П2 и Н5). Нерест происходит с мая по начало июля на участках со спокойным течением под нависающими берегами (равнинный пояс) или на открытых заиленных прибрежных мелководьях (предгорный пояс). Протяженных миграций 9-иглые колюшки не совершают. Половое созревание происходит в возрасте 1+ (реже 2+) при достижении длины 30 мм. Большинство особей погибает после первого нереста, рыб в возрасте 3+ в период работ поймано не было. Размерно-весовые характеристики 9-иглой колюшки из р. Начилова и ее притоков приведены в **таблице 3.13**.

3.3.13. Амурская колюшка *Pungitius sinensis* (Guichenot, 1869)

В отличие от многих крупных рек охотского побережья, где амурская колюшка преобладает по численности над 9-иглой (Зюганов, 1991; Пичугин и др., 2004; Пичугин, 2006), в бассейне р. Начилова это относительно немногочисленный вид. Внешне амурская колюшка хорошо отличается от 9-иглой полным рядом боковых пластин (обычно 30—34 шт.) и меньшим числом спинных колючек (8—9 шт.). Не исключено, что часть многопластинковых особей, определенных как *P. sinensis*, принадлежала к гибридной форме *P. sinensis* × *P. pungitius* (Пичугин, 2006).

Вид ведет исключительно жилой образ жизни. Область распространения амурской колюшки в бассейне р. Начилова совпадает с таковой 3-иглой колюшки, в предгорный пояс вид не проник. Нерест происходит в июне-июле в пойменных водоемах, соединенных с главным руслом. Гнезда подвешиваются на водную растительность. В сентябре сеголетки ловились как в пойменных водоемах, так и в главном русле. Половое созревание происходит в возрасте 1+ — 2+. Предельный возраст в бассейне составляет 4 года. Размерно-весовые характеристики амурской колюшки из р. Начилова и ее притоков приведены в **таблице 3.13**.

Таблица 3.13. Основные биологические показатели колюшек, пойманных в бассейне р. Начилова в 2003—2007 гг.

Вид	Стадия жизненного цикла	Возраст, л, экз.	Месяц поимки	Пол	АС, мм	Q, г	♂ : ♀
Трех-иглая колюшка	молодь	0+, 58	IX	самцы и самки	18-21 (19,1)	0,1-0,2 (0,1)	неопр.
		1+, 250	VII	самцы и самки	31-40 (35,2)	0,6-1,9 (1,0)	1 : 1,3
	жилые половозрелые особи	2+, 111 3+, 99 4+, 8	VII	самцы и самки	42-60 (47,5)	2,1-3,6 (2,7)	1 : 1
		анадромные половозрелые особи*	3+, 3	V	самцы	49-80 (65,3)	2,0-8,9 (4,3)
Девяти-иглая колюшка	молодь	0+, 41	VII, IX	самцы и самки	15-20 (17,6)	0,1 (-)	неопр.
	половозрелые особи	1+, 100 2+, 26	VII	самцы и самки	30-55 (38,8)	0,4-2,4 (0,9)	1 : 1,1
Амурская колюшка	молодь	0+, 57	IX	самцы и самки	15-21 (17,7)	0,1 (-)	неопр.
	созревающие и половозрелые особи	1+, 85 2+, 73 3+, 10	VII	самцы и самки	27-50 (36,4)	0,4-2,0 (0,8)	1 : 1

Глава 4

РАЙОНИРОВАНИЕ БАССЕЙНА Р. НАЧИЛОВА ПО АБИОТИЧЕСКИМ УСЛОВИЯМ ОБИТАНИЯ РЫБ

4.1. Биотопическая структура лососевых водотоков

Разнообразие биотопов текущих вод обусловлено постоянно происходящими изменениями морфологического строения русел, пойм и склонов долин (ложбин, оврагов и т.д.) под воздействием потока. Совокупность явлений, связанных с взаимодействием потока и слагающих русло грунтов, транспортом и аккумуляцией наносов, определяющих размывы (намывы) дна и берегов, а также развитием различных форм русел и форм руслового рельефа называют **русловыми процессами** (Чалов, 1997).

В зависимости от масштаба исследований в качестве биотопов рассматривают элементы руслового рельефа разного структурного уровня. При изучении донного населения под биотопами часто понимают отдельные гряды камней, скопления листового опада и т.п.; при изучении распределения молоди рыб в той же реке выделяют плесы и перекаты, образованные совокупностью гряд; при изучении нерестилищ лососей — крупные протоки, рукава и ключи, т.е. макроформы рельефа. Опыт изучения речных экосистем показывает, что для выявления пространственно-временных особенностей их формирования требуется использовать иерархический принцип выделения биотопов (Fisher, 1994; Wantzer et al., 2005; Chalov, Esin, 2007). Иерархия элементов среды выстраивается при этом на основе теории о дискретности русловых процессов (Кондратьев и др., 1982; Frissell et al., 1986; Moir, Pasternack, 2008), согласно которой речную сеть можно описать как ограниченное число гидролого-геоморфологических компонентов разных структурных уровней (**табл. 4.1**), причем каждый новый уровень входит в состав предыдущего как составной элемент.

Бассейны малых рек и ручьев разделяются на сменяющие друг друга **зоны**, каждая из которых представляет собой отрезок главного водотока с определенным типом и морфологическим строением русла в пределах однородного ландшафта высотного пояса, а также все впадающие на этом отрезке притоки, овражно-балочную сеть и водоемы поймы. Соответственно, каждая речная зона образована комплексом экосистем (т.е. комплексом биотопов и сообществ).

Водотоки в пределах одной зоны образованы закономерно повторяющимися русловыми формами нескольких типов, т.е. гидролого-геоморфологическими системами с устойчивыми диапазонами условий среды (прямолинейные участки основного русла, излуины, протоки, старицы и т.п.). Русловые формы могут быть представлены как **макробиотопы**, каждый из которых населен самостоятельным сообществом и образует с ним единую экосистему.

Русловые формы водотоков всех типов обладают вторичной структурой, т.е. состоят из специфической мозаики регулярно расположенных гидролого-морфологической единицы, отличающихся относительной внутренней однородностью условий (перекаты, плесовые ложины, омуты, пороги и т.п.). Такие единицы в составе русловых форм могут быть представлены как **биотопы** нескольких типов. Каждый биотоп обладает набором характерных экологических черт, определяющих условия обитания гидробионтов. Биотопы образуют арену жизни для несамостоятельных элементов сообщества, например, функциональных агрегаций молоди рыб.

В свою очередь гидролого-геоморфологические единицы разделяются на минимальные целостные компоненты, т.е. отдельные гряды, одиночные выступы дна, локальные промоины и т.п. Участки дна на минимальном уровне организации рельефа могут быть представлены как **микробиотопы** — места обитания отдельных особей рыб.

4.1.1. Зонирование малых лососевых водотоков

Разделение бассейнов малых водотоков Западной Камчатки на зоны осуществляется на основе изменения типа и морфологического строения русел рек и ручьев.

Смена типа русла сопровождается изменением величины уклона водной поверхности (падение уровня воды на единицу длины русла) и уклона дна (см. формулу 2.1). Соотношение этих 2-х параметров определяет состояние потока (спокойное, критическое или бурное) и, соответственно, механизм взаимодействия потока с речной долиной. Уклон дна зависит от рельефа и геологии территории, уклон водной поверхности — от водности потока, которую для ручьев и малых рек можно выразить через порядок, $N_{ш}$ (География, общество..., 2004, см. формулу 2.2),

т.к. между средними значениями расходов воды (Q_0) и порядком существует связь, описываемая экспоненциальным уравнением:

$$Q_0 = a \cdot e^{b N_w} \quad 4.1$$

где a и b — региональные коэффициенты, для Камчатки имеющие значения 0,0278 и 0,8027 соответственно (Ермакова, Чалов, 2007).

Таблица 4.1. Общая структурная классификация русловых процессов

Масштаб	Процесс	Закономерности пространственного проявления	Дифференциация среды обитания
Ландшафт (стокоформирующие, транзитные и аккумулярующие влагу высотные пояса долин)	выработка речных долин и склоновых понижений, формирование каньонно-, V-, U- или корытообразного профиля участков долин и склоновых ложбин (оврагов, балок и т.д.)	сменяющие друг друга элементы бассейна	речные зоны, включающие комплексы биотопов разного структурного уровня
Русловая сеть	образование русел разных типов в овражно-балочной сети, ручьях и реках (горные, полугорные и равнинные русла)		
Русло	формирование морфологического облика русел в результате выработки и деформации (несформировавшиеся, прямолинейные, разветвленные, меандрирующие русла)	сменяющиеся или закономерно повторяющиеся однородные элементы русловой сети	
Русловая форма	образование рукавов и протоков, излучин основного русла, стариц и т.п.	регулярно повторяющиеся элементы дна	макро-биотопы
Сложносоставной флювиальный рельеф русла	формирование комплексного руслового рельефа (системы из перекатов - побочной - прибрежных отмелей - плесовых лощин; порогов - эрозионных ям - отмелей и т.п.)		биотопы
Отдельная гряда, дюна или промоина	образование гребней порогов и перекатов, локальных неровностей дна и т.п.	случайные и регулярно повторяющиеся элементы дна	микро-биотопы
Отдельная частица донных или склоновых отложений	передвижение частиц размером от мелкой гальки в составе гряд до крупных одиночных валунов		

Разнообразие русловых процессов в малых водотоках региона приводит к формированию 6 типов горных, полугорных (не смешивать с чисто орографическим определением водотоков по их положению "в предгорьях") и равнинных русел (по [Беркович и др., 1986] с дополнениями), различающихся диапазонами фактических уклонов дна (**табл. 4.2**). На формирование русел овражно-балочной сети особое влияние оказывают локальные (случайные) факторы: береговая растительность, наледообразование, осыпные явления и т.п., значение которых возрастает с уменьшением размеров водотока (Тарбеева, 2007).

Морфологическое строение русла любого типа зависит от интенсивности и направленности русловых деформаций, которые во времени определяются соотношением процессов эрозии (врезания) и аккумуляции наносов. При преобладании процесса эрозии формируются врезанные и адаптированные русла (соотношение ширины потока в межень к ширине русла в бровках поймы больше или равно 1/3), при преобладании процесса аккумуляции наносов — широкопойменные русла (то же соотношение меньше 1/3).

Таблица 4.2. Уклоны дна (м на км русла, ‰) русел малых водотоков Западной Камчатки (по [География, общество..., 2004; Тарбеева, 2006] с дополнениями)

Тип русла	Овражно-балочная сеть	Ручьи	Малые реки	
	$N_{ш} = 0$	$N_{ш} < 2,0$	$N_{ш} 2,0 - 5,5$	$N_{ш} 5,6 - 9,0$
Горный порожиисто-водопадный	> 80	> 40	> 25	> 20
Горный с неразвитыми аллювиальными формами рельефа дна (без перекатов)	60 - 100	25 - 125	18 - 70	7 - 40
Горный с выраженными аллювиальными формами рельефа дна (с перекатами, побочными и осередками)	40 - 80	15 - 80	7 - 30	5 - 17
Полугорный (с перекатами)	25 - 40	10 - 20	5 - 10	5 - 7
Равнинный с выраженными аллювиальными формами рельефа дна (с перекатами)	10 - 30	2 - 15	1 - 7	0,5 - 5
Равнинный с неразвитыми аллювиальными формами рельефа дна (без перекатов)	< 10	< 2	< 1	< 0,5

Русла с разной морфологией характеризуются спецификой водного режима, в первую очередь особенностями прохождения руслоформирующих расходов (Q_{ϕ}), при которых переносятся (в многолетнем разрезе) максимальное количество наносов и наиболее активно проходят русловые деформации (Маккавеев, 1955). Величина Q_{ϕ} для участка водотока определяется по максимуму кривой:

$$Q_{\phi} = f(\sigma Q^m / P) \quad 4.2$$

где σ — коэффициент, определяемый из соотношения ширины русла и затопляемой части днища понижения, по которому протекает водоток; Q — среднее значение расхода воды в интервалах, на которые разбивается весь диапазон расходов в течение года, м³/с; P — частота повторяемости расходов каждого интервала, %. Для определения руслоформирующего расхода требуются данные по многолетним наблюдениям за различные по водности годы.

Благодаря внутригодовой неравномерности стока влияние расхода воды на форму русла и транспорт наносов проявляется не только в его величине, но и в повторяемости (обеспеченности). На врезанных и адаптированных руслах Q_{ϕ} достигается в пределах бровок поймы, причем обычно наблюдается 2 интервала обеспеченности Q_{ϕ} за год. На широкопойменных руслах вода выходит при достижении Q_{ϕ} на пойму, причем в случае наличия русловых разветвлений наблюдается однократное, а в случае свободного меандрирования — многократное достижение Q_{ϕ} за год (Ермакова, Чалов, 2007).

Интенсивность русловых деформаций также зависит от устойчивости берегов и вероятности их прорыва потоком. В последнем случае возможен переход потока в новое русло, что означает формирование разветвлений или устойчивых пойменных водоемов даже при однократном достижении Q_{ϕ} за сезон.

В качестве показателя устойчивости применяют коэффициент стабильности русла Маккавеева (1955):

$$K_c = \frac{d}{lB} 1000 \quad 4.3$$

где d — средняя крупность наносов, мм; l — уклон водной поверхности, м/км; B — ширина русла, м. Определенные интервалы показателя позволяют классифицировать участок русла по интенсивности русловых переформирований, которым соответствуют определенные скорости размыва берегов, углубления и обмеления рукавов, спрямления излучин и т.д. Для камчатских малых водотоков значения K_c меньше 1 характерны для неустойчивых разветвленных русел, от 1 до 500 — для переходных форм, больше 500 — для абсолютно устойчивых прямолинейных и извилистых русел.

В конечном счете, в зависимости от местных условий русло любого типа (горное, полугорное, равнинное) может иметь разный морфологический облик. Выделяют (Чалов и др., 1998; Тарбеева, 2007):

- несформировавшиеся русла, возникающие в верховьях водотоков при направленной аккумуляции наносов, когда мощности потока недостаточно для выработки ложа;
- прямолинейные русла, возникающие при направленном врезании, когда ложе водотока имеет относительно прямое продольное сечение;
- относительно прямолинейные русла с вынужденными изгибами в местах обтекания склонов увалов или выходов коренных пород;
- меандрирующие русла с плавными глубокими изгибами ложа и резким смещением стрежня то к одному, то к другому берегу;
- разветвленные на рукава и протоки русла;
- русла на устьевых участках, если поток находится в подпоре от главной реки — влияние подпора проявляется в повышении уровня воды вследствие столкновения потока с препятствием в виде водных масс главной реки, в результате чего мощность потока снижается, а деформации русла проявляются только в половодье и сильные паводки.

4.1.2. Выделение биотопов малых лососевых водотоков

Русло любого типа и морфологического строения состоит из набора повторяющихся систем русловых форм, или макробиотопов. Всего в малых лососевых водотоках Западной Камчатки выделены 8 типов макробиотопов, к которым относятся основное русло, излучины, водотоки разветвлений, а также их трансформированные элементы — старицы, отшнурованные протоки и т.д. (табл. 4.3). Также как и вся речная зона в целом, макробиотопы в ее пределах характеризуются стабильными комплексами экологических параметров (структура потока, глубины и скорости течения, рельеф дна, температурный режим и т.д.). Экологическая стабильность достигается за счет формирования и функционирования русловых форм и их населения в течение длительного периода времени.

Таблица 4.3. Макробиотопы малых водотоков Западной Камчатки (определения по [Чеботарев, 1964; Михайлов, 1977] с добавлениями)

Тип макробиотопа	Описание	Распространение в континууме
Основное русло	относительно прямолинейный канал, по которому осуществляется основной поверхностный сток воды и наносов	горные и полугорные русла
Рукав	крупный водоток, отделенный от соседнего рукава или основного русла участком суши (островом или осередком), по ширине сопоставимым с шириной самого рукава, и по величине стока сопоставимый с основным руслом выделяются: - главные рукава с большим стоком (наиболее длинные рукава называют ответвлениями) - второстепенные рукава меньших размеров (могут быть разделены на рукава нескольких порядков)	горные, полугорные и равнинные разветвленные русла
Отчлененный рукав (култук)	крупный полузакрытый рукав, в недавнем прошлом замытый в верхнем течении и соединенный с системой ныне действующих водотоков в устье; основное питание осуществляется за счет подруслового потока	горные, полугорные и равнинные разветвленные русла
Пойменный (лососевый) ключ	крупный водоток с собственным истоком, протекающий по ложу долины (исторической пойме) и впадающий в систему ныне действующих водотоков; основное питание осуществляется за счет мощных выходов грунтовых и напорных вод	горные и полугорные разветвленные русла
Пойменная (придаточная) протока	небольшой боковой водоток, в истоке и устье соединяющийся с главными водотоками и отчлененный от них островом, по ширине значительно превосходящим ширину самой протоки может образовывать собственную систему разветвлений или включать расширения с грунтовым питанием (лимнокрены)	горные, полугорные и равнинные разветвленные русла

Тип макробиотопа	Описание	Распространение в континууме
Старица	водоем на месте ранее существовавшего русла, отчлененный (при низком уровне воды) от системы ныне действующих водотоков в результате занесения концевых участков	езде
Излучина	участок крутого плавного поворота (изгиба) водотока между двумя смежными точками перегиба его осевой линии, отличающийся характерным смещением стрежня к внутреннему берегу на вершине поворота выделяются: - синусоидальные вынужденные излучины горных и полугорных относительно прямолинейных русел, возникающие при обтекании неразмываемого препятствия - омеговидные и сегментные излучины меандрирующих полугорных и равнинных русел	горные, полугорные и равнинные неразветвленные русла
Прорванная излучина (курья)	полузакрытая излучина, замытая в верхнем течении и соединенная с водотоком в устье, возникшая после спрямления меандрирующего русла; питание слабое за счет подрусловых и грунтовых вод, вода обычно стоячая	полугорные и равнинные неразветвленные русла

Более низким, по сравнению с образованием русловых форм, уровнем проявления русловых процессов является образование мозаики русловых единиц, или биотопов. Разнообразие биотопов по большей части обусловлено грядовым движением наносов либо неровностями коренного ложа внутри русловых форм, поэтому конфигурация биотопов может изменяться после каждого паводка. При этом биотопы могут формироваться в условиях непрерывного воздействия поверхностного речного (ручьевого) стока на дно, когда воздействие потока не прекращается в межень (центральные биотопы), либо в условиях периодического воздействия потока на обсыхающих в межень боковых частях русла (парафлювиальная часть речной долины по [Stanford et al., 2005]). В последнем случае формируются периферические биотопы, в межень подпитываемые от стока со склонов долин, подземных вод, или во время паводков.

Типизация биотопов (табл. 4.4) строится на основе различий участков русел по стандартным гидролого-морфологическим параметрам — прежде всего глубине и скорости течения (Bisson et al., 1982); также учитываются продольный и поперечный микроуклон русла, крупность частиц грунта, состояние потока и турбулентность потока (Тиунова, 2008; Stream inventory..., 1996; Church et al., 2001; Marcus et al., 2003; Wantzer et al., 2005; Moir, Pasternack, 2008). Состояние потока может изменяться на небольшом отрезке от спокойного (плавные формы водной поверхности) до критического (неровные формы водной поверхности) или бурного (стоячие волны). Количественно оно выражается через число Фруда, значение которого зависит от глубины и скорости течения (Михайлов и др., 2005). Турбулентность потока определяет интенсивность беспорядочных вихревых колебаний воды (отсутствие колебаний означает ламинарность потока), количественно она выражается через число Рейнольдса, значение которого зависит от вектора скорости и динамической вязкости воды (Михайлов и др., 2005). Применение комплекса параметров четко разграничивает русло на мозаику гидролого-геоморфологических единиц.

При необходимости, деление среды на элементы можно продолжить до уровня микробиотопов. Например, перекаат равнинной реки можно разделить на слив (или охвостье плеса — начало косы переката), мелководный гребень (седловину), корыто (наиболее глубокую часть гребня, через которую проходит стрежень), верхние и нижние смоченные гравийные побочни и подвалье, т.е. обращенный вниз по течению скат гребня (Маккавеев, 1955). Прибрежная отмель равнинного русла разделяется на мелководье и пограничную зону с направленным течением и свалом глубин (Павлов и др., 2007). Однако в реальных условиях неоднородность свойств потока и рельефа речного дна на микроуровне проявления не поддается точной пространственной оценке, т.к. расположение отдельных камней, гряд или промоин в руслах может быть случайным.

Таблица 4.4. Биотопы малых водотоков Западной Камчатки (определения по [Маккавеев, 1955; Чеботарев, 1964; Bisson et al., 1982] с добавлениями)

Тип биотопа		Описание
Центральные	Водопад	участок русла с резким изменением высоты дна в месте падения воды с (почти) отвесного уступа отличается быстрым течением и бурным, аэрированным потоком
	Порог (каскад)	участок русла с большим уклоном ложа в месте выхода трудно размываемых горных пород или гряд (гряды) недвижных валунов, булыжников и т.п. отличается быстрым турбулентным течением и бурным, но сплошным потоком
	Пережат	часть русла, образованная отложениями перемещаемых наносов в виде широкой гряды или дюны, пересекающей водоток отличается быстрым течением, бурным или критическим потоком и малыми глубинами
	Глайд (волновой плес)	центральная часть горного или полугорного русла между соседними пережатами или порогами, по которой проходит стрежень отличается быстрым турбулентным течением, бурным или критическим состоянием потока, средними глубинами и меньшим, по сравнению с пережатами (порогами), размером частиц донных отложений
	Плесовая лощина (плес)	центральная часть полугорного или равнинного русла между соседними пережатами, по которой проходит стрежень от глайда отличается меньшими скоростями и турбулентностью течения, спокойным состоянием потока
	Отмель	мелководная, обычно прибрежная часть русла с плавно понижающимся в сторону стрежня дном отличается медленным, почти ламинарным течением и спокойным потоком
	Эрозионная яма	глубокая промоина, расположенная за выходом коренных пород, порогом, пережатам, под подмываемым берегом, в узле слияния проток или в месте впадения притока выделяются: - отстойные ямы с медленным течением и спокойным потоком - ямы-котлы с бурным вихревым потоком - затонины — ямы, регулярно расположенные сразу ниже пережатков под берегом
	Омут	яма с крутым свалом глубин, расположенная под внешним подмываемым берегом на вершине излучины полугорного или равнинного русла отличается характерной системой течений: вдоль берега вода почти стоячая или имеются противотечения, в центральной части образуются мощные вихревые потоки, по периферии действует постоянное отбойное течение (к внутреннему берегу)
Периферические	Периферическая протока	мелководная проточная часть русла, отделенная от остального потока обсохшей гравийной грядой (осередком)
	Заводь	мелководный речной залив, вдающийся в низкий берег или образованный выступающими мысами (косами) и крутыми поворотами русла отличается медленным, часто обратным течением (в межень течение может отсутствовать), функционирует за счет затекания речных вод и подруслового потока
	Лимнокрен	чашевидное образование на косе или низком берегу, соединенное с водотоком отличается заиленным дном и медленным равномерным течением, функционирует за счет выходов грунтовых и напорных вод
	Отчлененная заводь (эукрен, лужа)	небольшой, изолированный, бессточный (при низком уровне) водоем, отделенный от водотока косой или участком низкого берега, питание которого происходит за счет дождевых или подрусловых вод

Важность микроформ рельефа в распределении рыб в наибольшей степени проявляется в неблагоприятных условиях, например, при критических скоростях течения. Более полное освоение пространства и кормовой базы в пределах макробиотопа достигается за счет расселения гидробионтов по обособленным микробиотопам - **укрытиям**, т.е. *локальным местообитаниям отдельных особей, где происходит замедление потока вследствие его столкновения с каким-то препятствием* (Hunter, 1973). В качестве препятствия могут выступать отдельные крупные камни или их гряды, нерегулярно расположенные по реке затопленные бревна, древесные заломы, сложные завалы-дамбы, плотные куртины водных растений, свисающие в воду ветки и корни околводных растений, оторванные от берега куски дерна и т.п. Вокруг препятствия задерживается часть влекомых по дну наносов, что приводит к возникновению дополнительных гряд мелкого субстрата и подпруживанию потока. В таких местах создаются вихревые течения, которые используются рыбами для экономии энергии.

Разнообразие возможных для использования типов укрытий (микробиотопов) определяется стереотипностью поведения организмов (Веселов, 1993). Использование рыбами локальных областей вихревых течений в быстром ламинарном потоке подтверждают лабораторные опыты в аквариальных установках (Masahiko et al., 1997). Дополнительным стимулом обитания молоди рыб в укрытиях является задержка в водоворотных течениях сносимых потоком кормовых организмов (дрифт беспозвоночных) (Bradford, Higgins, 2001) и возможность ускользнуть от хищника в непредсказуемую сторону вместе с одной из вихревых струй (Giger, 1973).

Для молоди лососей на разных стадиях жизненного цикла могут быть характерны неконтактные или контактные позиции в укрытиях. В первом случае рыбы лавируют в водяном подпоре от препятствия (или за ним), оставаясь в "точке" гидродинамического равновесия, постоянно подрабатывая плавниками; во втором случае рыба упирается плавниками и (или) брюхом в субстрат (Веселов, 1993; Живоглядов, 2004; Hurtman, 1985).

Подходящие укрытия часто формируются на первоначально слабозаселенных молодью рыб глайдах и перекатах горных русел. Утверждается (Hooper, 1973; Wesche, 1985), что наличие большого количества обособленных укрытий достоверно повышает рыбопродуктивность малых рек в десятки раз. О важности укрытий для молоди лососевых рыб на горных и полугорных руслах говорит еще и тот факт, что ликвидация более 80 % удобных микробиотопов при мелиоративных работах приводит к сокращению плотности обитания более чем в 3 раза (Леман и др., 2000; Elser, 1968; Swales, 1982). Помимо собственно водных укрытий лососевые также используют затененные участки под надводными выступами берегов и прибрежной растительностью. Многими исследователями (Baltes, Vincent, 1969; Giger, 1973; Gabe, Francis, 1998 и др.) показано, что "надводные укрытия" необходимы для молоди многих видов лососей.

4.2. Выделение зон и биотопов в бассейне р. Начилова

4.2.1. Зоны реки и притоков

Зональность абиотических условий обитания гидробионтов в бассейне р. Начилова определяется, прежде всего, рельефом долины, типом и морфологией русла, характером донных отложений, а также параметрами потока. Продольная модификация всех выделенных признаков сопровождается изменением уклона дна магистрального водотока. Изменение уклона по длине русла (продольный профиль) р. Начилова имеет вогнутую форму, от истоков к устью на нем прослеживается смена 3-х типов горных русел и равнинного русла с 2-мя типами морфологического строения (**рис. 4.1**). Участок полугорного русла не имеет существенной протяженности и приурочен к перегибу профиля в месте выхода реки на равнину. В среднем течении р. Микочева, продольный профиль которой имеет выпуклую форму, выделяется участок равнинного русла с неразвитыми аллювиальными формами рельефа дна ("болотное" русло).

Закономерность смены типов и морфологии русла в продольном профиле р. Начилова имеет выраженную высотную поясность. Порожисто-водопадное русло формируются в горах (350—550 м над у.м.), горные русла с неразвитыми аллювиальными формами пересекают предгорья (100—350 м над у.м.), горные русла с выраженными аллювиальными формами приурочены к подошве хребтов, равнинные русла среднего и нижнего течения протекают по обширной Западно-Камчатской низменности (10—100 м над у.м.). В бассейне р. Начилова горный пояс занимает менее 5 % территории, предгорный и равнинный пояса — по 25 и 70 % соответственно.

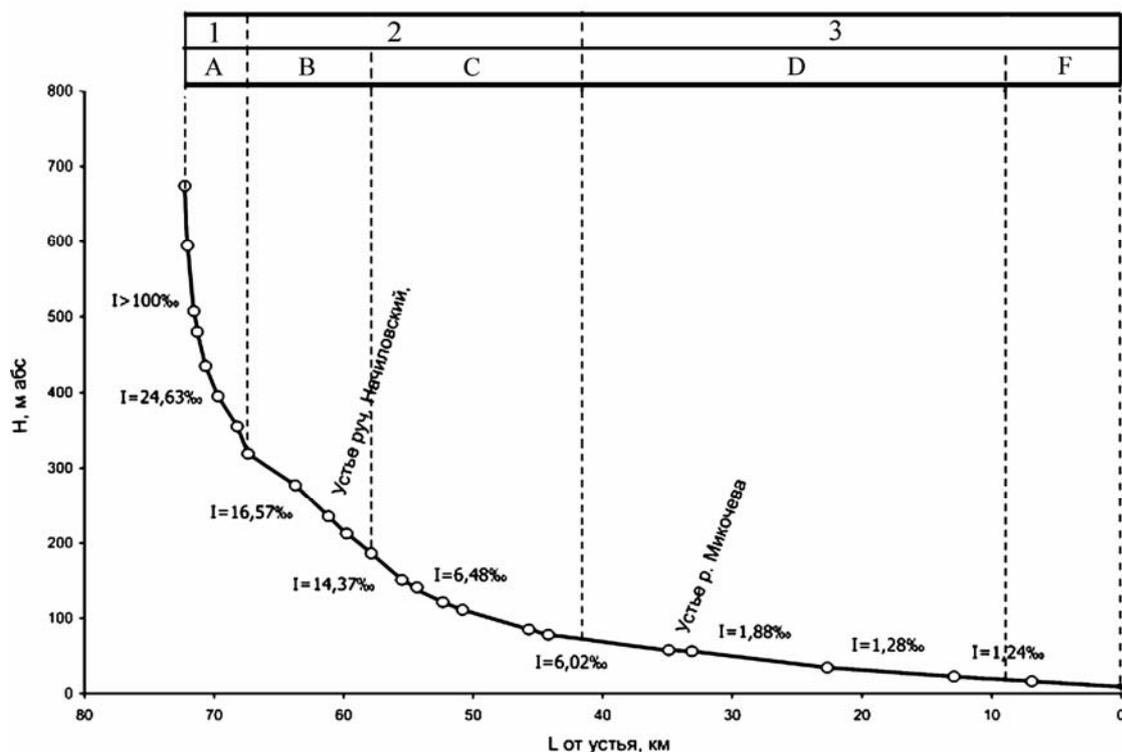


Рис. 4.1. Продольный профиль р. Начилова.

Высотные пояса: 1 — горный, 2 — предгорный, 3 — равнинный.

Русла: А — горное несформированное и прямолинейное порожиисто-водопадное; В — горное относительно прямолинейное с неразвитыми аллювиальными формами рельефа дна; С — горное разветвленное с выраженными аллювиальными формами; D — равнинное меандрирующее с выраженными аллювиальными формами; F — равнинное в подпоре от главной реки с выраженными аллювиальными формами.

Рельеф и геология высотных поясов определяют интенсивность поступления в реки обломочного материала и его крупность. В результате, донные наносы в зонах с разными типами русла различаются гранулометрическим составом, геометрической формой, петрографическим составом частиц и их окатанностью. В горах по дну перемещается глыбово-валунный материал и булыжники, в предгорьях, в зоне с неразвитыми аллювиальными формами дна преобладает безрядовое влечение галечно-валунных наносов, ниже по течению на выровненном дне образуются гряды и косы перекаатов из окатанной гальки, на равнине в составе кос появляются песчаные и илистые фракции.

Русла разных типов со свойственными им порядками (водностью) водотоков и крупностью частиц донных отложений характеризуются специфической направленностью русловых деформаций, развивающихся в условиях различной стабильности берегов. Так, для порожиисто-водопадных истоков, протекающих по узким V-образным долинам, характерны значения коэффициента стабильности русел выше 7000; для берегов U-образной долины русла с неразвитыми аллювиальными формами — около 3; для корытообразной долины на участке русел с выраженными аллювиальными формами — меньше 1; для корытообразной долины равнинного русла главной реки — 1,5—2,5; для участка равнинного русла р. Микочева с неразвитыми аллювиальными формами — больше 15. Руслоформирующий расход р. Начилова в среднем больше межennaleго в 12—14 раз, в нижнем течении реки он составляет 22—30 м³/с.

Сочетание комплекса условий в бассейне р. Начилова приводит к формированию 6 зон, пространственно совпадающих с участками русел определенного типа и морфологии. В их число входит особая устьевая зона реки, где в формировании комплекса условий важную роль играют воды из р. Большая (табл. 4.5 и рис. 4.2).

Таблица 4.5. Основные характеристики выделенных в бассейне р. Начилова зон

Зона	Тип русла	Морфология русла	Высотное положение, м над у.м.	Преобладающие деформации русла	Уклоны, м/км	Порядки, $N_{ш}$	Донные наносы	Поперечный профиль долины	Длина водотоков, км	Доля от общей длины, %
A	<i>горное</i> порожисто- водопадное	несформировавшееся и прямолинейное	350 - 550	вертикальные (аккумуляция и врезание)	> 18	1,0 - 1,5	валунные	V-образный	6,5	4
B	<i>горное с</i> неразвитыми аллювиальными формами	относительно прямолинейное	150 - 350	вертикальные (врезание)	14 - 17	1,0 - 4,0	галечно- валунные	U-образный	16,0	10
C	<i>горное с</i> выраженными аллювиальными формами	разветвленное	100 - 150	горизонтальные (подмыв берегов, перемещение русел)	6 - 14	3,0 - 4,5	галечные	корыто- образный	15,8	10
D	<i>равнинное с</i> выраженными аллювиальными формами	меандрирующее	15 - 100	горизонтальные (подмыв берегов, спрямление излучин)	2 - 5	1,0 - 6,0	галечно- песчаные с илистой фракцией	корыто- образный	102	64
E	<i>равнинное с</i> неразвитыми аллювиальными формами	меандрирующее	90	деформации выражены слабо	0 - 1	1,0 - 4,0	галечные с торфяными наносами	-	9,2	6
F	<i>равнинное с</i> выраженными аллювиальными формами	меандрирующее на устьевом участке (с одиночными разветвлениями)	11 - 15	горизонтальные (подмыв берегов, перемещение русел, спрямление излучин)	1 - 2	6,0	галечно- песчаные с илистой фракцией	корыто- образный	8,9	6

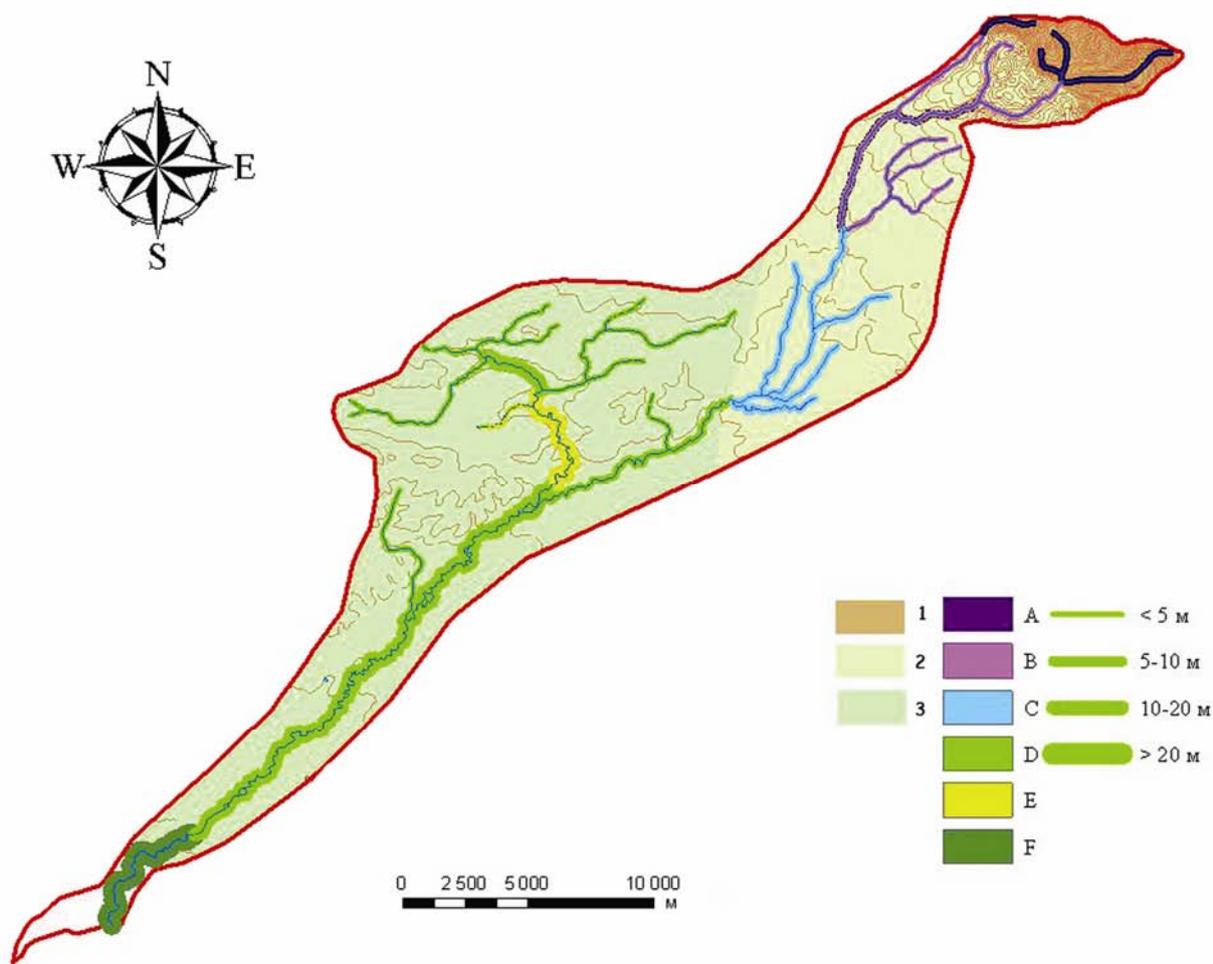


Рис. 4.2. Зоны в бассейне р. Начилова.

Высотные пояса: 1 — горный, 2 — предгорный, 3 — равнинный.

Зоны: А — несформировавшихся и прямолинейных порожисто-водопадных русел, В — относительно прямолинейных русел с неразвитыми аллювиальными формами, С — разветвленных русел с выраженными аллювиальными формами, D - меандрирующих русел с выраженными аллювиальными формами, Е — меандрирующих русел с неразвитыми аллювиальными формами, F — русел с развитыми аллювиальными формами на устьевом участке. Толщина линий показывает ширину русел.

4.2.2. Разнообразие биотопов в бассейне

Разнообразие и стабильность структуры рыбного населения напрямую зависит от сложности вторичной гидролого-геоморфологической структуры русловых форм (Bowlby, Roff, 1986; Church et al., 2001; Marcus et al., 2003). При графическом отображении множества значений скоростей течения и соответствующих им глубин, измеренных на шести станциях в бассейне р. Начилова, центральные русловые биотопы выделяются в виде полей точек, имеющих разную степень обособленности (рис. 4.3). Всего от истоков до устья главной реки выделяется 8 типов центральных и 4 типа периферических биотопов, причем вниз по течению происходит усложнение их мозаики. В истоках выделяется 3—4 типа биотопов, в зоне с неразвитыми аллювиальными формами — 8 типов, ниже по течению — до 9—10 типов. В пределах равнинных русел без перекатов (болотный участок) выделяется не более 2—3-х типов центральных и периферических биотопов. Наиболее сложная мозаика периферических биотопов характерна для разветвленных русел.

Различия в структуре населения молоди и жилых рыб в разных макробиотопах одной зоны определяются соотношением акваторий биотопов разных типов (табл. 4.6). При этом пригодность многих биотопов для обитания лососевых рыб определяется, прежде всего, количеством доступных водных укрытий. К типичным укрытиям на быстром течении в бассейне р. Начилова относятся:

- участки глайдов и плесовых ложин, подрезанные в верхней части косой или выступом берега;
- промоины под берегом плесовых ложин под нависающей растительностью;
- участки вихревого течения в эрозионных ямах;
- затишные и вихревые участки за крупными камнями (или грядами) на глайдах и перекатах;
- затишные участки внутри (за) куртин водных растений;
- древесные заломы, сложенные из древесного топлива и захлапленные мелким опадом, перед которыми образуются намывы гальки и гравия.

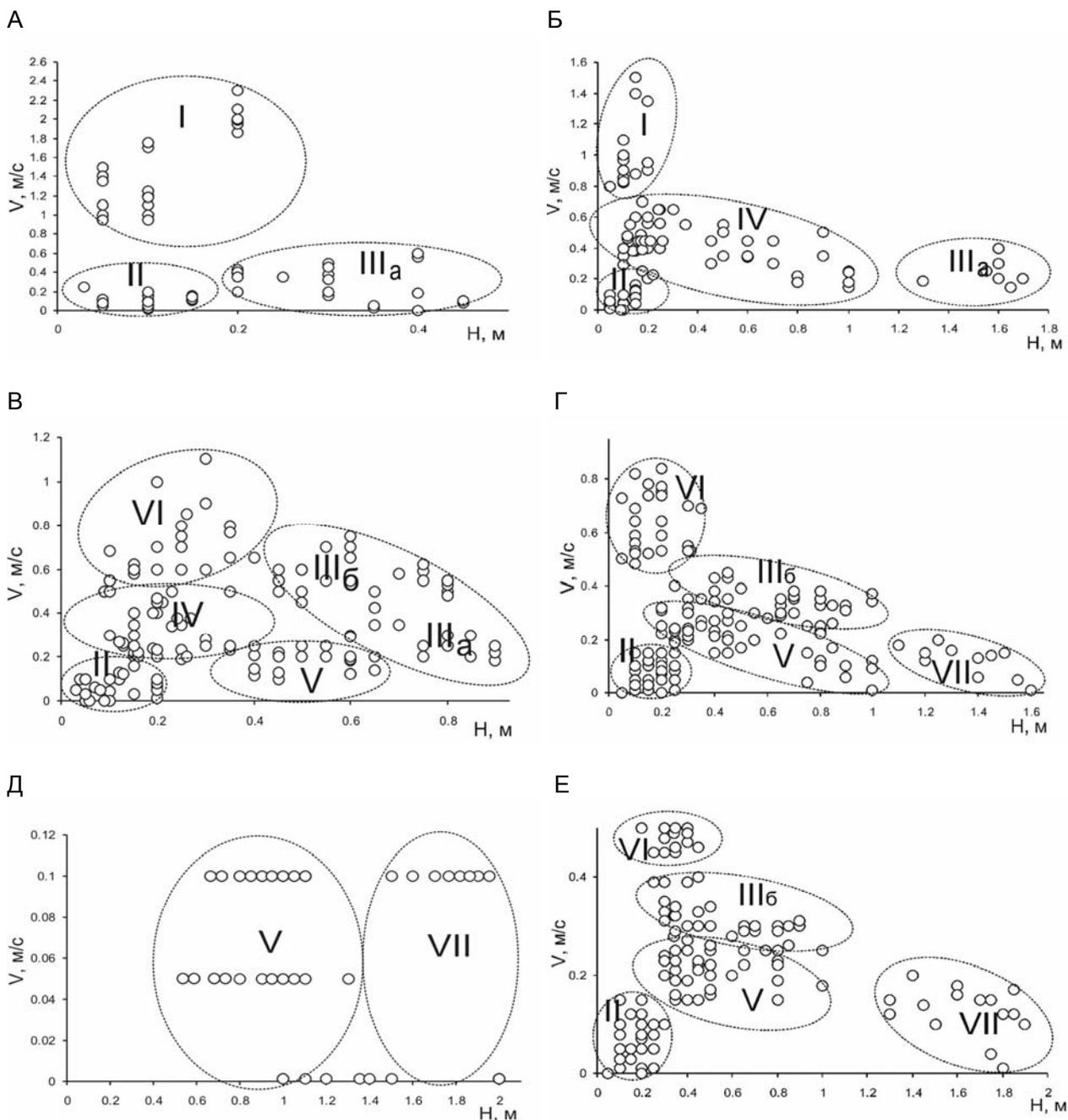


Рис. 4.3. Русловые биотопы в пространствах значений скорости течения и глубины на руслах разного типа.

- А — прямолинейное порожиисто водопадное русло, станция Н1;
 - Б — относительно прямолинейное русло с неразвитыми аллювиальными формами, станция Н3;
 - В — основное русло на участке с выраженными аллювиальными формами, станция Н4;
 - Г — меандрирующее русло с выраженными аллювиальными формами, станция Н7;
 - Д — меандрирующее русло с неразвитыми аллювиальными формами, станция М2;
 - Е — меандрирующее русло на устьевом участке, станция Н8.
- I — пороги и водопады; II — отмели; IIIa — эрозионные ямы, IIIб — подперекатные ямы (затонины); IV — глайды V — плесовые ложины; VI — перекааты, VII — омуты.

Таблица 4.6. Соотношение и акватории местообитаний разных типов по зонам в бассейне р. Начилова

Зона	Станция	Меженное русло/ пойменные место- обитания	Доля от акватории меженного русла, %			Кол-во местообитаний на 100 погонных м русла			Кол-во заломов
			прибрежные отмели	пороги/ перекаты	эроз.ямы/ затонины/ омуты	заводы	куртины водных растений	древес. заломы	в % от акватории русла
A	H1	1 : 0	14	40	45	0	0	0	0
B	H2	6,7 : 1	35	10	10	0	0	0	0
	H3	6,5 : 1	20	5	4	0,5	0	0,3	< 1
C	H4	1 : 1	16	40	8	5	4,5	6,8	5
	H5	2 : 1	20	30	3	3	1,5	2	2
	П1	2 : 1	25	15	10	1	-	1	1
	П2	2 : 1	22	17	6	3	4	3	3
D	H6	12 : 1	18	10	6	2	-	1,5	1
	H7	17 : 1	13	25	20	1	2,5	0,5	< 1
	M1	12 : 1	31	25	7	0	4,8	0	< 1
	M3	1 : 0	22	10	12	1	-	0	0
E	M2	1,1 : 1	нет	-	-	0	-	0	0
F	H8	3,3 : 1	14	-	17	5	10,9	0	0

Примечание: обозначение зон как в табл. 4.5

Укрытия последнего типа играют особую роль в распределении рыб по горным руслам. При высоких скоростях потока молодь лососевых активно использует зоны замедленного вихревого течения среди стволов и веток топляка, поэтому плотности обитания рыб в заламах могут в десятки раз превышать таковую на открытом русле (Fausch et al., 1992; наши данные). Соответственно, средняя плотность обитания лососевых коррелирует, особенно в малых реках, с количеством и акваторией заломов (Mossop, Bradford, 2004). Кроме того, в зонах фильтрации руслового потока в дно (зоны даунвеллинга), образующихся перед заламами, нерестятся многие виды лососей (Bilby, Ward, 1989; Marcus et al., 2003).

Молодь обитает в заламах и завалах-дамбах круглогодично. Летом в затененных заламах, расположенных на глайдах и перекатах, молодь лососей отстаивается перед периодическими выходами на поток. Зимой малоактивная рыба может удерживаться в мелких протоках, на отмелях главного русла, в ямах, омутах, либо в заламах. Местообитания первых двух типов часто пересыхают или промерзают, глубокие ямы полностью закрываются снегом и льдом, и только вокруг заломов на быстром течении основного русла постоянно имеются участки открытой воды (Сун'як, 1996). Во время шугоходов заломы препятствуют продвижению льда в толще воды. В результате, груды топляка становятся местами массовой зимовки рыб всех возрастов. Весной, во время половодья небольшие заломы в русле не способны сдержать поток, и молодь уходит в крупные и захлапленные заломы, расположенные на временно затопленных оголовках островов (Kunze, 1998).

В р. Начилова количество заломов и, соответственно, их роль в макробиотопах изменяется от истоков к устью. Небольшие односторонние заломы появляются в зоне горных русел с неразвитыми аллювиальными формами (рис. 4.4 А). На участке разветвлений с обширной залесенной поймой увеличение водности приводит к массовому смыву деревьев и кустов во время паводков и половодий. Топляк оседает либо на оголовках островов, либо непосредственно в русле на осередках и перекатах. В первом случае обычно формируются крупные заломы из множества стволов и веток, захлапленные мелким древесным опадом, песком и водной растительностью, которые большую часть года остаются обсохшими (рис. 4.4 Б). Во втором случае образуются небольшие односторонние заломы и завалы-дамбы с запрудами (рис. 4.4 В). Нередко заломы закрывают вход в рукава, и поток, стремясь обойти их, интенсивно размывает берега и образует новые разветвления (рис. 4.4 Г). Положение заломов не остается статичным, в среднем раз в год на станциях среднего течения р. Начилова фиксировалось разрушение и образование одного нового залама. В ходе исследований на станции H4 длиной 500 м обнаружено 30 односторонних заломов и 4 завала-дамбы, которые вместе занимают 120 м² или около 5 % акватории участка (в период межени). На станции H5 длиной 350 м обна-

ружено 3 завала-дамбы и 4 односторонних залома (50 м²) занимали 2 % акватории, на станции П2 в устье руч. Предгорный обнаружено 2 завала-дамбы и 3 односторонних залома (55 м²) — 3 % акватории.

На равнинных руслах древесный материал, поступающий в реку при размыве берегов и формировании излучин, скапливается на узких участках и перекатах в небольшие заломы. Количество заломов значительно меньше, чем в предгорном поясе. В районе станции Н6 на 200-м участке русла 3 залома занимали 1 % акватории. В районе станции Н7 и М3 заломы встречаются единично. Небольшое количество заломов предопределяет их малую роль в процессах формирования облика местообитаний равнинных русел.

На "болотных" руслах заломы не встречаются. В устьевой зоне небольшие односторонние заломы обнаружены только в пойменных протоках и старицах.



Рис. 4.4. Заломы в бассейне р. Начилова.

А — односторонний залом; Б — крупный захламленный залом на оголовке острова; В — завал-дамба с запрудой в главном русле; Г — размыв залесенного оголовка острова.

4.3. Описание условий обитания в выделенных зонах бассейна р. Начилова

4.3.1. Река на участке горного порожисто-водопадного русла

Истоки р. Начилова расположены в юго-западной оконечности Срединного хребта на склонах 5-ти небольших куполообразных сопок высотой около 700 м над у.м. (высшая точка — г. Начилова высотой 725 м над у.м.). Сопки прорезаны V-образными балками и долинами с крутизной склонов 35—45°, шириной 50—80 м и глубиной до 20—30 м, которые в своей верхней части упираются в замыкающие снежники (рис. 4.13 А). На протяжении долин во множестве обнаруживаются выходы сильно разрушенных скальных обнажений, по дну разбросаны каменные глыбы. В истоках, где главное русло прорезает невысокую моренную гряду, образуется

горный пережим долины. Склоны долин и балок заняты шикшовниками и голубичниками, а также зарослями ольхового и кедрового стлаников (*Alnus kamtschatica*, *Pinus pumila*). Густая овражная сеть на склонах образована временными порожистыми водотоками. Встречаются как несформированные каналы стока, так и ступенчатые русла, куда поступает крупный обломочный материал, образующийся в процессе эрозии долины. После сильных дождей или во время таяния снега по нагромождениям глыб и валунов овражно-балочной сети протекают достаточно мощные потоки (**рис. 4.5 А**), в низкую межень вода остается лишь в эрозионных ямах на выложенных участках склона. По дну распадков узкой полосой тянутся разнотравные субальпийские луга, прерываемые зарослями кустарниковой березы (*Betula middendorffii*, *B. exilis*). В понижениях рельефа появляется каменноберезовое редколесье (*Betula ermani*) и шеломайник (*Filipendula camtschatica*). Пойма в районе порожиисто-водопадных истоков отсутствует.



Рис. 4.5. Горные водотоки с порожиисто-водопадными руслами.

А — овражный водоток, впадающий в реку в районе станции Н1; Б — ручей, впадающий на 150 м ниже станции Н1; В — река в районе станции Н1.

Русла реки и впадающих ручьев ступенчатые — образованы чередованием порогов или водопадов и глубоких эрозионных ям с прибрежными отмелями. Дно сложено булыжниками и валунами, а в ямах и вдоль берегов прикрыто песчаными наносами; гальки и гравия мало. Средний диаметр донных отложений превышает 200 мм. Поток бурный, в пределах каскадов сливов он азрирован и часто не сплошной, (**рис. 4.5 Б и В**), участки спокойного течения встречаются редко.

В межень глубина в эрозионных ямах может достигать 0,5 м, но обычно не превышает 0,2—0,3 м. Скорость течения в ямах не ниже 0,3 м/с, на стрежне — до 2,5 м/с (**табл. 4.7**). Половодье кратковременное, при максимальном уровне глубины достигают 1,5—2,0 м. Вода весь сезон прозрачная, летом средняя мутность составляет 0,15 г/л. Температурный режим нестабильный. В апреле-июне во время таяния снега температура воды близка к 0 °С, но на выходах ключей повышается до 2,0 °С. В июле-сентябре вода прогревается до 9 °С (**табл. 4.8**).

Зона остается малопригодной для нагула молоди лососей в течение всего года. Рыба может держаться продолжительное время лишь в эрозионных ямах, большинство порогов и водопадов труднопреодолимы даже в меженный период. Весной расселению молоди вверх по течению в порожисто-водопадные истоки препятствуют низкие температуры, зимой большинство ям промерзает до дна.

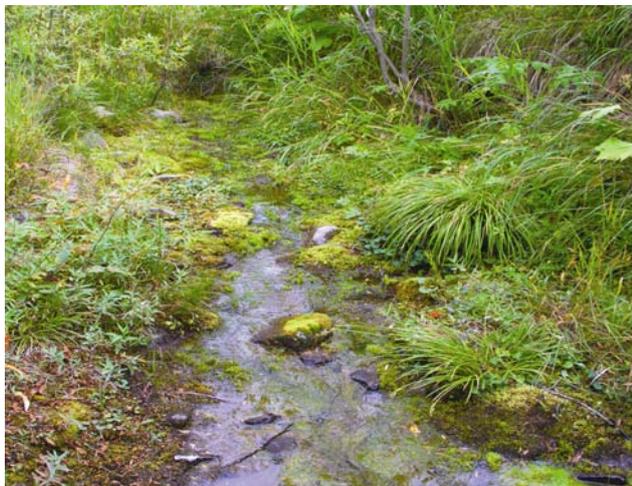
4.3.2. Река на участке горного русла с неразвитыми аллювиальными формами (без перекатов)

Зона приурочена к пологому западному макросклону Срединного хребта, образованному системой гряд, увалов и холмов. Поднятия разделены глубокими U-образными речными долинами шириной до 500 м и с крутизной склонов 20—40°. Рельеф отличается сильной расчлененностью. По склонам долин и в их основании встречаются обнаженные скалы. Растительная ассоциация представлена каменноберезовым лесом с высокотравным подлеском и развитым кустарниковым ярусом. В травянистом ярусе многочисленны папоротники (рис. 4.13 Б). На склонах северной экспозиции березняк нередко прорван зарослями кедрового стланика.

По ложбинам протекают многочисленные порожисто-водопадные водотоки, переносящие воду поверхностного стока (см. рис. 4.5 А), в некоторых случаях часть их водности формируется за счет выходов подземных вод, которые открываются в виде чашевидных углублений. Пути склонового стока и низины заняты шеломайником.

Дно долин сложено аллювиальными отложениями мощностью до нескольких десятков метров. Пойма развита слабо, обычно березовый лес вплотную подходит к реке. На участках адаптированных русел (с поймой) кое-где встречаются ассоциации ольхи (*Alnus hirsuta*) и удской ивы (*Salix udensis*), появляется подлесок из шеломайника. Нередко под склонами увалов формируются болотистые мочажины, возникающие в местах выхода грунтовых вод. Мочажины являются истоками ложбинных водотоков, отличающихся пологим ложем и песчаным дном (рис. 4.6 А). Здесь же возможно возникновение лимнокренов, соединяющихся с рекой короткими ручейками (рис. 4.6 Б). В низкий берег вдаются речные заводи, иногда образуются небольшие изолированные водоемы.

А



Б



Рис. 4.6. Водотоки с грунтовым питанием, впадающие в р. Начилова в районе станции НЗ.

А — склоновый водоток с равнинным типом русла; Б — лимнокрен.

Русла реки и крупнейших притоков образованы чередованием протяженных, относительно прямолинейных участков и синусоидальных излучин. В местах, где водотоки прорезают выходы коренных пород, формируются узкие скалистые перемычки в долинах и балках. Основное русло представляет собой обширный глайд с боковыми отмелями, на котором встречаются пороги разных размеров и эрозионные ямы со спокойным течением.

По глайду хаотически разбросаны валуны, за которыми образуются водоворотные зоны. В излучинах образуются крупные ямы-котлы и односторонние заломы на отмелях. Русла сложены валунами и булыжниками, ближе к берегу встречаются галечниковые площадки. Средний диаметр донных отложений превышает 100 мм. Подстилающий аллювий хорошо проницаем для потока, в результате чего по дну во множестве разбросаны участки фильтрации и инфильтрации вод, которые фиксируются по локальным изменениям расхода. Продольный профиль русел состоит из ряда ломанных линий различного уклона. Течение стремительное и

прямолинейное, нередко формируются стоячие волны. Разветвления отсутствуют, процессы береговой эрозии почти не выражены (рис. 4.7).

В межень скорость течения достигает 3,5 м/с, глубина в отдельных эрозионных ямах — до 2-х м (табл. 4.7). В половодье уровень поднимается на 0,5—1 м, но существенного увеличения акватории русел не происходит из-за высоких берегов. Вода весь сезон прозрачная и бесцветная, средняя мутность в межень 0,19 г/л, в половодье — 3,1—4,7 г/л. Данные о температурных условиях приведены в таблице 4.8. Русло полностью освобождается ото льда в начале мая, образование заберегов начинается в ноябре.

Глайды в пределах зоны остаются пригодным для обитания пестряток лососей круглый год благодаря наличию водоворотных участков за крупными камнями. Мальки в течение лета отстаиваются на прибрежных отмелях и в редких промоинах под берегами. Весной скорость потока на отмелях уступает стреженной незначительно и мальки сносятся вниз по течению или укрываются под камнями, а подросшая молодь и взрослые рыбы уходят в эрозионные ямы за сливами порогов и в устья водотоков овражно-балочной сети. Зимой рыба держится на границе отмелей и глайдов под ледяными заберегами.



Рис. 4.7. Горные водотоки с относительно прямолинейными руслами с неразвитыми аллювиальными формами рельефа дна.

А — ручей в районе станции Н2; Б — река в районе станции Н3.

4.3.3. Река на участке горного русла с выраженными аллювиальными формами (с перекатами)

Ниже макросклона река и ее притоки пересекают подошву Срединного хребта, которая представляет собой холмисто-увалистую абразионную террасу, ограниченную с востока Западно-Камчатской низменностью. В нижней части террасы некоторые холмы заканчиваются денудационными уступами. Слабоструктурированная корытообразная долина реки шириной до 1 км выработана в системах невысоких моренных гряд, расположенных на коренных холмах, которые представляют собой генетическое продолжение более высоких увалов макросклона (Брайцева и др., 1968).

На вершинах увалов нередок кедровый стланик, на увлажненных участках формируются злаково-разнотравные поляны, где находятся истоки порожисто-водопадных склоновых водотоков. Склоны долины заняты высокотравным каменным березняком, пятнами встречаются участки леса с кустарниковым ярусом. Дно долины занимает пойменный лес, на 90 % образованный чозенией (*Chosenia arbutifolia*). В лесу встречаются ольха и удская ива, по берегам — ива Шверника (*Salix schwerinii*) (рис. 4.13 Б). Подлесок образован зарослями шеломайника и крапивы (*Urtica platyphylla*). В понижениях поймы протекают многочисленные ложбинные водотоки равнинного типа, которые, в отличие от выше лежащей зоны, по количеству значительно преобладают над склоновыми водотоками с горным типом русла. На пойме имеется большое количество стариц разного размера (рис. 4.8 А).

Свободные условия развития русловых деформаций при достаточном количестве поступающего в водотоки обломочного материала, а также снижение мощности потока приводят к появлению обсыхающих в межень русловых образований аллювиального происхож-

дения: кос, побочней, осередков и покрытых растительностью островов. Развитие аллювиального рельефа сопровождается формированием пойменно-русловых разветвлений, состоящих из гидравлически независимых, отделенных друг от друга водотоков. В составе разветвлений выделяются участки основного русла с синусоидальными излучинами, рукава разных размеров (рис. 4.8 Б), слепо замкнутые култуки и пойменные ключи (рис. 4.8 В). Центральные водотоки окружены сетью более мелких придаточных пойменных проток (рис. 4.8 Г). Вместе с увеличением водности (порядка) вниз по течению растет степень развитости пойменных водотоков, причем по мере впадения притоков ширина пояса руслоформирования увеличивается с 100—150 м до 500—700 м. Для характеристики разветвленности русла использовался коэффициент разветвленности (k_b). На некоторых участках р. Начилова (например, в пределах станции Н4) в межень значение этого показателя превышает 100. Такая величина является высокой для малых рек, она означает сильное уменьшение мощности и увеличение акватории потока за счет рассредоточения стока воды между рукавами (Алексеевский, Чалов, 2004).



Рис. 4.8. Разветвленные горные водотоки с руслами с выраженными аллювиальными формами рельефа дна.

А — старица в районе станции Н4; Б — крупный рукав в районе станции Н5;
 В — пойменный ключ в районе станции Н4; Г — пойменная протока, станция Н4.

В крупных рукавах, ключах и протоках образуются поперечные галечно-гравийные гряды, представляющие собой единые системы из перекатов, побочней и осередков, которые затопляются целиком лишь при высоком уровне воды. Перекааты с бурным турбулентным потоком и стоячими волнами чередуются с глайдами, отличающимися более ламинарным потоком, и плесовыми лощинами со спокойным течением. За перекаатами под берегом образуются глубокие затонины, в местах слияния рукавов и проток встречаются отстойные эрозионные ямы. По

бокам русел лентой тянутся прибрежные отмели. Во время межени на побочных образуется множество небольших периферических проток, заводей и луж. В случаях, когда рядом с руслом выклиниваются грунтовые воды, образуются широкие чашевидные лимнокрены. В половодье и сильные паводки структура разветвлений усложняется за счет формирования временных боковых проток 2-х типов: основных (полноводные потоки с дифференцированными формами рельефа на дне, расположенные параллельно главным рукавам) и добавочных (сеть проточек вокруг основных пойменных проток). Укрываясь от мощного потока во время половодья, молодь лососей выходит на время из крупных рукавов во временные боковые протоки.

С морфологией разветвленного русла связаны особенности взаимодействия поверхностных и грунтовых вод. Места руслового выклинивания родников и подруслового потока, фильтрующегося через подстилающую русло аллювиальную толщу, приурочены к локальным перегибам продольного профиля. Поскольку разветвление основного русла обычно связано с увеличением уклона дна, а обратный перегиб профиля находится вблизи узла слияния, наиболее интенсивная разгрузка грунтовых вод происходит в устьях рукавов. На станции Н4 в основном русле и верхней части рукавов происходит постепенное уменьшение расхода воды за счет фильтрации руслового потока в толщу дна, в узле слияния уменьшение уклона дна в 3,5 раза сопровождается увеличением расхода почти в 2 раза. К узлам ветвления-слияния рукавов приурочены наиболее длинные перекаты (рис. 4.9).

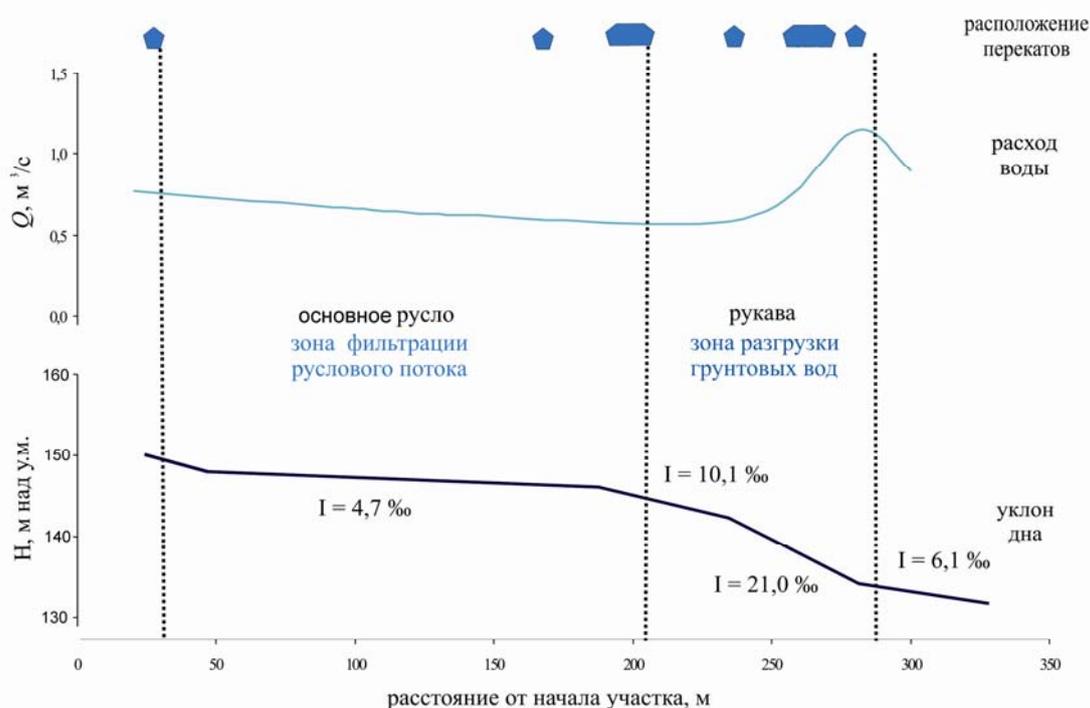


Рис. 4.9. Комплексный продольный профиль р. Начилова в районе станции Н4.

На нижнем участке зоны горных русел с выраженными аллювиальными формами наблюдается выполаживание продольного профиля. В месте перегиба профиля в главный водоток впадают нескольких ручьев, которые выше текли почти параллельно. Пойменные разветвления в среднем течении ручьев не развиты вследствие их маловодности, многоорукавность и густая сеть проток появляются лишь при втекании в область поймы главной реки.

Разделение реки на множество независимых водотоков и усложнение биотопической структуры русловых форм сопровождается значительным повышением разнообразия условий: на коротком отрезке реки глубины могут изменяться от нескольких сантиметров до 1,5—2,0 м, скорости течения — от 0,1 до 1,5 м/с, а состояние потока — от бурного до спокойного.

Зона характеризуется подъемом уровня воды в половодье на 1,5—2,0 м. Вода остается бесцветной и прозрачной весь год. Мутность в межень составляет в среднем 0,37 г/л, во время половодий увеличивается до 4,0—6,5 г/л в главном русле и до 3,3 г/л в пойменных протоках. Средний диаметра донных отложений у берега колеблется от 25 до 60 мм (табл. 4.7). Данные о температурном режиме на разветвленных горных руслах приведены в таблице 4.8, продолжительность периода без поверхностных ледовых явлений составляет 5—6 месяцев в году (с мая по ноябрь).

4.3.4. Река на участке равнинного русла с выраженными аллювиальными формами (с перекатами)

Зона приурочена к верхним морским террасам Западно-Камчатской низменности, представляющим собой аккумулятивно-увалистую равнину (Новейшие отложения..., 1978). Рельеф характеризуется широким развитием невысоких холмов и гряд, чередующихся с плоскими водораздельными пространствами. Между холмами и грядами располагаются неглубокие корытообразные долины шириной до 2 км, по которым течет река и ее притоки. Структура долин не выражена, надпойменные террасы отсутствуют. Основным типом надпойменной растительности являются разнотравные и широколиственные луга, разделенные ивово-ольховыми перелесками (рис. 4.13 Г). Вершины увалов заняты каменноберезняками с развитым высоколиственным подлеском (Тюлина, 2001). Кустарниковый ярус в растительности склонов долин отсутствует. В отличие от предгорий, на вершинных плато нередко присутствуют заболоченные понижения, являющиеся истоками для склоновых водотоков с полугорными и равнинными руслами, стекающими по межувальным понижениям в пойму.

Ширина поймы в равнинном поясе достигает 300—500 м, однако встречаются участки односторонней поймы, когда один из берегов круто обрывается в воду. В нижнем течении появляются старичные понижения, нередко занятые отчлененными от реки водоемами. Пойменная растительность представлена тальниковыми лесами (ива удская и ольха) и шеломайником. По понижениям протекают ложбинные и овражные водотоки с равнинными руслами.

При выходе реки на равнину пойменно-русловая разветвленность быстро сходит на нет и широкопойменное русло начинает меандрировать (рис. 4.10). Изгибы русла вызывают формирование полей потока, различающихся скоростями и направлениями течения. Под подмываемыми берегами возникают вихревые циркуляции, приводящие к росту кривизны излучин и образованию глубоких ям-омутов, которые используются рыбами для зимовки и отставания. Рост излучин в конечном счете приводит к их прорыву, в результате чего образуются пойменные водоемы (курьи), отчужденные от русла вследствие замыва концевых частей. Вниз по течению рр. Начилова и Микочева происходит закономерное увеличение амплитуды меандрирования — пологие омеговидные излучины постепенно сменяются крутыми, петлеобразными сегментными излучинами. Коэффициент извилистости (k_s), характеризующий степень извилистости русла, в р. Начилова изменяется от 1,5—2,5 в среднем течении (станция Н6 — 2,5) до 3,0 в нижнем (станция Н7). В верхнем течении р. Микочева (станция М1) k_s равен 1,5, в нижнем течении (станция М3) — 1,9.

В излучинах прослеживается характерное чередование биотопов. На входе в поворот русло образовано плесовой ложчиной средней глубины и прибрежной отмелью вдоль внутреннего берега. На вершине излучины формируется омут с вихревым течением в центре. На выходе русла из поворота плесовая ложчина переходит в косой перекаат, за которым расположена глубокая затонина с относительно ламинарным потоком. На обсыхающих частях русла с внутренней стороны излучин образуются небольшие заводи и лужи.



Рис. 4.10. подписи см. далее.

В



Г



Рис. 4.10. Равнинные водотоки с меандрирующими руслами с выраженными аллювиальными формами рельефа дна.

А — река в районе станции Н6; Б — река в районе станции Н7.; В — руч. Малый Микочева в районе станции М1; Г — р. Микочева в районе станции М3.

Русла рек и ручьев на равнине сложены из мелкой окатанной гальки и гравия, которые сверху часто прикрыты глинистыми или илистыми наносами, средний диаметр донных отложений не превышает 50 мм. В межень средние глубины равнинных русел достигают 0,65 м (в ямах глубины до 2 м), скорость течения невелика (средняя 0,3 м/с, максимальная 0,8 м/с). В половодье уровень воды в основном русле поднимается на 2, иногда на 3 м. Это сопровождается разливом реки на 300—500 м в ширину и формированием множества временных боковых проток, куда выходит молодь рыб. В межень вода прозрачная, с красноватым оттенком, средняя мутность в р. Начилова составляет 1,9, в р. Микочева — 2,4 г/л. Во время паводков и половодий мутность не поднимается выше 2,5—3,5 г/л (табл. 4.7). Данные о температурном режиме на равнинных руслах приведены в таблице 4.8. Продолжительность периода без поверхностных ледовых явлений составляет 6—7 месяцев в году (с апреля по ноябрь), в декабре вода находится в переохлажденном состоянии при температуре менее 0,5 °С.

4.3.5. Река на участке равнинного русла с неразвитыми аллювиальными формами (без перекатов)

В среднем течении р. Микочева пересекает обширное, пологое поднятие, возвышающееся над морской террасой в среднем на 20 м. Поднятие сложено молодыми слабодислоцированными плиоценовыми отложениями и ограничено по краям моренными увалами. Его образование, по-видимому, связано с флювиогляциальным намывом ледника, вышедшего на равнину (Новейшие отложения..., 1978). Аллювиальный чехол сверху закрыт мощным слоем сфагново-осокового торфяника, в котором река проточила глубокий канал. Водосборная территория представляет собой обширную заболоченную пустошь, под моренными увалами, покрытыми березняком, формируется вейниково-разнотравный луг. Ближе к реке территория занята кустарничково-осоково-сфагновым промежуточным болотом. Кустарничковый ярус образован зарослями карликовой березы (*Betula exilis*) (рис. 4.13 Д).

По слабо выраженным ложбинам к реке стекают сильно извилистые равнинные водотоки без перекатов. Течение в них почти отсутствует, в межень ложбины густо зарастают нитчатыми зелеными и сине-зелеными водорослями (рис. 4.11 А). Пойма р. Микочева развита слабо, вдоль русла узкой полосой произрастает осоково-вейниковый луг. Река выше бегов, на которых единично встречаются ива и ольха, не поднимается.

"Болотное" русло сильно извилистое ($k_s > 3$), однако процессы береговой эрозии не выражены. Чередования биотопов, в частности характерных для обычных равнинных русел перекатов и затонин, нет. Это обусловлено зарегулированностью стока, низкими уклонами и очень слабым поступлением эрозированных материалов. Профиль дна по большей части ровный, глубины относительно большие — от 0,5 до 1,5 м (рис. 4.11 Б и В). Изредка в устьях притоков встречаются эрозионные ямы глубиной до 2—2,5 м.



Рис. 4.11. Равнинные водотоки с меандрирующими руслами с неразвитыми аллювиальными формами рельефа дна.

А — ложбинный водоток, впадающие в р. Микочева в районе станции М2; Б — река в районе станции М2; В — река в 100 м ниже станции М2; Г — ручей длиной 5 км, впадающий в районе станции М2.

Русло сложено из мелкой гальки, которая сверху прикрыта слоем крупных частиц торфа, средний диаметр донных отложений составляет 18 мм. Илистые наносы развиты только в излучинах под берегами, где река врезана ниже слоя торфяника. Скорость течения в межень составляет в среднем 0,1 м/с, в половодье, при подъеме уровня воды на 1,0—1,5 м, увеличивается до 0,4 м/с (табл. 4.7). Из-за большого количества растворенных гуминовых кислот вода в реке постоянно окрашена в коричневый цвет, в межень рН 6,8, мутность 2,0—3,0 г/л. Данные о температурном режиме на "болотном" участке приведены в таблице 4.8. В среднем течении р. Микочева забереги появляются в начале ноября, весной поверхностный лед исчезает лишь в конце апреля.

На отрезке "торфяного канала" в р. Микочева впадают 2 ручья длиной 3,5 и 5 км. Ручьи протекают по выраженным понижениям пустоши, глубина в межень достигает 1 м, ширина русла до 2-х м. Тип руслового процесса равнинный с неразвитыми аллювиальными формами (рис. 4.11 Г), вода темно-коричневая.

Зона "болотных" русел отличается бедностью укрытий. Поскольку заломы, куртины водных растений и водоворотные участки в затонинах здесь отсутствуют, молодь держится вдоль берегов под свисающей травой и на ямах в устьях притоков. Зимой глубокие ямы используются молодью и крупными рыбами.

4.3.6. Река на устьевом участке равнинного русла с выраженными аллювиальными формами

Устьевая зона р. Начилова приурочена к границе увалистой равнины и приморской низменности, располагающейся на второй морской террасе. Рельеф бедный — выровненная

поверхность с сильно сглаженными редкими увалами понижается в сторону р. Большая. Каменноберезовое редколесье занимает лишь вершины крупнейших увалов, на переувлажненных склонах произрастают вейниковые и осоково-вейниковые луга. Ближе к реке встречаются заросли ивы и обширные хвощевые луговины. Шеломайник редок. На высоких участках попадаются кочковатые шикшовники с зарослями кустарниковой ивы и кедрового стланика (рис. 4.13 Е).

Формирование устьевой зоны связано с периодическим проникновением водных масс из р. Большая вверх по течению притока. Подпор от главной реки имеет сложный переменный характер, границы его распространения непостоянны вследствие различного водного режима притока и главной реки. Верхняя граница подпора фиксируется по месту максимального проникновения вод р. Большая при 10 % обеспеченности ее расхода, нижняя — по месту полного смешения вод (Чалов и др., 1998). Во время паводков и половодий воды из р. Большая, расход которой в 10 раз больше, чем в притоке, проникают в р. Начилова по системе пойменных проток и ложбин на 1,5—2 км.

За отчетливо выраженными прирусловыми валами р. Начилова простирается облесенная низкая пойма, шириной до 600—800 м, изрезанная многочисленными старичными ложбинами и протоками рр. Начилова и Большая. Многие старицы и пойменные протоки в межень не пересыхают. Постоянные водотоки овражно-балочной сети в пределах приморской низменности не обнаружены.

Ширина реки на устьевом участке увеличивается до 50 м, русловые деформации практически прекращаются, глубина сегментных излучин уменьшается ($k_s = 1,8$). Поперечный профиль выравнивается, глубокие ямы исчезают, значительно сокращается число перекатов, средняя глубина на станции Н8 в межень составляет 1,1 м. (рис. 4.12).



Рис. 4.12. Равнинный водоток на устьевом участке.
А — река в районе станции Н8; Б — устье р. Начилова.

Русло реки сложено галькой и гравием, которые сверху прикрыты илистыми наносами мощностью до 10—15 см. Средний диаметр аллювиальной отмостки 11 мм. В межень течение замедленное, не более 0,15 м/с, поток не ускоряется даже на перекатах. В половодье вода поднимается примерно на 2 м, однако обширного разлива реки, как в среднем течении, не происходит — затопляются лишь прибрежные луга и старичные понижения. Летом вода прозрачная, с красноватым оттенком, во время паводков и половодий мутность практически не повышается, составляя в среднем 1,5 г/л (табл. 4.7). Данные о температурном режиме на устьевом участке приведены в таблице 4.8. Продолжительность периода без поверхностных ледовых явлений на 2—3 недели больше, чем в нижнем течении р. Начилова.

Специфика условий в устьевой зоне определяет формирование на небольшом по протяженности участке особого сообщества, включающего иммигрантов из р. Большой (чавыча, зимующие гольцы, некоторые беспозвоночные). Таким образом, благодаря устьевой зоне повышается общее биологическое разнообразие бассейна р. Начилова.

А



Б



В



Г



Д



Е



Рис. 4.13. Внешний вид водосбора в разных зонах бассейна р. Начилова:
 А — горный пояс, Б — макросклон Срединного хребта, В — холмисто-увалистая терраса
 Срединного хребта, Г — увалистая равнина Западно-Камчатской низменности,
 Д — флювиогляциальное плато, Е — приморская низменность.

Таблица 4.7. Основные гидроморфологические показатели, измеренные на полевых станциях бассейна р. Начилова 10—25 июля 2004 г. при стабильном уровне воды

Зона	Станция	K_S / K_B	Описание створа	$Q, \text{ м}^3/\text{с}$	$B, \text{ м}$	$h_{\text{ср}}, \text{ м}$	$h_{\text{макс}}, \text{ м}$	$V_{\text{ср}}, \text{ м/с}$	$V_{\text{макс}}, \text{ м/с}$	$d_{\text{ср}}, \text{ мм}$	Окатанность гальки, балл
А	Н1	1,1	начало участка, эрозионная яма	0,118	1,8	0,18 (в яме)	0,22	0,45 (в яме)	2,10 (в сливе)	270	н/о
			500 м ниже, эрозионная яма	0,150	2,0	0,22 (в яме)	0,4	0,30 (в яме)	1,18 (в сливе)	-	-
	Н2	1,3	начало участка	0,240	2,6	0,15	0,35	0,55	0,64	155	н/о
			100 м ниже по течению, стрежень	0,249	2,2	0,13	0,25	0,68	1,35	-	-
			50 м ниже по течению, разлив	0,247	3,4	0,19	0,28	0,47	0,57	-	-
В	Н3	1,3	начало участка, 15 м выше устья р. Начиловский	0,791	9,0	0,14	0,40	0,56	0,95	-	-
			30 м ниже устья руч. Начиловский	0,725	6,7	0,14	0,25	0,75	0,89	172	н/о
			50 м ниже устья руч. Начиловский	0,712	8,7	0,15	0,25	0,44	0,48	-	-
			80 м ниже устья руч. Начиловский	0,572	4,3	0,16	0,40	0,48	0,83	165	н/о
С	Н4	1,4 / 100	начало участка, левый рукав	0,667	5,0	0,14	0,30	0,93	1,14	-	-
			начало участка, правый рукав	0,102	3,5	0,10	0,20	0,43	0,10	-	-
			100 м ниже, основное русло, пережат	0,690	5,0	0,21	0,40	0,60	0,68	-	-
			80 м ниже, левый рукав	0,272	4,0	0,14	0,30	0,46	0,54	29	1,6
			80 м ниже, правый рукав	0,326	4,5	0,09	0,20	0,60	0,65	-	-
			80 м ниже, пойменная протока	0,010	1,2	0,10	0,15	0,10	0,15	35	3,0
			30 м ниже, основное русло, пережат	0,892	6,0	0,14	0,25	0,90	1,02	60	2,2
Н5	1,4 / 15	10 м ниже, основное русло, затонина	0,892	5,0	0,30	0,40	0,50	0,71	-	-	
		начало участка, основное русло, пережат	0,900	14,0	0,20	0,35	0,75	1,12	45	2,5	
		80 м ниже, левый рукав	0,150	2,0	0,15	0,20	0,45	0,85	-	-	
			80 м ниже, правый рукав	0,670	9,0	0,31	0,25	0,69	1,00	-	-

продолжение табл. 4.7

Зона	Станция	K_S / K_B	Описание створа	$Q, \text{ м}^3/\text{с}$	$B, \text{ м}$	$h_{\text{ср}}, \text{ м}$	$h_{\text{макс}}, \text{ м}$	$V_{\text{ср}}, \text{ м/с}$	$V_{\text{макс}}, \text{ м/с}$	$d_{\text{ср}}, \text{ мм}$	Окатанность гальки, балл
С	Н5 (прод.)	1,4 / 15	80 м ниже, 1-ая пойменная протока	0,070	1,2	0,13	0,15	0,14	0,20	-	-
			80 м ниже, 2-ая пойменная протока	0,050	1,0	0,10	0,10	0,09	0,09	-	-
	П2	1,3 / 15	начало участка, глайд	0,289	7	0,08	0,90	0,15	0,80	39	-
			15 м ниже, левый рукав	0,111	2						
20 м ниже, правый рукав			0,169	3	0,08	0,35	0,08	0,35			-
			100 м ниже, пойменная протока	-	3						
D	Н6	2,5	начало участка, плес	0,730	6,0	0,44	0,82	0,29	0,31	34	2,0
			100 м ниже, пережат	0,800	5,5	0,20	0,30	0,35	0,90	-	-
	Н7	3,0	начало участка, плес	1,690	9,5	0,65	1,18	0,29	0,32	-	-
			50 м ниже, плес	1,690	16,0	0,51	0,90	0,15	0,32	34	2,0
			40 м ниже, пережат	1,690	20,0	0,24	0,55	0,50	0,80	26	2,1
			начало участка, пережат	0,295	4,3	0,10	0,25	0,25	0,30	-	-
М1	1,5	30 м ниже, плес	0,295	4,2	0,20	0,30	0,15	0,20	20	2,3	
		10 м ниже, яма в устье притока	0,310	5,0	0,40	1,00	0	0,10	-	-	
		начало участка, плес	0,655	9,1	0,65	0,97	0,08	0,12	47	2,2	
М3	1,9	40 м ниже, плес	0,655	9,5	0,41	0,70	0,28	0,32	12	2,5	
		100 м ниже, пережат	0,655	13,0	0,37	0,58	0,39	0,51	57	2,4	
		начало участка	0,660	12,0	1,20	1,50	0,10	0,10	18	2,0	
E	М2	> 3,0	100 м ниже	0,660	10,0	1,50	2,00	0	0,10	-	-
			начало участка, плес	2,630	45,0	1,10	1,50	0,08	0,15	-	-
F	Н8	1,8	50 м ниже, пережат	2,630	50,0	0,50	0,80	0,20	0,20	11	2,5

Примечание: K_S и K_B — коэффициенты извилистости и разветвленности русла, Q — расход воды, B — ширина русла, $h_{\text{ср}}$ — средняя глубина, $h_{\text{макс}}$ — максимальная глубина, $V_{\text{ср}}$ — средняя скорость течения, $V_{\text{макс}}$ — максимальная скорость течения, $d_{\text{ср}}$ — средний диаметр частиц донных отложений; н/о — измерения не проводились; обозначение зон как в табл. 4.5

Таблица 4.8. Основные показатели температурного режима воды (t , °C) в бассейне р. Начилова

Зона	Средне- годовая t	Максимально зарегистрированная t	Средняя t в течение периода без поверхностных ледовых явлений	Средняя дневная t в мае (10 - 15.05.07)	Пределы варьирования и среднее значение t в ходе суточных измерений в июле (10 - 25.07.04)
A	-	9	-	-	3,8 - 10,0 (5,5)
B	2,7	12	5,2	2,9	8,0 - 11,3 (9,0)
C	3	15	5,5	2,9	8,2 - 10,7 (9,1)
D	4,4	I : 25 II : 24	7	I : 3,1 II : 3,4	I : 12,9 - 15,9 (13,8) II : 11,8 - 12,4 (12,1)
E	5,0	26	9,3	3,5	13,1 - 16,0 (13,9)
F	4,4	23	6,5	3,7	12,4 - 16,0 (13,9)

Примечание: I — главная река бассейна (станция Н7), II — нижнее течение притока (М3);
обозначение зон как в **табл. 4.5**

Глава 5

ВЫБОР МЕТОДОВ ОЦЕНКИ ЧИСЛЕННОСТИ РЫБ В СВЯЗИ С РАЗНООБРАЗИЕМ УСЛОВИЙ ОБИТАНИЯ В МАЛЫХ ВОДОТОКАХ ЗАПАДНОЙ КАМЧАТКИ

Определение численности рыб является первоочередной задачей при комплексных обследованиях экосистем лососевых рек. Характер флуктуаций численности популяций лососей теснейшим образом связан с состоянием и развитием экосистемы в целом и обусловлен комплексом факторов, таких как размножение, смертность, пространственное распределение, миграции, а также внутри- и межвидовые отношения рыб на фоне изменений условий среды. На настоящий момент разработано большое количество методов количественного учета речных рыб, различающихся по применяемым орудиям лова (отцеживающие, загонные, ставные и т.д.), способам учета (серии обловов с изъятием, учет доли меченых рыб в уловах, визуальные учеты и т.д.) и математическим методикам расчета численности, причем для большинства способов учета существует по несколько методик расчета.

Малые лососевые водотоки Западной Камчатки отличаются высоким разнообразием и динамичностью условий (Ермакова и др., 2005; Леман и др., 2005; Ермакова, Чалов, 2007; Есин, Леман, 2008), что определяет необходимость учета численности рыб в одном бассейне несколькими способами. Разнообразие местообитаний часто не позволяет использовать одно "универсальное" орудие и способ лова по всему водотоку. Так, мальковый невод неэффективен в глубоких промоинах на быстром течении, в небольших ручьях с валунистым дном, при обловах куртин донных растений и древесных заломов, в то время как уловистость (или коэффициент уловистости — отношение количества вылавливаемых рыб к реальному количеству рыб в зоне облова) сачков и загонных ловушек в таких местах выше в несколько раз. Более того, уловистость даже одного и того же орудия на разных участках малой лососевой реки в зависимости от количества укрытий, скорости течения и глубины, а также активности рыб и опыта ловцов может различаться в несколько раз (Dauwalter, Fisher, 2007). Например, уловистость крупных неводов и тралов изменяется в зависимости от сочетания условий в 2,5 раза (Заферман, Серебров, 1985). Также показано, что при уменьшении плотности рыб в зоне облова в 10 и более раз уловистость неводов и сачков падает более чем в 2 раза (Баранов, 1960; Инструкция по..., 1970; Заферман, Серебров, 1985; Dauwalter, Fisher, 2007). Таким образом, расчет средней уловистости для орудия сопряжен с большим количеством трудностей и малоэффективен (Трещев, 1983), а использование фиксированных значений уловистости (Золотухин, Скирин, 2003; Экологическое состояние..., 2003; Живоглядов, 2004; Семенченко, Крупянко, 2005) не всегда четко обосновано.

Отсюда вытекает необходимость обоснования подбора орудия лова, способа облова и методики расчета численности (расчета уловистости) в каждом частном случае с тем, чтобы получаемые количественные оценки оказались, во-первых, репрезентативны для исследуемого участка реки, а во-вторых, сопоставимы с аналогичными данными, полученными на других участках рек или другими исследователями.

5.1. Анализ основных методов оценки численности рыб в малых водотоках

Для количественного сравнения рыбного населения в разных биотопах малых лососевых рек используют следующие параметры:

Абсолютное количество рыб в пределах участка реки или конкретного местообитания (N , экз.).

Плотность заселения участка реки или местообитания (D , экз. на 1 или 100 м² дна). Для расчета необходимо знать N и облавливаемую площадь (S , м²). Важно, что значение параметра объективно характеризует участок реки только при учете соотношения акваторий и плотностей заселения всех местообитаний.

Средняя биомасса рыб на участке реки (B , г на 1 или 100 м² дна). Для расчета необходимо знать среднее значение D и среднюю массу рыб в уловах с учетом количественного соотношения разных видов и их возрастных групп в местообитаниях всех выделенных типов.

Для объективной оценки перечисленных параметров требуется учет местных условий и выбор наиболее приемлемого метода расчета, разнообразие которых для малых водотоков приведено в **таблице 5.1**.

Таблица 5.1. Основные методы оценки численности рыб на малых водотоках и условия их применения

Применяемые орудия лова	Способ лова	Методика расчета численности	Места использования
Активные орудия: отцеживающие (невода, сачки, подъемники), загонные (ловушки, электроловы)	серия обловов с изъятием	Баранова, Зиппина, Хайна, Митро-Зейла	локальные русловые убежища на реках всех типов; пойменные местообитания (в т.ч. крупные протоки и старицы со спокойным течением); вся акватория русел полугорных и равнинных рек
Пассивные орудия: ставные сети, ловушки-вентери и т.п.	серия обловов с изъятием несколькими орудиями с разными характеристиками	вероятностная модель Курношенко-Лугарева	русла равнинных рек с крутыми берегами и большой глубиной
Любые	выборочное мечение и оценка доли меченых рыб в последующих уловах	Бейли-Чепмена и Пула	русла небольших притоков; пойменные протоки и водоемы
Без орудий	визуальный подсчет рыб с поверхности или под поверхностью (snorkeling) воды		открытые участки русел рек всех типов с прозрачной водой и глубиной менее 1 м; пойменные протоки и водоемы

Очевидный недостаток всех методов связан с тем, что в условиях разнообразной среды лососевых водотоков каждый из них применим лишь в ограниченном числе местообитаний. На настоящий момент не существует универсальных способов учета численности рыб в горных, предгорных и равнинных биотопах. С целью унификации работ по оценке количества рыб в разных местообитаниях на больших акваториях (например, в устьевых зонах крупных рек) в настоящее время разрабатываются гидроакустические методики, однако на малых реках они пока малоэффективны (Марколия, 2003; Kieser, Hedqepeth, 2005). Распространенные методы учета скатывающейся молоди (Рослый, 1975; Золотухин, 2005) являются выборочными и не позволяют провести перерасчет на площадь.

Прямое сравнение результатов расчета численности, полученной несколькими независимыми способами без полного перегораживания реки, осложняется необходимостью учитывать возможные систематические ошибки и разную точность каждого из методов. Для определения точности оценок прибегают к специальным экспериментам, в ходе которых результаты, полученные по данному методу, сравнивают с результатами полного удаления рыбы с участка лова. При этом требуется трудоемкое перегораживание реки, исключаящее миграцию рыб, поэтому подобные работы проводятся редко. Из имеющихся источников известно, что при идеальных условиях на перегороженном участке небольшого притока коэффициент вариации (C_v) отклонений результатов оценки методом "мечения - повторной поимки" относительно истинного числа рыб на 8 % ниже метода расчета численности по серии обловов электроловом способом Зиппина (Peterson, Cederholm, 1984). В другом эксперименте C_v отклонений результатов визуальной оценки относительно истинного числа рыб составила 32 % против 26 % при расчетах численности по результатам обловов мальковым неводом по методике Зиппина (Rodgers et al., 1992). В более крупном водотоке C_v результатов электролова по Зиппину превышал 30 % от результатов одновременного многократного электролова и лова сетью на огороженном участке, т.е. от полного удаления рыб (Simonson, Lyons, 1995). На основе подобных экспериментов был сделан вывод, что сопоставимая точность при разных способах оценки достижима лишь при строгом соблюдении условий применимости методов (Изменение и..., 2003; Zippin, 1956; Seber, LeCren, 1967; Peterson, Cederholm, 1984).

Возможным путем решения проблемы сравнения результатов, полученных несколькими независимыми способами на неогороженных участках, является использование диапазонов значений, рассчитанных статистическими методами в пределах стандартной математической ошибки оценки.

5.2. Описание основных методов оценки численности рыб в малых водотоках

5.2.1. Серии обловов с изъятием (неселективное изъятие)

Проводится несколько (от 2-х до 9-ти) обловов местообитания с применением одного и того же орудия лова. При этом соблюдается стандартное (одинаковое) рыболовное усилие, т.е. одинаковая площадь и способ облова. Выловленную рыбу изымают из зоны облова.

Расчет численности по методике Баранова. В основе методики лежит расчет численности по величине уловов в двух последовательных сериях обловов. Необходимым условием применения данной методики является заметное снижение уловов — чем меньше улов второй серии, тем точнее оценка (Seber, Whale, 1970). Численность рыб определяется по формуле (Seber, LeCren, 1967):

$$N = \frac{C_1}{p^{1-2}} \quad 5.1$$

где C_1 — величина первого улова (улова первой серии), экз.; p^{1-2} — уловистость невода во время первого облова. При этом допускается, что уловистость при уменьшении количества рыб в зоне облова снижается экспоненциально (Ионас, 1966; Dauwalter, Fisher, 2007), а в случае стандартного рыболовного усилия (в данном случае стандартного способа лова) на коротком отрезке экспоненты (между двумя обловами) ее можно описать линейной зависимостью вида:

$$p^{1-2} = 1 - \frac{C_1 - C_2}{C_1} \quad 5.2$$

где C_1 и C_2 — величины уловов (Баранов, 1960). Ошибка оценки не определяется.

Расчет численности по методике Зиппина. В основе методики лежит расчет численности по величине снижающихся уловов в трех последовательных сериях. На практике данная методика применяется в том случае, если проведение двух серий обловов не привело к снижению уловов на порядок (Seber, Whale, 1970). Максимально правдоподобную оценку численности рыб в зоне облова получают из выражения (Zippin, 1956):

$$N = \frac{T}{1 - q^3} \quad 5.3$$

где T — суммарный улов, q^3 — вероятность не поймать рыбу во время трех обловов, $q^3 = 1 - p^3$, т.е. p^3 — средняя за 3 облова (серии обловов) уловистость орудия.

Показатели p и q выражаются через простое соотношение путем лог-преобразований уравнения, описывающего сходящуюся биномиальную вероятность распределения величин уловов (Morgan, 1951; Zippin, 1956):

$$\log P(C) = \dots = R \equiv \frac{q}{p} - \frac{n q^n}{(1 - q^n)}, \dots = \frac{n T - (T + \sum C_{\Sigma})}{T}$$

где C_{Σ} — улов, накопленный к моменту i -ого облова.

Используемый для нахождения p и q параметр R упрощается до вида:

$$R = \frac{\sum (i - 1) C_i}{T} \quad 5.4$$

или для трехкратного облова $R = \frac{C_2 + 2C_3}{C_1 + C_2 + C_3}$

Значения уловистости и выражения $1 - q^3$ обычно получают графически при построении функций $R = f(p)$ и $R = f(1 - q^3)$. Вид кривых для трехкратного облова представлен на **рис. 5.1**.

Ошибка N находится через отклонения величин уловов от асимптоты максимально правдоподобной оценки (Zippin, 1956):

$$E(N) = \frac{q^3 T}{F q^3 T + (3 p^3)^2} \quad 5.5$$

где $F = \frac{1}{N} \left(\frac{1 - q^3}{q^3} \right)$ 5.6

Параметры p^3 и $q^3 = 1 - p^3$ при этом определяются графически через R (**рис. 5.1**).

Известно также, что уменьшение количества обловов (или серий обловов) до 2-х снижает точность оценки по Зиппину более, чем в 2 раза (Seber, LeCren, 1967), а увеличение количества обловов до 4-х — 7-ми точности существенно не прибавляет, т.к. за 3 облова обычно изымается до 97 % населения (Zippin, 1958).

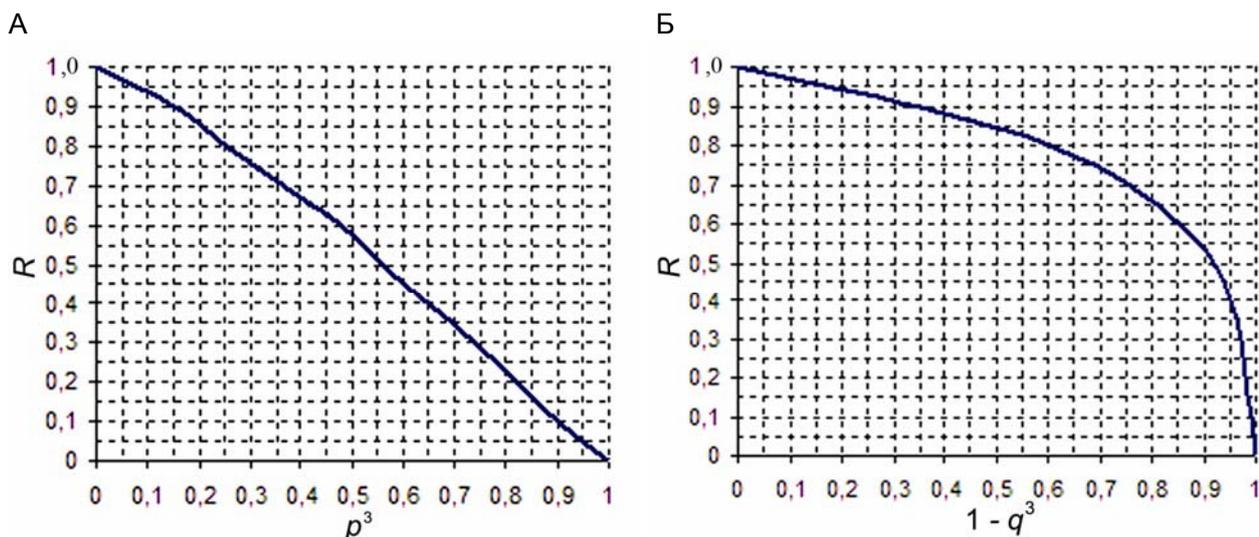


Рис. 5.1. График для оценки параметров p^3 (А) и $1 - q^3$ (Б) в зависимости от изменения R (по [Zipin, 1956]).

Расчет численности по методике Хайна (регрессионным способом). Методику применяют в случаях, когда трехкратные обловы не приводят к заметному снижению уловов — например, когда обловы охватывают незначительную часть акватории или происходит активная миграция рыб в зону облова (Лукьянов, 1988; Ricker, 1975). Проводят 4 и более обловов (или серий обловов), число которых позволяет построить линию тренда зависимости величин последовательных уловов от накопленного улова (Ricker, 1975).

Вероятность поимки C_i рыб в момент i -ого облова описывается линейной функцией вида (Hayne, 1949):

$$f(C_i) = (N - C_{\Sigma-i}) p^i \quad 5.7$$

где $C_{\Sigma-i}$ — накопленный к i -ому облову улов, p^i — средняя уловистость в момент i -ого облова.

Зависимость можно представить в виде (Лукьянов, 1988):

$$C_i = a - p^k C_{\Sigma-i} + R(n-1) \quad 5.8$$

где $a = N$ при $C_i = 0$, p^k — величина средней уловистости, зависящая от числа обловов, R — количество рыб, мигрировавших на участок в процессе облова, n — количество обловов. Численность рыб в зоне облова получают из уравнения:

$$N = \frac{a \cdot p^k - R}{(p^k)^2} \quad 5.9$$

Параметры a , p^k и R находят графически (Ricker, 1975) методом регрессионной аппроксимации по принципу наименьших квадратов (рис. 5.2). В случае, если количество мигрантов по сравнению с величиной уловов меньше на порядок, параметром R можно пренебречь.

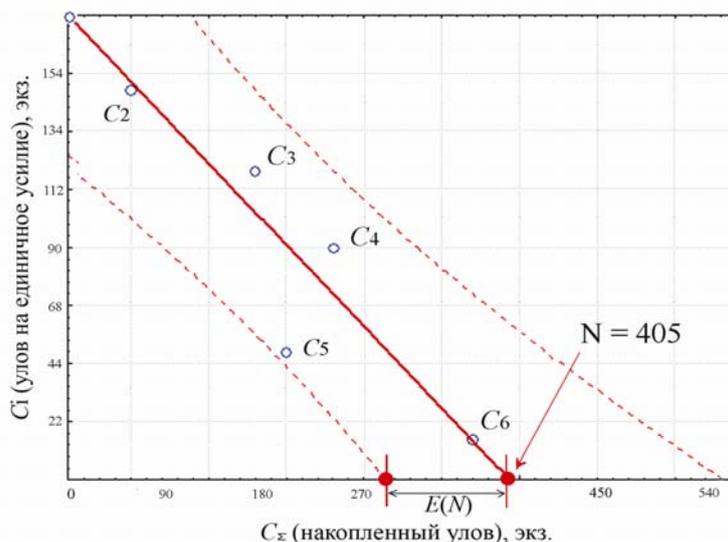


Рис. 5.2. Общий вид регрессионной зависимости (методом наименьших квадратов) величин уловов от накопленного усилия при проведении серии обловов (по [Zipin, 1956]).

Ошибка N принимается равной диапазону изменения величины в пределах 95 % доверительного интервала отклонений линии тренда.

Расчет численности по методике Курнашенко-Лугарева (вероятностная модель лова). Проводится 2—3 облова набором из нескольких пассивных орудий, обладающих разной улавливающей способностью в зависимости от размеров входных отверстий (для вершей) или ячеи и длины полотна (для сетей). Применение модели требует трех допущений: рыба распределена по акватории облавливаемого участка равномерно, орудия лова равноинтенсивно облавливают рыбу от поверхности до дна, рыба в любой момент способна изменить направление движения в случайном направлении.

В отличие от лова активными орудиями, оценка площади облова ставным орудием затруднена, т.к. рыба должна сама войти в зону облова, столкнуться с орудием или проникнуть в него (Swales, 1987). Потенциальная площадь облова пассивным орудием (S) ограничена участком в пределах эллипса (Курношенко, Лугарев, 1985). Радиус эллипса (r) равен величине возможного смещения рыбы за период лова (рис. 5.3).

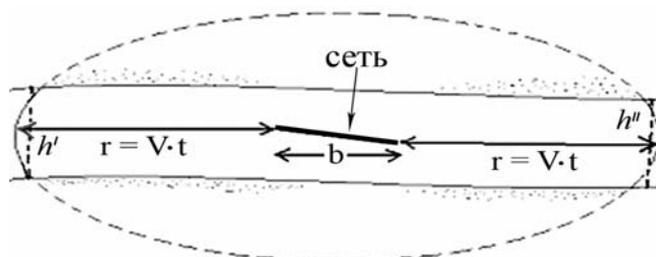


Рис. 5.3. Схема площади облова ставным орудием на примере сети.

Для сетного полотна длиной b , которое перекрывает всю толщу воды от поверхности до дна, площадь облова можно выразить формулой:

$$S = (2 V t + b) h_{\text{ср.}} \quad 5.10$$

где V — радиальная скорость блуждания рыбы, м/с; t — время экспозиции сети, с; b — длина проекции сетного полотна на продольное сечение русла, м; $h_{\text{ср.}}$ — средняя ширина русла, м.

Радиальная скорость блуждания (V) является результирующим вектором скорости смещения рыбы на определенном участке ломаной кривой (рис. 5.4).

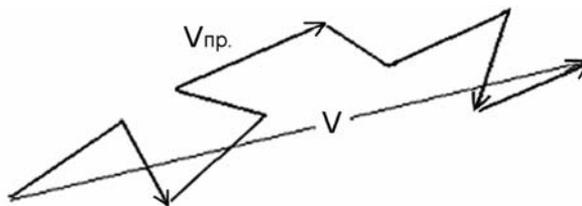


Рис. 5.4. Схема радиального блуждания рыбы в потоке.

Для вычисления данного параметра необходимо знать не только скорость прямолинейного движения ($V_{\text{пр.}}$), но и период изменения прямолинейного направления движения (τ). При наличии таких данных радиальную скорость блуждания (V) можно вычислить из формулы:

$$V \cdot t = V_{\text{пр.}} (t \tau)^{1/2} \quad 5.11$$

где $V t$ — перемещение рыбы за время t , $V_{\text{пр.}}$ — средняя скорость прямолинейного движения, t — время движения (период экспозиции сети), τ — период изменения прямолинейного направления движения. Далее, зная V , можно легко восстановить смещение рыбы за любой промежуток времени.

Параметр $V_{\text{пр.}}$ получают из справочной литературы по плавательным способностям рыб. Период смены направления непрерывного прямолинейного движения (τ) для всех низших костистых рыб составляет около 1,0 сек. (Neuman et al., 1996; Baade, Fredrich, 1998; Coed et al., 2000), с учетом остановок во время "диффузного" поискового (кормового) движения рыб в спокойной воде параметр принимается равным примерно 0,75 сек. (Blackwell, 1997).

Оценка численности рыб на основе результатов, полученных при лове пассивными орудиями, определяет необходимость введения в уравнения для расчета параметра N дополнительных поправочных коэффициентов:

$$N = \frac{C}{l k_s P} \quad 5.12$$

где C — величина улова, l — интенсивность заполнения орудия (коэффициент уловистости), k_s — коэффициент селективности, отражающий вероятность того, что рыба окажется пойманной (запутается в полотне сети), P — вероятность попадания рыбы в орудие лова (в случае с сетью — вероятность столкновения рыбы с полотном): при $P \rightarrow 0$ C также $\rightarrow 0$.

Коэффициент уловистости (l) отражает интенсивность заполнения орудия лова (сети) рыбой. Количество особей, попадающей в сеть, зависит от уже имеющегося улова — улавливающее действие пустой сети выше, чем заполненной (Изнанкин, 1959). Для нахождения параметра l пассивных орудий применяют формулу Баранова (Баранов, 1960):

$$l = - \frac{C_i - C_{i+1}}{C_i} \quad 5.13$$

где C_i и C_{i+1} — уловы за 2 последовательных облова. При этом значение l , полученное таким путем, имеет реальный смысл только в том случае, если заранее определено оптимальное время экспозиции сети. Для этого необходимо проведение дополнительных полевых исследований, в ходе которых сравнивается приращение улова одинаковых сетей за единичный отрезок времени. Сети, установленные одновременно в схожих местах, последовательно убираются из водоема через равные промежутки времени. Находится промежуток времени застоя сетей до момента скачкообразного снижения их уловистости.

Коэффициент селективности (k_s) характеризует избирательность лова сети по отношению к рыбам разного размера (при условии схожей внешней морфологии). Параметр приводит долю рыб определенной длины в уловах в соответствие с реальной численностью группы в водотоке (Баранов, 1960), его вычисление основано на допущении о том, что размерное распределение рыб в улове соответствует нормальному (Изнанкин, 1959; Баранов, 1960). Коэффициент находится через простую пропорцию из соотношения уловов рыб одной размерной группы в сетях с ячейей разного размера:

$$k_{ij} = \frac{100 C_{ij} / T_i}{C_{\max} / T} \quad 5.14$$

где C_{ij} — улов j -ой размерной группы в сети с ячейей i -ого размера, T_i — общий улов сети с ячейей i -ого размера, C_{\max} — величина максимального улова j -ой размерной группы, T — общий улов сети, в которую попало максимальное число рыб j -ой размерной группы.

Для определения вероятности попадания рыбы в сеть (P) блуждание рыбы по площади облова схематически представляют в виде движения точки по плоскости с началом координат в центре сети. Рассеивание точки относительно начала координат подчиняется нормальному круговому закону с дисперсией d , а функция, описывающая положение точки ($F(l)$), выражается через вероятность ее нахождения в пределах окружности с радиусом l , который равен удалению точки от начала координат в начальный момент времени (Вентцель, 2005):

$$F(l) = 1 - e^{-\frac{l^2}{2d}} \quad 5.15$$

Рыба может попасть в сеть в том случае, если во время блуждания она выйдет за пределы окружности, т.е. преодолеет расстояние $> l$. Вероятность этого события можно представить выражением:

$$P1 = 1 - F(l) = e^{-\frac{l^2}{2d}} \quad 5.16$$

Очевидно, l является случайной величиной и может принимать значения от нуля до радиуса зоны облова, который равен $V t$ (рис. 5.3). Если предположить, что рыба распределена в водоеме равномерно, l может быть представлена в виде:

$$l = V t RN_1 \quad 5.17$$

где V — радиальная скорость блуждания, t — время экспозиции сети, RN_1 — случайное число, расположенное в диапазоне от 0 до 1 (Бобнев, 1971).

В реальных условиях лов несколькими сетями ведется на участке, протяженность которого сопоставима с радиусом облова одной сети, поэтому вероятность попадания рыбы в сеть пропорциональна общему количеству сетей, участвующих в эксперименте:

$$P_2 = e^{-\frac{(VtRN_1)^2}{2d}} / (m-1) \quad 5.18$$

где m — количество сетей для случая, когда лов ведется тремя и более орудиями.

Дисперсия рассеяния (d) определяется через отношение средней величины радиального смещения ($V_{пр.} (м/с) \cdot t (с)$) к периоду изменения направления движения (τ) (по [Розанов, 1971; Wu et al., 2000]):

$$d = \frac{V_{пр.}^2}{\tau} t \quad 5.19$$

Рыба попадет в сеть только в том случае, если направление ее передвижения будет происходить в пределах сектора, ограниченного углом (рис. 5.5).

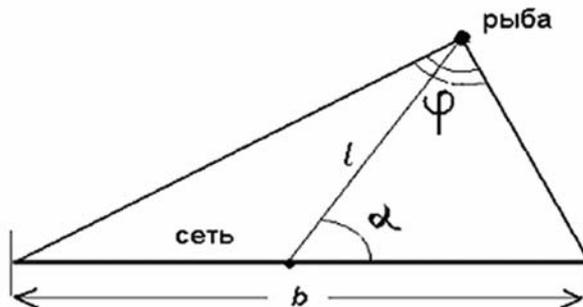


Рис. 5.5. Схема расположения рыбы относительно орудия лова.

В процессе случайного блуждания рыба может выйти из сектора, но с той же вероятностью другая рыба может в него войти, поэтому:

$$P_3 = \frac{1}{2(m-1)} \cdot e^{-\frac{\tau(VtRN_1)^2}{2t(V_{пр.})^2}} \quad 5.20$$

Используя теорему синусов, угол α легко выражается через остальные геометрические параметры сектора (рис. 5.5):

$$\alpha = \arctg \frac{4bl \sin \varphi}{4l^2 - b^2} \quad 5.21$$

где α — угол подхода рыбы к орудью лова, который может принимать значения от 0 до $\pi/2$ и является случайной величиной. По аналогии с расчетом удаления рыбы от сети (уравнение 5.17) можно выразить через случайное число RN_2 , распределенное в диапазоне от 0 до 1 (определяется аналогично RN_1):

$$\alpha = \frac{\pi}{2} RN_2 \quad 5.22$$

Итоговую вероятность попадания рыбы в сеть можно представить в виде:

$$P = \frac{\arctg(A \sin RN_2)}{2(m-1)} \cdot e^{-\frac{\tau(VtRN_1)^2}{2t(V_{пр.})^2}} \quad 5.23$$

$$\text{где } A = 4bVtRN_1 / 4(VtRN_1)^2 - b^2 \quad 5.24$$

В связи с большим количеством допущений в модели облов реки и расчет численности желательно повторять несколько раз. N следует оценивать как среднее арифметическое нескольких серий облов. В этом случае ошибка оценки параметра принимает вид:

$$E(N) = (\sum (C_i - C_{ср.})^2 / n(n-1))^{1/2} \quad 5.25$$

где C_i — количество рыбы, пойманной во время i -го облова, $C_{ср.}$ — средний улов, n — количество обловов.

Расчет численности при полном удалении рыб. Обычно методика реализуется как вспомогательная при расчетах улавливающей способности активных орудий лова (Peterson, Cederholm, 1984) или при масштабных продолжительных исследованиях (Simonson, Lyons, 1995; Russell, Skelton, 2005).

Проводят многократные обловы одного и того же участка реки или изолированного пойменного местообитания известной площади до устойчиво низких выловов (на несколько порядков ниже первоначальных) с использованием максимально разнообразных орудий лова:

активных и пассивных. С целью минимизации миграции рыб на участок облова реку перегораживают или облавливают окружающие местообитания.

5.2.2. Мечение, выпуск и повторный отлов

Достоинство оценки численности методом "мечение - повторная поимка" заключается в ее универсальности: для отлова можно использовать активные орудия, спиннинги, пассивные орудия с неизвестной уловистостью. Но при этом требуется строгая стандартизация рыболовных усилий (Bryant, 2000), что позволяет оценивать численность не только молоди, но и крупных рыб, которые плохо ловятся неводами, сачками и электроловами.

Рыбу метят ампутацией вершины лопасти одного или нескольких плавников, закреплением на теле специальных меток или посредством непродолжительного выдерживания в емкости с красителем (фуксин или нейтральный красный) в концентрации 1 г/л. В последнем случае окраска тела и плавников сохраняется в течение нескольких дней. При необходимости обнаружения метки на следующий год также проводят подкожное внесение разбавленного акрилового или флуоресцентного красителя (2 доли красителя, 1 доля дистиллированной воды) при помощи шприца. Смесь инъецируется в хвостовой стебель рыбы, пока не получается метка диаметром до 0,5 мм. Через 1,5—2 года краска полностью рассасывается, не принося рыбе вреда (Phiney, Mathews, 1969).

Допускается, что метки постоянны и определяются безошибочно, вероятность повторных обловов не зависит от метки и метка не влияет на выживаемость (Bailey, 1951).

Расчет численности по методике Бейли-Чепмена (однократная перепись). Проводится 2 последовательных облова участка известной площади со стандартным усилием, после первого облова вся рыба метится и выпускается обратно на участок лова. Недостаток оценки заключается в том, что она не учитывает возможное изменение плотности в процессе эксперимента за счет миграции рыб.

Количество рыб в зоне облова определяли по модифицированной формуле Петерсона (Charman, 1951) с поправкой Бейли и Чепмена на статистическое смещение, вызванное небольшими размерами выборки (Bailey, 1952; Ricker, 1975):

$$N = \frac{(C_1 + 1) T}{M + 1} \quad 5.26$$

где T — количество первоначально выловленных, помеченных и выпущенных обратно в реку рыб, M — количество меченых рыб в улове C_1 .

Ошибку оценки определяют по формуле:

$$E(N) = \left(\frac{T^2 (C+1) (C-M)}{(M+1)^2 (M+2)} \right)^{1/2} \quad 5.27$$

Расчет численности по методике Пула (двукратная перепись). Проводится 3 последовательных стандартных облова. Всю рыбу, выловленную во время первого и второго облова, метят (метки первого и второго облова различны) и выпускают обратно. Двукратное мечение и дифференцированная оценка уловистости групп, помеченных разным количеством меток, позволяют учесть возможную миграцию рыб за период проведения обловов (Begen, 1979).

При первом облове метят и выпускают C_1 рыб. Во второй раз при том же усилии отлавливают C_2 рыб, из которых m_{21} рыб уже имеют метки (рыбы из группы C_1). Всех еще немеченых рыб вместе с m_{21} рыбами метят новой меткой и выпускают обратно. В третий раз отлавливают C_3 рыб. Некоторые из них немеченые, некоторые были помечены в первый раз, но не были пойманы во второй раз (m_{31}), некоторые были помечены только во второй раз (m_{32}). Рыб, помеченных и в первый и во второй раз, также относят к группе m_{32} .

В общем виде число меток облова j , которые были распознаны при повторном отлове i обозначают как M_{ij} . Переменная учитывает возможное сокращение численности меток j за счет миграции части рыб в промежуток времени $i - j$. Допуская, что доля меченых особей в уловах такая же как на всем участке, т.е. $M_{ij}/N_i = m_{ij}/C_i$, численность рыб к моменту второго облова выражается как (по [Изменение и..., 2003; Poole, 1974]):

$$N_2 = \frac{M_{21} (C_2 + 1)}{m_{21} + 1} \quad 5.28$$

где $M_{21} = C_1 \cdot R$, а R — количество меченых особей, покинувших участок в период времени между первым и вторым обловами.

Переменную M_{21} также можно выразить через соотношение численностей групп рыб, помеченных разным количеством меток:

$$M_{21} = \frac{m_{31} (C_2 + 1)}{m_{32} + 1} + m_{21} \quad 5.29$$

$$\text{тогда } R = \frac{m_{31} (C_2 + 1)}{C_1(m_{32} + 1)} + \frac{m_{21}}{C_1} \quad 5.30$$

Возможный прирост численности рыб в промежуток времени между первым и вторым обловами определяется соотношением:

$$A = 1 - \frac{(m_{31} + 1)C_2}{(C_3 + 1)m_{21}} \quad 5.31$$

Допуская, что интенсивность миграции постоянна, среднюю численность рыб в зоне облова рассчитывают по формуле:

$$N = \frac{N_1 + N_2 + N_3}{3} = 1/3 \left(\frac{(1 - A)N_2}{R} + N_2 + \frac{N_2 R}{1 - A} \right) \quad 5.32$$

где N_2 рассчитывается из соотношения 5.28, R рассчитывается из соотношения 5.30, а A — из 5.31.

Стандартная ошибка N находится по формуле:

$$E(S) = (N_2 (N_2 - C_2)) \left(\frac{M_{21} - m_{21} + C_2}{M_{21}} \left(\frac{1}{m_{32}} - \frac{1}{C_2} \right) + \frac{1}{m_{21}} - \frac{1}{C_2} \right)^{1/2} \quad 5.33$$

5.2.3. Визуальная оценка

Методика имеет жесткие ограничения области применения, т.к. может быть использована лишь при условии, что толща воды просматривается до дна. Русло реки и пойменные биотопы разбивают на ограниченное подмножество местообитаний нескольких типов (отмели, тальвег, заводи, перекаты, пойменные протоки и т.п.). Подсчет рыб проводится отдельно для каждого местообитания, причем, чтобы оценка репрезентативно отражала среднюю плотность рыб, число учтенных местообитаний каждого типа должно быть не ниже 10—15, а сами учеты необходимо повторять как минимум 3 раза, двигаясь как вверх, так и вниз по течению. Результирующая плотность рассчитывается исходя из соотношения акваторий местообитаний выделенных типов (Hankin, Reeves, 1988).

При движении вверх по течению обычно используют очки с антибликовым покрытием. Также возможно проведение учета из-под поверхности воды с маской и трубкой (snorkeling). Количество рыб также можно определить при съемке на камеру, которую проводят в толще воды. Плотность рассчитывается относительно площади обследованного дна с учетом высоты проведения камеры над дном, угла зрения, мутности и скорости проводки (Заферман, 1978).

Стандартная ошибка численности рыб при визуальном учете не определяется.

5.3. Сравнение основных методов оценки численности рыб по результатам экспериментальных обловов нижнего течения р. Микочева

С целью проверки точности (отклонения результатов от истинного значения) и величин стандартных ошибок разных способов учета и методик расчета численности рыб на станции МЗ в период с 5 по 7 июля и с 7 по 9 сентября 2006 г. были проведены 2 эксперимента. В ходе первого эксперимента при помощи стандартного орудия лова (малькового невода) выбирался наиболее результативный способ учета численности. С результатами полного изъятия рыб сравнились результаты обловов с изъятием по методикам Баранова, Зиппина и Хайна, а также результаты "мечения - повторной поимки" по методике Бейли-Чепмена. Во втором эксперименте при фиксированном способе учета и методике оценки численности определялось наиболее эффективное по величине уловистости орудие лова (невод, сак-ловушка или электролов).

5.3.1. Методика проведения экспериментов

Выбранный участок русла нижнего течения р. Микочева длиной 147 м в период работ имел ширину 8—11 м, глубину до 1,3 м, скорость течения до 0,65 м/с и включал все характерные для равнинной реки биотопы. Схему участка для определения акваторий местообитаний строили по результатам русловой съемки в картографической программе GS Surfer (рис. 5.6). Площадь участка составляла 1275 м², из них омут имел акваторию 45 м², плесовая ложина с прибрежными отмелями — 935 м², перекат с ямой-затониной — 205 м².

Обловы проводились мальковым неводом, сак-ловушкой и электроловом (характеристики орудий лова см. в гл. 2). Перед началом первого эксперимента участок был огорожен с двух сторон узловой делью ячеей 5 мм с прижатой ко дну нижней подборой, растянутой от

берега до берега на вбитых кольях (рис. 5.7). Полное перегораживание русла выше и ниже участка исключило возможность миграции рыб за его пределы.

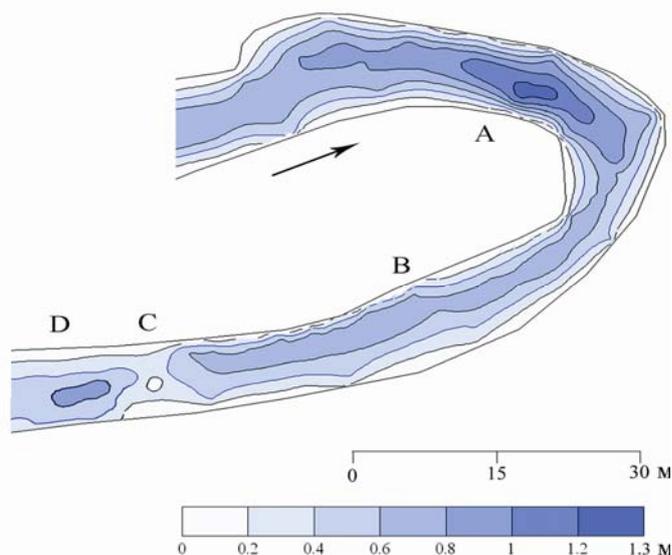


Рис. 5.6. Схема изобат экспериментального участка на станции МЗ (А — омут, В — плесовая лощина, С — перекат, D — яма-затонина).

Далее посредством 9-ти стандартных серий неводных обловов было произведено полное изъятие обитающих на экспериментальном участке лососеобразных рыб. Каждая стандартная серия невождений состояла из 4-х заметов: в омуте, на плесе, на перекате и в затонине, и охватывала около 95 % акватории участка. Молодь, выловленная в первую серию, была помечена ампутацией вершины хвостового плавника и выпущена обратно в огороженный участок. Спустя 1,5 часа были начаты обловы с изъятием, в ходе которых число рыб в уловах закономерно снижалось от серии к серии заметов. Неводные обловы продолжали до тех пор, пока не были выловлены все меченые рыбы, а уловы не снизились с 150—300 до 0—2 экз. в одном замете. Промежуток времени между обловами одного местообитания составлял 20—30 мин; рыба выпускалась в 1 км ниже по течению. По завершению невождений особо труднодоступные места огороженного участка были обловлены сачком-ловушкой (12 постановок) и аккумуляторным электроловом (суммарное время действия тока 4,5 мин). Рыб после завершения невождений поймано не было. Таким образом, допускается, что после проведения 9-ти стандартных серий обловов (по 4 замета в серии) с участка была изъята вся рыба. Абсолютное число рыб в зоне облова ($N_{\text{абс.}}$, экз.) определилось как сумма всех неводных уловов.



Рис. 5.7. Перегороженное делью русло р. Микочева.

Оценка численности рыб по результатам серии обловов с изъятием проводилась по методикам Баранова (по 2-м сериям обловов), Зиппина (по 3-м сериям), Хайна (по 5-ти сериям) и Бейли-Чепмена (по 2-м сериям).

В приведенных методиках расчета численности определенное влияние на точность расчетов могут оказывать миграции рыб из зоны (в зону) облова. Вопрос об интенсивности миграций особенно важен при оценке численности на неогороженном участке. С целью обоснования возможности оценки численности рыб без трудоемкого перегораживания русла были проведены специальные работы. После завершения тотального облова рыб и снятия ограждений на экспериментальном участке стандартные неводные обловы были продолжены. Первый облов был проведен через 30 мин после снятия заграждения, а затем через 1, 16 и 22 часа. Выловленных рыб выпускали обратно в реку в пределах экспериментального участка. Полученная оценка времени заселения пустующей акватории может служить основанием для выбора числа и частоты обловов и общей продолжительности учетных работ при оценке численности рыб на неогороженном участке русла.

Спустя 2 месяца после выбора способа учета и методики расчета численности рыб на том же участке при тех же гидрологических и погодных условиях был проведен второй эксперимент, целью которого стал выбор наиболее эффективного по величине уловистости орудия лова. Для этого по результатам троекратных обловов (методика Зиппина) рассчитывалась уловистость невода, сака-ловушки и электролова в 4-х местообитаниях неогороженного участка: в омуте, на плесе, перекате и в яме-затонине.

За прошедшее с момента окончания первого эксперимента время численность рыб на участке полностью восстановилась, о чем свидетельствовали результаты уловов во втором эксперименте.

Сначала участок был обловлен электроловом. В обловах участвовал оператор с сачком-катодом и помощник с анодом, дополнительным подловным сачком (использовали сак-ловушку) и ведром, в которое помещалась выловленная рыба. За 1 разряд (электроудар) облавливалось 2—3 м² акватории. Были проведены 3 стандартные серии электролова, каждая из которых состояла из четырехсот разрядов, охватывающих около 95 % акватории участка. Количество разрядов для разных местообитаний подбиралось, основываясь на соотношении их акваторий: в омуте суммарное время действие тока в одной серии обловов составило около 50 сек, на плесе — 1030 сек, на перекате — 260 сек, в яме-затонине — 66 сек. Суммарное время действия тока составило 23,5 мин. Стоит отметить, что на более быстром течении время электролова на той же площади целесообразно увеличить в 1,5 раза (Bird, Cowx, 1993; Snyder, 2003). Промежутки времени между сериями обловов не превышали 15 мин. При обловах двигались вверх по течению по транссектам с шагом 1,5—2 м так, чтобы сачок-катод находился выше и правее по течению шнура анода. После завершения электролова вся рыба была выпущена обратно в реку в пределах участка, что позволило перейти к испытанию другого орудия лова.

Через 27 часов после завершения электролова экспериментальный участок был обловлен сакком-ловушкой, который устанавливали на течении ниже местообитания и трижды, с промежутком времени 30—40 сек аккуратно заводили в него рыбу с акватории 4—5 м² (методика основана на управлении поведением — т.н. "going out guiding"). Всего было проведено 46 постановок: 4 в омуте под левым берегом (*S* облова = 19 м²), 30 на плесе под обоими берегами и на стрежне (122 м²), 7 на перекате (34 м²) и 5 в яме-затонине (23 м²). Выловленная рыба выдерживалась в ведрах, а после завершения обловов выпускалась в реку.

Наконец, спустя 25 часов после лова сачком-ловушкой были проведены 3 стандартные серии невождений, все характеристики которых полностью соответствовали обловам в июле. Использовался тот же мальковый невод, что и на первом этапе работ.

5.3.2. Результаты экспериментов

Выбор оптимального способа оценки численности. В начале первого эксперимента было помечено и выпущено обратно на огороженный участок 281 экз. молоди лососеобразных рыб (колюшки не учитывались). В первую серию обловов с изъятием было выловлено 302 экз. (из них 113 экз. были с меткой); во вторую — 152 (88 меченых) экз., затем 90 (32 меченых) экз., 42 (15 меченых) экз., 45 (15 меченых) экз., 40 (15 меченых) экз., 20 (1 меченый) экз. и 4 (2 меченых) экз.

Сравнение результатов оценок численности, полученных по 3-м методикам при обловах с изъятием и по одной методике при "мечении - повторной поимке", показало, что значение численности, наиболее близкое к результату полного изъятия, дал расчет по методикам Зиппина и Хайна (**табл. 5.2**). При этом величина стандартной ошибки, полученной по методике Зиппина, была на 4 % меньше, чем при расчетах численности регрессионным методом, несмотря на большее число обловов в последнем случае. Точность оценки и величина ошибки при расчетах по Бейли-Чепмену были примерно на 2 % меньше, чем при обловах с изъятием.

При этом оценка численности, основанная на переписи меченой рыбы, показывала завышенный результат, т.к. подвергшаяся стрессу во время мечения рыба спустя 1,5—2 часа повторно облавливалась хуже, чем немеченая (несоответствие между долей меченых и немеченых рыб в разных сериях заметов). Оценка численности по методике Баранова показала точность ниже 10 %.

Таблица 5.2. Результаты оценки численности молоди лососеобразных рыб разными методиками на экспериментальном участке р. Микочева

Метод	Результат, экз.	Стандартная ошибка	Точность (разница между реальной численностью и результатом оценки)
Полное удаление	695	-	0
Обловы с изъятием, расчет численности по Баранову	604	не определяется	91 экз. / 13 %
Обловы с изъятием, расчет численности по Зиппину	660	64 экз. / 9,7 %	35 экз. / 5 %
Обловы с изъятием, расчет численности по Хайну	660	90 экз. / 13,6 %	35 экз. / 5 %
"Мечение - повторная поимка", расчет численности по Бейли-Чепмену	746	59 экз. / 7,9 %	51 экз. / 7 %

Таким образом, по соотношению *рыболовное усилие / точность оценки / величина ошибки* оптимальной методикой расчета численности рыб в равнинных руслах малых западно-камчатских рек стоит признать обловы с изъятием по Зиппину (Ziprin, 1956).

Оценка влияния миграции на точность расчетов. При расчетах численности на неогороженных участках русла принципиальное значение имеет вопрос о скорости перемещения (вселения или откочевки) рыб из зоны облова, т.к. учет мигрирующей в процессе эксперимента особи может внести ошибку в расчеты.

При неводных обловах наиболее вероятно завышение результатов расчетов за счет вселения рыб на участок со сниженной плотностью обитания между обловами. Однако невождения пустующего экспериментального участка р. Микочева после снятия ограждений показали, что вселение молоди происходит относительно медленно. Так, спустя 30 мин после снятия ограждений на участке было выловлено всего 5 экз. молоди, т.е. на пустующую акваторию вселилось менее 1 % от первоначально обитающих здесь лососевых рыб. Спустя 1 час был выловлен 21 экз. (3 % от первоначального количества), через 16 часов (на следующий день) — 218 экз., через 22 часа — 203 экз., т.е. восстановление первоначальной численности не завершилось и спустя сутки (**табл. 5.3**). Следовательно, при 20—30-ти мин. промежутках между обловами погрешностями, связанными с вселением новых особей на неогороженный участок, при оценке по методике Зиппина во время устойчивого гидрологического режима в летние месяцы можно пренебречь.

При обловах русловых местообитаний загонными ловушками и при электролове также возможно занижение результатов расчетов вследствие избегания рыбами створа ловушки ("испуганная" рыба проходит мимо сачка). Точность расчетов в этом случае может быть повышена путем облова большого количества (не менее 20—25) соседних местообитаний различных типов (Simonson, Lyons, 1995; Mitro, Zale, 2000). Молодь лососей по большей части держится на отмелях и в укрытиях, используя стрежень лишь как транзитную зону во время непродолжительных перемещений между предпочитаемыми местообитаниями, поэтому при облове достаточно большого количества местообитаний недоучет численности в части из них сопровождается завышением оценок численности в тех местах, куда ушла испуганная рыба.

Выбор оптимального орудия лова. Во время второго эксперимента в дневные часы при стабильных погодных условиях (ясно, температура воздуха +17 °С) были проведены обловы неогороженного участка р. Микочева электроловом, сакон-ловушкой и мальковым неводом. Установлено, что использованные орудия лова обладали максимальной улавливающей способностью (параметр p^3) в разных местообитаниях (на разных участках русла). Электролов наиболее эффективно облавливал перекал с быстрым течением и небольшой глубиной, в то время как в глубокой затонине с быстрым течением его уловистость была минимальна. Улови

Таблица 5.3. Состав уловов малькового невода на экспериментальном участке р. Микочева в июле

Вид	Возрастная группа	По результатам обловов огороженного участка			Через 30 мин. после снятия ограждений		Через 1 час после снятия ограждений		Через 16 часов после снятия ограждений		Через 22 часа после снятия ограждений	
		экз.	%	кол-во помеченных, экз.	экз.	%	экз.	%	экз.	%	экз.	%
Кижуч	0+	241	35	92	1	20	6	29	65	30	57	28
	1+	312	45	135	-	-	3	14	41	19	63	31
Сима	1+	18	3	6	-	-	1	5	4	2	4	2
Нерка	1+	9	1	3	-	-	-	-	-	-	-	-
Мальма	0+	9	1	2	-	-	-	-	3	1	2	1
	1+	29	4	11	3	60	7	33	30	14	24	12
	2+	13	2	6	-	-	1	5	24	11	14	7
Кунджа	2+	7		4	-	-	-	-	3		1	
	3+	3	1	3	-	-	-	-	-	1	-	< 1
Микижа	1+	26	4	10	1	20	3	14	11	5	10	5
	2+	20	3	4	-	-	-	-	37	17	28	14
Хариус	1+	8	1	5	-	-	-	-	-	-	-	-

стость сака-ловушки, напротив, была максимальна в затонине на потоке, а на участках с медленным течением (омут и плес) обловы этим орудием были мало результативны. Невод относительно эффективно облавливал все местообитания, но максимальную уловистость показал на плесе. При оценке численности рыб по методике Зиппина наименьшая стандартная ошибка параметра N получена при расчетах по результатам неводных обловов (табл. 5.4).

Таблица 5.4. Уловистость (над чертой), величина уловов в трех последовательных сериях обловов (в скобках) и рассчитанное по методике Зиппина количество рыб в разных местообитаниях экспериментального участка р. Микочева по результатам обловов тремя орудиями лова

Орудие лова	Местообитания			
	Омут	Плес с прибреж. отмелями	Пережат	Яма-затонина
Электролов	<u>0,24 (31, 26, 17)</u> $N = 129 \pm 30$	<u>0,24 (96, 82, 57)</u> $N = 412 \pm 101$	<u>0,35 (26, 19, 10)</u> $N = 73 \pm 9$	<u>0,16 (43, 37, 31)</u> $N = 308 \pm 116$
Сак-ловушка	<u>< 0,10 (4)</u> —	<u>< 0,10 (104)</u> —	<u>0,32 (10)</u> $N = 96 \pm 15$	<u>0,63 (95)</u> $N = 263 \pm 36$
Мальковый невод	<u>0,38 (57, 34, 21)</u> $N = 146 \pm 15$	<u>0,48 (115, 56, 32)</u> $N = 233 \pm 12$	<u>0,32 (30, 22, 13)</u> $N = 93 \pm 13$	<u>0,30 (85, 57, 39)</u> $N = 259 \pm 39$

Примечание: для сака-ловушки приведено среднее между всеми постановками значение уловистости, суммарный улов и количество рыб, пересчитанное на всю акваторию местообитания

Разбор уловов 3-х орудий по видам и размерно-возрастным группам рыб показал, что селективность (избирательность) электролова и малькового невода различается несущественно — соотношения разных возрастно-видовых групп в уловах почти идентичны. При этом возрастно-видовой состав сентябрьских уловов этих орудий лишь незначительно отличался от состава июльского населения, определенного при полном изъятии рыб. По сравнению с электроловом и неводом сак-ловушка лучше облавливал молодь, предпочитающую держаться вблизи струи быстрого течения (мальму, симу и микижу), и хуже — молодь, предпочитающую держаться на участках спокойного течения (кижуча и кунджа). Доля последней в уловах была в 1,5 раза меньше, чем в уловах невода и электролова (табл. 5.5). По всей видимости, для облова равнинного участка целесообразно выбрать мальковый невод.

Таблица 5.5. Состав уловов разных орудий лова на экспериментальном участке р. Микочева в сентябре

Вид	Возрастная группа	Электролов		Сак-ловушка		Невод	
		экз.	%	экз.	%	экз.	%
Кижуч	0+	71	15	50	23	112	20
	1+	266	56	61	27	269	48
Сима	1+	9	2	16	7	22	4
Мальма	0+	5	1	2	1	3	< 1
	1+	24	5	22	9	28	5
	2+	19	4	15	7	17	3
Кунджа	2+	4	1	-	-	11	2
Микижа	0+	33	7	26	12	45	8
	1+	14	3	26	12	23	4
	2+	25	5	5	2	17	3
Хариус	1+	5	1	-	-	11	2
	2+	-	-	-	-	3	< 1

5.4. Применение разных методов оценки численности рыб в водотоках бассейна р. Начилова

В период полевых работ в бассейне было использовано большинство методик оценки численности рыб. Выбор той или иной методики на разных станциях был продиктован результатами эксперимента по сравнению эффективности лова и способов учета на станции МЗ, местными условиями и возможностью использования орудий лова определенного типа (табл. 5.6).

Таблица 5.6. Разнообразие примененных методик оценки численности рыб в бассейне р. Начилова

Методики оценки	Зоны (станции)	Места использования	Примененные орудия лова
Частичное изъятие при расчете численности по методике Зиппина	A (H1)	эрозионные ямы и отмели	сак - ловушка
	B (H2, H3)	русловые укрытия (древесные заломы, промоины, укрытия за крупными камнями и т.п.)	сак - ловушка, электролов
	C (H4, H5, П1, П2)	периферические протоки, заводи и лимнокрены основного русла и крупных рукавов, русловые укрытия, пойменные протоки	сак - ловушка, электролов
	D (M3, H6, M1, M3)	песовые лоцины, прибрежные отмели, перекаты и ямы-затонины; омуты на станциях M1 и M3	мальковый невод
	F (H8)	заводи меандров и небольшие пойменные протоки	сак - ловушка
Частичное изъятие при расчете численности по методике Хайна	D (H7, M3) F (H8)	песовые лоцины, прибрежные отмели, перекаты и ямы-затонины; неглубокий омут на станции H8	мальковый невод
Частичное изъятие при расчете численности по методике Курнашенко-Лугарева	E (M2)	плесы и ямы в излучинах	ставные жаберные сети
Полное изъятие	B (H3)	крупная отстойная эрозионная яма	сак - ловушка, удочка, спиннинги, ставные сети, верши
	C (H4)	небольшая эрозионная яма-котел	сак - ловушка, удочка, спиннинги, ставная сеть, верши
	D (M3)	небольшой омут	мальковый невод, удочка, спиннинги, ставные сети, электролов
"Мечение - повторная поимка" по методике Бейли-Чепмена	D (M3)	песовые лоцины, прибрежные отмели, перекат, яма-затонина и омут	мальковый невод
"Мечение - повторная поимка" по методике Пула	C (H4, H5)	пойменный ключ, приток 1-ого порядка (руч. Предгорный)	сак - ловушка, верши
	F (H8)	крупная старица	верши
Визуальная оценка	B (H2, H3)	глайды, прибрежные отмели, периферические протоки, заводи, лимнокрены, склоновые притоки	-
	C (H4, H5)	глайды перекаты, прибрежные отмели, периферические протоки, заводи, лимнокрены; пойменные протоки, устья пойменных ключей, склоновые притоки	-
	D (H6, H7, M1)	прибрежные отмели, заводи, отчлененные заводи	-
	F (H8)	заводи, пойменные протоки	-

Примечание: обозначения зон как в **табл. 4.5**

5.4.1. Обловы с частичным изъятием

Оценка численности по методике Зиппина. Методика использовалась для укрытий горных русел, где обловы осуществлялись сачком и электроловом, а также по всей акватории равнинных русел шириной менее 20 м, где обловы осуществлялись мальковым неводом (табл. 5.7). В ходе экспериментов, выполненных в 2003—2007 гг., было установлено, что в условиях применимости орудий, т.е. при глубине менее 1,1 м и скорости течения не выше 0,6—0,7 м/с, позволяющей использовать орудия, уловистость сачка изменялась от 0,29 до 0,62, составляя в среднем 0,44; уловистость электролова — от 0,17 до 0,79, в среднем 0,65. Уловистость невода рассчитывалась отдельно для молоди лососеобразных рыб с длиной тела по Смитту менее 125 мм (допускалось, что различия в скорости плавания молоди разных видов несут незначительные относительно быстроты заведения невода), колюшек всех размеров, а также крупных лососей. Установлено, что средняя уловистость невода для молоди лососей изменялась в разных местообитаниях от 0,32 до 0,44, составляя в среднем 0,39; для колюшек — от 0,35 до 0,50, в среднем 0,44. Уловистость крупных лососей во всех экспериментах не превышала 0,05, т.е. невод неэффективно облавливал эту размерную группу рыб.

Таблица 5.7. Результаты определения уловистости активных орудий лова при частичном изъятии рыб по методике Зиппина

Местообитания	Орудия лова	Кол-во обловов, раз x 3	Кол-во выловленных рыб, экз.	Средняя уловистость троекратного облова (p^3)	
				<i>M</i>	<i>lim</i>
Отмели и плесы	сак - ловушка	138	205	0,31	0,20 - 0,47
	невод	42	<u>992</u> 493	<u>0,44</u> 0,50	<u>0,30 - 0,60</u> 0,35 - 0,75
Омуты или эрозионные ямы	сак - ловушка	140	330	0,48	0,35 - 0,60
	электролов	12	47	0,43	0,20 - 0,75
	невод	13	<u>315</u> 137	<u>0,40</u> 0,47	0,30 - 0,55 0,37 - 0,50
Перекаты	невод	30	<u>503</u> 95	<u>0,32</u> 0,35	<u>0,20 - 0,55</u> 0,15 - 0,55
	сак - ловушка	60	133	0,40	0,30 - 0,50
Затонины	электролов	15	19	0,17	0,05 - 0,39
	невод	17	<u>468</u> 195	<u>0,39</u> 0,45	<u>0,18 - 0,50</u> 0,39 - 0,60
	сак - ловушка	150	270	0,29	0,15 - 0,42
Заводы и пойменные протоки	электролов	28	125	0,79	0,70 - 0,95
	сак - ловушка	95	225	0,48	0,39 - 0,85
Промоины под берегом	электролов	30	95	0,47	0,30 - 0,75
	сак - ловушка	130	310	0,43	0,15 - 0,90
Древесные заломы	электролов	57	182	0,45	0,05 - 0,85
	сак - ловушка	85	285	0,62	0,48 - 0,85
Укрытия за крупными камнями на тальвеге	электролов	35	93	0,32	0,15 - 0,43
	сак - ловушка	80	174	0,50	0,29 - 0,89

Примечание: для невода над чертой указаны показатели для молоди лососеобразных рыб, под чертой — для колюшек

Сравнение эффективности разных орудий лова на руслах разного типа показало, что ловля сачком была наиболее результативна в укрытиях глубиной более 0,4 м и с заметным течением, а электроловом — на участках с глубиной до 1 м и с медленным течением (рис. 5.8 А и Б). Известно, что электролов признан наиболее эффективным орудием оценки численности

молоди лососей в предгорных водотоках Северной Америки (Sharber et. al., 1994; Habera et. al., 1996). При этом простые загонные ловушки и электролов различаются по уловистости рыб разного размера: в сачок лучше попадают мелкие особи, в то время как при электролове — более крупные (Dauwalter, Fisher, 2007). В связи с этим при оценке численности рыб в укрытиях горных русел бассейна р. Начилова численность рыб рассчитывалась как среднее арифметическое между результатами расчетов для сачка и электролова. Невод наиболее эффективно облавливал местообитания с предельными глубинами не более 0,8—0,9 м и скоростями течения 0,05—0,45 м/с. При повышении скорости течения до 0,5—0,6 м/с лов становился неэффективным (рис. 5.8 В).

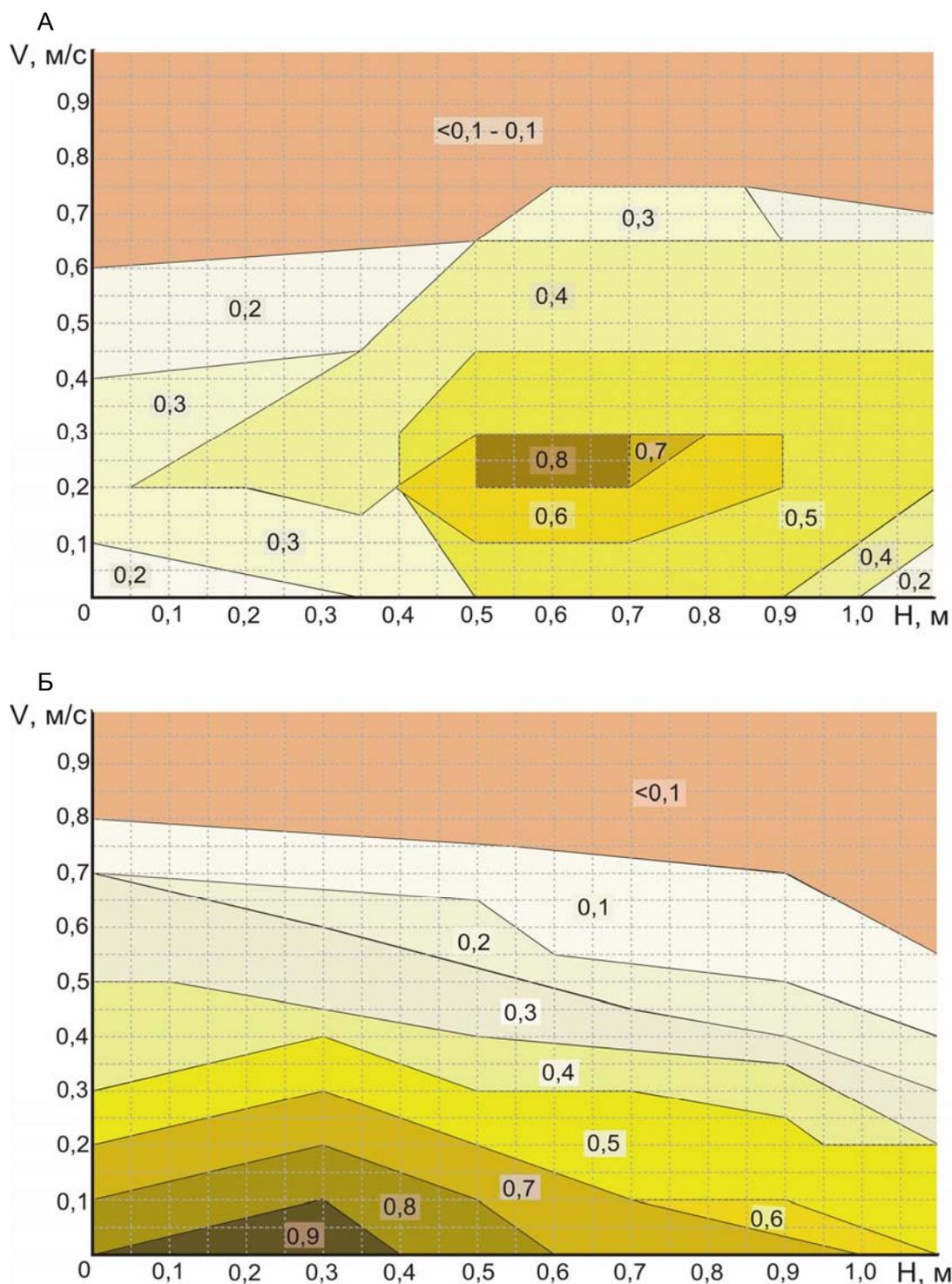


Рис. 5.8. подписи см. далее.

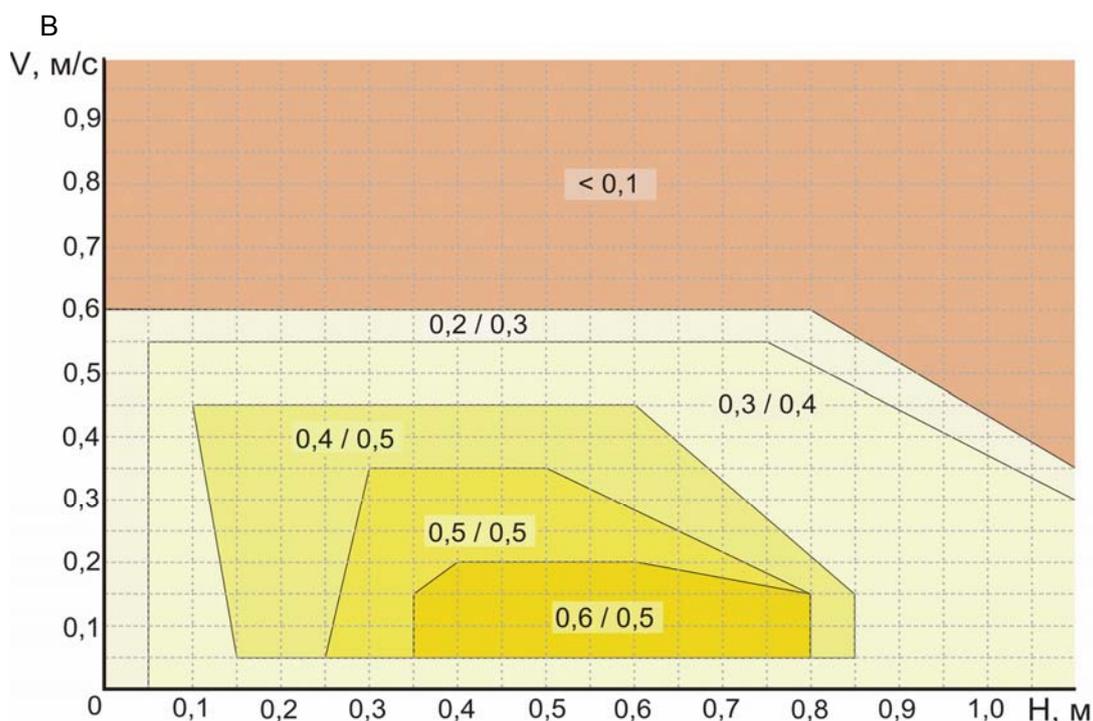


Рис. 5.8. Средняя уловистость рыб длиной 28—125 мм, рассчитанная по методике Зиппина для троекратных обловов активными орудиями лова, в зависимости от предельной глубины и скорости течения (0,6 h) в местообитаниях бассейна р. Начилова при стандартном способе лова. А — сак-ловушка (S облавливаемых местообитаний 1—5 м²), ρ^3 для молоди лососевых рыб; Б — аккумуляторный электролов, ρ^3 для молоди лососевых рыб; В — мальковый невод с шириной раскрытия 5—6 м, перед чертой — ρ^3 для молоди лососеобразных рыб, за чертой — для колюшек.

Оценка численности по методике Хайна. Методика использовалась в нижнем течении главной реки с большими глубинами и шириной русла более 25 м (станции Н7 и Н8), где уловистость невода при троекратных обловах не превышала 0,28, составляя в среднем 0,23. Очевидно, что низкие значения параметра в устье связаны с неэффективным ловом — невод облавливал лишь небольшую часть акватории, более 50 % рыбы не изымалось из зоны облова за 3 серии заметов. В этих условиях оценка численности рыб в 2006—2007 гг. проводилась по сериям из 4—6 обловов. Каждая серия включала 4—6 заметов в разных местообитаниях: на прибрежной отмели и одновременно на части плесовой ложины, на перекате, в яме-затонине за перекатом и в омуте, если позволяла глубина. Результаты обловов и диапазоны колебания параметров построенных функций приведены в **таблице 5.8**, значения параметров определялись в программе OriginLab Pro.

Таблица 5.8. Результаты определения параметров регрессионных функций (пределы и среднее) при оценке численности рыб мальковым неводом по методике Хайна

Местообитания	Станции	Кол-во обловов, серий x число заметов в 1 серии	Кол-во выловленных рыб, экз.	Козф. линейной зависимости ($-r^k$)	Козф. корреляции
Плесовые ложины и отмели	Н7	2 x 4 (5)	312 / 375	0,42; 0,49	0,91; 0,71
	Н8	3 x 5 (плесы) 3 x 6 (отмели)	229 / 978 261 / 997	0,44; 0,50; 0,47 0,69; 0,75; 0,71	0,72; 0,82; 0,73 0,81; 0,79; 0,78
Перекаты	Н7	2 x 6	18 / 13	0,75; 0,90	0,61; 0,71
Омуты	Н7	2 x 4	78 / 81	0,38; 0,45	0,65; 0,79
	Н8	3 x 4	78 / 412	0,38; 0,43; 0,49	0,59; 0,53; 0,75
Ямы-затонины	Н7	2 x 4 (5)	97 / 168	0,45; 0,51	0,90; 0,74
	Н8	3 x 5	195 / 870	0,43; 0,49; 0,47	0,72; 0,86; 0,79

Примечание: перед чертой указано количество молоди лососеобразных рыб, за чертой — колюшек

С целью повышения точности оценки промежутки времени между сериями обловов минимизировались — тратилось не более 15—20 мин на 1 серию заметов. Это позволяло снизить долю выловленных рыб, которые мигрировали на опустевший участок уже после начала обловов.

Оценка численности при обловах сетями по методике Курнашенко-Лугарева. При обловах "болотного" участка р. Микочева (станция М2) в июле 2006 г. использовались 9 сетей длиной по 15 м с ячейей 15, 20 и 25 мм (комплекты по 3 шт.). Эксперимент по определению оптимального срока экспозиции показал время работы орудий, равное 9 часам. Сети устанавливались отдельно в дневные и ночные часы. Лов проводился в местообитаниях 2-х типов: на открытых участках плеса и в ямах под пологом нависающих над водой деревьев (сомкнутость крон 50—70 %). В обоих местообитаниях скорость течения не превышала 0,1 м/с, что позволяло использовать модифицированную модель Курнашенко и Лугарева (1985), расчет параметров в которой был первоначально разработан для почти стоячих вод волжской дельты. Количество выловленных рыб и величина рыболовного усилия в выделенных местообитаниях приведены в **таблице 5.9**.

Таблица 5.9. Параметры лова ставными сетями при 9-часовой экспозиции на "болотном" русле р. Микочева (станции М2)

Местообитания	Размер ячейи, мм	Количество постановок сетей, раз		Количество выловленных рыб*, экз.	
		день	ночь	день	ночь
Открытые плесы	15x15	9	6	19 / 7	8 / 7
	20x20	6	3	17 / 2	11 / 0
	25x25	12	12	16 / 0	13 / 0
Затененные ямы	15x15	12	9	19 / 5	11 / 9
	20x20	9	9	13 / 1	13 / 1
	25x25	12	9	15 / 0	15 / 0

Примечание: * — перед чертой указано количество молоди лососеобразных рыб, за чертой — колюшек

Коэффициент уловистости (l) всех сетей в эксперименте составил 0,5—0,6.

Для оценки селективности лова лососевидных рыб (k_s) улов был разбит на 3 размерные группы: 30—100 мм (выловлено 56 экз.), 100—200 мм (67 экз.) и более 200 мм (47 экз.). Для каждой размерной группы в уловах сетей с размером ячейи 15, 20 и 25 мм параметр k_s рассчитывался отдельно (**табл. 5.10**).

Таблица 5.10. Значения коэффициента селективности для ставных сетей с разным размером ячейи при лове на "болотном" русле р. Микочева (станция М2)

Размер ячейи, мм	Размерная группа рыб, мм		
	30 - 100	100 - 200	более 200
15x15	0,8	0,6	0,5
20x20	0,6	0,8	0,8
25x25	0,3	0,7	0,9

При расчете вероятности попадания рыб в сети (P) и площади облова (S) за среднюю скорость прямолинейного движения ($V_{пр.}$) лососеобразных рыб была принята скорость, равная 0,65 м/с, т.к. средняя скорость плавания соответствует 4 корпусам тела в секунду (Pacific salmon..., 1995), а средняя длина рыб из уловов станции М2 равна 162 мм. Случайные числа для расчета вероятности попадания рыб в сети определялись с использованием датчика случайных чисел методом автоматических статистических испытаний (Бобнев, 1971) в программе Microsoft XL (команда =СЛЧИС (русск. версия) или =RAND (англ. версия). Для нахождения численности рыб в зоне лова (N) использовалось среднее значение P между сетями, рассчитанное по всем выловленным рыбам, для которых определялись пары случайных чисел. Значение параметра изменялось в пределах 0,06—0,29.

Радиус эллипса зоны облова одной 15-метровой сети составляет около 100 м, т.е. длина участка реки, ограниченная зоной облова сети примерно в 14 раз превышает длину полотна. Потенциальная площадь облова каждой из использованных сетей около 2100 м², а суммарная площадь облова 4—5-ти одновременно установленных в одном местообитании сетей — 4000 м². Стоит понимать, что согласно модели вероятность поимки рыбы экспоненциально

снижается при удалении от сети. Особь, оказавшаяся на удалении 90—100 м от орудия в момент ее установки будет поймана с вероятностью менее 1 %.

5.4.2. Обловы при полном изъятии

Эксперименты по полному изъятию рыб на неогороженных участках проводились в дневные часы в июле 2006 г. на глубоких участках (глубина более 1 м) горных и равнинных русел, которые не удалось эффективно обловить неводом, сачками и электроловом. Подбирались ямы с крутым свалом и мелководными окрестностями, чтобы минимизировать миграцию крупных особей. Рыба облавливалась всеми доступными способами, на равнинном русле эксперимент завершался электроловом с лодки (табл. 5.11). В ходе эксперимента на участках русла длиной около 50 м выше и ниже по течению от ямы проводились периодические обловы неводом и сачками. Рыбу продолжали ловить, пока уловы не снижались до единичных экз. Наиболее наглядное снижение уловов в эрозионной яме во время одновременного облова разными орудиями продемонстрировали результаты эксперимента на станции Н3 (рис. 5.9).

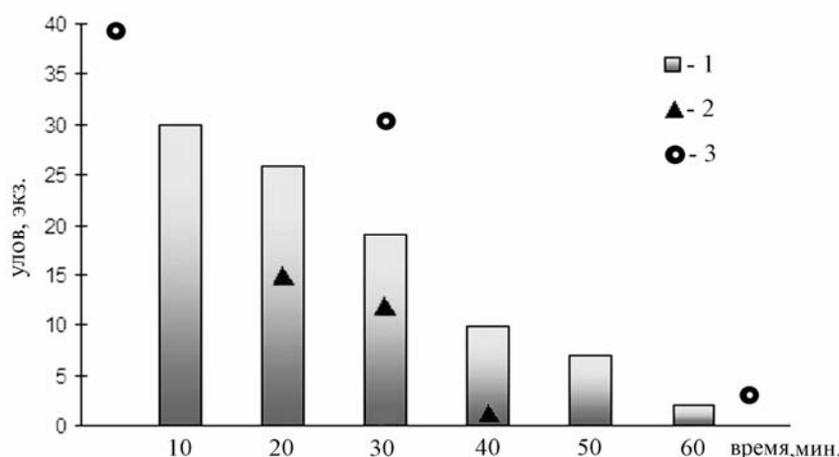


Рис. 5.9. Снижение уловов за 10-мин. периоды в процессе облова эрозионной ямы ($S = 110 \text{ м}^2$) горного русла разными орудиями лова (станция Н3).

1 — уловы поплавочной удочки, 2 — уловы спиннингов (2 шт.), 3 — уловы сака-ловушки перед, во время и после лова удочкой и спиннингами (по 23 постановки за облов).

Таблица 5.11. Результаты обловов глубоких участков русла при оценке численности рыб по методике полного изъятия

Местообитания	Орудия лова	Рыболовное усилие	Кол-во выловленных рыб*, экз.
Эрозионная яма, $S=47 \text{ м}^2$, $H_{\text{max}}=1,2 \text{ м}$ (станция Н4)	сак-ловушка (1 шт.)	12 обловов	3 / 0
	поплавочная снасть (1 шт.)	30 мин.	5 / 0
	спиннинги (2 шт.)	15 мин.	2 / 0
	ставная сеть (ячей 20 мм)	2,5 часа	1 / 0
	верши (3 шт.)	1 час	1 / 0
Эрозионная яма, $S=110 \text{ м}^2$, $H_{\text{max}}=1,9 \text{ м}$ (станция Н3)	сак-ловушка (1 шт.)	69 обловов	74 / 0
	поплавочная снасть (1 шт.)	60 мин.	94 / 0
	спиннинги (2 шт.)	30 мин.	28 / 0
	ставные сети (2 шт., ячей 15 и 20 мм)	3,5 часа	36 / 0
	верши (3 шт.)	2,5 часа	29 / 0
Омут, $S=85 \text{ м}^2$, $H_{\text{max}}=1,1 \text{ м}$ (станция М3)	мальковый невод (1 шт.)	2 облова	10 / 4
	поплавочная снасть (1 шт.)	15 мин.	4 / 0
	спиннинги (2 шт.)	20 мин.	4 / 0
	ставные сети (2 шт., ячей 15 и 20 мм)	5 часов	6 / 1
	верши (3 шт.)	3,5 часа	7 / 3
	электролов (1 шт.)	1 облов	4 / 6

Примечание: * — перед чертой указано количество молоди лососеобразных рыб, за чертой — колюшек

5.4.3. Мечение - повторная поимка

При использовании методики Пула для оценки численности рыб в июле 2006 г. молодь лососеобразных рыб и колюшек в пойменных макробиотопах облавливалась ставными ловушками-вентерями; в основном русле предгорного притока — сак-ловушкой, который устанавливался под берег. Обловы проводились с промежутком в 40—50 мин., рыболовное усилие оценивалось за время экспозиции ловушек или по количеству постановок сака. Первое мечение выловленных особей осуществлялось ампутацией вершины жирового плавника, второе — вершины верхней лопасти хвостового плавника. Меченая рыба выдерживалась в ведрах, а затем одновременно выпускалась.

Объемы выборок, отловленных во время экспериментов на станциях Н4, Н5 и Н8, приведены в **таблице 5.12**. Обращает на себя внимание тот факт, что меченая колюшка повторно облавливалась значительно хуже, чем меченая молодь лососей.

Таблица 5.12. Результаты обловов различных местообитаний при оценке численности рыб по методике Пула

Местообитания	Орудия лова	Рыболовное усилие	Кол-во выловленных рыб / кол-во меченых рыб в улове, экз.		
			C ₁	C ₂	C ₃
Пойменный ключ, S=175 м ² (станция Н4)	верши (4 шт.)	3,5 часа при каждом облове	64	51 / 35	61 / 49
Основное русло ручья, S=430 м ² (станция Н5)	сак-ловушка (1 шт.)	по 45 обловов	77	101 / 46	88 / 39
Старица, S=115 м ² (станция Н8)	верши (4 шт.)	3 часа при каждом облове	$\frac{42}{59}$	$\frac{35}{62} / \frac{25}{17}$	$\frac{40}{53} / \frac{35}{21}$

Примечание: над чертой указано количество молоди лососеобразных рыб, под чертой — колюшек

5.4.4. Визуальная оценка

Учеты проводились в 2003—2007 гг. на открытых участках горных рек глубиной до 1 м и в периферических биотопах равнинных русел. Эффективное использование активных орудий лова в таких местообитаниях практически невозможно из-за сложного рельефа дна (крупные выступающие камни в горных руслах, коряги в пойменных биотопах), быстрого течения или крутых глинистых берегов. Рыбы при неэффективной проводке невода и постановке сака-ловушки могут активно входить и выходить из зоны действия орудия, оставаясь неучтенными (Коротков, Кузьмина, 1972; Тюрин, Дягтерева, 1981), что приводит к нарушению связи между уловом на единицу усилия и реальной численностью рыб (Заферман, Серебров, 1985). В соответствующих условиях визуальный учет позволил быстро и надежно оценить абсолютное количество рыб в данный момент времени, не прибегая к трудоемким расчетам уловистости. Во время работ на каждой станции обследовалось по 9—16 местообитаний всех имеющихся типов, учеты повторялись трижды, двигаясь 2 раза вверх и 1 раз вниз по течению. Первичные данные визуального учета численности рыб в различных местообитаниях приведены в **таблице 5.13**.

5.5. Рекомендации по выбору и применению разных методов оценки численности рыб на малых водотоках Западной Камчатки

Сравнительный анализ существующих методов и опыт их использования на водотоках бассейна модельной реки позволили разработать общие практические рекомендации по проведению учетных работ по оценке численности рыб на малых лососевых водотоках Западной Камчатки, которые сведены в **таблицу 5.14**.

Стоит отметить, что при оценке численности рыб загонными ловушками по методике Зиппина с целью устранения эффекта занижения результатов вследствие избегания рыбами створа ловушки необходимо облавливать по 20—25 соседних местообитаний всех выделенных типов. Молодь лососей на горных руслах по большей части держится в укрытиях и использует стрежень лишь как транзитную зону во время кратковременных перемещений между укрытиями, поэтому при облове достаточно большого количества укрытий недоучет численности в части из них сопровождается завышением плотности в другой части в сравнении с исходным распределением. При невождениях, напротив, возможно завышение результата расчетов за счет миграции молоди между обловами в зону облова со сниженной плотностью заселения. Минимизации погрешности в этом случае можно достичь, максимально сократив перерывы между обловами.

Таблица 5.13. Результаты визуального обследования различных местообитаний

Местообитания	Станции	Кол-во учетов, облов x 3 / кол-во обследованных местообитаний, шт.	Суммарно обследованная акватория, м ²	Кол-во учтенных рыб, экз.
Прибрежные отмели	H2	2 / 32	185	262
	H3	6 / 109	687	248
	H4	8 / 128	666	1392
	H5	3 / 35	200	920
	П2	3 / 42	150	180
	M1	2 / 21	205	<u>264</u> 25
Глайды	H2	2 / -	820	9
	H3	6 / -	4000	146
	H4	8 / -	7100	1212
	H5	3 / -	1200	225
	П2	2 / -	500	95
Перекаты	H4	8 / 80	1350	34
	H5	3 / 26	535	28
Заводи и отчлененные заводи	H3	6 / 72	238	248
	H4	8 / 104	291	678
	П2	3 / 5	140	167
	H6	2 / 20	57	<u>52</u> 8
	H7	8 / 70	382	<u>451</u> 259
	H8	4 / 54	360	<u>181</u> 571
Пойменные протоки	H4	8 / 96	5660	2311
	H5	3 / 29	3175	<u>1579</u> 11
	П2	3 / 3	165	<u>154</u> 2
	H8	4 / 42	3650	<u>1725</u> > 5500
Устьевые зоны склоновых водотоков	H3	3 / 12	350	129
	H4	3 / 18	690	305

Примечание: над чертой указано количество молоди лососеобразных рыб, под чертой — колюшек

Для участков реки, где численность рыб рекомендуется определять по методикам Зиппина или Хайна, также возможен экспресс-способ оценки численности по результатам однократных обловов максимального (не менее 25) числа всех типичных местообитаний.

Согласно авторам экспресс-методики (Mitro, Zale, 2000), при большом количестве однократных обловов уловистость орудия в месте каждого облова (p^1) можно получить через логистическую аппроксимацию зависимости p^1 от \log_e - преобразованного значения выражения $p^3 / (1 - p^3)$ (log-odds transformation, по Mills et al., 2000). Верхняя и нижняя границы 95 % доверительного интервала логистической функции описываются как:

$$p^1_{\min} \approx \frac{p^3}{p^3 + (1 - p^3) \cdot d} \quad ; \quad p^1_{\max} \approx \frac{p^3}{p^3 + (1 - p^3) / d} \quad 5.34$$

где $d = \exp \left[\frac{1,96 E(p^3)}{p^3 (1 - p^3)} \right]$, 5.35

а ошибка оценки уловистости ($E(p^3)$) может быть принята равной величине, меньшей на порядок значения p^3 (Buckland et al., 1993).

Ограничение на применение методики Митро-Зейла связано с тем, что она требует предварительной оценки среднего значения параметра p^3 (по методике Зиппина) в местообитаниях данного типа или на подобных участках реки, и поэтому удобна при проведении мониторинга только уже изученных бассейнов. Для р. Начилова и ее притоков искомые значения p^3 могут быть получены из **рисунка 5.8** на основе сочетания среднего значения скорости течения и предельной глубины в зоне облова.

Параметр p^1 рассчитывают как среднее арифметическое между p^1_{\min} и p^1_{\max} , N находят из соотношения C_1 / p^1 . При этом, чем выше число однократно обловленных местообитаний, тем точнее оценка численности по данной методике (Simonson, Lyons, 1995; Mitro, Zale, 2000).

Таблица 5.14. Рекомендуемые методики оценки численности рыб и учетные орудия лова для работ в различных местообитаниях малых водотоков Западной Камчатки

Характер водотока 1	Типичные местообитания 2	Методики оценки численности рыб 3	Орудия лова		Описание методики лова 6
			основные 4	вспомогательные 5	
<i>Горное</i> порожисто- водопадное русло	пороги, водопады	рыбы нет	—	—	—
	эрозионные ямы	частичное удаление по методике Зиппина	загонные ловушки, в т.ч. сачки разной конструкции	поплавочные удочки, подъемники	троекратные обловы 20—25 местообитаний (до 5—6 м ²) с мин. промежутками времени между облова одной серии
	прибрежные отмели, устья впадающих склоновых водотоков	визуально (либо частичное удаление по методике Зиппина)	— // —	— // —	троекратные обследования максимально доступного количества местообитаний
<i>Горное</i> , обычно неразветвленное русло с неразвитыми аллювиальными формами рельефа дна	открытые глайды	визуально	—	поплавочные удочки, спиннинги, сплавные сети, сачки	обследование протяженных глайдов с обоих берегов вверх и вниз по течению с переворачиванием камней
	укрытия за крупными одиночными камнями на глайде	частичное удаление по методике Зиппина	загонные ловушки (сачки), электроловы	поплавочные удочки	троекратные обловы 20—25 местообитаний (до 5 м ²) с установкой ловушки (сачка) на струе за водоворотной зоной
	прибрежные отмели, промоины под берегами	визуально (либо частичное удаление по методике Зиппина)	— // —	— // —	троекратные обследования 10—20 местообитаний с обоих берегов, двигаясь вверх и вниз по течению
	крупные эрозионные ямы	полное удаление (либо частичное удаление по методике Зиппина)	ставные и сплавные сети; поплавочные удочки, спиннинги	сачки, электроловы, верши, подъемники	одновременный лов максимальным количеством орудий лова с обловами прилегающих акваторий
	небольшие пойменные водоемы, заводи, устья впадающих склоновых водотоков	визуально (либо частичное удаление по методике Зиппина)	загонные ловушки (сачки), электроловы,	подъемники, верши, поплавочные удочки	троекратные обследования максимального доступного количества местообитаний

продолжение табл. 5.14

1	2	3	4	5	6
<i>Горное или полугорное разветвленное или меандрирующее русло с выраженными аллювиальными формами</i>	открытые глайды и плесовые лощины основного русла и рукавов	визуально	—	мальковые невода, поплавочные удочки, спиннинги, сплавные сети, сачки, мережи	обследование глайдов с обоих берегов вверх и вниз по течению с переворачиванием камней
	прибрежные отмели, периферические рукава основного русла и крупных рукавов	— // —	—	мальковые невода сачки, подъемники, верши	тремякратные обследования 10—20 местообитаний с обоих берегов, двигаясь вверх и вниз по течению
	перекаты основного русла и крупных рукавов	— // —	—	поплавочные удочки, сплавные сети, сачки	— // —
	ямы-затонины за перекатами	частичное удаление по методике Зиппина	загонные ловушки (сачки), электроловы	поплавочные удочки, спиннинги, верши	тремякратные обловы 20—25 местообитаний (до 5—7 м ²) с поочередной установкой ловушки (сачка) под берегом и на струе на выходе из укрытия
	древесные заломы, промоины под нависающими берегами или оголенными корнями деревьев в основном русле и рукавах	— // —	— // —	поплавочные удочки	— // —
	крупные эрозионные ямы основного русла	полное удаление (либо частичное удаление по методике Зиппина)	ставные и сплавные сети; поплавочные удочки, спиннинги	мальковые невода, сачки, электроловы, верши, подъемники	одновременный лов максимальным количеством орудий лова с обловами прилегающих акваторий
	пойменные протоки	визуально (либо частичное удаление по методике Зиппина)	загонные ловушки (сачки), электроловы	верши, подъемники	обследования 10—15 проток разной ширины и степени затененности на разном удалении от основного русла
	заводи	— // —	— // —	— // —	тремякратные обследования (тремякратный облов) 10—15 местообитаний

продолжение табл. 5.14

1	2	3	4	5	6
— // —	отчлененные заводи, пойменные ключи, лимнокрены, склоновые водотоки, участки небольших ручьев	"мечение - повторная поимка" по методике Пула (либо визуально)	загонные ловушки (сачки), электроловы, верши, мальковые невода	поплавочные удочки, спиннинги, подъемники	троекратные обловы через 30—40 мин. со стандартным рыболовным усилием; меченные рыбы из первого и второго уловов выдерживаются и выпускаются одновременно
<i>Равнинное</i> меандрирующее русло с одиночными разветвлениями (или без них) и выраженными аллювиальными формами (в т.ч. на устьевом участке реки)	плесовые лощины, прибрежные отмели	при ширине русла менее 20 м — частичное удаление по методике Зиппина; при ширине русла более 20 м — частичное удаление по методике Хайна	мальковые невода	поплавочные удочки, спиннинги, сплавные сети, сачки, мережи	троекратные (по Зиппину) или многократные (по Хайну) серии обловов из 2—3-х заметов через 20—30 мин. со стандартным рыболовным усилием
	перекаты	— // —	— // —	поплавочные удочки, спиннинги	— // —
	ямы-затонины за перекатами	— // —	— // —	поплавочные удочки, спиннинги, сплавные сети, сачки, верши, мережи	— // —
	промоины под нависающими берегами, в корнях деревьев или куртинах водных растений	частичное удаление по методике Зиппина	загонные ловушки (сачки), электроловы	поплавочные удочки	троекратные обловы 10—15 местообитаний (до 5 м ²) с установкой ловушки (сачка) на струе за укрытием
	омуты	полное удаление (либо частичное удаление по методике Зиппина, если позволяет глубина)	ставные и сплавные сети; мальковые невода, поплавочные удочки, спиннинги	сачки, электроловы, верши, подъемники	одновременный лов максимальным количеством орудий лова с обловами прилегающих акваторий
	заводи, устья впадающих склоновых водотоков	визуально (либо частичное удаление по методике Зиппина)	загонные ловушки (сачки), электроловы	верши, подъемники	троекратные обследования 10—15 местообитаний

окончание табл. 5.14

1	2	3	4	5	6
— // —	отчлененные заводи, лимнокрены	"мечение - повторная поймка" по методике Пула (либо визуально)	загонные ловушки (сачки), электроловы, верши, мальковые невода	поплавочные удочки, подъемники	тремякратные обловы со стандартным рыболовным усилием; меченные рыбы из 1— 2-го уловов выпускаются одновременно
<i>Равнинное</i> меандрирующее русло с неразвитыми аллювиальными формами (болотного типа)	вся акватория	частичное удаление по методике Курнашенко- Лугарева	ставные сети, верши	поплавочные удочки, спиннинги, подъемники, электроловы	тремякратная постановка нескольких жаберных сетей с разным размером ячеи на 8—9 часов

Глава 6

ИЗМЕНЕНИЯ СТРУКТУРЫ НАСЕЛЕНИЯ РЫБ В СВЯЗИ С РАЗНООБРАЗИЕМ АБИОТИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ ОБИТАНИЯ В БАССЕЙНЕ Р. НАЧИЛОВА

В силу высокой подвижности и сложной организации рыбного населения результаты исследования структуры ихтиофауны в большой степени зависят от места и момента сбора материала. Постоянная смена условий обитания приводит к закономерному обновлению видового состава и стадий жизненного цикла в уловах, при этом процесс обладает разномасштабной цикличностью — годовой, сезонной, суточной и т.п. Например, в малых реках в момент массового выхода молоди лососей из грунта доля некоторых видов в сообществе возрастает в десятки раз в течение нескольких суток, а при массовом нересте резкое изменение состава населения происходит за счет подхода большого количества рыб, специализирующихся на питании вымытой из бугров икрой (Гриценко, 2002). Кратковременный сбор материала представляет информацию о структуре территориальной **ассамблеи** рыб, т.е. *совокупности особей, которые обитают в течение данного промежутка времени в пределах выделенного участка русла вне зависимости от экологических связей между ними* (Barko et al., 2004; Tockner et al., 2006; Young-Seuk et al., 2006).

6.1. Сезонные изменения состава населения и численности рыб

В западно-камчатских реках массовый выход из грунта и скат молоди тихоокеанских лососей и голецов приурочены к подъему уровня воды в мае-июне (Павлов и др., 2006; Pavlov et al., 2005). С наступлением неустойчивой летней межени в июле-сентябре максимальное количество молоди и взрослых жилых рыб включаются в состав относительно стабильных территориальных агрегаций (Панов, 1983; Живогляд, 2004; Root, 1967). Значительное перераспределение рыб в небольших лососевых водотоках в летние месяцы возможно лишь в случаях сильных паводков или пересыхания русел (Богатов, 1994; McCart, 1967; Scarlett, Cederholm, 1984; Connor, 2002). Обострение пространственной и пищевой конкуренции в этот период (Леванидов, 1981) приводит к расхождению разных размерно-видовых групп рыб по разным зонам и биотопам (Леман и др., 2005; Ермакова и др., 2006).

Имеющиеся сведения о зимовке молоди и взрослых жилых рыб в малых лососевых водотоках весьма противоречивы. По одним данным большая часть рыб в конце осени мигрирует вниз по течению на зимовальные ямы (Никольский, 1953; Христофоров, 1982; Живогляд, 2004), по другим сведениям большинство рыб зимует на участках летне-осеннего нагула (Cunjak, 1996; Huusko et al., 2007). Часто поведение лососевых рыб зимой определяется условиями конкретного года (Pacific salmon..., 1995; Enders et al., 2007). Известно, что после понижения температуры воды до 3 °С скорость метаболизма зимующей в руслах молоди и взрослых жилых лососей снижается на порядок, что приводит к исчезновению конкуренции за пищу и пространство (Charman, 1966; Huusko et al., 2007). Выбор местообитания зимой определяется, прежде всего, необходимостью минимизировать затраты энергии и при этом защититься от промерзания или пересыхания местообитания, недостатка кислорода и т.п. (Riehle, Griffith, 1993; Cunjak, 1996). Доступ к пище при температурах, близких к замерзанию, обычно не является приоритетом при выборе укрытия (Cunjak, 1996; Enders et al., 2007). Заметная пищевая активность у молоди большинства видов лососей начинает проявляться при температуре воды, близкой к 4—5 °С (Griffith, Smith, 1993), т.е. в малых западно-камчатских реках активный поиск пищи молодью начинается не ранее конца мая (см. **рис. 2.2**).

6.1.1. Порожисто-водопадное русло

Нереста рыб на порожистых руслах не происходит, половозрелые проходные и жилые лососи в ступенчатые горные истоки р. Начилова не поднимаются. Летнее население образовано молодью камчатской мальмы (**табл. 6.1**).

Половодье (май-июнь). Верховья реки вскрываются ото льда в конце мая, когда ниже по течению половодье уже идет на убыль. Подъем уровня на порожистых руслах кратковременный и продолжается 5—10 дней. Рыбы в это время в зоне истоков нет.

Меженно-паводочный период (июль-октябрь). Молодь заходит в порожистые водотоки, начиная с июня. За время июльских исследований в зоне было поймано 13 двухлеток мальмы,

в сентябре — 3 двухлетки, молоди прочих видов не обнаружено. В июле 2005—2006 гг. мальма ловилась в водоворотных зонах эрозионных ям под гребнями порогов, у берегов рыбы замечено не было. Средняя июльская плотность и биомасса рыбного населения минимальна — оцененные показатели не достигали 0,1 экз. и г на м² дна соответственно.

Устойчивая межень (ноябрь-апрель). Начиная с ноября (устойчивая отрицательная температура воздуха), эрозионные ямы под порогами закрываются льдом и снегом, течение воды прекращается. По-видимому, рыбы скатываются из истоков в октябре-ноябре. На протяжении зимы молодь и взрослые особи в порожистых водотоках отсутствуют.

6.1.2. Горные русла без перекатов

В верхнее течение на нерест поднимаются потамодромная мальма, кижуч раннего и позднего нереста, а также проходная сима. Круглый год в районе нерестилищ держатся карликовые самцы мальмы и симы.

Круглый год на горных руслах без перекатов также держится молодь лососевых. За время сезонных исследований здесь были пойманы личинки, мальки и пестрятки мальмы, кижуча и симы (табл. 6.1). Смолтификация этих видов происходит ниже по течению в зоне равнинных русел с перекатами.

Половодье (май-июнь). Подъем уровня воды на врезанных руслах не приводит к значительному увеличению акватории, новые местообитания не образуются. Река превращается в стремительный бурный поток. Двух- и трехгодовики мальмы, а также карликовые половозрелые самцы мальмы и симы (возраст 3-) в начале мая укрываются за крупными камнями на глайдах и в редких периферических водоемах. Личинки мальмы, которые только начинают выходить из бугров, укрываются в межвалунном пространстве в прибрежье и в первой декаде мая почти не мигрируют с нерестилищ. Личинки и мальки кижуча (0-) выходят в приповерхностные слои воды, подхватываются потоком и уносятся вниз по течению. В время исследований распределение рыб по акватории было крайне неравномерным — весной 2007 г. за валунами на отмелях отмечались скопления плотностью до 15—20 экз./м² дна, на потоке рыбы почти не было.

Меженно-паводочный период (июль-октябрь). Молодь мальмы в возрасте 1+ и 2+, а также карликовые самцы мальмы и симы в июле распределяются по эрозионным ямам и локальным укрытиям на глайдах, которые представляют собой участки замедленного течения за крупными одиночными камнями и древесными заламами. Течение в таких укрытиях почти отсутствует (часто оно обратное), освещенность снижена. Подростшие мальки мальмы расселяются по прибрежным отмелям вблизи нерестилищ, в момент опасности они укрываются под камнями. Пополнение сеголеток мальмы на отмелях продолжается до середины июля за счет растянутого выхода из бугров. Выход личинок кижуча завершается в конце июля, сеголетки занимают периферические биотопы, где нередко образуют смешанные стайки с мальмой. На протяжении всего лета молодь кижуча откочевывает из зоны — вышедшие на глайды мальки не способны противостоять потоку, подхватываются им и уносятся вниз по течению. Известно, что интенсивность такой пассивной миграции значительно возрастает во время паводков (Giannico, Nealey, 1998). К октябрю молодь кижуча полностью покидает зону. Большая часть сеголеток симы, выходящих из грунта в июне, сносится течением вниз. Оставшаяся часть молоди расселяется по отмелям и притокам, в т.ч. по устьям овражных водотоков. Здесь сима держится до зимы.

В июле 2006 г. средняя плотность обитания молоди и жилых лососей на прибрежных отмелях, в заводях и эрозионных ямах была выше 1 экз./м². В верхней части зоны (станция Н2) одновременно было заселено не более 40 % укрытий всех типов, плотность в них достигала 3 экз./м² (в среднем 1,5 экз./м²). Ниже по течению (Н3) в это же время было заселено 50 % укрытий, плотность в них достигала 7 экз./м² (в среднем 1,6 экз./м²). Пороги и большая часть открытых глайдов оставались малообитаемы и труднопреодолимы для молоди (табл. 6.2).

Средняя июльская плотность обитания молоди и жилых форм лососей повышалась вниз по течению зоны с 0,1 (Н2) до 0,3 (Н3) экз./м² участка реки, включающего все характерные типы русловых и периферических местообитаний. Средняя биомасса рыб увеличивалась с 0,2 до 3,25 г/м². Средняя масса 1 экз. лососевых рыб в июле колебалась от 1,9 (Н2) до 10,8 (Н3) г.

С конца июля на неразветвленные горные русла поднимаются производители потамодромной мальмы и проходной симы, которые занимают глубокие русловые ямы. Совместный летний нерест проходной формы и карликовых самцов симы происходит на галечниковых участках глайдов перед порогами. Мальма нерестится в сентябре-октябре на глайдах и в устьях овражных притоков. В октябре-ноябре жилые производители мальмы покидают зону. Нерест кижуча начинается с конца сентября на глайдах, прибрежных отмелях и в эрозионных ямах.

Таблица 6.1. Состав сезонных ассамблей молоди и взрослых жилых рыб в бассейне р. Начилова в 2006—2007 гг. (%)

Вид	Год жизни	Май						Июль						Сентябрь						Декабрь						Е	F
		A	B	C	D	E	F	A	B	C	D	E	F	A	B	C	D	E	F	A	B	C	D				
Кижуч	1	-	10	7	5	15	3	-	12	74	11	20	8	-	1	70	13	7	8	-	-	70	11	не определялся	7		
	2	-	-	-	12	5	13	-	-	5	23	10	11	-	-	7	28	12	12	-	-	5	30		14		
	3	-	-	-	7	-	2	-	-	-	<1	-	<1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		-		
Чавыча	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	2	-	2	-	-	-	2		4		
	2	-	-	-	-	-	3	-	-	-	-	-	1	-	-	-	2	-	2	-	-	-	3		4		
Нерка	1	-	-	-	-	-	1	-	-	1	<1	-	<1	-	-	<1	<1	-	-	-	-	-	<1		1		
	2	-	-	-	2	-	2	-	-	-	<1	-	<1	-	-	-	-	-	<1	-	-	-	-		1		
Сима	1	-	1	-	-	-	-	-	2	<1	<1	-	-	-	2	<1	<1	-	-	-	2	<1	<1		-		
	2	-	-	2	1	<1	-	-	-	1	2	-	<1	-	-	1	1	<1	<1	-	-	1	<1		-		
	3	-	1	<1	<1	<1	-	-	1	<1	<1	-	-	-	1	<1	-	-	-	-	1	-	-		-		
Кета	1	-	-	7	20	10	10	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		-		
Горбуша	1	-	-	-	5	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		-		
Мальма	1	-	5	5	-	-	-	-	35	8	<1	-	-	-	37	7	<1	-	-	-	44	9	<1	-			
	2	-	45	40	<1	-	<1	50	30	6	4	5	<1	50	34	7	3	6	1	-	38	9	4	<1			
	3	-	22	35	3	10	<1	50	10	3	3	10	1	50	13	3	2	12	1	-	15	5	3	<1			
	4	-	16	3	-	-	<1	-	9	1	-	-	<1	-	10	1	-	-	-	-	-	-	-	-			
	5	-	-	-	-	-	-	-	<1	<1	<1	<1	<1	-	<1	1	<1	1	<1	-	-	-	<1	<1			
	6	-	-	-	-	-	-	-	1	<1	<1	<1	<1	-	2	1	-	-	<1	-	-	-	<1	-			
Кунджа	1	-	-	-	-	-	<1	-	-	-	1	-	<1	-	-	-	1	-	1	-	-	-	1	<1			
	2	-	-	-	<1	-	<1	-	-	-	1	-	<1	-	-	-	1	<1	1	-	-	-	1	1			
	3	-	-	-	1	5	<1	-	-	-	2	-	1	-	-	-	1	2	1	-	-	-	<1	<1			
	4	-	-	-	1	-	<1	-	-	-	1	-	<1	-	-	-	1	1	<1	-	-	-	<1	-			
Микижа	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	10	2	-	-	-	5	1			
	2	-	-	-	2	4	1	-	-	-	3	1	<1	-	-	-	2	1	1	-	-	-	4	1			
	3	-	-	-	3	4	<1	-	-	-	3	4	1	-	-	-	2	3	1	-	-	-	2	<1			
	4	-	-	-	2	<1	<1	-	-	<1	2	2	<1	-	-	1	1	1	1	-	-	-	1	<1			
	5	-	-	-	2	<1	<1	-	-	-	1	<1	<1	-	-	1	1	<1	<1	-	-	-	<1	<1			
	6	-	-	-	2	-	<1	-	-	-	<1	<1	<1	-	-	-	<1	-	<1	-	-	-	-	<1			
Хариус	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	<1	<1	<1	-	-	-	<1	<1	<1	-	-	-	<1	<1			
	3	-	-	-	1	6	-	-	-	-	<1	9	<1	-	-	-	<1	8	<1	-	-	-	1	<1			
	4	-	-	-	<1	4	<1	-	-	-	<1	10	<1	-	-	-	<1	9	<1	-	-	-	<1	<1			
	5	-	-	-	<1	2	<1	-	-	-	<1	7	<1	-	-	-	<1	8	<1	-	-	-	<1	<1			
3-иглая колюшка	1-6	-	-	-	15	15	18	-	-	-	19	9	22	-	-	-	10	7	20	-	-	-	15	19			
9-иглая колюшка	1-3	-	-	<1	8	10	30	-	-	<1	17	9	35	-	-	<1	10	7	32	-	-	<1	9	32			
Амурская колюшка	1-4	-	-	-	5	20	11	-	-	-	6	3	15	-	-	-	6	5	12	-	-	-	6	12			

Примечание: суммарная доля видов со встречаемостью < 1 % = 100 % - суммарная доля видов со встречаемостью ≥ 1 %; обозначение зон как в табл. 4.5

Таблица 6.2. Характеристика ассамблеи молоди и взрослых жилых рыб на горных руслах без перекатов в июле

Биотопы / Укрытия	Доминирующие возрастно- видовые группы	Средняя плотность заселения (среднее \pm ошибка), экз./м ² дна	
		станция Н2	станция Н3
Глайды	мальма 1+, 2+	< 0,05*	0,05*
Прибрежные отмели	мальма 0+	1,50	0,45
Пороги	-	0,00	0,00
Эрозионные ямы	мальма 1+ - 3+	0,50 \pm 0,20	2,40
Периферические заводы и протоки	кижуч 0+	-	1,10 \pm 0,45
Древесные заломы	мальма 1+, сима 1+	1,50 \pm 0,40	2,00 \pm 0,75
Устья склоновых водотоков	сима 0+ - 3+	0,05	0,40

Примечание: * — с учетом укрытий за крупными камнями

Устойчивая межень (ноябрь-апрель). Зимой 2006 г. на неразветвленных горных руслах ловилась молодь мальмы и симы, а также карликовые самцы симы. В начале декабря при температуре воды 3—4 °С сеголетки покидают периферические местообитания и прибрежные отмели, где они удерживали участки дна площадью по 0,1—0,2 м², и перемещаются на русловые глайды под ледяные забереги. Здесь молодь укрывается в межвалунном пространстве и большую часть времени не проявляет двигательной активности. Большая часть двух- и трехлеток, как и осенью, держится в центральной части русла за валунами и в глубоких ямах на потоке. После замерзания реки рыбы всех размеров перемещаются на участки средней глубины на границе льда и потока. Большая часть мелких рыб держится под камнями, крупные особи предпочитают положение у дна за валунами или обломками скал. Большую часть времени двух- и трехлетки неподвижны и занимают позицию в контакте с дном в 15—30 см позади рассекающего поток объекта (наши наблюдения; Erkinaro et al., 1994; Enders et al., 2007). Нередко рыбы используют в качестве укрытий выступы дна, по высоте сопоставимые с высотой их собственного тела. Во время исследований молодь была равномерно распределена по открытым участкам русла с плотностью 0,15 экз./м².

Обычно ледовая обстановка не меняется в зоне горных русел без перекатов до апреля, донный лед не образуется. В этих стабильных условиях молодь лососей должна вести себя однотипно в течение всей зимы и далеко не мигрировать (Enders et al., 2007). В апреле перед половодьем из гнезд начинает выходить кижуч, который скапливается на отмелях под заберегами.

6.1.3. Горные русла с перекатами

На разветвленные горные русла с перекатами на нерест поднимаются обе расы кижуча и кеты, реофильная нерка, проходная и жилая мальма. Для проходной симы зона разветвлений является транзитной на пути нерестовой миграции в верховья бассейна. Круглый год в районе нерестилищ горных русел с перекатами держатся карликовые самцы мальмы. В летне-осенний период из равнинных русел на нагул поднимаются "рекруты" (созревающие особи) и взрослые особи микижи, а с горных русел без перекатов спускаются карликовые самцы симы. В пойменных протоках и ключах воспроизводится 9-иглая колюшка.

Молодь рыб в сезонных уловах представлена личинками, мальками и пестрятками мальмы, кижуча, симы и нерки, покатыми мальками кеты (только в мае), а также личинками и мальками 9-иглой колюшки (табл. 6.1).

Половодье (май-июнь). Подъем уровня воды на разветвленных руслах сопровождается рассредоточением стока по временным пойменным протокам, в результате чего акватория увеличивается на порядок. Пестрятки мальмы возраста 1+ — 2+ и годовики симы, а также карликовые половозрелые самцы мальмы (3+) в мае 2007 г. уже вышли из рукавов и основного русла во временные пойменные протоки, где распределились по ямам и заламам. Часть крупной молоди скапливается в заламах на затопленных оголовках островов главного русла. Плотность рыб в укрытиях достигает 20—30 экз./м². Вышедшие из грунта личинки мальмы начинают расселяться по затопленным отмелям вблизи нерестилищ. Сеголетки кижуча и нерки подхватываются потоком и уносятся вниз по течению с русловых нерестилищ. Часть молоди этих видов выносятся в пойменные протоки и надолго задерживается в зоне разветвлений. Кета, напротив, в районе разветвлений не задерживается — вышедшие из бугров сеголетки ловятся только на стрежне. Единичные особи 9-иглой колюшки держатся в пойменных протоках.

Меженно-паводочный период (июль-октябрь). Рассредоточение стока по рукавам и протокам сопровождается уменьшением мощности потока и ростом заселенности глайдов с быстрым течением — крупные особи мальмы, сими и поднявшейся из равнинного пояса микижи в июле выходят на открытые участки основного русла. Двухлетки мальмы и сими, а также крупные сеголетки кижуча заселяют древесные заломы и промоины под берегами. Двухлетки кижуча скапливаются в протоках и периферических заводях. Большая часть сеголеток мальмы, кижуча и нерки, которые поздно вышли из грунта или попали во время половодья в пойменные протоки, до поздней осени ловятся на отмелях горных русел. Во время кратковременных паводков молодь лососей всех возрастов скапливается в заламах, заводях и пойменных протоках.

В июле 2006 г. рыбное население было обильно даже на стрежне основного русла — в среднем 0,2 экз./м². В отдельных рукавах присутствовали как участки глайдов с минимальной плотностью обитания (< 0,05 экз./м²), так и обширные плесовые лощины с плотностью до 2 экз./м². Необитаемыми оставались лишь гребни перекатов. Количество молоди также сильно различалось в рукавах разных размеров: на станции Н4 средняя плотность на 150-метровом участке главного рукава составляла 0,25 экз./м², в одном из мелких вторичных рукавов — 0,6 экз./м², а в затененном пойменном ключе со слабым течением — почти 2,00 (± 0,4) экз./м². Плотность на отмелях и в укрытиях основного русла увеличивалась вниз по течению зоны разветвлений в 2—2,5 раза, а в древесных заламах — в 5 раз. В отдельных случаях плотность в заламах достигала 13 экз./м² (станция Н4) — 15 (Н5) экз./м². В эрозионных ямах и мелких пойменных протоках количество молоди лососей при движении вниз по течению менялось слабо (табл. 6.3).

Таблица 6.3. Характеристика ассамблеи молоди и взрослых жилых рыб на горных руслах с перекатами в июле

Биотопы / Укрытия	Доминирующие возрастно-видовые группы	Средняя плотность заселения (среднее ± ошибка), экз./м ² дна		
		станция Н4	станция Н5	станция П2
Глайды / Плесовые лощины	мальма 1+	0,20	0,25	0,10
Прибрежные отмели	мальма 0+, кижуч 0+	2,50±0,40	5,40	1,90
Перекаты	-	< 0,05	0,05	0,05
Затонины	мальма 2+ - 3+	0,60±0,20	1,95±0,75	0,60±0,30
Отстойные эрозионные ямы	мальма 1+ - 3+	0,25	н/о	0,35
Периферические заводи и протоки	кижуч 0+, 1+	2,30±0,80	5,80±1,95	-
Древесные заломы	мальма 1+, сима 1+	2,50±0,80	10,00±3,55	0,65±0,20
Заросли водных растений	мальма 0+	2,55±0,95	-	0,80
Пойменные протоки	кижуч 0+, 1+	0,50	0,50	0,70
Устья склоновых водотоков	сима 1+	0,45±0,15	0,40±0,10	-

Средняя июльская плотность обитания в 2006 г. в русловых местообитаниях станции Н4 составила 0,70 экз./м², в пойменных — 1,5 экз./м²; эти же показатели для станции Н5 — 0,85 и 2,1 экз./м². Общая плотность заселения реки лососями и колюшками (биотопы всех типов) в период исследований на станции Н4 составила 1,10 экз./м², биомасса — 6,8 г/м²; на станции Н5 — 1,25 экз./м² и 9,2 г/м² соответственно. Средняя масса 1 экз. лососевых рыб в июле колебалась от 7,6 (Н4) до 7,7 (Н5) г; средняя масса 1 экз. колюшек — 1,1 г.

Плотность заселения среднего и нижнего течения руч. Предгорный в конце июля 2006 г. была ниже соответствующих показателей в главном водотоке зоны разветвлений. Средняя плотность лососевых рыб на участке в 4-х км выше устья ручья (станция П1) — 0,4 экз./м², рыба была распределена по акватории равномернее, чем в главной реке. В 1 км выше устья (П2) плотность составила 0,6 экз./м², при этом в некоторых пойменных протоках показатель достигал 10—15 экз./м².

В конце августа на глайдах и прибрежных отмелях основного русла и рукавов начинается совместный нерест проходной и жилой мальмы, а в затонинах за перекатами, под берегом — нерест ранней кеты. С сентября эрозионные ямы, а также глубокие прибрежные участки пле-

совых лощин и глайдов основного русла занимают производители раннего кижуча, в пойменные протоки, култуки и лососевые ключи заходит поздняя кета и нерка.

Устойчивая межень (ноябрь-апрель). В начале декабря 2006 г. в уловах встречалась молодь мальмы, симы и кижуча, а также 9-иглая колюшка всех возрастов. В течение зимы для водотоков зоны характерно чередование периодов активного намерзания поверхностного и донного льда, ледостава, когда образуются широкие забереги и стрежень засыпает снегом, а также периодов, когда в результате оттепелей поверхностный и глубинный лед разрушается и уносится вниз по течению. Шугоходы возможны и в период ледостава. Двигающаяся в толще воды шуга забивает рукава и пойменные протоки, перегораживает основное русло на перекатах, меняет направление потока в плесовых лощинах. Образование ледяных заторов приводит к отчуждению части местообитаний и смерти молоди лососей. Основным фактором, определяющим выживаемость рыб в течение цикла ледовых явлений, остается доступность укрытий (Prowse, 1995). Для малых водотоков Северной Америки показано, что в результате мощных шугоходов смертность зимующих в руслах рыб может достигать 40—60 % (Bustard, 1986; Cunjak, 1996), в то время как в незамерзающих водотоках молодь почти не погибает (Huusko et al., 2007). В р. Начилова 11 декабря 2006 г. в шуге, прибитой к берегу, были обнаружены мертвые особи мальмы в возрасте 1+ и 2+.

В отличие от вышележащей зоны со стабильным ледовым режимом, где все рыбы зимуют в схожих местообитаниях, динамичность зимних условий разветвленных русел предопределяет наличие нескольких типов стратегии зимовки молоди и взрослых жилых рыб (Cunjak, 1996; Enders et al., 2007). Крупная микижа и двухлетки кижуча, которые в течение лета и осени держались на глубоких участках русла и в заводях, в начале зимы мигрируют на равнинные русла с перекатами. Молодь мальмы и симы далеко не мигрирует, в период оттепелей она отстаивается на оконечностях подрезанных побочном отмелей — на границе мелководий и глайдов, в устьях пойменных проток и в заводях на границе заберегов и открытой воды. Во время ледообразования большинство молоди укрывается позади заломов из древесного топлива, которые препятствуют продвижению льда (Bustard, Narver, 1975; Cunjak, 1996; Harper, Farag, 2004), а сеголетки мальмы — под камнями. Сеголетки кижуча покидают заводи и отмели основного русла и рукавов и скапливаются в пойменных ключах и лимнокренах на выходах грунтовых вод, которые четко фиксируются по местам открытой воды в промерзших и засыпанных снегом русловых ответвлениях. Летом в холодноводные ключи и лимнокрены (температура воды 5—7 °С) рыба заходит только в случае стрессово высоких температур воды (выше 18—20 °С) в главном русле (Snucins, Gunn, 1995), зимой здесь образуются одновидовые стаи пестряток кижуча численностью до нескольких сотен штук. Значение незамерзающих пойменных биотопов в зимовке молоди лососей в северной Канаде подтверждается наличием пропорциональной связи между выживаемостью кижуча, чавычи, гольца (*S. fontinalis*) и микижи и количеством ключей на длину малой реки (Bustard, 1986; Smith, Griffith, 1994; Cunjak, 1996). Колюшка всех возрастов зимой ведет себя пассивно, держась в глубоких пойменных протоках и заводях подо льдом. Последние промерзают почти до дна, однако для выживания мелкой рыбы в состоянии спячки достаточно пространства в 3—5 см между льдом и дном (Berg, 1994).

6.1.4. Равнинные русла с перекатами

На равнинных руслах повсеместно нерестятся кижуч позднего хода и кета раннего хода (нерест раннего кижуча и поздней кеты относительно редок), горбуша, а также 3-иглая, 9-иглая и амурская колюшки. Производители нерки используют редкие нерестилища выше устья р. Микочева. Гольцы (мальма и кунджа) нерестятся в среднем и верхнем течении небольших равнинных притоков, микижа (в т.ч. проходная форма) — в верхнем течении и устье р. Микочева. Хариус, по-видимому, нерестится в среднем течении равнинной зоны, но точное расположение его нерестилищ неизвестно. Круглый год в равнинных притоках вблизи нерестилищ гольцов держатся карликовые самцы мальмы. Карликовые самцы симы спускаются на равнинные русла на нагул в июле-августе перед нерестом.

За время сезонных исследований на равнинных руслах с перекатами пойманы личинки, мальки и пестрятки кижуча, симы, нерки, чавычи, мальмы, кунджи, микижи и хариуса; "рекруты" симы, мальмы, микижи и хариуса; а также разновозрастная молодь 3-иглой, 9-иглой и амурской колюшек. Скатывающаяся в море молодь была представлена мальками кеты и горбуши, а также смолтами кижуча и нерки (табл. 6.1).

Половодье (май-июнь). Климат с муссонной тенденцией определяет силу половодья в среднем и нижнем течении р. Начилова. Уровень воды поднимается на 2—3 м, река разливаются на сотни метров. Меняется характер и направленность течения: во многих местах главного русла течение почти отсутствует, в то время как на удалении 100—150 м от него вдоль склона

долины проходят мощные струи воды с водоворотами. В некоторых местах между надпойменными увалами появляются временные спрямляющие протоки. Аналогичная ситуация наблюдается и в притоках. Перезимовавшая оседлая молодь в первой декаде мая равномерно распределяется по акватории затопленного леса, нигде не образуя скоплений больше 1—2 экз./м². Крупные рыбы держатся на границе стоячей воды и наиболее сильных струй. Вышедшие из гнезд сеголетки кижуча стайками по несколько десятков особей отстаиваются на затопленных участках поймы. Здесь же задерживаются сеголетки, которых вынесло потоком из предгорного пояса. Кета и горбуша катятся по главному руслу и не выходят далеко на пойму даже днем: сеголетки этих видов в массе ловятся только на тальвеге реки.

Меженно-паводочный период (июль-октябрь). Летом на равнинных руслах относительно равномерно заселены все местообитания. С июля по сентябрь количество молоди в плесовых лощинах и на отмелях увеличивается за счет откочевавших из предгорий сеголеток кижуча и поднявшейся из устьевой зоны молоди чавычи. Вся нерка к сентябрю скатывается с равнинных русел в устье и р. Большая. В июле-августе из гнезд выходят сеголетки микижи и колюшек, которые занимают мелководья. Карликовые самцы симы, по-видимому, начинают миграцию к нерестилищам в начале августа.

В июле 2006 г. вниз по течению главной реки с ростом мощности потока плотность заселения перекаатов снижалась в 2 раза, в то время как на отмелях плотность оставалась практически неизменной (табл. 6.4). В сентябре, за счет появления сеголеток микижи на прибрежных отмелях нижнего течения, разница между плотностью заселения биотопов этого типа между станциями Н6 и Н7 составила 1,1 экз./м². Скопления крупной молоди и взрослых жилых лососей на обеих станциях наблюдались в затонинах за перекаатами. Здесь умеренные скорости течения сочетаются с особо обильным поступлением корма (в основном донных беспозвоночных), сносимого с перекаатов (Лупандин, Павлов, 1996; Erkinaro et al., 1995; Bradford, Higgins, 2001).

Средняя плотность молоди и взрослых жилых лососеобразных рыб в р. Начилова в период июльских исследований понижалась вниз по течению данной зоны с 0,80 (Н6) до 0,55 (Н7) экз./м², плотность колюшек повышалась с 0,05 до 0,70 экз./м². Средняя биомасса лососеобразных изменялась при этом от 9,30 (Н6) до 7,80 (Н7) г/м², колюшек — от 0,05 до 0,80 г/м². Средняя масса 1 экз. лососеобразных рыб в июле колебалась в равнинном русле р. Начилова от 11,6 (Н6) до 14,1 (Н7) г, средняя масса 1 экз. колюшек везде оставалась равной 1,2 г.

В р. Микочева плотность заселения перекаатов и прибрежных отмелей в июле 2006 г. снижалась вниз по течению в 2 раза (табл. 6.4). Средняя плотность молоди и жилых лососеобразных рыб составила 1,3 экз./м² на станции М1 и 0,5 экз./м² на станции М3; плотность колюшек — 0,1 экз./м² и 0,15 экз./м² соответственно. Средняя биомасса лососеобразных рыб изменялась при этом от 5,85 (М1) до 4,45 (М3) г/м², биомасса колюшек — от 0,1 до 0,2 г/м². Средняя масса 1 экз. лососеобразных рыб в июле колебалась в равнинном русле р. Микочева от 4,5 (М1) до 8,9 (М3) г, средняя масса 1 экз. колюшек — от 1,1 до 1,3 г.

Дополнительная оценка количества рыб в устье р. Микочева, проведенная в июле 2006 г., показала, что плотность заселения отмелей и плесовых лощин лососями и колюшками составляла 0,7 экз./м². На перекаате рыбы держались с плотностью 0,3 экз./м². Средняя плотность лососей на участке длиной 150 м — 0,65 экз./м², колюшек — 0,15 экз./м². Биомасса лососей — 7,90 г/м², колюшек — 0,20 г/м².

Устойчивая межень (ноябрь-апрель). В декабре 2006 г. в уловах встречалась молодь кижуча, чавычи, нерки, симы, мальмы, кунджи, микижи и хариуса, половозрелые жилые особи микижи, мальмы и хариуса, а также 3 вида колюшек всех возрастов. Замерзание реки в равнинном поясе продолжается до 2—3-х недель и сопровождается последовательным образованием заберегов, намерзанием донного льда и серией из нескольких шугоходов. Во время кратковременных оттепелей лед не разрушается. Стрежень и перекааты обычно не замерзают в течение всей зимы, однако в притоках они могут быть полностью засыпаны снегом.

В начале зимы большая часть двух- и трехлеток лососей скапливается на отмелях внешнего берега излучин под заберегами. Обособленные укрытия и заломы в меандрирующих руслах почти отсутствуют, пойменные биотопы промерзают, крупных камней на дне, под которыми могла бы укрыться рыба, нет. В результате, смертность рыб во время шугоходов на равнинных руслах выше, чем в зоне разветвлений; нередко показатель достигает 60 % (Cunjack, Randall, 1993). Такая же смертность показана для молоди лососей и колюшек, которые остаются зимовать в замерзающих пойменных местообитаниях равнинных рек (Bustard, 1986). Мелкая рыба, в особенности сеголетки микижи, гольцов и колюшек в начале зимы укрываются в зарослях рдестов и лютиков на стрежне. В нижнем течении р. Микочева в

начале декабря 2006 г. плотность мелкой микижи в донных "матах" составляла 8—10 экз./м²; плотность колюшек в донных зарослях на станции Н7 достигала 20—30 экз./м². Часть молоди держится в зарослях всю зиму, однако в результате обмерзания дна в этих убежищах погибает до 80 % рыб (Cunjack, Randall, 1993).

Таблица 6.4. Характеристика ассамблеи молоди и взрослых жилых рыб на равнинных руслах с перекатами в июле

Биотопы / Укрытия	Доминирующие возрастно-видовые группы	Средняя плотность заселения (среднее ± ошибка), экз./м ² дна			
		станция Н6	станция Н7	станция М1	станция М3
Плесовые лоцины	3-иглая колюшка всех возрастов, кижуч 1+	$0,90 \pm 0,20$ $0,05 \pm 0,00$	$0,80 \pm 0,30$ $1,00 \pm 0,35$	$1,35 \pm 0,20$ $0,15 \pm 0,05$	$0,50 \pm 0,15$ $0,10 \pm 0,05$
Прибрежные отмели	3-иглая колюшка всех возрастов, кижуч 0+, 1+				
Перекааты	микижа 1+, 2+, мальма 1+, 2+	$0,40 \pm 0,10$ $0,05 \pm 0,00$	$0,05 \pm 0,00$ $0,05 \pm 0,05$	$1,20 \pm 0,15$ $0,10 \pm 0,05$	$0,50 \pm 0,20$ $0,15 \pm 0,10$
Затонины	микижа 2+, 9-иглая колюшка всех возрастов	$1,10 \pm 0,25$ $0,00$	$0,40 \pm 0,15$ $0,70 \pm 0,20$	$1,35 \pm 0,30$ $0,10 \pm 0,05$	$0,55 \pm 0,20$ $0,15 \pm 0,10$
Омуты / Отстойные эрозионные ямы	микижа 2+, кунджа 2+, 3+, кижуч 1+	$0,80 \pm 0,20$ $0,05 \pm 0,05$	$0,45 \pm 0,10$ $0,45 \pm 0,15$	н/о	$0,40$ $0,15$
Заводы	кижуч 0+, 3-иглая и 9- иглая колюшки всех возрастов	$0,90$ $0,10$	$1,30$ $0,70$	-	-
Древесные заломы	мальма 1+	$2,20$ $0,05$	н/о	-	-
Заросли водных растений	3-иглая колюшка всех возрастов, мальма 1+	н/о	$0,30 \pm 0,10$ $0,45 \pm 0,20$	$1,40 \pm 0,55$ $0,10 \pm 0,05$	$0,50 \pm 0,25$ $0,15 \pm 0,10$
Устья склоновых водотоков	кижуч 0+, 1+, кунджа 1+	$0,10 \pm 0,05$ $0,00$	-	$1,15 \pm 0,10$ $0,10 \pm 0,05$	-

Примечание: над чертой — показатели для лососеобразных рыб, под чертой — для колюшек;
н/о — плотность не определялась

После ледостава молодь лососей распределяется по руслу равномерно — плотность заселения плесов и перекаатов выравнивается. Молодь кижуча, чавычи, нерки, кунджи, микижи и хариуса держится прямо подо льдом, постоянно подрабатывая плавниками. Двух- и трехлетки мальмы и симы используют в качестве укрытий каверны в "скульптурированном" донном льде. Большую часть времени эти рыбы неподвижны и удерживаются на субстрате грудными плавниками и нижней лопастью хвостового плавника. Оставшиеся в русле крупные особи колюшек ложатся на дно под берегами и впадают в спячку.

Местом массовой зимовки крупной микижи, мальмы, кунджи и хариуса являются омуты в излуцинах. В бассейне р. Начилова над глубокими участками равнинного русла образуется лед толщиной до 0,5 м, в то время как плесовые лоцины обычно остаются открытыми. Во время декабрьских исследований крупные рыбы держались подо льдом на свале глубин от плесовых лоцин к омутам.

Мелководные равнинные притоки к январю промерзают до дна. Молодь лососевых, которая летом и осенью нагуливалась в них, зимой уходит из притоков в главную реку и скапливается в устьевых ямах.

6.1.5. Равнинные русла без перекаатов

На "болотном" русле отмечен повсеместный нерест 3-иглой и амурской колюшек, в то время как 9-иглая колюшка использует для нереста лишь редкие мелководные участки "болотных" ручьев. Лососеобразные рыбы в "торфяном канале" р. Микочева не нерестятся, однако производители кижуча, кунджи, мальмы и микижи мигрируют через него на нерестилища, расположенные в верховьях реки в зоне равнинных русел с перекаатами. Летом-осенью из верховьев на нагул спускаются карликовые самцы мальмы, из нижнего течения поднимаются "рекруты" микижи и крупный хариус.

Молодь рыб в сезонных уловах представлена личинками, мальками и пестрятками кижуча, микижи, мальмы, кунджи (единично) и хариуса, а также личинками и мальками 3-х видов колюшек (табл. 6.1). Смолтов лососей на равнинных руслах без перекатов не поймано.

Половодье (май-июнь). Участок вскрывается ото льда на 1,5—2 недели позже, чем устье р. Микочева. Подъем уровня воды на 0,5—1 м в "торфяном канале" не приводит к существенному изменению условий обитания, скорость течения увеличивается незначительно. 10—11 мая 2007 г. крупная рыба держалась на ямах под остатками поверхностного льда, колюшки были равномерно распределены по водотоку. На стрежне в массе ловились покатники кеты и кижуча, расселяющиеся с нерестилиц в верховьях притока. В ловушки-вентери в небольших количествах также попадались перезимовавшие пестрятки кижуча, симы, мальмы, кунджи и микижи.

Меженно-паводочный период (июль-октябрь). Обловы "торфяного канала" сетями, неводом и спиннингами, проведенные в 2005 и 2006 гг., показали, что подавляющее большинство молоди и крупных жилых лососей в июле и сентябре держится вдоль берегов в тени высокой прибрежной травы или в ямах под нависающими над водой деревьями; скоплений нигде не отмечается. На открытые участки русла выходят лишь единичные крупные половозрелые лососи и хариус (табл. 6.5).

Таблица 6.5. Характеристика ассамблеи молоди и взрослых жилых рыб на равнинных руслах без перекатов в июле

Биотопы	Доминирующие возрастно-видовые группы	Средняя плотность заселения (среднее ± ошибка), экз./м ² дна
		станция М2
Плесовые лощины	кижуч 0+, 1+, мальма 1+, 2+, 3-иглая и амурская колюшки всех возрастов	$0,15 \pm 0,10$ $0,10 \pm 0,05$
Омуты	хариус 3+ - 5+, кижуч 1+, 3-иглая и амурская колюшки всех возрастов	$0,15 \pm 0,05$ $0,10 \pm 0,05$
Устья склоновых водотоков	кижуч 0+, 1+, 9-иглая колюшка всех возрастов	$0,15 \pm 0,05$ $0,10 \pm 0,05$

Примечание: над чертой — показатели для лососеобразных рыб, под чертой — для колюшек

Средняя июльская плотность обитания рыб в зоне "болотного" русла в 2006 г. составила 0,25 экз./м² (0,15 экз./м² — лососеобразные рыбы, 0,1 экз./м² — колюшки). В сентябре плотность незначительно увеличилась за счет поднявшейся из низовий р. Микочева кунджи и вышедшей из бугров микижи. Относительно высокая июльская биомасса лососеобразных рыб, равная 16,5 г/м², достигалась при этом за счет крупных размеров обитателей. Средняя июльская масса 1 экз. лососей в уловах составляла 110 г.

Устойчивая межень (ноябрь-апрель). К началу декабря "торфяной канал" р. Микочева полностью закрывается льдом и снегом. В течение зимы большая часть русла промерзает почти до дна, течение останавливается. Первые проталины появляются лишь в апреле.

Недостаток пространства между льдом и дном заставляет большую часть молоди лососей мигрировать с "болотного" русла вниз по течению, крупные жилые рыбы скапливаются в глубоких ямах (до 2,5 м). В середине декабря в зоне остаются половозрелые хариусы, крупная молодь микижи и мальмы, двухлетки кижуча, а также колюшки. Взрослых лососей и хариуса, которые сохраняют пищевую активность в течение всей зимы, местные жители издавна ловят из-под льда на ямах "торфяного канала". Колюшки зимой распределены по "болотному" участку равномерно.

Известно, что во время сильных оттепелей ямы на участке реки со стоячей водой может забить колотым льдом и шугой (Cunjak, Caussie, 1994). В этом случае крупные лососи способны мигрировать в поисках подходящих мест обитания подо льдом на десятки километров (West et al., 1992; Huusko et al., 2007).

6.1.6. Устьевой участок

Через устье на нерест в р. Начилова и притоки поднимается 8 видов рыб. В самом устье отмечен массовый нерест всех видов колюшек, а также разрозненный нерест кижуча позднего хода и горбуши. Производители чавычи заходят в устье р. Начилова во время нерестовой миграции по р. Большая.

Рыбное население устьевой зоны отличается особым видовым богатством, в течение года здесь ловится молодь кижуча, чавычи, нерки, симы, мальмы, кунджи, микижи и хариуса;

"рекруты" мальмы, микижи и хариуса; а также 3 вида колюшек всех возрастов. В летние месяцы из мигрирующих в море рыб отмечены мальки кеты и горбуши, смолты кижуча, нерки, чавычи, мальмы и кунджи, а также созревающие "тысячники" голецов (табл. 6.1). В течение всего года основу рыбного населения образуют колюшки.

Половодье (май-июнь). Условия обитания рыб в русле во время подъема уровня воды изменяются относительно меженных несущественно, увеличивается лишь число пойменных протоков и ключей за счет затопления старичных понижений р. Большая. Особенность протекания половодья в устьевой зоне заключается в его увеличенной продолжительности вследствие подпора от главной реки. В мае молодь лососей и колюшки распределяются по реке и пойменным местообитаниям равномерно. На стрежне рыбы укрываются в зарослях водных растений. Оцененная плотность молоди лососей в русловых биотопах составила около 0,4 экз./м², плотность колюшек оказалась значительно выше — 2,0 экз./м². Вышедшие из гнезд сеголетки кижуча и горбуши держатся смешанными стайками в придонных слоях воды на отмелях и в заводях.

Только в мае в уловах встречаются смолты нерки, чавычи, а также "тысячники" мальмы и кунджи. Доля смолтов кижуча выше по сравнению с летом на порядок (табл. 6.1).

Меженно-паводочный период (июль-октябрь). В течение лета структура рыбного населения меняется несущественно. В июле на участке еще остаются мальки кеты, в сентябре в уловах возрастает доля молоди чавычи, которая поднимается из р. Большая, а также появляются сеголетки микижи (табл. 6.1).

Наибольшие скопления лососеобразных рыб и колюшек (последние сильно преобладают по численности) отмечаются в плесовых лощинах и затонинах за перекатами. В периферических заводях и пойменных протоках рыб меньше (табл. 6.6). Исключение во время исследований составила крупная левобережная старица (обсохшая в устье протока), где по результатам "мечения - повторной поимки" было учтено 0,65 экз./м² молоди лососей и 1,15 экз./м² колюшек.

Таблица 6.6. Характеристика ассамблеи молоди и взрослых жилых рыб на устьевом участке в июле

Биотопы	Доминирующие возрастно-видовые группы	Средняя плотность заселения (среднее ± ошибка), экз./м ² дна
		станция Н8
Плесовые лощины	9-иглая и 3-иглая колюшки всех возрастов, кижуч 0+, 1+	0,60±0,20
		2,60±0,45
Прибрежные отмели	3-иглая и амурская колюшки всех возрастов, кижуч 0+, 1+	0,40±0,15
		1,50±0,35
Перекаты	микижа 1+, 2+, мальма 1+, 2+	0,40±0,10
		н/о
Затонины	9-иглая и 3-иглая колюшки всех возрастов, кижуч 0+, 1+	0,50±0,15
		2,20±0,50
Омуты	3-иглая и амурская колюшки всех возрастов, кунджа 2+, 3+, кижуч 1+	0,40±0,20
		1,60±0,65
Заводи	3-иглая и амурская колюшки всех возрастов, кижуч 0+	0,50
		1,60
Пойменные протоки	3-иглая и амурская колюшки всех возрастов, кижуч 0+	0,50±0,15
		1,60±0,50

Примечание: над чертой — показатели для лососеобразных рыб, под чертой — для колюшек; н/о — плотность не определялась

Средняя июльская плотность обитания рыб в устьевой зоне р. Начилова в 2006 г. составила 0,5 экз./м² для лососеобразных рыб и 2,1 экз./м² для колюшек. Средняя биомасса лососеобразных — 3,3 г/м², колюшек — 2,5 г/м². Средняя масса 1 экз. лососеобразных рыб — 6,6 г, колюшек — 1,2 г.

Устойчивая межень (ноябрь-апрель). В декабре 2006 г. в уловах встречалась молодь кижуча, чавычи, нерки, мальмы, кунджи, микижи и хариуса, взрослые особи мальмы, микижи и хариуса, а также 3 вида колюшек всех возрастов. По сравнению с осенью в уловах возросла доля сеголеток и двухлеток нерки и чавычи, которые поднялись в устье из р. Большая. Молодь симы и четырехлетки кунджи в конце осени, напротив, окончательно покинули зону. Доля колюшек изменилась несущественно (табл. 6.1).

Процесс льдообразования в устьевой зоне сходен с таковым выше по течению (разрастание заберегов, образование донного льда, серия шугоходов). В отличие от вышележащей зоны, в реку впадают незамерзающие ключи и пойменные протоки от р. Большая с выходами грунтовых вод. После ледостава в основном русле молодь чавычи, голец и микижи, а также колюшки распределяются по плесовым лощинам и перекатам равномерно. Крупные рыбы укрываются в омутах на поворотах русла. Молодь кижуча и нерки в массе скапливается в незамерзающих ключах.

6.2. Зональные изменения состава населения и численности рыб в бассейне р. Начилова

Продольная смена сезонных ассамблей со специфическим составом нерестящихся и нагуливающих рыб была неоднократно показана на примере малых лососевых водотоков Приморья (Богатов, 1994; Семенченко, 2001), Сахалина (Гриценко, 2002; Живоглядов, 2004), Курильских островов (Сидоров, 2005), Японии (Nakano, Furukawa, 1990; Goto, Nakano, 1993) и Северной Америки (Swales, 1987; Friesen, Ward, 1996). Камчатка является центром видового разнообразия лососевых рыб и здесь существует значительное число речных систем, где одновременно обитает 9—10 видов этой группы, чего не отмечается в других регионах Северной Пацифики. Очевидно, что в процессе совместного освоения речных бассейнов у лососевых вырабатывались приспособления, способствующие снижению межвидовой конкуренции и расхождению каждого вида по отдельным пространственным, нерестовым, пищевым и прочим нишам. В результате, экосистемы камчатских рек способны устойчиво поддерживать существование популяций разных видов лососеобразных рыб.

В бассейне р. Начилова в течение всего года переход из одной речной зоны с характерным диапазоном условий в другую сопровождается появлением новых видов рыб в уловах, либо скачкообразным изменением во встречаемости уже имеющихся видов (табл. 6.1). Только 2 вида рыб (кижуч и мальма) обитают практически повсеместно и являются массовыми, при этом доля кижуча вниз по течению растёт, резко повышаясь в нижнем течении перед выходом в устьевую зону, а доля мальмы, наоборот, сокращается. Микижа наиболее многочисленна вблизи нерестового притока (р. Микочева) в зоне равнинных русел с перекатами. Численность симы заметно сокращается при переходе из предгорий на равнину. Кунджа, хариус, 3-иглая и амурская колюшки обитают только в зонах с равнинными руслами. Молодь нерки встречается по всему бассейну эпизодически.

В летне-осенний период, когда на фоне относительно устойчивых абиотических условий обостряется пространственно-пищевая конкуренция между разными размерно-видовыми группами рыб (Леванидов, 1981; The ecology..., 1986), в пределах каждой из выделенных зон формируются сообщества со специфической структурой доминирования (табл. 6.7).

Распределение рыб по биотопам и укрытиям также характеризуется зональными различиями. На порожисто-водопадных руслах рыбы способны удерживаться лишь в эрозионных ямах. На горных руслах без перекатов в июле и сентябре мальки лососей используют глайды как транзитную область между отмелями и убежищами с пониженной мощностью потока. Пестрятки выходят на стрежень, где укрываются за выступающими камнями. На разветвленных горных руслах с перекатами не заселены лишь открытые мелководные гребни перекатов, но большая часть рыб держится в заломах и ямах-затонинах, либо выходит в пойменные протоки. Водотоки с равнинными руслами характеризуются относительно равномерным распределением рыб по акватории. В нижнем течении рр. Начилова и Микочева, отличающихся выровненным рельефом дна, молодь отсутствует только на мелководных гребнях перекатов. Убежища не играют ключевой роли при концентрации молоди, основные скопления которой отмечаются на отмелях в тени нависающих крон деревьев и в затонинах за перекатами. В устьевой зоне молодь и взрослые жилые рыбы концентрируются на стрелке плесовых лощин и в омутах.

Средняя плотность заселения реки от истоков к устью в июле 2006 г. изменялась в 12 раз, биомасса — в 90 раз. Максимум плотности лососей (1,1—1,3 экз./м²) наблюдался в зоне горных русел с перекатами, что связано с особо высоким разнообразием мест обитания и нереста в русле и на пойме, а также в верхнем течении равнинного притока, что связано с изоляцией крайне благоприятного для нагула локального участка равнинного русла отрезком "торфяного канала". Вдоль равнинного русла главной реки средние значения плотности лососеобразных рыб плавно снижались с 0,8 до 0,5 экз./м². Колюшек в нижнем течении реки было

Таблица 6.7. Средняя доля молодежи и взрослых жилых рыб разных видов в июльских уловах станций полевых работ бассейна р. Начилова (%)

Зона	Станция (годы обловов)	Группы видов				
		доминантные 1	субдоминантные 2	второстепенные 3	редкие 4	случайные (менее 1 %) 5
A	H1 (2005—2006)	мальма (100)	-	-	-	-
B	H2 (2005—2006)	мальма (78)	-	сима (17) кижуч (5)	-	-
	H3 (2003—2006)	мальма (76)	-	кижуч (14) сима (8)	-	-
C	H4 (2001—2007)	кижуч (51) мальма (44)	-	сима (3)	нерка (1)	микижа 9-игл.кол.
	H5 (2005—2006)	кижуч (50) мальма (45)	-	сима (2)	нерка (1) микижа (1) 9-игл.кол. (1)	-
	П1 (2005—2006)	мальма (50) кижуч (47)	-	сима (2)	нерка (1)	-
	П2 (2005—2006)	кижуч (52) мальма (42)	-	сима (5)	микижа (1)	9-игл. коль.
D	H6 (2001—2006)	кижуч (46)	мальма (24)	сима (7) 3-игл. кол. (7) 9-игл.кол. (6) амурская кол.(4) кунджа (3)	микижа (2) хариус (1)	нерка
	H7 (2001—2006)	кижуч (30)	3-игл.кол.(20) микижа (12) 9-игл.кол.(12)	мальма (9) кунджа (8) амурская кол.(7)	сима (1) хариус (1)	нерка
	M1 (2005—2006)	кижуч (60)	-	мальма (10) 9-игл.кол.(8) кунджа (7) микижа (6) 3-игл.кол.(4) амурская кол.(3)	сима (1) хариус (1)	-

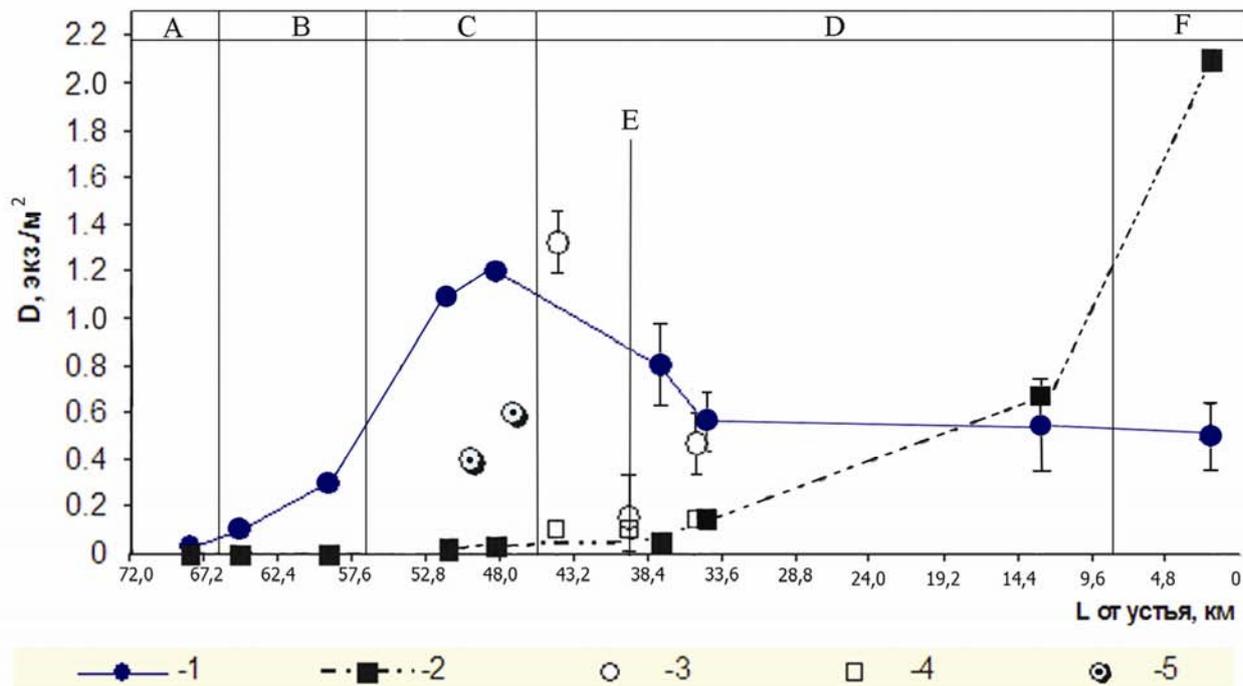
продолжение табл. 6.7

Зона	Станция (годы обловов)	Группы видов				
		1	2	3	4	5
D	M3 (2001—2007)	кижуч (39)	микижа (17) 3-игл.кол.(15)	мальма (10) 9-игл.кол.(6) амурская кол.(5) хариус (4)	сима (2) кунджа (2)	нерка
E	M2 (2003—2006)	кижуч (28) хариус (28)		мальма (16) 3-игл.кол.(9) амурская кол.(9) микижа (7)	9-иглая кол.(3)	-
F	H8 (2004—2006)	9-игл.кол.(45)	3-игл.кол.(21) кижуч (19)	амурская кол.(7) чавыча (2)	мальма (1) кунджа (1) микижа (1) хариус (1)	сима нерка кета

Примечание: обозначения зон как в табл. 4.5

не меньше лососей (плотности до 0,7 экз./м²), однако их биомасса в связи с мелкими размерами не превышала 5 % от общей. Относительно высокая биомасса лососеобразных рыб (8—9 г/м²) в равнинном поясе поддерживалась за счет высокой средней массы обитателей (14,1—110 г против 8—10 г в предгорьях). В устьевой зоне с замедленным течением и однородными условиями отмечена максимальная плотность колюшек — 2,2 экз./м² (рис. 6.1).

А



Б

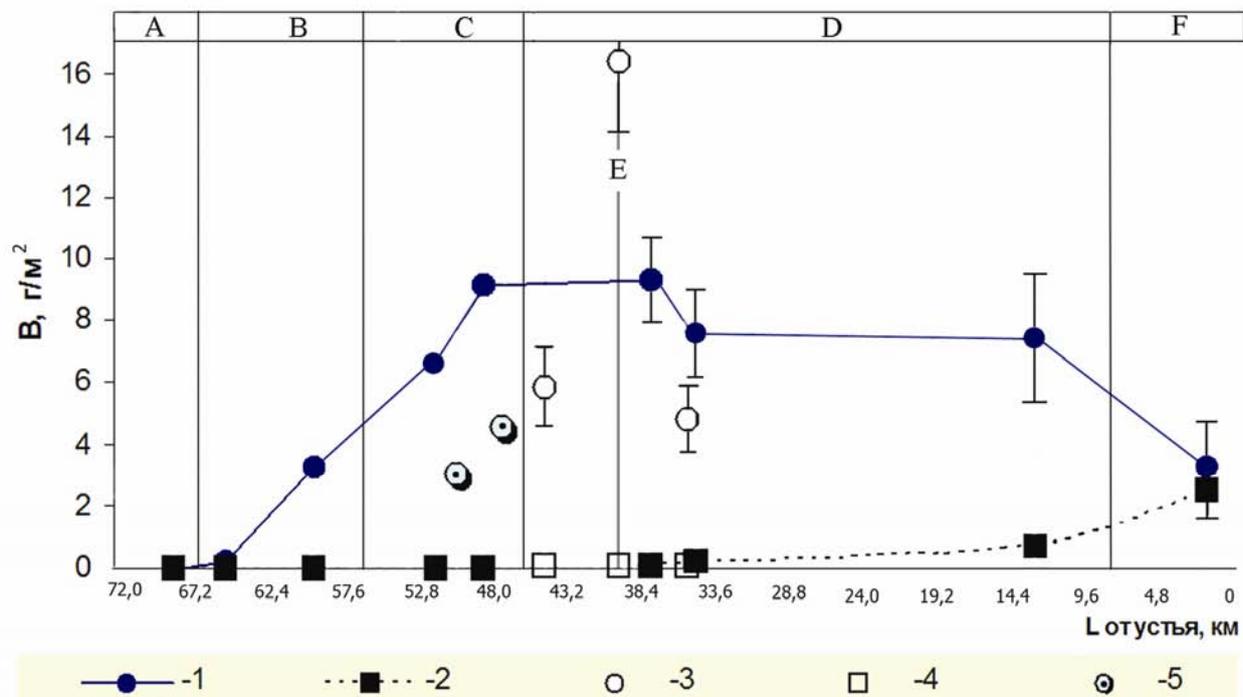


Рис. 6.1. Изменение средней июльской плотности обитания, экз./м² (А) и биомассы, г/м² (Б) молоди и взрослых жилых рыб вниз по течению бассейна р. Начилова.

Показатели для: 1 — лососеобразных рыб в русле р. Начилова, 2 — колюшек в русле р. Начилова, 3 — лососеобразных рыб в русле р. Микочева, 4 — колюшек в русле р. Микочева, 5 — лососевых рыб в русле руч. Предгорный.

Обозначения зон как в табл. 4.5.

Шестая станция в главном русле р. Начилова — устье р. Микочева.

Методом кластеризации доли ($\ln(\% + 1)$) видов в июльских уловах станций полевых работ (табл. 6.7) в пределах бассейна выделяется 6 ассамблей рыб (рис. 6.2), каждая из которых территориально приурочена к зоне бассейна со специфическим типом и морфологией русел. Обособление ассамблей происходит на первых 4-х этапах ветвления дендрограммы, уровень различий между ними составляет более 30 эвклидовых единиц. В наибольшей степени от прочих в пространстве метрики Эвклида удалены ассамблеи молоди и взрослых жилых рыб из истоков (станция Н1) и верхнего течения главной реки (Н2—Н3), ближе всего друг к другу ассамблеи водотоков равнинных русел с перекатами (Н6—Н7—М1—М3) и без перекатов (М2). Ветвление субкластеров, отражающее различия между населением станций в пределах одной зоны, происходит после разделения населения на отдельные ассамблеи.

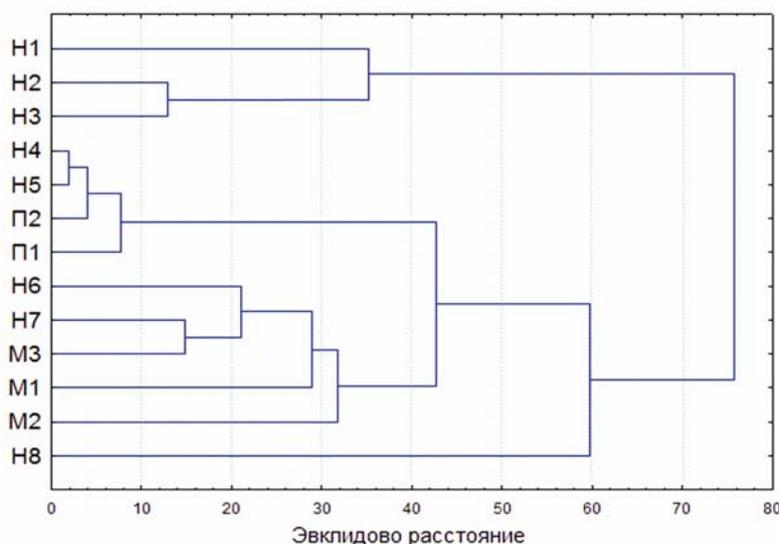


Рис. 6.2. Дендрограмма структуры рыбного населения бассейна по встречаемости видов в уловах станций полевых работ.

Различия в структуре июльских ассамблей увеличиваются пропорционально длине водного пути между ними. Значение коэффициента Шорыгина при сравнении населения молоди и жилых рыб из соседних зон всегда ниже 1, в то время как между удаленными зонами — больше 1 (табл. 6.8).

Таблица 6.8. Средние значения индекса ценотического различия Шорыгина между ассамблеями, принадлежащими разным зонам

Зоны / ассамблеи	A	B	C	D	E	F
A	0	0,45	1,11	1,74	1,68	1,98
B	-	0	0,86	1,49	1,48	1,77
C	-	-	0	0,77	1,06	1,55
D	-	-	-	0	0,57	1,06
E	-	-	-	-	0	1,14
F	-	-	-	-	-	0

Примечание: обозначения зон как в табл. 4.5

Наибольшая сбалансированность (выравненность) структуры населения в июле характерна для ассамблеи "болотного" участка, индекс доминирования здесь составляет 0,21, нормированный индекс Шеннона равен 0,89. Доминирование незначительного числа видов в ассамблее равнинных русел с перекатами выражено более отчетливо — средние значения индексов составляют 0,28 и 0,72 соответственно. Несмотря на значительное разнообразие рыб в уловах устьевой зоны, из-за сильного преобладания всего трех видов индекс выравнивания здесь ниже, чем на равнинных руслах, и составляет 0,60. Ассамблее устьевой зоны также свойственна наибольшая энтропия (0,99). В предгорьях доминирование отчетливее проявляется в ассамблее русел без перекатов — средний индекс равен 0,62, тогда как для населения разветвленных русел с перекатами показатель составляет 0,45. Вместе с этим для ассамблеи неразветвленных русел также характерно более высокое значение нормированного индекса

выравненности видового состава Шеннона — 0,59 против 0,51, что связано с несбалансированностью ассамблеи разветвленных горных русел — энтропия ассамблеи выше, чем на неразветвленных руслах в 2 раза. Ассамблея порожиисто-водопадных истоков не сбалансирована (табл.6.9).

Таблица 6.9. Средние значения индексов доминирования (D), Шеннона (H) и его нормированной величины (E_H), а также энтропийной оценки уровня сбалансированности (Q) для рыбного населения станций полевых работ в июле

Индекс	Зоны и станции в их пределах										
	A		B		C		D			E	F
	H1	H2	H3	H4	H5	H6	H7	M1	M3	M2	H8
D	1,000	0,636	0,604	0,455	0,453	0,310	0,179	0,387	0,222	0,205	0,288
H	0	0,645	0,648	0,900	0,922	1,540	1,907	1,420	1,807	1,729	1,490
E_H	0	0,587	0,590	0,502	0,515	0,689	0,828	0,646	0,785	0,889	0,599
Q	0	0,454	0,451	0,892	0,870	0,763	0,396	0,777	0,496	0,217	0,995

Примечание: обозначения зон как в табл. 4.5

С наступлением зимы характер распределения молоди и взрослых рыб по речным зонам меняется несущественно. Большая часть рыб остается зимовать на участках летне-осеннего нагула. Анализируя закономерности выбора зимних местообитаний в бассейне р. Начилова, можно заключить, что разнообразие стратегий зимовки рыб сводится к 4-м основным типам (табл. 6.10).

Таблица 6.10. Разнообразие стратегий поведения во время зимовки у молоди и взрослых жилых рыб в бассейне р. Начилова

Стратегия зимовки	Тактика поведения	Примеры возрастно-видовых групп
Эмиграция	протяженная миграция к зимовальным ямам вверх или вниз по течению	крупная микижа и двухлетки кижуча в верхнем течении предгорной реки, крупный хариус и микижи на участке болотного русла
Активная зимовка без протяженной миграции	избирание русловых местообитаний, активный поиск участков замедленного течения, сохранение пищевой активности, отрицательный фототаксис	разновозрастная молодь большинства видов лососеобразных рыб
Пассивная зимовка на участке летне-осеннего нагула	избирание придаточных водоемов со стабильными условиями (обычно в местах выхода грунтовых вод), минимальная пищевая активность, положительный фототаксис	сеголетки и годовики кижуча, 9-иглая колюшка на участке разветвленных горных русел
Спячка	избирание придаточных водоемов, сохранение базового уровня метаболизма, нейтральное отношение к свету	крупная 3-иглая, 9-иглая и амурская колюшка

6.3. Межгодовые изменения состава населения и численности рыб в бассейне р. Начилова

Число видов и возрастной состав июльских ассамблей молоди и взрослых жилых рыб остаются стабильным, однако соотношение видов и плотность обитания рыб в каждой из зон характеризуются выраженными годовыми колебаниями. Зональные различия рыбного населения при этом всегда выше межгодовых.

6.3.1. Зоны горных русел

В течение всего периода наблюдений в июле 2003—2006 г. рыбное население на горных руслах без перекатов (станция H3) было образовано молодью и жилыми формами мальмы, симы и кижуча. В 2004 г. доля мальмы в уловах составляла 75 %, в 2004 г. — 70 %, в 2005 г. —

снова 75 %, а в 2006 г. — 85 %. Доля молоди кижуча и симы изменялась от года к году на 3—6 %. Средняя плотность заселения станции Н3 менялась от года к году на 0,05 экз./м².

В середине июля 2001 г. (Шульгина, 2003) и 2003—2007 гг. (собственные данные) рыбное население на разветвленных горных руслах с перекатами в районе станции Н4 было образовано молодью кижуча и нерки, а также молодью и взрослыми жилыми формами симы, мальмы и микижи. В пойменных биотопах изредка попадалась 9-иглая колюшка. На протяжении 2001—2005 гг. доминантом ассамблеи была мальма, ее доля изменялась в пределах 53—57 %. Субдоминантным видом с долей 37—44 % оставался кижуч. В 2006 г. доля мальмы в уловах упала в 3 раза, а кижуча — выросла почти в 2 раза, в июле 2007 г. кижуча было в 2,5 раза больше мальмы. Таким образом, за период наблюдений в зоне разветвленных русел произошла смена доминантных видов рыб. Сима образовывала наибольшую долю в уловах в первые годы исследований (встречаемость до 6 %), в последние 3 года доля вида снизилась в 3 раза. Нерка, микижа и колюшка в уловах на разветвленных руслах были редки (суммарная доля не более 2 %), в отдельные годы они полностью выпадали из уловов, но затем появлялись вновь (табл. 6.11).

Для июльской ассамблеи горных водотоков с перекатами были характерны большие колебания плотности и биомассы рыб по сравнению с вышерасположенной зоной. Наименьшая плотность лососей на станции Н4 была отмечена в 2003 г. — 0,55 экз./м². В июле 2004 г. была зафиксирована максимальная плотность, равная 1,35 экз./м². В 2005 г. плотность заселения снизилась на 0,6 экз./м², в 2006 г. показатель снова повысился на 0,35 экз./м² и далее в 2007 г. он почти не менялся. Биомасса рыб изменилась с 2003 г. до 2004 г. с 3,6 г/м² до 8,9 г/м² (рис. 6.3).

6.3.2. Зоны равнинных русел

Исследования, проводившиеся в середине июля на станции М3 в 2001 г. (Шульгина, 2003) и 2003—2007 гг., показали, что летней ассамблее равнинной реки также свойственны колебания соотношения видов и плотности заселения.

Летом в нижнем течении притока обитают 10 видов рыб: молодь кижуча, нерки, симы и мальмы; молодь и взрослые жилые особи микижи, кунджи и хариуса; 3-иглая, 9-иглая и амурская колюшки. В течение всех лет наблюдений в уловах доминировали пестрятки кижуча (средняя доля от общего количества рыб около 40 %), особенно больших значений численность вида достигла в последние годы. Субдоминантами ассамблеи на протяжении большинства лет оставались мальма и микижа. Доля этих видов также не оставалась постоянной — в смежные годы она изменялась в 4 раза. При этом к 2007 г. доля мальмы превысила первоначальную (на момент 2001 г.), а микижи — сократилась более чем в 2 раза. В течение периода наблюдений доля хариуса в уловах снизилась в 4 раза, кунджи — в 6 раз. Сима постоянно оставалась второстепенным видом ассамблеи, ее средняя встречаемость не превышала 2 %. Лишь в 2005 г. доля молоди симы в уловах была относительно высока. Молодь нерки в р. Микочева встречалась редко (средняя доля в уловах менее 2 %), в отдельные годы нерка полностью выпадала из уловов, но потом появлялась вновь (табл. 6.11).

Для равнинных рек Камчатки характерны широкоамплитудные межгодовые колебания численности колюшек — в некоторых водотоках доля этих короткоциклового вида (нерест начинается с возраста 1+ — 2+) от года к году может изменяться более чем в 10 раз (Савваитова и др., 1992; Пичугин и др., 2006). В р. Микочева в смежные годы суммарная доля трех видов колюшек изменялась в 1,3—2,5 раза. Так, в июле 2001 г. доля колюшек составила 19 %, в 2003 г. — 48 %, в 2004 г. — снова 19 %, в 2005 и 2006 гг. — около 25 %, а в 2007 г. — только 13 %. Примечательно, что большую часть времени 3-иглые и 9-иглые колюшки по доле в уловах были примерно равны. Исключение составляет июль 2005 г., когда 9-иглых колюшек в уловах встретилось в 3 раза меньше, чем 3-иглых (табл. 6.11).

Амплитуда межгодовых изменений плотности заселения станции М3 за период исследований составила 0,85 экз./м² дна. Суммарная плотность лососеобразных рыб и колюшек падала с 2003 г. до 2005 г. (с 1,1 до 0,25 экз./м²), в 2006 г. плотность рыб снова выросла до 0,6, а в 2007 — до 0,65 экз./м². Плотность отдельно взятых колюшек изменялась сильнее: от 0,3 экз./м² в 2003 г. до 0,05 экз./м² в 2004 г. Ошибка измерений во все года не превысила 30 % (оценка плотности в 2003 г.), в среднем оставаясь равной 25 %. Биомасса рыб изменялась в пределах 2,7 г/м² (2005 г.) — 9,4 г/м² (2004 г.). Относительно небольшой рост биомассы на фоне быстрого роста плотности в 2006—2007 гг. связан с повышением в уловах доли сравнительно мелкой молоди кижуча (рис. 6.3).

Относительную устойчивость летней ассамблеи рыб из нижнего течения р. Микочева также подтверждают результаты эксперимента по мечению и повторной поимке двухлеток кижуча, микижи и мальмы, проведенные на станции МЗ. Через двое суток после выпуска 20 экз. молоди каждого вида с ампутированными жировыми плавниками в июле 2005 г. было повторно выловлено 40 % кижуча, 25 % микижи и 10 % мальмы; через трое суток возврат увеличился до 50, 75 и 20 %; через четверо суток — до 80, 90 и 30 % соответственно. Иными словами, за трое суток были выловлены почти все меченые особи кижуча и микижи и одна треть мальмы. Учитывая, что на эти результаты могло повлиять аномальное поведение экспериментальных рыб, испытывающий стресс после поимки и ампутации жирового плавника, обловы были повторены через 1 год. На этой же станции во время эксперимента с огораживанием русла были выловлены 1 микижа и 3 мальмы без жировых плавников. Таким образом, не менее 20 % неполовозрелой мальмы в течение года оставалось в пределах участка длиной несколько сотен метров. Территориальность микижи была выражена еще сильнее — поймана 1 из 2-х оставшихся меченых рыб. Стоит отметить, что высокая территориальность молоди микижи также показана для рек Северной Америки, где меченые пестрятки радужной форели и лосося Кларка были обнаружены на удалении не более нескольких сотен метров от места первоначальной поимки через 10 месяцев после начала эксперимента (Heggens et al., 1991; Muhlfeld et al., 2001). Отсутствие возврата меток кижуча на 2-й год лова объясняется тем, что подавляющее большинство особей этого вида скатываются весной 3-го года жизни.

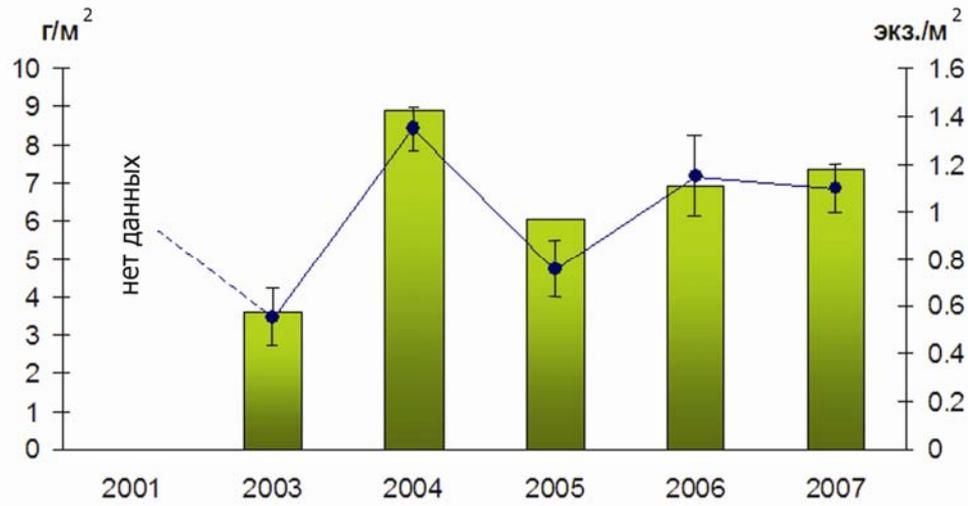
Таблица 6.11. Доля молоди и взрослых жилых рыб в июльских уловах среднего течения р. Начилова (станция Н4) и нижнего течения р. Микочева (станция МЗ) по годам (%)

Станция	Год	Вид									
		кижуч	сима	нерка	мальма	кунджа	микижа	хариус	9-иглая колюшка	амурская колюшка	3-иглая колюшка
Н4	2001	38	6	0	55	-	1	-	0	-	-
	2003	41	3	1	55	-	0	-	0	-	-
	2004	37	5	1	57	-	0	-	0	-	-
	2005	44	2	0	53	-	1	-	< 1	-	-
	2006	79	1	1	17	-	1	-	< 1	-	-
	2007	70	2	0	27	-	1	-	0	-	-
МЗ	2001	26	2	0	8	6	26	13	9	10	
	2003	21	1	1	5	1	19	4	21	27	
	2004	37	1	0	20	1	20	2	9	10	
	2005	32	4	0	14	1	20	4	4	2	19
	2006	59	2	1	5	1	5	1	7	5	14
	2007	60	1	0	11	1	11	3	4	2	7

Принимая во внимание некоторую условность оценки устойчивости группировок, связанную со сжатыми сроками лова (по 3 дня каждый год), тем не менее, можно утверждать, что высокий возврат меток у микижи и кижуча указывает на низкую миграционную активность наиболее многочисленных видов лососей из состава выделенных ассамблей в период исследований.

Колебания численности молоди лососей обусловлены комплексом факторов: многократными колебаниями численности поднимающихся на нерест родительских поколений, широкими пределами варьирования условий нереста производителей и нагула молоди, постоянной скоростью миграций рыб между участками реки, интенсивностью любительского зимнего вылова и т.п. При этом динамика структуры рыбного населения в каждой из зон обладает собственной направленностью. Колебания численности и соотношения видов в разных зонах происходят асинхронно, что не позволяет экстраполировать учетные ихтиологические данные, полученные на одной станции, на весь бассейн.

А



Б

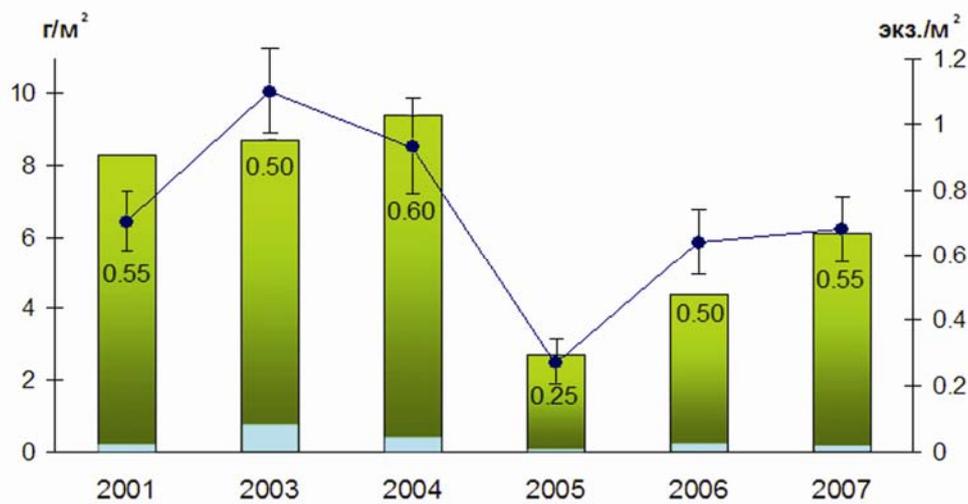


Рис. 6.5. Изменение средней плотности обитания (график) и биомассы (гистограмма) молоди и взрослых жилых рыб в июле: А — среднее течение р. Начилова, станция Н4; Б — нижнее течение р. Микочева, станция М3 (светлым на столбцах гистограммы выделен вклад колюшек, цифрами на столбцах обозначены значения плотности обитания лососеобразных рыб без вклада колюшек).

Глава 7

ФЕНОТИПИЧЕСКИЕ РАЗЛИЧИЯ МОЛОДИ ЛОСОСЕВЫХ РЫБ ИЗ РАЗНЫХ ЗОН БАССЕЙНА Р. НАЧИЛОВА

В связи с выявленной устойчивой зональностью распределения молоди лососевых рыб с продолжительным пресноводным периодом жизни предполагается наличие внешних фенотипических различий у одновидовой молоди, населяющей разные зоны бассейна. Известно, что у многих представителей сем. Salmonidae с продолжительным пресноводным периодом жизни на стадии пестрятки в пределах единого речного бассейна обособляются пространственные группировки с теми или иными наследственно обусловленными биологическими особенностями, полученными вследствие развития и (или) продолжительного обитания в пределах определенного участка водотока с характерным диапазоном условий (Коновалов, 1980; Иванков, 1985; Колпаков, Пономарчук, 2005). Поскольку бассейн р. Начилова отличается сложной биотопической структурой, здесь логично ожидать возникновение пространственных (зональных) группировок молоди из состава территориальных агрегаций активных резидентных особей. Короткие паводки в летне-осенний период пространственную структуру населения оседлой молоди в малых реках не нарушают (McCart, 1967; Connor, 2002).

Вопрос о наличии внешних морфологических различий между одновидовой молодью из разных зональных группировок был изучен на примере 2-х массовых видов: кижуча и мальмы. Известно, что пестрятки этих видов различаются по биологии. Молодь кижуча после непродолжительного этапа массового первичного расселения, который следует за выходом из грунта (Смирнов, 1975; Кириллова, 2008; Павлов и др., 2008; Neave, 1949; Sandercock, 1991), остается на избранных местах в течение длительного времени (Hoar, 1958; Martel, 1996) и зимует, не покидая района обитания (Hartman, 1985; Murphy et al., 1986; Quinn, Peterson, 1996); дальнейшее массовое перераспределение молоди кижуча в речном бассейне возможно лишь под действием мощных половодий или промерзания местообитаний (Гриценко и др., 1987; Scarlett, Cederholm, 1984; Giannico, Healey, 1998). Большая часть молоди мальмы всех экологических форм в течение первого года жизни обычно не совершает протяженных миграций и зимует на ближайших ямах (Bramblett et al., 2002). По другим данным сеголетки этого вида, как и кижуч, сразу после выклева могут совершать кратковременные миграции вниз по течению рек (Гриценко, 2002; Павлов и др., 2008). На второй год с весенним половодьем мальма начинает активно расселяться по бассейну (Гудков, 1990; Черешнев и др., 2002; Живоглядов, 2004) и в межень проникает в самые отдаленные притоки (Савваитова, 1989). Двухлетки, в отличие от кижуча, активно перемещаются по руслу в поисках корма вверх и вниз по течению и не удерживают территорию (Живоглядов, 2004).

7.1. Фенотипические различия молоди кижуча

7.1.1. Различия по скоростям роста

В мае 2007 г. на всем протяжении реки за исключением верховий с порожистыми руслами ловились сеголетки кижуча длиной 27—31 мм, что соответствует размеру выхода личинок кижуча из грунта (Смирнов, 1975; Зорбиди, 1988; Shapovalov, Taft, 1954). Выход молоди во всех зонах продолжался до середины июля, при этом максимальная длина ранее вышедших сеголеток к этому моменту была уже 65 мм (средняя июльская длина в бассейне в 2006 г. составила 40,0 мм). В сентябре средняя длина молоди составила 67,0 мм. Активный рост прекратился в ноябре с понижением температуры воды до 2,0 (Бретт, 1983) — 2,5 °С (McMahon, Hartman, 1989; Sandercock, 1991) и возобновился на следующий год в мае (температура воды в бассейне 10—11 мая была 2,8—3,5 °С). Длина годовиков, которые ловились в начале мая, начиная с водотоков с разветвленными горными руслами и ниже, колебалась в пределах 50—111 (в среднем по бассейну 77,2) мм. Период активного роста в бассейне в 2006—2007 гг. составил, таким образом, приблизительно 6 месяцев (см. **рис. 2.2**), различия его продолжительности между верхним (станция Н3) и нижним (Н6) течением не превысили одной недели. К середине июля второго года жизни 2006 г. кижуч вырос до 115—127 мм (средний бассейновый показатель составил 93,2 мм), а к сентябрю до 142 (в среднем 121,6) мм (**табл. 7.1**).

Таблица 7.1. Сезонные изменения длины и массы молоди кижуча (пределы и среднее) на станциях полевых работ, приуроченных к разным зонам бассейна р. Начилова

Время лова	Возрастная группа	Зоны и станции в их пределах						
		В Н3	С Н4	Н6	D Н7	М3	Е М2	Ф Н8
10-22. 07.06	0+	<u>33-36 (34,3)</u> 0,4-0,6 (0,5) n=27	<u>29-58 (45,4)</u> 0,3-1,8 (1,2) n=30	<u>33-60 (38,7)</u> 0,2-3,3 (1,0) n=25	<u>32-62 (38,4)</u> 0,2-3,4 (0,9) n=30	<u>38-60 (50,0)</u> 0,6-2,6 (1,6) n=30	<u>27-35 (30,9)</u> 0,2-2,6 (1,5) n=43	<u>27-63 (39,2)</u> 0,2-3,4 (0,8) n=24
	1+	не пойманы	<u>57-95 (73,9)</u> 2,5-11,1 (6,7) n=25	<u>60-101 (89,3)</u> 5,8-12,5 (9,5) n=31	<u>60-106 (89,4)</u> 5,7-13,4 (9,7) n=29	<u>71-102 (89,1)</u> 7,7-14,2 (11,2) n=49	<u>105-127 (112,1)</u> 15,9-24,9 (19,0) n=24	<u>79-115 (98,2)</u> 5,8-20,6 (12,3) n=31
13-21. 09.06	0+	<u>48-66 (58,7)</u> 1,5-4,6 (3,2) n=22	<u>53-69 (58,5)</u> 1,7-4,8 (2,3) n=30	<u>55-79 (68,5)</u> 2,3-6,7 (4,6) n=25	<u>54-77 (68,8)</u> 2,1-6,5 (4,7) n=25	<u>53-75 (68,7)</u> 2,1-6,3 (4,7) n=29	<u>55-78 (70,5)</u> 2,3-6,7 (5,0) n=33	<u>55-89 (75,2)</u> 2,2-9,3 (5,8) n=35
	1+	не пойманы	<u>95 (-)</u> 11,0 (-) n=1	86-138 (119,0) 8,5-28,8 (18,7) n=25	<u>89-138 (120,9)</u> 8,7-29,0 (19,3) n=25	<u>90-139 (120,3)</u> 9,1-29,9 (19,0) n=30	<u>110-141 (123,4)</u> 18,1-31,1 (21,5) n=30	<u>90-142 (124,2)</u> 8,8-33,0 (21,6) n=28
03-12. 12.06	1.	не ловили	<u>55-81 (59,9)</u> 2,0-7,3 (3,1) n=24	не ловили	<u>59-86 (69,9)</u> 3,5-8,5 (5,7) n=24	<u>55-81 (69,0)</u> 3,2-7,6 (5,4) n=19	не ловили	<u>68-99 (84,3)</u> 4,7-13,6 (8,1) n=30
	2.	не пойманы	не пойманы	не ловили	<u>89-140 (131,2)</u> 8,8-30,0 (26,1) n=22	<u>92-145 (134,2)</u> 9,2-35,4 (27,4) n=17	не ловили	<u>95-128 (118,5)</u> 11,7-25,0 (21,5) n=31
10-16. 05.07	0.	<u>27-29 (28,4)</u> 0,1 (-) n=12	<u>27-30 (28,3)</u> 0,1 (-) n=30	<u>28-30 (28,6)</u> 0,1 (-) n=25	<u>28-30 (28,7)</u> 0,1 (-) n=25	<u>27-30 (28,5)</u> 0,1 (-) n=25	<u>27-31 (28,8)</u> 0,1-0,2 (0,1) n=17	<u>28-30 (28,7)</u> 0,1 (-) n=10
	1.	не пойманы	<u>50-81 (63,1)</u> 1,8-7,9 (3,5) n=25	<u>53-80 (69,0)</u> 2,2-6,9 (4,9) n=20	<u>60-85 (69,9)</u> 3,6-8,7 (5,8) n=20	<u>58-81 (69,3)</u> 3,4-7,7 (5,5) n=25	<u>94-108 (101,6)</u> 9,3-17,0 (13,3) n=18	<u>71-111 (97,4)</u> 4,7-18,5 (11,1) n=30

Примечание: над чертой — длина, АС, мм; под чертой — масса, Q, г., косыми цифрами — n, экз.; обозначения зон как в табл. 4.5

Для оценки групповой скорости роста в разных зонах использовали средние значения длины молоди первого и второго года жизни, выловленной в бассейне в 2006—2007 гг. (табл. 7.1). Было установлено, что в течение первого лета жизни наибольшей скоростью группового роста обладали сеголетки из уловов устьевой зоны (в среднем, 0,78 % длины тела в сутки). Чуть медленнее росли сеголетки, обитающие на равнинных (в т.ч. "болотных") руслах (0,72 %/сутки), причем если в июле-сентябре скорость роста на равнинных руслах с перекатами не превышала 0,92 %/сутки, то на "болотном" участке она достигала 1,36 %/сутки. По-видимому, различия в динамике летней скорости роста между этими зонами связаны с интенсивностью прогрева воды в летне-осенний период (Corey et al., 1981). Так, на равнинных руслах с перекатами температура в июле колебалась от 11,8 до 12,4 °С (среднесуточное значение 12,1 °С), а на "болотном" участке — от 13,1 до 16,0 (в среднем 13,9) °С (см. табл. 4.8). В предгорном поясе летом сеголетки росли медленнее: 0,59 %/сутки на неразветвленных и 0,61 %/сутки на разветвленных руслах. Вода прогревалась здесь до 10,0 (в среднем 8,9) и 10,7 (9,1) °С соответственно. С октября по конец мая молодь кижуча в бассейне практически не росла, предельные скорости достигали 0,1 %/сутки. Самый короткий период задержки роста зафиксирован на устьевом участке, где до декабря сохранялась скорость роста 0,14 %/сутки, самая высокая скорость роста в период с декабря по май зафиксирована у молоди с разветвленных горных русел (0,04 %/сутки). Очевидно, что специфика зимнего роста в этих речных зонах связана с наличием непромерзающих местообитаний. На второй год жизни максимальной скоростью роста обладала молодь с равнинных русел (в среднем 0,71—0,73 % длины тела в сутки), на "болотном" и устьевом участках этот показатель был в 4 раза ниже (табл. 7.2).

Таблица 7.2. Изменение средней групповой скорости роста (% длины тела/сутки) молоди кижуча из бассейна р. Начилова в течение июля 2006 — мая 2007 г.

Зона	Станция	Периоды роста			
		май - июль (59 дней)	июль - сентябрь (63 дня)	сентябрь - декабрь (81 день)	декабрь - май (155 дней)
B	H3	<u>0,32</u>	<u>0,85</u>	-	-
		-	-	-	-
C	H4	<u>0,80</u>	<u>0,40</u>	<u>0,04</u>	<u>0,04</u>
		0,28	-	-	-
D	H6	<u>0,53</u>	<u>0,91</u>	<u>0,10</u>	
		0,44	0,46	-	
	H7	<u>0,49</u>	<u>0,92</u>	<u>0,03</u>	<u>0,01</u>
		0,41	0,49	0,10	-
	M3	<u>0,94</u>	<u>0,51</u>	<u>0,01</u>	<u>0,01</u>
		0,42	0,48	0,14	-
E	M2	<u>0,12</u>	<u>1,32</u>	<u>0,15</u>	
		0,17	0,16	-	
F	H8	<u>0,53</u>	<u>1,03</u>	<u>0,14</u>	<u>0,10</u>
		0,02	0,37	0,00	-

Примечание: над чертой — скорость роста сеголеток; под чертой — двухлеток; обозначения зон как в табл. 4.5

В результате, к июлю второго года жизни наиболее мелкая молодь присутствовала в уловах разветвленных горных русел, наиболее крупная — на "болотном" участке. Двухлетки из водотоков с равнинными руслами обладали средними для бассейна размерами (табл. 7.1).

Распределения линейных размеров в выборках двухлеток из июльских уловов 2006 г. на всех станциях, за исключением H8, внешне носили симметричный одновершинный характер. Асимметрия и эксцесс распределений в выборках из горных и равнинных русел были статистически не значимы. Нормальность распределения наблюдаемых значений свидетельствует о морфологической гомогенности внутри выборок. Таким образом, в двухлетнем возрасте группировки кижуча бассейна р. Начилова не разделяются на мелких кочующих особей (floaters) и крупных оседлых особей (residuals), которые выделяются у сеголеток в начале лета (Кириллова, 2008; Chapman, 1966; Puckett, Dill, 1985; Martel, 1996). На устьевом участке распределение линейных размеров было бимодальное. По-видимому, это связано присутствием в уловах как местной молоди, так и иммигрантов из рр. Начилова и Большая. По критерию

Стьюдента молодь из разных зон достоверно различалась длиной во всех парах сравнения (табл. 7.3), трансгрессия выборок не превышала 35 %.

Таблица 7.3. Оценки достоверности различий между длинами тела и приростами чешуи (мм) кижуча 1+, выловленного в июле 2006 г. в разных зонах бассейна р. Начилова, по критерию Стьюдента (сравнение с выборкой из зоны F выполнено формально, т.к. не соблюдено условие нормальности ее распределения)

Параметр	Пары сравниваемых выборок					
	C - D	C - E	C - F	D - E	D - F	E - F
Длина тела, AC	-7,18***	-8,25***	-7,56***	-2,30**	-3,90***	1,68*
Длина первой годовой зоны	-8,12***	-7,22***	-9,64***	-1,89	-3,90***	-3,09**
Длина прироста второго года	-2,31*	-11,17***	-2,97**	-9,01***	1,74	1,98
Количество степеней свободы, df	90	47	52	89	94	51

Примечание: * — $0,05 \leq p \leq 0,01$; ** — $0,01 \leq p \leq 0,001$; *** — $p < 0,001$; обозначения зон как в табл. 4.5

7.1.2. Различия по размерам и структуре чешуи

Исследования показали, что в зонах горных и равнинных русел с перекатами, а также на "болотных" руслах распределения log-преобразованных приростов чешуи двухлеток кижуча в июле 2006 г. внешне носили симметричный одновершинный характер. Асимметрия и эксцесс распределений были статистически не значимы. То же справедливо и для самостоятельных выборок, взятых со станций H6, H7 и M3 в пределах одной зоны равнинных русел с перекатами. В это же время распределение величины log-приростов чешуи кижуча из уловов устьевой зоны бимодальное — асимметрия и ее ошибка для модуля логарифма длины чешуи равна 0,50; эксцесс равен 1,46, его ошибка — 0,83. Аналогичные показатели на станции H5, расположенной в 7 км выше по течению, составляют для асимметрии — 0,35 против 0,46, для эксцесса — 0,24 против 0,92 (рис. 7.1).

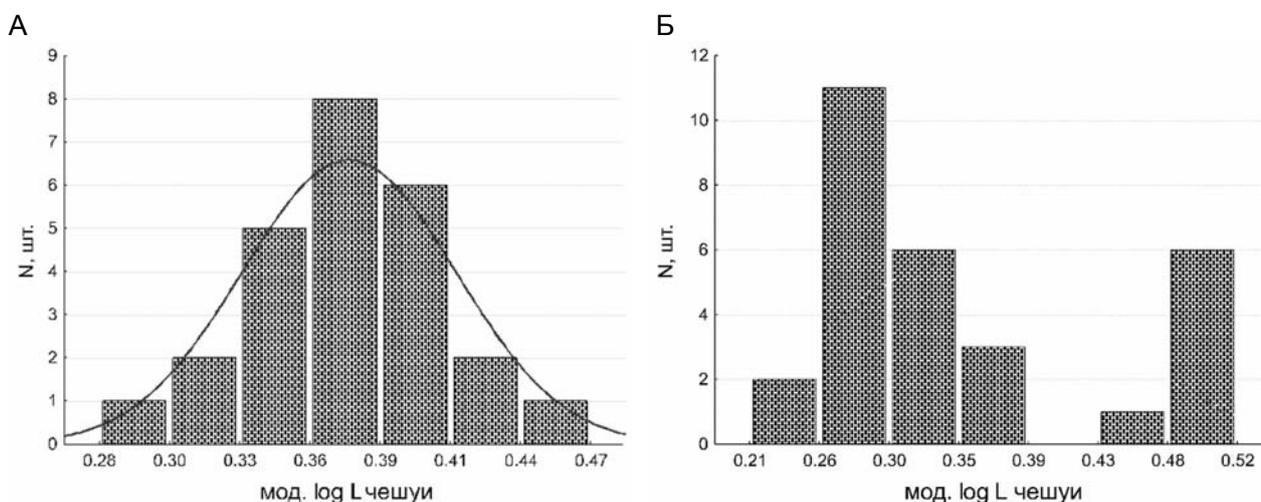


Рис. 7.1. Распределение log-приростов чешуи кижуча 1+ из уловов равнинного русла, станция H7 (А) и устьевое участка, станция H8 (Б).

Закладка чешуи у кижуча происходит на стадии формирования дефинитивного числа жаберных тычинок и пилорических придатков при длине 40—43 мм и вне зависимости от скорости достижения этой стадии (Смирнов, 1975). В бассейне р. Начилова средняя длина тела при закладке чешуи во всех зонах составляет 41,8 мм (вычислена по уравнению линейной зависимости между числом склеритов на чешуе и длиной тела (Леман, Чебанова, 2002)). При этом к июлю второго года жизни у кижуча из разных зон размеры приростов чешуи и соответствующее им количество склеритов достоверно различались в большинстве пар сравнения (табл. 7.3). Наиболее мелкой чешуей к концу первого года жизни обладали рыбы с разветвленных горных русел, наиболее крупной — рыбы с "болотного" и устьевых участков. На второй год жизни незавершенный прирост чешуи и количество склеритов были больше у молоди с меандрирующих равнинных русел, вторая зона роста кижуча с "болотного" и устьевых участков была меньше в 1,5 раза (табл. 7.4).

Таблица 7.4. Пределы варьирования и средние значения промеров чешуи кижуча 1+, выловленного в июле 2006 г. в разных зонах бассейна р. Начилова

Параметр	Зоны			
	C (n = 25)	D (n = 67)	E (n = 24)	F (n = 29)
Число склеритов в первой годовой зоне роста, шт.	5 - 8 (6,2)	6 - 11 (8,8)	7 - 12 (10,3)	6 - 13 (10,5)
Число склеритов после зимнего сужения, шт.	3 - 6 (4,6)	4 - 9 (8,2)	6 - 12 (6,3)	3 - 11 (6,3)
Длина прироста первого года, мм	0,15 - 0,30 (0,22)	0,22 - 0,45 (0,30)	0,22 - 0,45 (0,32)	0,19 - 0,47 (0,32)
Длина прироста второго года, мм	0,08 - 0,18 (0,12)	0,18 - 0,30 (0,24)	0,08 - 0,24 (0,15)	0,09 - 0,26 (0,16)

Примечание: обозначения зон как в табл. 4.5

Из зависимости между радиусом чешуи и длиной тела двухлеток, выловленных в июле 2006 г., были получены константы для уравнения аллометрического роста (рис. 7.2). Коэффициент корреляции для зависимости составляет 0,84.

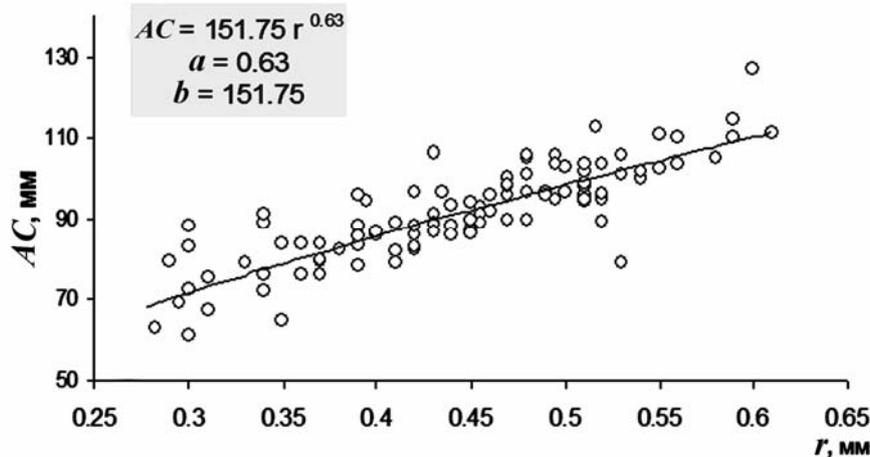


Рис. 7.2. Зависимость между длиной тела кижуча 1+ и величиной полного радиуса чешуи в бассейне р. Начилова.

Далее из уравнения были восстановлены длины тел годовиков и рассчитаны скорости роста молоди на второй год жизни (табл. 7.5), длины выловленных в июле двухлеток приведены в таблице 7.1. Видно, что полученная зависимость репрезентативно отражает особенности роста молоди кижуча в разных зонах — восстановленные значения длин и скоростей роста соответствуют таковым для наблюдаемых данных (табл. 7.2). Так, самый медленный темп роста зафиксирован на "болотном" и устьевом участках, самый быстрый — на меандрирующем равнинном русле р. Микочева. Выборка молоди из устья отличалась максимальным разбросом по скорости роста, что подтверждает гипотезу о гетерогенности ее состава.

7.1.3. Морфометрические различия

Поскольку кижуч откладывает икру в места выхода грунтовых вод, имеющих стабильный температурный и гидрохимический режим (Грибанов, 1948; Леман, 2003), эмбриональное развитие вида во всех зонах происходит в идентичных условиях. Именно с этим связано отсутствие различий по меристическим признакам, число которых зависит от температуры во время эмбриогенеза (Павлов, 1989). Из 9 исследованных счетных параметров (*l*, *D*, *A*, *P*, *V*, *rb.*, *sb.*, *pc*, *vert.*) достоверные различия между выборками из разных частей бассейна наблюдаются только по количеству жаберных тычинок; при этом величина различий минимальная и, видимо, не имеет экологической обусловленности. Среднее число жаберных тычинок у молоди с разветвленных горных русел составляет 21,6, изменяясь от 20 до 23, с равнинных русел — 22,0 (от 20 до 24), с "болотных" русел — 21,8 (от 20 до 23), с устьевом участка — 21,7 (от 19 до 23). Диапазон колебания величин всех признаков находится в пределах изменчивости, характерной для вида (Черешнев и др., 2002).

Таблица 7.5. Показатели линейного роста молоди кижуча из бассейна р. Начилова в мае-июле 2006 г, восстановленные с помощью уравнения аллометрического роста.

Зона	Станция	Пределы и средняя длины тела годовиков, АС, мм	Скорость роста за период с мая по июль, % длины тела / сутки	
			$M \pm m$	lim
С	Н4	47 - 76 (60,0)	$0,35 \pm 0,03$	0,17 - 0,55
D	Н6	53 - 80 (66,6)	$0,49 \pm 0,03$	0,21 - 0,75
	Н7	60 - 85 (70,0)	$0,41 \pm 0,03$	0,19 - 0,85
	М3	58 - 79 (69,5)	$0,42 \pm 0,03$	0,30 - 0,61
E	М2	94 - 108 (101,6)	$0,17 \pm 0,02$	0,05 - 0,42
F	Н8	75 - 109 (97,8)	$0,02 \pm 0,03$	0,00 - 0,78

Примечание: обозначения зон как в **табл. 4.5**

Для сравнения двухлеток кижуча из разных зон бассейна по пропорциям тела из уловов со всех станций за 2004 г. отобрали одноразмерные выборки, достоверно не различавшиеся по распределениям длины тела. Это позволило исключить влияние аллометрического роста на результаты сравнения. Диапазоны изменчивости и средние значения пластических признаков одноразмерной молоди из разных зон приведены в **таблице 7.6**.

Двухлетки кижуча отличаются оседлым образом жизни (Murphy et al., 1986; Quinn, Peterson, 1996), вследствие чего на формирование их внешнего облика (пластических признаков) на протяжении длительного времени оказывают воздействие местные специфические условия среды обитания. Попарное сравнение морфометрических индексов двухлеток кижуча (распределение индексов было изначально проверено на соответствие нормальному) показало наличие достоверных различий между выборками из разных зон по 9—19 из 25 возможных сочетаний сравниваемых пар (**табл. 7.7**). Объединение выборок в одну привело к потере симметрии и одновершинности распределения 17 индексов и лишь длина головы (c), длины челюстей (lm , lmx , lmd), высоты тела (H , h), длина анального плавника (IA) и антевентральное расстояние (aV) не утратили нормальности распределения.

Размах изменчивости признаков, выражающийся через отношение достоверно отличающихся пар сравнения к числу сравниваемых пар, у зонально подразделенных выборок невысок. Это может быть объяснено генетическим единством нерестового стада кижуча малой реки. Тем не менее, наличие достоверных различий по большинству параметров свидетельствует о морфологической дифференциации одноразмерной молоди из разных зон бассейна. Очевидно, что морфологические особенности молоди кижуча из летних пространственных группировок отражают в своей основе адаптации представителей этих группировок к факторам среды обитания (скорости течения, турбулентности потока и т.п.). Наибольшие различия выборок проявляются в высоте спинного (hD) и длине грудных плавников (IP), положении анального (aA) и парных плавников ($P-V$, $V-A$), а также длине рыла (ao); наименьшие — в высоте тела (H , h), положении спинного плавника (aD) и пропорциях элементов головы (длина верхней челюсти, высота глаза, длина жаберной крышки).

При многофакторном разделении двухлеток кижуча, относящихся к группировкам разных зон (численность использованных в анализе выборок приведена в **таблице 7.6**), в функцию многомерной дискриминации включаются 18 из 25 индексов морфометрических промеров. Распределение всех индексов соответствует нормальному, асимметрия и эксцесс незначимы. Дисперсия 8 из 18 дискриминирующих параметров (по статистике Лямбды Уилкса) достоверно различается во всех группах сравнения. К наиболее значимым разделяющим индексам относятся признаки, которые проявляли максимальную изменчивость при попарном сравнении: длина грудных (IP), высота спинного (hD) и анального (hA) плавников, расстояние между парными плавниками ($P-V$), положение анального плавника (aA), длина и ширина рыла (ao и io). Максимальное значение Лямбды Уилкса, величина которой демонстрирует степень общности по параметру, составляет 0,021. Объекты (отдельные особи) включаются в состав групп, выделенных по зональному принципу, с вероятностью 97 % ($0,05 \leq p \leq 0,01$).

Таблица 7.6. Морфометрическая характеристика кижуча 1+, выловленного в разных зонах бассейна р. Начилова в июле 2004 г. (индексы в % от длины тела)

Признак	Зоны											
	С, n = 25 (AC 75–94 (81,9) мм)			D, n = 50 (AC 75–97 (89,2) мм)			E, n = 24 (AC 95–108 (89,0) мм)			F, n = 33 (AC 84–105 (92,4) мм)		
	M ± m	lim	std.dev.	M ± m	lim	std.dev.	M ± m	lim	std.dev.	M ± m	lim	std.dev.
<i>c</i>	24.2 ± 0.2	22.9 - 25.8	0.8	24.0 ± 0.1	23.0 - 25.3	0.6	23.0 ± 0.2	21.5 - 24.8	0.6	23.4 ± 0.1	22.3 - 25.3	0.6
<i>ao</i>	5.9 ± 0.1	5.4 - 6.6	0.3	5.3 ± 0.0	4.5 - 6.2	0.3	5.5 ± 0.1	5.0 - 5.9	0.3	5.0 ± 0.1	4.3 - 5.8	0.4
<i>o</i>	6.8 ± 0.1	5.5 - 7.9	0.6	6.9 ± 0.1	6.0 - 7.7	0.4	5.7 ± 0.1	5.4 - 6.1	0.5	6.7 ± 0.1	5.8 - 7.6	0.4
<i>op</i>	12.0 ± 0.1	10.7 - 13.1	0.5	11.9 ± 0.1	11.1 - 13.3	0.5	11.5 ± 0.1	10.8 - 12.1	0.5	11.5 ± 0.1	10.3 - 12.4	0.5
<i>io</i>	6.9 ± 0.1	5.6 - 7.8	0.5	6.5 ± 0.1	5.7 - 7.2	0.4	6.2 ± 0.1	5.5 - 6.8	0.4	6.1 ± 0.1	5.1 - 6.9	0.5
<i>hcz</i>	17.1 ± 0.1	15.9 - 18.2	0.6	16.8 ± 0.1	15.7 - 17.7	0.5	16.1 ± 0.2	14.4 - 17.4	0.6	16.5 ± 0.2	14.2 - 18.6	0.9
<i>lm</i>	12.9 ± 0.1	12.1 - 13.7	0.4	12.7 ± 0.1	11.7 - 13.7	0.4	11.9 ± 0.1	11.3 - 12.4	0.4	12.6 ± 0.1	11.7 - 13.9	0.5
<i>lmx</i>	10.7 ± 0.1	9.2 - 11.5	0.6	10.8 ± 0.1	10.3 - 12.2	0.4	9.9 ± 0.1	9.1 - 10.5	0.6	10.5 ± 0.1	9.0 - 11.4	0.5
<i>hmx</i>	2.1 ± 0.0	1.8 - 3.0	0.2	2.2 ± 0.0	2.1 - 2.5	0.1	2.0 ± 0.0	1.9 - 2.5	0.1	2.2 ± 0.0	1.9 - 2.5	0.2
<i>lmd</i>	15.1 ± 0.1	14.2 - 16.3	0.6	15.1 ± 0.1	14.3 - 16.4	0.5	14.4 ± 0.1	13.5 - 15.3	0.6	14.9 ± 0.1	14.0 - 16.5	0.5
<i>H</i>	21.7 ± 0.4	19.3 - 25.4	1.8	22.3 ± 0.1	20.5 - 23.6	0.7	22.9 ± 0.2	21.9 - 24.0	0.9	22.1 ± 0.2	19.8 - 24.2	1.0
<i>h</i>	8.1 ± 0.1	7.2 - 9.2	0.5	8.2 ± 0.1	7.3 - 9.1	0.4	8.1 ± 0.1	7.5 - 8.6	0.5	7.9 ± 0.1	7.1 - 8.6	0.3
<i>pl</i>	14.9 ± 0.2	13.6 - 17.0	0.9	15.7 ± 0.1	14.7 - 18.2	0.7	15.7 ± 0.2	14.7 - 17.2	0.9	15.7 ± 0.2	13.9 - 17.3	0.9
<i>ID</i>	11.0 ± 0.1	10.0 - 12.4	0.6	10.9 ± 0.1	9.3 - 13.1	0.7	10.5 ± 0.1	8.3 - 11.6	0.6	10.9 ± 0.1	9.5 - 12.4	0.7
<i>hD</i>	17.4 ± 0.2	13.7 - 19.1	1.1	16.9 ± 0.1	15.8 - 19.3	0.8	15.2 ± 0.1	14.3 - 15.7	0.9	16.3 ± 0.1	15.0 - 17.9	0.7
<i>IA</i>	13.0 ± 0.1	12.1 - 14.4	0.5	13.0 ± 0.1	10.9 - 14.2	0.6	12.8 ± 0.2	11.7 - 14.1	0.5	12.9 ± 0.1	11.6 - 14.4	0.7
<i>hA</i>	14.5 ± 0.2	13.0 - 15.7	0.8	13.5 ± 0.1	12.2 - 15.3	0.8	12.2 ± 0.1	11.4 - 12.6	0.8	12.6 ± 0.1	10.7 - 14.2	0.9
<i>IP</i>	15.0 ± 0.2	13.5 - 16.4	0.8	14.8 ± 0.1	13.3 - 16.0	0.5	13.7 ± 0.1	13.1 - 14.4	0.8	14.4 ± 0.1	12.8 - 15.8	0.8
<i>IV</i>	12.0 ± 0.1	9.8 - 13.1	0.8	11.8 ± 0.1	10.5 - 12.8	0.6	11.0 ± 0.1	10.3 - 11.6	0.6	11.7 ± 0.1	10.5 - 13.1	0.6
<i>aD</i>	45.8 ± 0.2	44.2 - 47.5	1.0	46.0 ± 0.1	41.8 - 48.4	1.0	46.3 ± 0.2	43.4 - 50.6	1.0	45.9 ± 0.2	43.5 - 47.6	1.0
<i>pD</i>	37.0 ± 0.3	33.7 - 39.1	1.3	38.9 ± 0.1	36.8 - 41.0	1.0	39.1 ± 0.3	36.5 - 40.7	1.0	38.8 ± 0.2	36.7 - 40.6	0.9
<i>aV</i>	48.2 ± 0.2	44.5 - 50.4	1.3	49.8 ± 0.2	46.0 - 52.9	1.4	50.0 ± 0.2	46.9 - 51.6	1.1	49.8 ± 0.1	48.4 - 51.4	0.8
<i>aA</i>	62.9 ± 0.2	60.0 - 65.0	1.3	64.5 ± 0.2	58.2 - 67.2	1.5	65.9 ± 0.2	59.8 - 68.3	1.3	65.4 ± 0.2	63.5 - 67.7	0.9
<i>P-V</i>	26.9 ± 0.2	23.2 - 29.0	1.2	28.5 ± 0.1	25.5 - 31.4	1.0	28.3 ± 0.2	27.0 - 30.6	0.9	28.0 ± 0.2	25.8 - 29.3	1.0
<i>V-A</i>	15.6 ± 0.1	14.4 - 16.9	0.7	16.4 ± 0.1	13.6 - 17.9	0.7	16.8 ± 0.1	16.0 - 17.5	0.7	16.4 ± 0.1	14.1 - 17.7	0.8

Примечание: обозначения зон как в табл. 4.5

Таблица 7.7. Оценки достоверности различий между морфотипами кижуча 1+, выловленного в июле 2004 г. в разных зонах бассейна р. Начилова, по критерию Стьюдента

Признак	Пары сравниваемых выборок					
	C - D	C - E	C - F	D - E	D - F	E - F
<i>c</i>	1,15	5,10***	4,56***	6,15***	1,74	1,98
<i>ao</i>	7,24***	4,30***	8,89***	1,78	3,76***	4,22***
<i>o</i>	1,18	0,98	0,99	2,87**	3,25**	-5,54***
<i>op</i>	1,92	4,62***	4,16***	3,18**	0,99	1,67
<i>io</i>	4,10***	4,37***	5,92***	1,99	3,56***	0,95
<i>hcz</i>	2,28**	3,43**	2,90**	2,94**	1,93	1,78
<i>lm</i>	1,98	9,57***	1,45	9,35***	1,76	-2,75**
<i>lmx</i>	1,89	5,40***	1,17	2,97**	3,82***	-3,38**
<i>hmx</i>	1,89	3,83***	1,55	6,86***	2,51*	1,38
<i>lmd</i>	0,78	5,61***	1,98	6,99***	2,12*	-4,44***
<i>H</i>	1,75	1,56	1,97	-3,21**	1,35	3,43**
<i>h</i>	1,19	1,57	1,60	1,98	3,04**	1,77
<i>pl</i>	-4,54***	-3,51***	-3,21**	1,99	1,78	1,43
<i>ID</i>	1,56	2,93**	1,39	2,82**	1,55	1,77
<i>hD</i>	4,60***	9,77***	4,11***	4,08***	3,64***	1,94
<i>IA</i>	1,78	1,39	1,56	1,12	1,63	1,67
<i>hA</i>	4,80***	1,89	8,35***	6,56***	1,33	-2,66*
<i>IP</i>	1,13	6,87***	3,97***	3,83***	4,01***	-4,06***
<i>IV</i>	1,79	4,76***	1,19	6,14***	1,88	-5,00***
<i>aD</i>	1,18	1,89	1,45	1,56	1,47	1,30
<i>pD</i>	-7,51***	-6,24***	-6,29***	1,67	1,97	1,73
<i>aV</i>	-5,29***	-5,25***	-6,56***	1,87	1,93	1,59
<i>aA</i>	-5,13***	-7,92***	-9,31***	-3,28**	-3,17**	1,78
<i>P-V</i>	-6,69***	-5,51***	-4,20***	1,70	3,56***	2,78**
<i>V-A</i>	-4,71***	-7,51***	-4,52***	1,11	1,87	1,83

Примечание: * — $0,05 \leq p \leq 0,01$; ** — $0,01 \leq p \leq 0,001$; *** — $p < 0,001$; обозначения зон как в табл. 4.5

На графике канонического анализа факторные области кижуча с разветвленных горных, меандрирующих равнинных и "болотных" русел не трансgressируют, и только область выборки устьевое кижуча перекрывается с областями остальных равнинных русел (рис. 7.3 А).

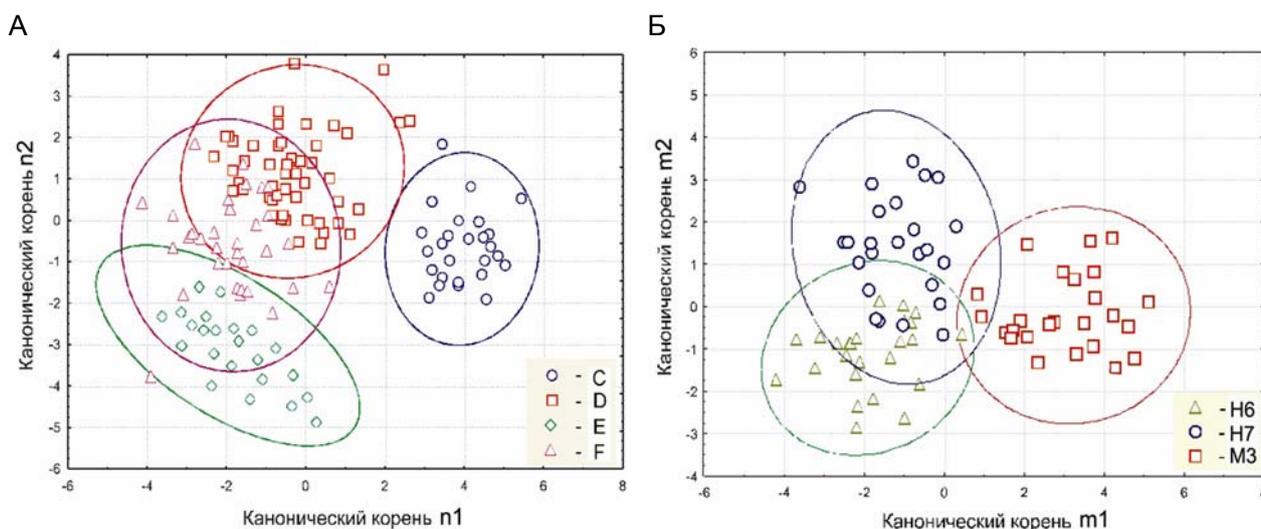


Рис. 7.3. Канонический анализ выборок кижуча возраста 1+ по совокупности пластических признаков. А — выборки из уловов разных зон бассейна р. Начилова (обозначение зон как в табл. 4.5); Б — выборки из уловов разных станций в пределах одной зоны равнинных русел с перекатами.

Обоснованность выделения летних пространственных группировок двухлеток кижуча подтверждается результатами сравнения выборок, выловленных на разных станциях в пределах одной зоны меандрирующих равнинных русел с перекатами. Анализ морфометрии кижуча длиной 78—102 мм из июльских уловов станций Н6, Н7 и М3 (выборки по 24—27 экз.) за 2005 г. показал, что выборки достоверно различались по 5—13 из 25 сравниваемых пар, однако все различия проявлялись лишь в какой-то одной паре сравнения. Многофакторное разделение выборок было возможно лишь на основании длины хвостового стебля (pl), дисперсии прочих параметров перекрывались. Объекты включаются в состав выделенных групп недостоверно, $p \leq 0,76$ (рис. 7.3 Б).

Межгодовые изменения внешних признаков двухлеток кижуча внутри зоны меандрирующих равнинных русел также меньше различий между пестрятками из разных зон. В уловах станции М3 изменения пластических признаков в выборках за 2003, 2004 и 2005 гг. (по 25 экз.) затронули 18 из 25 параметров. Дисперсия 10 индексов (Imx , aV , Im , h , io , lmd , H , hD , pl и IP) различалась во всех группах сравнения, однако она была в 2 раза уже, чем при анализе выборок из разных зон — максимальная Лямбда Уилкса составила 0,049 против 0,021 соответственно. Объекты включаются в состав выделенных групп недостоверно, $p \leq 0,85$.

7.2. Фенотипические различия молоди мальмы

7.2.1. Различия по скоростям роста

В 2007 г. сеголетки мальмы меньше 30 мм в длину в бассейне р. Начилова начали попадаться в уловах на горных и равнинных руслах с начала мая. Выход молоди продолжался до середины июля, при этом отдельные ранее вышедшие сеголетки вырастали к этому моменту до 50 мм (средняя июльская длина в бассейне в 2006 г. составила 39,5 мм). В уловах станций порожиисто-водопадных и "болотных" русел, а также устьевого участка мальма в возрасте 0+ не обнаружена. В сентябре средняя длина молоди, оставшейся вблизи нерестилищ, составила 58,5 мм. По-видимому, активный рост мальмы прекратился в конце ноября при температуре воды 1,0—1,5 °С и возобновился на следующий год в середине мая. Длина годовиков, выловленных в начале мая, колебалась в пределах 61—101 мм (в среднем по бассейну 80,2) мм. Таким образом, период активного роста в р. Начилова в 2006—2007 гг. составил 6,5—7 мес. (см. рис. 2.2), различия продолжительности периода между всеми станциями не превысили одной недели. К июлю второго года жизни отдельные особи мальмы имели длину 115 мм (среднебассейновый показатель 90,3 мм), к середине сентября — 121 (в среднем 102,2) мм (табл. 7.8).

Для оценки групповой скорости роста мальмы из разных зон бассейна использовали средние значения длины молоди первого и второго года жизни, выловленной в разные сезоны (табл. 7.8); выборки с порожиисто-водопадных и "болотных" русел не использовали в связи с их малочисленностью. Предполагали, что отловленная мальма в возрасте 0+ — 1+ еще не дифференцирована на экологические формы.

Было установлено, что в течение первого лета жизни наибольшей групповой скоростью роста обладали сеголетки из уловов разветвленных горных русел (в среднем, 0,64 % длины тела в сутки). Молодь с равнинных русел уступала им по данному показателю несущественно (0,62 %/сутки), причем если на разветвленных руслах ближе к осени скорость роста понижалась, то на равнинных, наоборот, увеличивалась. В верхнем течении на горных руслах без перекатов в летние месяцы сеголетки росли медленнее — 0,56 %/сутки, однако в конце осени по скорости роста они обогнали выборки из среднего течения. С декабря по май предельная скорость роста в бассейне не превышала 0,01 %/сутки. Формальное сравнение групповой скорости роста активно кочующей мальмы возраста 1+ показало, что различия по показателю между речными зонами несущественны (табл. 7.9). В результате, в июле второго года жизни наиболее мелкими размерами выделялась молодь с горных русел без перекатов, наиболее крупными — молодь с равнинных русел с перекатами (табл. 7.8). Распределения линейных размеров в выборках двухлеток из июльских уловов 2006 г. на всех станциях, за исключением Н8, внешне носили симметричный одновершинный характер, асимметрия и эксцесс были меньше своих ошибок. В устьевой зоне распределение было полимодальное, что связано с присутствием в уловах иммигрантов из разных мест. По критерию Стьюдента от всех прочих достоверно отличалась молодь с горных русел без перекатов, в остальных парах сравнения значения параметра были меньше порогового (табл. 7.10), трансгрессия выборок достигала 68 %.

Таблица 7.8. Сезонные изменения длины и массы молоди мальмы (пределы и среднее) на станциях полевых работ, приуроченных к разным зонам бассейна р. Начилова

Время лова	Возрастная группа	Зоны и станции в их пределах					
		В Н3	С Н4	Н6	D Н7	М3	F Н8
10-22. 7.06	0+	<u>27-50 (38,0)</u> 0,1-1,5 (0,6) n=30	<u>29-48 (40,6)</u> 0,2-1,3 (0,8) n=30	<u>29-45 (39,6)</u> 0,2-1,2 (0,7) n=25	<u>29-47 (38,7)</u> 0,2-1,2 (0,7) n=18	<u>30-49 (38,9)</u> 0,3-1,3 (0,7) n=19	не пойманы
	1+	<u>74-108 (88,9)</u> 4,0-13,2 (8,0) n=26	<u>62-115 (89,8)</u> 2,9-18,7 (8,0) n=25	<u>78-110 (93,0)</u> 4,8-14,1 (8,4) n=25	<u>70-113 (92,2)</u> 3,8-14,7 (8,2) n=30	<u>69-109 (92,7)</u> 3,3-13,9 (8,4) n=25	<u>71-113 (89,9)</u> 3,9-18,0 (8,2) n=19
13-21. 9.06	0+	<u>42-70 (55,5)</u> 0,9-3,9 (2,0) n=27	<u>42-75 (59,9)</u> 1,0-5,3 (2,4) n=30	<u>45-73 (59,7)</u> 1,1-5,2 (2,3) n=25	<u>45-73 (59,5)</u> 1,0-5,2 (2,3) n=15	<u>49-77 (59,3)</u> 1,3-5,4 (2,3) n=17	<u>47-78 (56,9)</u> 1,1-5,4 (2,1) n=11
	1+	<u>80-119 (104,0)</u> 5,1-19,2 (13,2) n=25	<u>87-121 (105,1)</u> 6,8-21,1 (13,2) n=30	80-118 (101,8) 5,2-19,0 (10,9) n=26	<u>83-119 (101,3)</u> 5,6-19,6 (10,4) n=25	<u>79-120 (99,7)</u> 5,1-20,8 (10,0) n=29	<u>82-117 (102,8)</u> 5,6-17,9 (11,1) n=19
03-12. 12.06	1.	<u>63-92 (77,8)</u> 3,0-8,4 (5,4) n=24	<u>59-93 (78,0)</u> 2,5-8,3 (5,5) n=25	не ловили	<u>61-97 (81,3)</u> 2,9-10,4 (7,1) n=15	<u>61-92 (80,2)</u> 3,0-8,0 (7,2) n=16	<u>63-95 (79,0)</u> 3,1-9,3 (5,1) n=30
	2.	<u>98-125 (110,0)</u> 10,4-23,7 (16,3) n=21	<u>97-131 (113,3)</u> 10,2-23,2 (17,4) n=23		<u>91-123 (107,5)</u> 7,3-22,0 (14,8) n=20	<u>90-120 (105,8)</u> 7,0-19,8 (13,7) n=21	<u>93-125 (108,0)</u> 7,6-23,5 (15,6) n=31
10-16. 5.07	0.	<u>26-29 (28,0)</u> 0,1-0,3 (0,2) n=13	<u>25-30 (27,5)</u> 0,1-0,3 (0,2) n=18	<u>28 (-)</u> 0,1 (-) n=1	не пойманы	<u>26-30 (27,9)</u> 0,1-0,3 (0,2) n=11	не пойманы
	1.	<u>62-95 (78,4)</u> 2,9-9,3 (5,0) n=24	<u>60-99 (78,9)</u> 2,8-11,7 (5,2) n=25	<u>65-97 (81,8)</u> 3,3-10,9 (6,5) n=20	<u>62-99 (81,1)</u> 3,0-11,4 (6,3) n=23	<u>61-94 (81,0)</u> 2,8-9,8 (6,4) n=21	<u>61-101 (79,9)</u> 2,9-10,0 (5,9) n=29

Примечание: над чертой — длина, АС, мм; под чертой — масса, Q, г; косыми цифрами — n, экз.; обозначения зон как в табл. 4.5

Таблица 7.9. Изменение средней групповой скорости роста (% длины тела/сутки) молоди мальмы из бассейна р. Начилова в течение июля 2006 — мая 2007 г.

Зона	Станция	Периоды роста			
		май - июль (59 дней)	июль - сентябрь (63 дня)	сентябрь - декабрь (81 день)	декабрь - май (155 дней)
B	H3	<u>0,52</u>	<u>0,60</u>	<u>0,42</u>	<u>0,01</u>
		0,21	0,25	0,07	-
C	H4	<u>0,66</u>	<u>0,62</u>	<u>0,33</u>	<u>0,01</u>
		0,22	0,25	0,09	-
D	H6	<u>-0,59</u>	<u>0,65</u>	<u>нет данных</u>	<u>нет данных</u>
		0,22	0,14	-	-
	H7	<u>-0,55</u>	<u>0,68</u>	<u>0,39</u>	<u>0,00</u>
	M3	<u>0,56</u>	<u>0,67</u>	<u>0,37</u>	<u>0,01</u>
		0,23	0,12	0,07	-
F	H8	<u>нет данных</u>	<u>нет данных</u>	<u>0,41</u>	<u>0,01</u>
		0,20	0,21	0,06	-

Примечание: над чертой — скорость роста сеголеток; под чертой — двухлеток; обозначения зон как в **табл. 4.5**

7.2.2. Различия по размерам и структуре отолитов

Установлено, что в июле 2006 г. за исключением устьевого участка во всех обследованных зонах бассейна распределение приростов первого и второго года на отолитах мальмы возраста 1+ внешне носили симметричный одновершинный характер. Асимметрия и эксцесс распределений статистически не значимы. Распределение измеренных значений радиусов отолитов у выборки со станции H8 было полимодальное — асимметрия и ее ошибка составили 1,89 и 0,69; эксцесс и его ошибка — 3,98 и 0,63. Анализ вида распределений приростов отолитов у выборок с отдельных станций показал, что в нижнем течении р. Микочева (M3) нормальность нарушена — асимметрия и ее ошибка равны 1,0 и 0,47, эксцесс — 1,13 и 0,92 соответственно. При объединении выборки с молодежью из уловов станций H6 и H7 (та же зона) нормальность распределения восстанавливается.

Закладка отолитов у лососевых происходит на этапе структуризации кровеносной системы во время органогенеза, длина приростов определяется дальнейшими условиями развития и обитания (Смирнов, 1975). В бассейне р. Начилова к июлю второго года жизни от прочих выборок по размерам отолитов достоверно отличалась мальма с горных русел без перекатов (**табл. 7.10**). Особи из этой зоны обладали крупными отолитами с мощными гребнями, величина приростов отолитов была достоверно больше, чем в прочих зонах как на первый, так и на второй год жизни. При этом длина тела молоди из верхнего течения в июле второго года жизни была достоверно меньше, чем в прочих зонах. В выборках с горных и равнинных русел с перекатами, а также с устьевого участка средние размеры отолитов были примерно равны, хотя диапазоны варьирования на устьевом участке были выше (**табл. 7.11**).

Таблица 7.10. Оценки достоверности различий между длинами тела и приростами отолитов (мм) мальмы 1+, выловленной в июле 2006 г. в разных зонах бассейна р. Начилова, по критерию Стьюдента (сравнение с выборкой из зоны F выполнено формально, т.к. не соблюдено условие нормальности ее распределения)

Параметр	Пары сравниваемых выборок					
	B - C	B - D	B - F	C - D	C - F	D - F
Длина тела, AC	-3,08**	-2,96**	-2,99**	-1,30	-1,90	1,62
Длина первой годовой зоны	12,98***	11,78***	7,22***	-1,65	2,04*	1,29
Длина прироста второго года	2,78**	2,87**	2,93**	1,21	1,63	1,42
Количество степеней свободы, df	49	89	39	88	38	78

Примечание: * — $0,05 \leq p \leq 0,01$; ** — $0,01 \leq p \leq 0,001$; *** — $p < 0,001$; обозначения зон как в **табл. 4.5**

Таблица 7.11. Пределы варьирования и средние значения промеров отолитов мальмы 1+, выловленной в июле 2006 г. в разных зонах бассейна р. Начилова

Параметр	Зоны			
	B (n = 26)	C (n = 25)	D (n = 65)	F (n = 19)
Длина прироста первого года, мм	0,66-1,30 (0,85)	0,49-0,93 (0,58)	0,46-1,00 (0,62)	0,47-1,09 (0,62)
Длина прироста второго года, мм	0,07-0,55 (0,13)	0,05-0,12 (0,08)	0,04-0,17 (0,09)	0,05-0,29 (0,09)

Примечание: обозначения зон как в табл. 4.5

При сравнении одноразмерной молоди из разных зон достоверность различия по радиусу отолитов между молодью из горных водотоков без перекатов и всеми прочими зонами сохранялась (рис. 7.4).

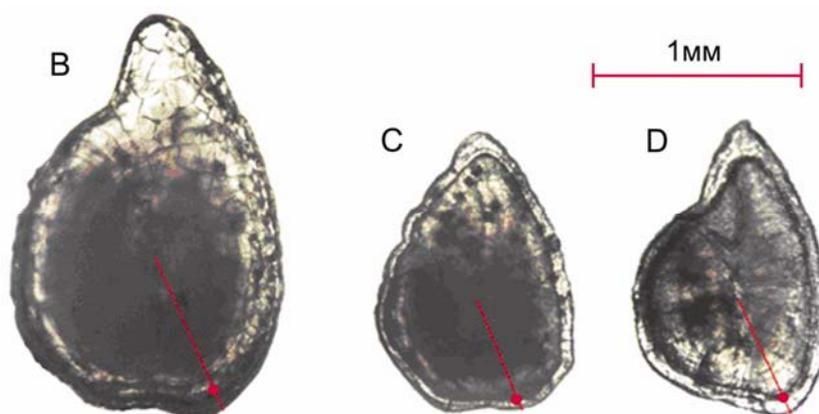


Рис. 7.4. Отолиты sagitta мальмы 1+ с одинаковой длиной тела ($AC = 81$ мм) из уловов станций Н3 (горное русло без перекатов), Н4 (горное русло с перекатами) и Н7 (равнинное русло с перекатами) в бассейне р. Начилова.

Анализ соответствия между радиусом отолитов и линейными размерами рыб в объединенной выборке двухлеток со всех станций показал, что достоверной зависимости между переменными не наблюдается — уравнение аллометрического роста описывает линию тренда, близкую к прямой, идущей почти параллельно оси абсцисс (рис. 7.5 А), коэффициент корреляции равен 0,18 при $p = 0,07$. В тоже время при построении зависимостей отдельно для выборки зоны горных русел без перекатов и выборки горных и равнинных русел с перекатами получаются уравнения, репрезентативно (при $p \geq 0,05$) отражающие особенности аллометрического роста двухлеток: для группировки горных русел без перекатов R в пределах доверительного интервала составляет 0,76 (рис. 7.5 Б), для группировки русел с перекатами R равен 0,38 (рис. 7.5 В).

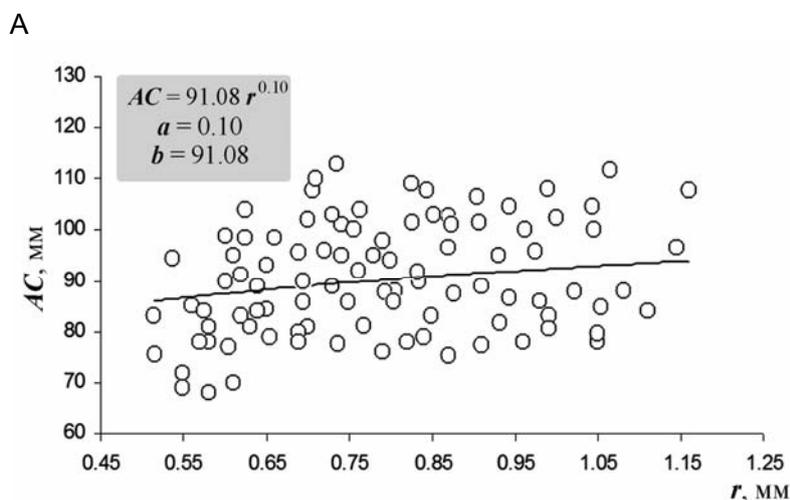


Рис. 7.5. подписи см. далее.

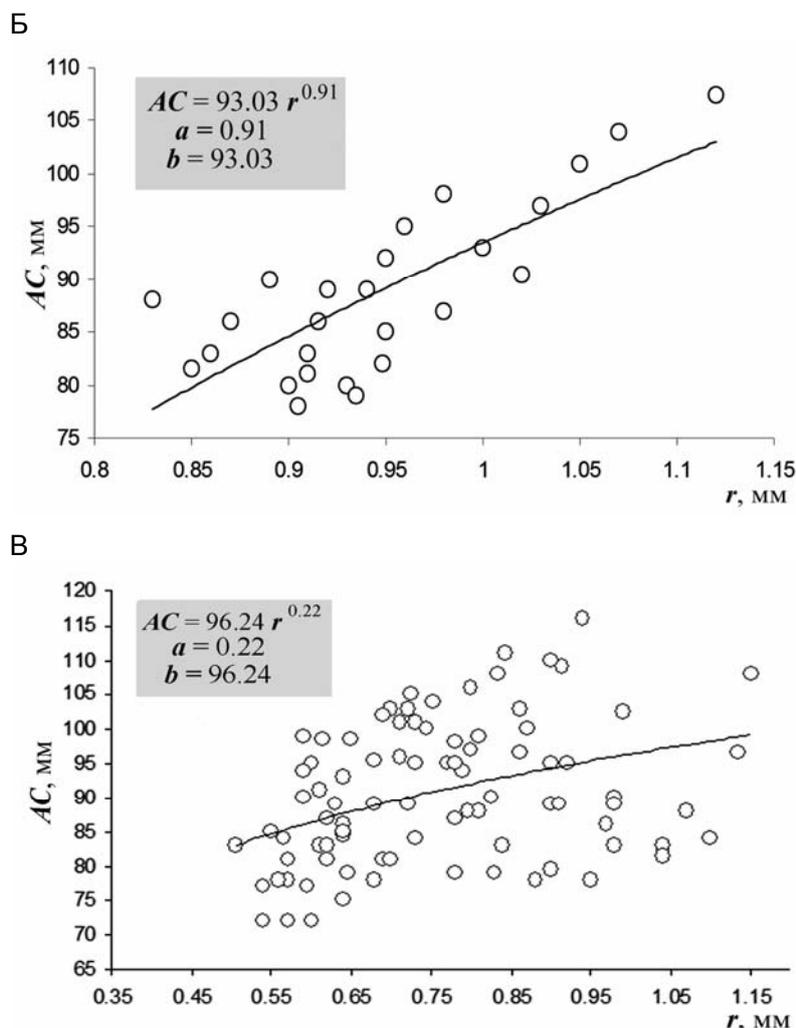


Рис. 7.5. Зависимость длины тела мальмы 1+ от полного радиуса отолита в бассейне р. Начилова. А — объединенная выборка бассейна; Б — выборка с горных русел без перекатов (станция Н3); В — объединенная выборка с горных и равнинных русел с перекатами и устьевое участка (Н4, Н7, Н8, М3).

Таким образом, молодь мальмы с горных русел без перекатов достоверно отличается от молодежи из среднего и нижнего течения бассейна не только абсолютными размерами отолитов в середине лета второго года жизни, но и спецификой нарастания отолитов. Судя по диапазону приростов отолитов в устье, эта зона в июле населена двухлетками мальмы из разных частей бассейна.

7.2.3. Морфометрические различия

Эмбриональное развитие мальмы происходит в разнообразных условиях (Волобуев, 1975; Гриценко, 1990; Гудков, 1990; Черешнев и др., 2002). В верхнем течении на горных руслах без перекатов в нересте участвуют жилая форма и карликовые самцы, в среднем и нижнем течении — проходная и жилая формы, а также карликовые самцы. Генетическое единство мальмы из бассейна р. Начилова подтверждает отсутствие достоверных различий по 9 меристическим признакам между сеголетками из разных зон бассейна. При попарном сравнении выборок из уловов станций Н3, Н4, Н7 и М3 только между сеголетками с разветвленных горных (Н4) и равнинных (Н7) русел были получены достоверные различия по параметрам *ll* и *vert.*: в среднем 138,7 (от 136 до 141) против 140,0 (от 138 до 142) чешуй в боковой линии и 65,5 (от 64 до 68) против 66,1 (от 65 до 68) позвонков соответственно. Величина различий минимальна ($0,05 \leq p \leq 0,01$) и, по-видимому, связана с различным температурным режимом на нерестилищах (Павлов, 1989). Диапазон колебания величин всех признаков находится в пределах изменчивости, характерной для вида (Черешнев и др., 2002).

Для сравнения двухлеток мальмы из разных зон по пропорциям тела использовали выборки со станций Н3, Н4, Н6, Н7, Н8 и М3, выловленные в июле 2006 г. Небольшой объем

материала, собранного на горном русле без перекатов (НЗ), не позволил исключить из анализа мелкую молодь, т.е. при сравнении использовали одну выборку, особи которой отличались от прочих достоверно меньшими размерами. Диапазоны изменчивости и средние значения пластических признаков молодежи из разных зон приведены в **таблице 7.12**.

Двухлетки мальмы ведут кочующий образ жизни (Савваитова, 1989; Гудков, 1990), от чего величина различий по пластическим признакам между их выборками из разных зон меньше, чем при сравнении выборок оседлого кижуча. Попарное сравнение индексов морфометрических промеров, распределение которых было формально проверено на нормальность (Джонгман и др., 1999), показало наличие достоверных различий между молодежью по 5—12 из 25 сравниваемых пар (**табл. 7.13**). Объединение всех выборок в одну привело к потере симметрии и одновершинности распределения 20 индексов. Нормальности распределения не утратили лишь индексы, описывающие длину жаберной крышки (*op*), длину и ширину верхней челюсти (*Im* и *hmx*), длину спинного (*ID*) и ширину анального (*hA*) плавников.

Наибольшие различия между выборками проявляются в диаметре глаза (*o*), высоте головы и тела (*hcz* и *H*), длинах анального и грудных плавников (*IA* и *IP*), антивентральном расстоянии (*aV*). Ширина лба (*io*), длина и ширина верхней челюсти (*Im* и *hmx*), длина спинного (*ID*) и ширина анального (*hA*) плавников не различаются во всех парах сравнения.

При многофакторном разделении двухлеток мальмы, выловленных в разных зонах, в функцию многомерной дискриминации включаются 13 из 25 индексов (асимметрия и эксцесс распределений параметров незначимы). Дисперсия 5 из 13 дискриминирующих индексов достоверно различается во всех группах сравнения. Наиболее значимыми разделяющими параметрами являются признаки, которые проявляют максимальную изменчивость при попарном сравнении: диаметр глаза (*o*), высота голова и тела (*hcz* и *H*), длина анального и грудных плавников (*IA* и *IP*). Максимальное значение Лямбды Уилкса составляет 0,034. Объекты (отдельные особи) включаются в состав групп, выделенных по зональному принципу, с вероятностью 93 %, т.е. уровень дискриминации выборок всего на 2 % ниже принятого уровня достоверности.

Графическое отображение результатов сравнения методом канонического анализа указывает на относительно низкий уровень дискриминации выборок — факторные области трансгрессируют (**рис. 7.6 А**). В наибольшей степени удалена от прочих область мальмы с горных русел без перекатов, области выборок из уловов горных и равнинных русел с перекатами почти совпадают, эллипсоид устьевой мальмы перекрывает все прочие.

Необходимо отметить, что морфологическая обособленность двухлеток из верхнего течения может быть связана не с формированием их внешнего облика в специфических условиях на горных руслах без перекатов, а с аллометрическими особенностями роста, т.е. с мелкими размерами особей в выборке. С целью выявления изменений пропорций тела во время роста мальмы было проведено дополнительное сравнение выборок молодежи разной длины (**табл. 7.14**) из уловов участка р. Большая, примыкающего к устью р. Начилова (в самом модельном водотоке необходимый объем выборок собрать не удалось).

Разноразмерную молодежь из уловов участка р. Большая сравнивали по 16 индексам пластических признаков, которые можно было измерить с высокой точностью у самых мелких особей: *c*, *hcz*, *Im*, *H*, *h*, *pl*, *ID*, *IA*, *IP*, *IV*, *aD*, *pD*, *aV*, *aA*, *P-V*, *V-A*. Было установлено, что по критерию Стьюдента выборки достоверно различались по 7 параметрам, причем только 2 из них (*ID* и *aD*) различались во всех парах сравнения ($0,01 \leq p \leq 0,001$). Объединение 4-х выборок в одну не нарушило нормальность распределения 12 индексов и только распределения индексов, описывающих высоту головы (*hcz*), длину спинного плавника (*ID*), антидорзальное (*aD*) и вентро-анальное (*V-A*) расстояния приобрели многовершинный вид. Следовательно, аллометрические различия у обследованной молодежи мальмы меньше, чем при сравнении выборок из разных зон бассейна р. Начилова, причем разноразмерная молодежь в наибольшей степени различалась по показателям, проявившим минимальную изменчивость при сравнении молодежи из разных зон (*ID*, *aD* и *V-A*). Таким образом, фенотипические различия между двухлетками мальмы с горных русел без перекатов и двухлетками из среднего и нижнего течения бассейна не могут быть объяснены аллометрическими различиями выборок.

Таблица 7.12. Морфометрическая характеристика мальмы 1+, выловленной в разных зонах бассейна р. Начилова в июле 2006 г. (индексы в % от длины тела)

Признак	Зоны											
	B (AC 74-108 (88,9) мм, n = 26)			C (AC 62-115 (89,8) мм, n = 25)			D (AC 76-112 (92,4) мм, n = 65)			F (AC 71-113 (89,9) мм, n = 19)		
	M ± m	lim	std.dev.									
<i>c</i>	22.1 ± 0.1	20.5 - 23.2	0.7	22.8 ± 0.2	21.4 - 25.1	0.9	23.1 ± 0.1	21.5 - 26.4	1.0	22.8 ± 0.2	21.4 - 26.0	0.9
<i>ao</i>	5.6 ± 0.1	4.9 - 6.2	0.3	5.4 ± 0.1	5.1 - 6.8	0.4	5.3 ± 0.0	4.7 - 5.5	0.2	5.4 ± 0.1	4.9 - 6.4	0.3
<i>o</i>	5.0 ± 0.1	4.0 - 6.5	0.5	5.2 ± 0.1	4.5 - 6.1	0.5	5.6 ± 0.1	4.9 - 6.4	0.5	5.3 ± 0.1	4.7 - 6.4	0.5
<i>op</i>	12.3 ± 0.1	11.4 - 13.4	0.5	12.6 ± 0.1	11.3 - 13.9	0.7	12.9 ± 0.1	11.8 - 14.5	0.6	12.5 ± 0.1	11.5 - 14.5	0.5
<i>io</i>	6.6 ± 0.1	5.6 - 7.6	0.4	6.7 ± 0.1	6.0 - 7.4	0.4	6.0 ± 0.1	5.3 - 6.6	0.4	6.3 ± 0.1	5.9 - 6.7	0.5
<i>hcz</i>	14.3 ± 0.1	13.4 - 15.7	0.6	14.8 ± 0.1	13.8 - 16.0	0.6	15.5 ± 0.2	14.5 - 17.2	0.8	14.9 ± 0.2	14.1 - 16.9	0.6
<i>lm</i>	9.1 ± 0.1	8.4 - 10.1	0.4	9.4 ± 0.1	8.8 - 10.0	0.3	9.4 ± 0.1	8.6 - 10.9	0.5	9.3 ± 0.1	8.7 - 10.5	0.4
<i>lmx</i>	7.2 ± 0.1	6.5 - 7.9	0.4	7.4 ± 0.1	6.8 - 8.4	0.4	7.5 ± 0.1	6.5 - 8.9	0.5	7.3 ± 0.1	6.6 - 9.0	0.4
<i>hmx</i>	2.4 ± 0.0	2.1 - 2.9	0.2	2.4 ± 0.0	1.9 - 3.6	0.4	2.3 ± 0.0	1.8 - 2.6	0.2	2.3 ± 0.1	1.9 - 3.0	0.1
<i>lmd</i>	11.6 ± 0.1	10.5 - 12.8	0.5	12.0 ± 0.1	10.6 - 13.3	0.7	12.3 ± 0.1	11.3 - 14.3	0.6	11.9 ± 0.1	11.0 - 14.1	0.6
<i>H</i>	17.9 ± 0.2	15.8 - 19.7	0.9	18.2 ± 0.2	17.1 - 20.6	0.9	16.5 ± 0.2	14.0 - 18.2	1.0	18.1 ± 0.2	16.2 - 20.7	0.9
<i>h</i>	7.8 ± 0.1	6.3 - 8.6	0.5	7.9 ± 0.1	7.1 - 9.1	0.5	7.5 ± 0.1	6.5 - 8.2	0.3	7.7 ± 0.1	7.0 - 9.0	0.3
<i>pl</i>	18.7 ± 0.2	16.8 - 20.9	1.1	18.1 ± 0.2	16.6 - 19.9	1.0	18.3 ± 0.2	16.7 - 21.8	1.1	18.1 ± 0.2	16.5 - 21.0	1.0
<i>ID</i>	11.7 ± 0.2	8.9 - 12.7	0.8	11.9 ± 0.1	10.7 - 13.7	0.7	11.7 ± 0.1	10.4 - 13.1	0.6	11.7 ± 0.1	10.7 - 13.6	0.6
<i>hD</i>	15.3 ± 0.2	13.7 - 17.0	0.8	15.6 ± 0.2	13.9 - 19.2	1.2	17.0 ± 0.2	15.2 - 19.3	1.0	16.0 ± 0.2	14.1 - 19.0	1.0
<i>IA</i>	9.5 ± 0.2	7.5 - 10.8	0.8	9.1 ± 0.1	7.8 - 10.3	0.7	9.3 ± 0.1	8.1 - 10.4	0.6	9.3 ± 0.2	7.9 - 10.6	0.8
<i>hA</i>	13.0 ± 0.2	11.5 - 14.4	0.8	13.4 ± 0.2	12.1 - 15.8	0.8	14.2 ± 0.2	12.9 - 15.9	0.9	13.8 ± 0.2	12.3 - 15.9	0.9
<i>IP</i>	14.5 ± 0.1	12.9 - 15.7	0.7	14.9 ± 0.2	13.8 - 17.3	0.9	15.9 ± 0.3	13.4 - 19.1	1.4	16.0 ± 0.3	13.2 - 19.0	1.0
<i>IV</i>	11.5 ± 0.1	10.3 - 12.9	0.6	11.7 ± 0.1	10.7 - 13.1	0.6	12.3 ± 0.1	11.1 - 14.5	0.7	11.3 ± 0.2	10.5 - 14.6	0.9
<i>aD</i>	42.2 ± 0.2	40.6 - 43.9	0.9	42.8 ± 0.3	40.9 - 46.5	1.3	42.5 ± 0.3	39.1 - 47.9	1.5	42.0 ± 0.3	40.0 - 46.0	1.2
<i>pD</i>	40.1 ± 0.2	38.1 - 41.7	1.0	39.2 ± 0.3	36.5 - 42.3	1.4	39.2 ± 0.3	36.7 - 45.7	1.7	39.9 ± 0.3	36.5 - 44.7	1.4
<i>aV</i>	46.2 ± 0.2	44.5 - 47.8	0.9	45.6 ± 0.2	43.6 - 48.9	1.2	47.2 ± 0.2	44.8 - 51.4	1.2	45.7 ± 0.3	43.5 - 49.0	1.4
<i>aA</i>	64.3 ± 0.2	62.2 - 66.2	1.1	63.7 ± 0.2	61.5 - 65.9	1.0	64.4 ± 0.4	61.7 - 71.1	1.8	64.2 ± 0.5	61.6 - 72.0	1.7
<i>P-V</i>	27.2 ± 0.2	25.1 - 29.2	0.9	26.3 ± 0.2	24.0 - 27.9	0.9	26.2 ± 0.2	24.7 - 28.7	1.1	26.9 ± 0.3	24.5 - 28.1	1.0
<i>V-A</i>	18.7 ± 0.2	16.6 - 20.1	1.0	18.6 ± 0.2	16.5 - 20.2	0.8	17.9 ± 0.2	16.4 - 19.6	0.9	18.9 ± 0.2	16.5 - 20.3	0.9

Примечание: обозначения зон как в табл. 4.5

Таблица 7.13. Оценки достоверности различий между морфотипами мальмы 1+, выловленной в июле 2006 г. в разных зонах бассейна р. Начилова, по критерию Стьюдента

Признак	Пары сравниваемых выборок					
	B - C	B - D	B - F	C - D	C - F	D - F
<i>c</i>	-2,62*	-3,66***	-2,66**	1,78	-1,98*	1,54
<i>ao</i>	1,76	1,48	1,48	6,09***	2,09*	2,76**
<i>o</i>	-3,55***	-4,03***	-1,03	-2,71**	-1,98*	1,25
<i>op</i>	2,45*	-1,37	1,41	1,92	1,17	1,29
<i>io</i>	1,34	1,59	-1,05	1,33	0,73	1,57
<i>hcz</i>	-3,78***	-5,92***	-3,84***	-0,59	-2,79**	1,93
<i>lm</i>	-1,88	1,46	1,54	1,72	0,81	-1,56
<i>lmx</i>	0,67	0,87	0,70	0,94	-1,95*	2,83**
<i>hmx</i>	0,99	1,03	1,15	1,26	1,31	1,52
<i>lmd</i>	-1,03	1,89	-2,09*	1,67	1,12	-2,10*
<i>H</i>	2,89**	5,09***	4,12***	2,79**	4,22***	1,26
<i>h</i>	1,67	2,50*	1,50	1,27	1,58	-1,04
<i>pl</i>	2,04*	1,84	1,37	1,65	1,24	1,28
<i>ID</i>	1,04	0,84	1,24	1,12	-0,97	1,15
<i>hD</i>	1,69	-1,57	1,79*	-2,64*	1,99*	2,64**
<i>IA</i>	2,68**	-4,55***	3,75***	-3,13**	-2,13*	0,93
<i>hA</i>	0,56	0,45	0,99	1,18	1,12	1,54
<i>IP</i>	-2,72**	-4,59***	-2,59*	-1,95	1,68	1,99**
<i>IV</i>	1,88	-1,44	1,83	-3,29**	1,30	-1,18
<i>aD</i>	1,12	1,55	-1,10	1,72	2,82**	1,36
<i>pD</i>	2,55*	2,07*	1,04	1,79	1,46	1,19
<i>aV</i>	3,99***	-3,40***	2,89**	-1,61	-1,54	0,97
<i>aA</i>	2,01*	1,43	2,43*	1,39	1,27	-1,17
<i>P-V</i>	3,41**	3,26**	1,26	1,87	0,87	-1,16
<i>V-A</i>	1,52	1,79	-3,79***	1,72	1,52	0,87

Примечание: * — $0,05 \leq p \leq 0,01$; ** — $0,01 \leq p \leq 0,001$; *** — $p < 0,001$; обозначения зон как в табл. 4.5

Таблица 7.14. Характеристика молоди мальмы из июльских уловов р. Большая за 2006 г.

Возраст	<i>n</i> , экз.	АС, мм	Q, г
0+	20	48 - 61 (53,2)	1,1 - 3,0 (1,8)
1+	24	67 - 89 (79,5)	3,6 - 7,5 (6,2)
	25	91 - 111 (101,7)	8,2 - 13,4 (10,8)
2+	18	114 - 132 (125,1)	14,2 - 23,8 (20,6)

Сравнение морфометрических индексов одноразмерных двухлеток мальмы длиной 81—111 мм, выловленных в пределах равнинного участка на станциях Н6, Н7 и М3 (выборки по 23—25 экз.) в июле 2005 г., показало, что выборки из одной зоны достоверно различались по 6 из 25 параметров, при этом лишь 1 индекс (*o*) достоверно различался во всех парах сравнения. Многофакторное разделение выборок привело к включению в функцию дискриминации 6 параметров, дисперсия двух из них (*o* и *pl*) различалась во всех группах сравнения. Максимальная Лямбда Уилкса составила 0,048. Объекты включались в состав выделенных групп с вероятностью 64 %. Таким образом, фенотипическая неоднородность мальмы в пределах зоны равнинных русел с перекатами значительно меньше, чем при сравнении молоди из разных речных зон (рис. 7.6 Б).

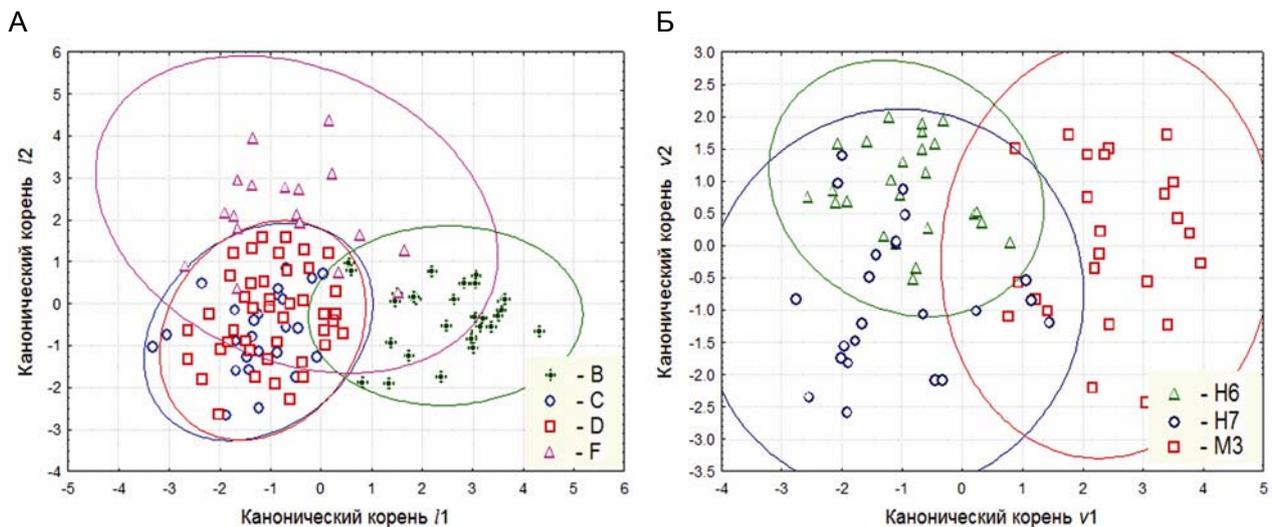


Рис. 7.6. Канонический анализ выборок мальмы возраста 1+ по совокупности пластических признаков. А — выборки из уловов разных зон бассейна р. Начилова (обозначение зон как в табл. 4.5); Б — выборки из уловов разных станций в пределах одной зоны равнинных русел с перекатами.

В соответствии со сменой зон в бассейне р. Начилова у пестряток массовых видов лососевых рыб с продолжительным пресноводным периодом жизни происходит смена пространственных группировок, различающихся чертами внешней морфологии. В июле от истоков до устья реки друг друга сменяют 3 группировки двухлеток кижуча и 2 группировки мальмы. В устьевой зоне, судя по размаху изменчивости всех признаков, группировка включает как местную молодь со специфическими признаками, так иммигрантов, скатившиеся из вышележащих зон и поднявшиеся из главной реки.

Результаты изучения морфо-биологических особенностей молодежи дают основание считать, что внешняя морфология рыб помимо наследственных факторов в значительной степени формируется под влиянием специфических условий среды. На фоне отсутствия достоверных различий по меристическим признакам двухлетки кижуча и мальмы из разных зон достоверно различаются по 5—19 из 25 пластических признаков, а также по скорости роста, микроструктуре и темпам нарастания регистрирующих структур. Во внешней морфологии наибольшие различия получены по признакам, характеризующим положение и длину плавников, высоту тела, диаметр глаза. По-видимому, это связано с особенностями локомоции и ориентации в потоке, характер которого различается в разных зонах. Так, если на горных руслах с мощным потоком эффективнее иметь низкое тело и короткие парные далеко расставленные плавники, то на равнинных руслах — высокое тело и длинные парные плавники. Совершенно очевидно, что высокая морфо-экологическая пластичность молодежи на организменном уровне позволяет лососевым рыбам эффективно приспосабливаться к внешним условиям и более полно использовать ресурсы среды на всем протяжении речного бассейна. Полученные морфологические различия между двухлетками кижуча и мальмы из разных зон выше внутризональных и межгодовых различий, а также различий между молодеью разного размера с одного участка, что также подтверждает справедливость выделенных пространственных группировок.

Методически важно, что в связи с обнаруженными фенотипическими различиями между молодеью лососевых рыб внутри одной популяции, описания пластических признаков видов в биотопически разнородной среде следует давать с учетом пространственной изменчивости этих признаков. В противном случае можно получить достоверные различия между выборками молодежи соседних рек, определяемые спецификой условий обитания на руслах разных типов, а не биологическими особенностями популяций этих рек.

Глава 8

КОРМОВАЯ БАЗА И ПИТАНИЕ МОЛОДИ ЛОСОСЕВЫХ РЫБ В БАССЕЙНЕ Р. НАЧИЛОВА

8.1. Характеристика бентоса в разных зонах бассейна р. Начилова

В р. Начилова и ее притоках за период исследований (июнь-сентябрь 2003—2006 гг.) обнаружено 166 таксонов макрозообентоса (табл. 8.18). Хотя определение видового состава донных беспозвоночных в настоящее время затруднено вследствие слабой таксономической изученности регионального бентофауны, большинство личинок амфибиотических насекомых, планарии, бокоплав и пиявки определены до вида или группы видов, остальные — до рода. Олигохет, моллюсков и жуков рассматривали по семействам, поскольку по доступным определителям точной идентификации поддаются лишь несколько видов олигохет. Систематическую принадлежность водяных клещей, нематод и мермитид не устанавливали, соответственно эти группы беспозвоночных не учитывали при расчетах коэффициентов общности фаун Серенсена (Serensen, 1948) на разнотипных участках реки.

Кроме нематод, мермитид, олигохет и водяных клещей на всем протяжении основного русла р. Начилова встречаются только планарии *Polycelis schmidtii*, пиявки *Acanthobdella peledina*, поденки *Baetis pseudothermicus*, *Ephemerella aurivillii*, веснянки *Suwallia sp.* и 18 видов хирономид. Следует отметить, что все они, за исключением хирономид *Micropsectra gr. praecox*, *Rheotanytarsus pentapodus*, *Tvetenia gr. bavarica* и *Thienemanniella gr. clavicornis*, являются обычными, но всегда немногочисленными.

Сходство видового состава населения порожистого овражного водотока (реокрена) и горного неразветвленного участка русла р. Начилова невелико — коэффициент Серенсена составляет 0,48. Однако, поскольку склоновый водоток был обследован только один раз в конце сентября (23.09.06), и на его дне преобладала ранняя, не поддающаяся определению молодь хирономид, оценка сходства состава донной фауны временного горного притока и горной реки требует проверки. Наиболее близко по видовому составу население р. Начилова в горном и предгорном поясе, т.е. на участках горного русла без перекатов и с перекатами — коэффициент Серенсена равен 0,72. Сходство населения участков горного и равнинного русла с перекатами составляет 0,59; равнинного и устьевых участков — 0,60.

Горные русла без перекатов. На участке р. Начилова с единичными порогами обнаружено 76 таксонов донных беспозвоночных. В июле в сообществе преобладают хирономиды и поденки, составляющие 58 и 18 % населения соответственно. В течение 3-х лет наблюдений массовыми (численность > 1000 экз./м²) были поденки *B. bicaudatus*, и хирономиды *E. gr. devonica*, *E. gr. gracei*, *T. gr. bavarica*, *M. gr. praecox* и *R. effusus*. Литореофильное население явно предпочитает каменисто-галечные грунты на быстром течении. На таких господствующих по площади участках русла средняя численность и биомасса донных беспозвоночных составляют 23,3 тыс. экз./м² и 24,87 г/м², при этом пороги заселены обильнее (в среднем 36,1 тыс. экз./м² и 37,83 г/м²), чем глайды (в среднем 10,5 тыс. экз./м² и 11,91 г/м²). Население прибрежных мелководий с песчано-галечным дном бедно качественно и количественно, в этих биотопах встречается всего 40 % видов, их средняя численность и биомасса составляют всего 5,7 тыс. экз./м² и 5,55 г/м².

На обильно заселенных порогах почти половину общей численности населения формируют 5 мелких видов хирономид, из них доминирует *E. gr. devonica*. Около 70 % биомассы здесь обеспечивают малочисленные, но крупные поденки, веснянки, ручейники и единичные типулиды (табл. 8.1). На прибрежных отмелях по численности доминируют мелкие хирономиды *M. gr. praecox*, субдоминантами являются планарии *P. schmidtii* и ручейники *A. zonella*, *Ecclysomyia kamtschatica*, которые в сумме обеспечивают половину общей биомассы населения.

В порожистом овражном водотоке (реокрен) зоны горных русел без перекатов (Н_{абс} 350—450 м) на каменистом дне с зарослями водяного мха и скоплениями листового опада обнаружены планарии *P. schmidtii* и *P. elongata*, олигохеты энхитреиды и люмбрикулиды, нематоды, водяные клещи, моллюски сем. Sphaeriidae и Hydrobiidae, поденки *Baetis bicaudatus*, вес-

нянки сем. Capniidae и *Haploperla lepnevae*, ручейники *Apatania zonella*, *Hydatophylax nigrovittatus*, типулиды *Arctotipula salisetorum*, мокрецы *Palpomyia* gr. *flavipes*, хирономиды *T. gr. bavarica*, *Eukiefferiella* gr. *gracei*, *E. gr. devonica*, *Rheocricotopus effusus*, *Parorthocladius nudipennis*, а также ранняя молодь хирономид родов *Diamesa* и *Orthocladius*, подсем. Tanypodinae и двукрылых сем. Psychodidae. Поскольку в конце сентября амфибиотические насекомые были представлены преимущественно личинками младших возрастов, количественные показатели населения были невелики — 4,9 тыс. экз./м² и 10,10 г/м², причем 65 % общей численности и 80 % биомассы обеспечивали разновозрастные планарии *P. schmidti*. Кроме планарий по численности выделялась молодь ручейников *A. zonella* (15 %), по биомассе — молодь *A. salisetorum* (12 %).

Таблица 8.1. Структура макрозообентоса на горном русле р. Начилова без перекатов (%)

Биотопы	Таксоны		
	доминанты	субдоминанты	значимые второстепенные
Глайды и пороги	<i>E. gr. devonica</i> (16)	<i>B. bicaudatus</i> (11) <i>T. gr. bavarica</i> (10) <i>M. gr. praecox</i> (6) <i>E. gr. gracei</i> (7) <i>R. effusus</i> (7)	энхитреиды (4) <i>P. schmidti</i> (3) <i>E. aurivillii</i> (3) <i>C. gr. tremulus</i> (3)
	<i>E. aurivillii</i> (31)	<i>A. salisetorum</i> (10) <i>B. bicaudatus</i> (8) <i>Suwallia</i> sp. (5)	<i>O. unicolor</i> (4) <i>C. putoranica</i> (3) <i>C. cava</i> (3) <i>E. kamtschatica</i> (3) <i>B. americanus</i> (3) <i>D. gr. insignipes</i> (3)
Прибрежные отмели	<i>M. gr. praecox</i> (23)	<i>P. schmidti</i> (8) <i>A. zonella</i> (9) <i>E. kamtschatica</i> (5)	<i>B. bicaudatus</i> (4)
	<i>P. schmidti</i> (23) <i>A. zonella</i> (21)	<i>E. aurivillii</i> (11) <i>E. kamtschatica</i> (8) <i>B. bicaudatus</i> (7) <i>D. bimaculata</i> (6)	-

Примечание: над чертой — по численности, под чертой — по биомассе

Горные русла с перекатами. На участке пойменно-руслевых разветвлений усложнение среды на уровне микробиотопов сопровождается увеличением видового разнообразия населения, здесь отмечено 94 таксона. При этом средняя численность и биомасса бентоса (14,8 тыс. экз./м² и 12,25 г/м²) почти вдвое ниже, чем в зоне горных русел без перекатов. На участках основного русла и в крупных рукавах число видов и их обилие несколько выше на перекатах (75 таксонов, 17,5 тыс. экз./м², 14,01 г/м²), чем на мелководных глайдах (64 таксона, 12,1 тыс. экз./м², 10,48 г/м²).

Различия видового состава в основном обусловлены редкими и единичными видами, только относительно многочисленными мошки и блефариды встречаются исключительно на перекатах. Массовых видов в донных сообществах всего 5, из них поденки *Cinygmula cava* и хирономиды *E. gr. gracei* обильны только на перекатах, хирономиды *Arctodiamesa appendiculata* и *Stilocladus orientalis* — на глайдах и в плесовых лощинах, а хирономиды *M. gr. praecox* — во всех биотопах. Хотя по численности в зоне разветвлений доминируют личинки *M. gr. praecox*, население глайдов и перекатов различается по составу субдоминантов и значимых второстепенных видов (табл. 8.2). Если на глайдах основу населения составляют мелкие хирономиды, веснянки *Suwallia* sp. и олигохеты - энхитреиды, то на перекатах, кроме них, многочисленны поденки *C. cava* и *Iron maculatus*. Следует отметить, что на участке горных русел с перекатами важную роль в формировании общей биомассы бентоса играют единичные личинки крупных ручейников *Onocosmoecus unicolor*.

В зоне разветвлений довольно обычны лимнокрены и заиленные прибрежные заводи с выходами грунтовых вод, отличающиеся своеобразным и обильным населением. Так, в

обследованной "родниковой заводи" численность и биомасса донных беспозвоночных составляли 17,8 тыс. экз./м² и 13,36 г/м². Из обнаруженных 35 таксонов по численности доминировали 3 вида хирономид и олигохеты - энхитреиды, по биомассе — олигохеты, причем масса единственного экз. *Phreoryctes gordioides* составляла 13 % от общей (табл. 8.2). Эта реликтовая олигохета обычна в горных и предгорных водотоках Дальнего Востока и обитает в местах с выходами грунтовых вод (Леванидова, 1968). При этом следует отметить, что крупная зрелая *P. gordioides* (длина 9,6 см, масса 107,9 мг) обнаружена впервые. Ранее, как на материковой части Дальнего Востока, так и на Камчатке в пробах встречались лишь мелкие неполовозрелые особи этого вида. Кроме олигохет существенную роль в формировании биомассы бентоса "родниковой заводи" играли единичные крупные ручейники *O. unicolor*, веснянки *Suwallia* sp. и поденки *E. aurivillii*.

Таблица 8.2. Структура макрозообентоса на горном русле р. Начилова с перекатами (%)

Биотопы	Таксоны		
	Доминанты	Субдоминанты	Значимые второстепенные
Перекаты	<i>M. gr. praecox</i> (19) <hr/> <i>C. cava</i> (25) <i>O. unicolor</i> (17)	<i>E. gr. gracei</i> (10) <i>C. cava</i> (7) <i>Suwallia</i> sp. (5) Enchytraeidae (5) <hr/> <i>P. orientalis</i> (5) <i>P. asiatica</i> (12) <i>Suwallia</i> sp. (11)	<i>I. maculatus</i> (4) <i>T. gr. bavarica</i> (4) <i>O. frigidus</i> (4) <i>O. saxosus</i> (3) <hr/> <i>T. gr. clavicornis</i> (3) <i>E. aurivillii</i> (4) <i>M. gr. praecox</i> (4)
Глайды	<i>M. gr. praecox</i> (20) <hr/> <i>O. unicolor</i> (19) <i>C. cava</i> (16)	<i>S. orientalis</i> (9) <i>A. appendiculata</i> (8) Enchytraeidae (5) <hr/> <i>O. obumbratus</i> (5) <i>E. aurivillii</i> (9) <i>Suwallia</i> sp. (8) <i>A. montanus</i> (5) <i>P. asiatica</i> (5)	<i>Suwallia</i> sp. (4) Capniidae (4) <i>C. cava</i> (3) <hr/> <i>A. montanus</i> (3) <i>P. schmidti</i> (4) <i>M. gr. praecox</i> (3)
"Родниковые заводи"	<i>M. gr. praecox</i> (28) Enchytraeidae (25) <hr/> <i>H. gr. marcidus</i> (17) Enchytraeidae (17) Lumbriculidae (15)	<i>P. albicorne</i> (7) <hr/> <i>P. gordioides</i> (13) <i>Suwallia</i> sp. (8) <i>O. unicolor</i> (8) <i>E. aurivillii</i> (7) <i>M. gr. praecox</i> (6) <i>Eloeophila</i> sp. (5)	<i>P. gr. flavipes</i> (3) <hr/> <i>Scleroprocta</i> sp. (4) <i>H. gr. marcidus</i> (3)

Примечание: над чертой — по численности, под чертой — по биомассе

Равнинные русла с перекатами. В равнинном поясе с умеренными скоростями течения и обильной водной растительностью (водяные лютики и мхи, рдесты, нитчатка) на плесах и перекатах обнаружено 96 таксонов донных беспозвоночных. Характерной особенностью донного населения в июле являются увеличение количества видов хирономид подсем. Chironominae (6 видов), а также появление группы гемипотамофилов, т.е. видов, предпочитающих равнинные участки предгорных рек и равнинные водотоки (Тиунова, 2005). В р. Начилова состав гемипотамофилов весьма разнообразен: поденки *Baetis vernus*, *B. fuscatus*, *Heptagenia sulfurea*, *Ecdyonurus* sp., *Rhithrogena sibirica*, *Ephemerella mucronata*, *Cloeon* (S.) *simile*, веснянки *Amphinemura standfussi*, *Nemoura arctica* и ручейники *Ceratopsyche nevae*, *Arctopsyche ladogensis*, *Agapetus inaequispinosus*, *Micrasema* sp., *Ceraclea excise*, *Brachycentrus subnubilus*. Из них только *R. sibirica*, *E. mucronata*, *C. simile*, *N. arctica* и *B. subnubilus* встречаются единично. Среди гемипотамофилов плесы предпочитают поденка *H. sulfurea* и ручейник *Micrasema* sp., остальные более многочисленны на перекатах.

Количественные показатели населения в равнинном русле р. Начилова составляют в среднем 16,3 тыс. экз./м² и 11,49 г/м². Существенные различия плесов и перекатов по глубине,

скорости течения и составу грунта отражаются на составе и обилии их населения. На относительно мелководных галечных перекатах средняя численность и биомасса бентоса значительно выше (24,4 тыс. экз./м² и 15,09 г/м²), чем на песчано-галечных заиленных плесах (8,2 тыс. экз./м² и 7,89 г/м²). В период массового размножения мошек и хирономид - танитарзин численность обитателей перекатов может достигать 63,4 тыс. экз./м², а биомасса — 25,79 г/м².

Структура донного населения на равнинном участке реки резко отличается от таковой в предгорьях по составу массовых и относительно многочисленных видов (табл. 8.3). На перекатах по численности доминируют танитарзины *M. gr. praecox* и *R. pentapodus*, к субдоминантам относятся мошки *Cnetha curvans* и таниподины *Rheopelopia ornata*. Значимыми второстепенными членами сообществ перекатов являются гемипотамофилы, они же формируют основу общей биомассы населения. На заиленных, сильно заросших водяным лютиком плесах, кроме танитарзин и таниподин, относительно многочисленны ортокладиины рода *Cricotopus*, *Nanocladius gr. parvulus* и диамезины *Potthastia gaedii*, которые в водотоках других типов встречаются единично. Почти половину биомассы на плесах определяют 2 крупных вида — относительно многочисленные поденки *H. sulphurea* и немногие бокоплавывы *Gammarus lacustris*.

Таблица 8.3. Структура макрозообентоса на равнинном русле р. Начилова с перекатами (%)

Биотопы	Таксоны		
	Доминанты	Субдоминанты	Значимые второстепенные
Перекаты	<i>M. gr. praecox</i> (18) <i>R. pentapodus</i> (15)	<i>C. curvans</i> (10) <i>R. ornata</i> (6)	<i>A. inaequispinosus</i> (4) <i>B. fuscatus</i> (4) <i>C. nevae</i> (3) <i>T. gr. discoloripes</i> (3)
	-	<i>A. inaequispinosus</i> (12) <i>C. nevae</i> (12) <i>A. ladogensis</i> (7) <i>R. ornata</i> (7) <i>B. fuscatus</i> (5) <i>D. triacanta</i> (5) <i>R. pentapodus</i> (5)	<i>C. curvans</i> (4) <i>B. vernus</i> (4) <i>M. gr. praecox</i> (4)
Плеса	<i>R. pentapodus</i> (18)	<i>M. gr. praecox</i> (14) <i>R. ornata</i> (9)	<i>C. gr. festivellus</i> (4) <i>C. gr. tremulus</i> (3) <i>N. gr. parvulus</i> (3) <i>P. gaedii</i> (3) <i>H. sulphurea</i> (3) <i>B. vernus</i> (3)
	<i>H. sulphurea</i> (25) <i>G. lacustris</i> (21)	<i>R. ornata</i> (6) <i>R. pentapodus</i> (6)	<i>C. nevae</i> (4) <i>B. vernus</i> (3) <i>Micrasema</i> sp. (3) <i>A. ladogensis</i> (3)

Примечание: над чертой — по численности, под чертой — по биомассе

В нижнем течении р. Микочева на плесах и перекатах за период исследований (июль 2003—2006 гг.) обнаружено 92 таксона донных беспозвоночных, их численность и биомасса составляют в среднем 18,3 тыс. экз./м² и 9,35 г/м², причем на перекатах эти показатели почти вдвое выше (22,4 тыс. экз./м² и 12,17 г/м²), чем на плесах (14,2 тыс. экз./м² и 6,53 г/м²).

Население р. Микочева на участке равнинного русла с перекатами сходно с населением соответствующего участка р. Начилова по видовому составу (коэффициент Серенсена 0,79) и количественным показателям, однако существенно отличается по структуре. В притоке, характеризующемся меньшей скоростью течения и темной водой, абсолютным доминантом по численности являются танитарзины *R. pentapodus*, а массовые в главном русле *M. gr. praecox* переходят в ранг второстепенных видов. В состав субдоминантов, кроме таниподин *R. ornata*, на перекатах входят ручейники *A. inaequispinosus*, на плесах — ортокладиины *N. gr. parvulus* (табл. 8.4). Существенную роль в формировании общей биомассы бентоса, кроме массовых хирономид и ручейников, играют немногие крупные беспозвоночные: на перекатах — поденки *Drunella triacanta*, на плесах — бокоплавывы *G. lacustris* и моллюски.

Таблица 8.4. Структура макрозообентоса на равнинном русле р. Микочева с перекатами (%)

Биотопы	Таксоны		
	Доминанты	Субдоминанты	Значимые второстепенные
Перекаты	<i>R. pentapodus</i> (42)	<i>R. ornata</i> (10) <i>A. inaequispinosus</i> (9)	<i>C. curvans</i> (3) <i>M. gr. praecox</i> (3)
	<i>A. inaequispinosus</i> (27) <i>R. pentapodus</i> (17)	<i>R. ornata</i> (11) <i>D. triacanta</i> (10) <i>G. lacustris</i> (5)	<i>C. curvans</i> (3)
Плеси	<i>R. pentapodus</i> (41)	<i>R. ornata</i> (7) <i>N. gr. parvulus</i> (5)	<i>B. vernus</i> (4) <i>G. lacustris</i> (3) <i>P. albicorne</i> (3). <i>P. triquetra</i> (3) <i>C. bicinctus</i> (3)
	<i>G. lacustris</i> (24) <i>R. pentapodus</i> (20)	Mollusca (11) <i>Micrasema</i> sp. (9) <i>B. vernus</i> (7)	Tubificidae (4) <i>R. ornata</i> (3)

Примечание: над чертой — по численности, под чертой — по биомассе

Равнинные русла без перекатов. Бентос глубокого "торфяного канала" в среднем течении р. Микочева крайне беден, в нем обнаружено 10 таксонов первичноводных беспозвоночных и всего 4 вида хирономид, их общая численность не превышает 0,6 тыс. экз./м², биомасса — 0,3 г/м².

Устьевой участок. Условия обитания макрозообентоса в устье с выровненным, сильно заиленным дном, замедленным течением и коричневатой водой близки к условиям на руслах "болотного" типа. Население устья характеризуется заметным снижением разнообразия (71 таксон) и численности (средняя 7,3, максимальная — 13,5 тыс. экз./м²). При этом, благодаря крупным бокоплавам, олигохетам - люмбрикулидам и моллюскам, средняя биомасса бентоса увеличивается до 18,43 г/м², а в местах скопления люмбрикулид может достигать 32 г/м². Доля амфибиотических насекомых, формирующих основу населения вышележащих участков р. Начилова, в устье невелика — хирономиды, поденки, веснянки и ручейники составляют всего 47, 7, 0,3 и 2 % общей численности и 6, 9, 0,2 и 4 % биомассы населения. Доминантов по численности в сообществе нет, к субдоминантам относятся хирономиды *T. gr. clavicornis*, *Cricotopus* gr. *tremulus*, люмбрикулиды, бокоплавы *G. lacustris* и моллюски, преимущественно вальватида (табл. 8.5). Более половины общей биомассы обеспечивают люмбрикулиды и *G. lacustris*, еще 23 % приходится на долю моллюсков, немногих поделок *H. sulphurea* и ручейников *Apatania stigmatella*.

Таблица 8.5. Структура макрозообентоса на устьевом участке р. Начилова (%)

Таксоны		
Доминанты	Субдоминанты	Значимые второстепенные
-	<i>T. gr. clavicornis</i> (12) <i>C. gr. tremulus</i> (9) Lumbriculidae (9) <i>G. lacustris</i> (7) Mollusca (6)	<i>R. ornata</i> (4) <i>C. gr. carriana</i> (3) Tubificidae (3)
<i>G. lacustris</i> (31) Lumbriculidae (28)	Mollusca (13) <i>H. sulphurea</i> (6)	<i>A. stigmatella</i> (4)

Примечание: над чертой — по численности, под чертой — по биомассе

Таким образом, при переходе из одной зоны бассейне р. Начилова в другую изменение условий обитания на руслах разного типа сопровождается сменой сообществ макрозообентоса, различающихся по составу, структуре и количественным показателям. При этом происходит очевидное снижение численности и биомассы донных беспозвоночных вдоль русла реки.

8.2. Характеристика дрефта донных беспозвоночных в разных зонах бассейна р. Начилова

Под дрефтом понимают как процесс переноса, так и совокупность участвующих в нем организмов (Смирнов и др., 1978; Хренников, 1987; Kubicek, 1978; Waters, 1972). Различают автохтонный дрефт, т.е. миграции собственно донных беспозвоночных, и аллохтонный, т.е. перенос потоком беспозвоночных, упавших в воду с суши или из воздуха. Аллохтонный дрефт, как правило, невелик. В весенне-летний период в толще воды рек встречаются практически все донные беспозвоночные, населяющие данный участок русла, причем активно мигрирующие виды хирономид, поденок, веснянок, ручейников и мошек в той же пропорции, что и на дне (Чебанова, 1983а). Поскольку состав и обилие мигрантов обусловлены структурой донного населения, плотность и биомасса дрефта вниз по течению р. Начилова закономерно изменяются в соответствии со сменой сообществ.

Согласно наблюдениям, проводившимся на всех станциях в июле, наиболее обилён дрефт на участке реки с горным руслом без перекатов. Его плотность и биомасса в среднем за сутки составляли 35 экз./м³ и 24,43 мг/м³. Количественно в дрефте преобладали разновозрастные личинки 22 видов мелких хирономид (табл. 8.6), из них *T. gr. bavarica*, *R. effusus*, *T. gr. clavicornis* и ранняя молодь рода *Eukiefferiella* в сумме составляли 37 % мигрантов. Половину общей биомассы дрефта обеспечивали поденки (немногие зрелые личинки *B. pseudothermicus*, *E. aurivillii* и *C. cava* в сумме 47 %). Доля хирономид в общей биомассе составляла 13 %, еще 10 % обеспечивали немногочисленные зрелые мошки *Helodon kamtshaticus*.

Таблица 8.6. Структура дрефта донных беспозвоночных в бассейне р. Начилова по материалам июльских проб (*N* — доля по численности, *B* — по биомассе, %)

Группы таксонов	р. Начилова								р. Микочева	
	Зоны									
	B		C		D		F		D	
	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>B</i>
Хирономиды	67	13	56	9	17	6	64	39	43	36
Мошки	3	10	5	6	57	35	3	*	14	16
Прочие двукрылые	2	1	*	*	*	*	-	-	-	-
Поденки	13	56	15	20	12	26	17	40	34	27
Веснянки	2	9	4	7	2	8	-	-	1	1
Ручейники	1	4	7	56	7	13	2	*	-	-
Планарии	1	5	*	*	-	-	-	-	-	-
Водяные клещи	11	2	13	1	3	*	10	15	5	7
Олигохеты	-	-	-	-	-	-	3	*	1	7
Бокоплавы	-	-	-	-	1	11	1	5	2	6

Примечание: * — < 1 %, обозначение зон как в табл. 4.5

В зоне горных русел с перекатами количественные показатели дрефта снижаются, по результатам 4-х июльских серий обловов плотность в среднем составляла 15 экз./м³ (14—19 экз./м³), биомасса — 17,11 мг/м³ (16,36—18,19 мг/м³). В этот период в дрефте принимали участие разновозрастные личинки хирономид, составлявшие 56 % мигрантов. Немногочисленные личинки ручейников *O. unicolor* и *Brachycentrus americanus* младших возрастов обеспечивали 56 % общей биомассы, еще 20 % приходилось на долю поденок, в основном зрелых *Ameletus montanus*, *B. pseudothermicus*, *E. aurivillii* и *C. cava*. Следует отметить, что в предгорных водотоках биомасса дрефта зависит, особенно в мае-июне, от миграций единичных зрелых личинок ручейников *O. unicolor* и *B. americanus*, которые из-за своих крупных размеров не являются кормовыми объектами молоди лососей (Чебанова, 2008). Во время их миграций по разветвленному водотоку бассейна р. Начилова биомасса общего дрефта достигала 98,19 мг/м³, а кормового — 14,86 мг/м³.

На равнинном участке р. Начилова плотность и биомасса дрефта невелики — 10 экз./м³ и 7,03 мг/м³. В июле в толще воды ниже переката, как и на его дне, доминировали мошки, в первую очередь, *S. curvans*. Молодь этого вида составляла 45 % численности и 18 % биомассы мигрантов. Еще 12 % общей биомассы обеспечивали немногочисленные предкуколки мошки *Simulium rubtzovi*. Кроме мошек, в толще воды часто встречались поденки *B. vernus* и *B. fuscatus*, составлявшие в сумме 8 % численности и 21 % биомассы дрефта, а также личинки

ручейника *A. ladogensis* младших возрастов — 6 % и 10 %, соответственно. Еще 11 % общей биомассы мигрантов обеспечивали единичные относительно крупных бокоплав *G. lacustris*.

Дрифт в нижнем течении р. Микочева отличается от дрефта на близлежащем равнинном участке р. Начилова меньшим обилием (7 экз./м³ и 3.26 мг/м³), структурой и составом относительно многочисленных видов. Его основу составляют хирономиды и поденки (78 % по численности и 63 % по массе), а доля мошек, в отличие от главного русла, невелика (14 и 16 %). В толще воды притока по встречаемости и количеству выделялись хирономиды *R. ornata* (15 %), *P. gaedii* (7 %), *T. gr. clavicornis* (5 %), молодь поденок семейств Ephemerellidae (14 %), Baetidae (13 %) и мошки *S. rubtzovi* (8 %). Выше по течению в "торфяном канале" р. Микочева дрефта почти нет.

На устьевом участке р. Начилова дрефт беден, его плотность составляла в среднем 7 экз./м³, а биомасса — всего 1,87 мг/м³. Крайне низкая биомасса мигрантов была связана с абсолютным преобладанием толще воды ранней молодежи донных беспозвоночных. Основу дрефта составляли хирономиды, причем преобладавшие на дне *T. gr. clavicornis*, *C. gr. tremulus* и *R. ornata* составляли 22, 10 и 7 % мигрантов. Кроме хирономид, в толще воды были относительно многочисленны поденки *B. vernus* и *B. fuscatus* (в сумме 17 %) и водяные клещи (10 %). Эти три группы мигрантов обеспечивали 94 % общей биомассы.

8.3. Характеристика кормовой базы молодежи лососевых рыб в бассейне Начилова

Установлено, что обеспеченность молодежи лососей пищей в реках влияет на ее выживаемость и рост не только во время пресноводного нагула, но и на ранних этапах морского (Леванидов, 1969). В камчатских реках истинный зоопланктон отсутствует, и молодь лососей питается главным образом макрозообентосом. Однако, по определению Е.В. Боруцкого (1960) материалы бентосных проб дают представление о кормовых ресурсах рек, а кормовая база — "это та часть кормовых ресурсов, которая может быть использована в качестве пищи наличным видовым и возрастным составом ихтиофауны при условии существующих в водоеме биотических и абиотических взаимоотношений". В лососевых реках с быстрым течением и плотными гравийно-галечными грунтами кормовая база молодежи существенно отличается от кормовых ресурсов, поскольку доступность донных беспозвоночных, населяющих, как правило, нижнюю поверхность валунов и щели между галькой, ограничена (DeWalt, Stewart, 1995; Ward, 1992). Молодь способна утилизировать не более 30—50 % продукции макрозообентоса (Waters, 1988).

Существенную роль в повышении доступности донных беспозвоночных для рыб играет дрефт, о его роли как кормовой базы молодежи и жилых лососевых свидетельствует сходство спектров и ритмов питания рыб со структурой и динамикой дрефта в течение суток и в сезонном аспекте (Фроленко, 1970; Чебанова, 1983б, 2002; Ringler, 1985; Kreivi et al., 1999; Amundsen et al., 2000; Giroux et al., 2000). Установлено, что от обилия дрефта зависят интенсивность питания и рост молодежи, особенно территориальной (Lister, Genoe, 1970; McNicol et al., 1985; Wilzbach et al., 1986; Brannas, Alanara, 1994; Nacano, 1995, Sommer et al., 2001). Например, сравнительный анализ популяций микижи нескольких небольших рек в Каскадных горах Северной Америки показал прямую связь темпа роста молодежи с количеством дрефта в соответствующий период (Murphy et al., 1981). Большинство исследователей придерживаются мнения, что само территориальное поведение лососевых — это конкуренция за микробиотопы, удобные для питания дрефтом (Grant, 1990; Gotceitas, Godin, 1992; Mikheev et al., 1994; Nacano, 1995; Adams, Huntingford, 1996). Соответственно, с плотностью дрефта связаны площади индивидуальных кормовых территорий, и, в конечном счете, плотность заселения участков реки (Charman, 1966). Кроме того, различия в обеспеченности пищей на разных участках приводят к дифференциальному росту территориальной молодежи (Charman, 1962). Питание эпибентосом преобладает только у личинок и мелких сеголеток, обитающих в небольших мелких заводях вдоль береговой линии (Mundie, 1969; Grant, Noakes, 1987; Hubert, Rhodes, 1992) и у молодежи в мутных реках (Tippets, Moyle, 1978). Таким образом, в лососевых реках обеспеченность молодежи рыб легкодоступным кормом напрямую зависит не только от обилия донных беспозвоночных на дне, но и от их миграционной активности, т.е. обилия в толще воды (Allan, 1981, 1995; Rader, McArthur, 1995).

Рассматривая бентос и дрефт как кормовую базу молодежи лососей необходимо учитывать размерный состав донных беспозвоночных, поскольку анализ обширного материала по питанию различных видов лососевых в камчатских реках показал, что личинки ручейников *O. unicolor*, *B. americanus*, веснянок сем. Perlodidae и типулид крупнее 15—17 мм, а также моллюски с диаметром раковины более 4 мм не встречаются в желудках молодежи, даже у крупных

двухлеток кижуча и чавычи. Соответственно, биомассу собственно "кормового" бентоса и дрефта следует рассчитывать без учета этих крупных организмов.

Роль отдельных таксонов донных беспозвоночных в питании молоди неравнозначна. Как показали многочисленные трофологические исследования, в реках основным кормом всех видов лососевых рыб служат амфибиотические насекомые, в первую очередь доминирующие по численности хирономиды (Леванидова, 1982; Николаева 1968; Williams, 1981; Cunjak, 1992). Согласно детальной классификации Рэдера (Rader, 1997), наиболее доступными и важными кормовыми объектами являются многочисленные, активно участвующие в дрефте хирономиды, мошки, поденки семейств Baetidae, Heptageniidae, родов Ephemerella, Drunella, Paraleptophlebia, Ameletus, а также бокоплавцы. К второстепенным кормовым объектам автор отнес не склонных к активным миграциям веснянок, в том числе родов Alloperla, Suwallia, Capnia, поденок сем. Ephemeridae, ручейников сем. Glossosomatidae, некоторых двукрылых, а также олигохет, планарий и прочих беспозвоночных, обитающих в отложениях мелкого гравия, песка и ила.

Следует отметить, что в период массового вылета амфибиотических насекомых молодь лососей активно питается не только их личинками, но и имаго. Обеспеченность рыб этими легкодоступными кормовыми объектами на каждом участке реки в значительной мере зависит от обилия амфибиотических насекомых в бентосе. Рыбы схватывают имаго в толще воды после их смерти, с поверхности воды во время откладки яиц или прямо в воздухе во время роения (в прыжке). Кроме того, в момент массового нереста тихоокеанских лососей молодь рыб способна переходить на активное питание вымываемой с нерестилищ икрой (Гриценко, 2002; Живогляд, 2004; Chaston, 1969). Поздней осенью и в начале лета до трети пищи молоди лососей может составлять мышечная ткань разлагающейся "сненки" (Введенская, Травина, 2008; Кирилова, 2008). Подросшие лососи переходят к факультативному хищничеству.

Характеризуя кормовую базу р. Начилова, количественные характеристики бентоса и дрефта рассчитывали без учета крупных ручейников и моллюсков, а также выделяли группу амфибиотических насекомых, как основных кормовых объектов молоди лососей. От верховьев к устью реки количественные показатели "кормового" бентоса снижаются (табл. 8.7). Максимальная численность и биомасса кормовых объектов (23 тыс. экз./м² и 21 г/м²), в том числе амфибиотических насекомых (20 тыс. экз./м² и 20 г/м²), наблюдаются в зоне горного русла без перекатов. В зоне разветвлений и в равнинном поясе показатели обилия "кормового" бентоса практически одинаковы — 15—16 тыс. экз./м² и 10—11 г/м² (амфибиотические насекомые — 15 тыс. экз./м² и 9 г/м²). На устьевом участке реки общая численность кормовых объектов снижается до 7 тыс. экз./м², а биомасса, благодаря крупным олигохетам, увеличивается до 17 г/м². При этом амфибиотических насекомых на заиленном русле мало — 5 тыс. экз./м² и 4 г/м². Тенденция снижения обеспеченности молоди кормом вдоль русла реки еще отчетливее прослеживается на изменении количественных показателей "кормового" дрефта. Численность легкодоступных в толще воды беспозвоночных в зонах горных русел без перекатов и с перекатами, равнинных русел с перекатами и на устьевом участке составляет 35, 15, 10 и 7 экз./м³, биомасса — 24, 17, 7 и 2 мг/м³ соответственно. Высокую биомассу "кормового" дрефта в предгорном поясе обеспечивают миграции относительно крупных поденок старших возрастов.

Таблица 8.7. Изменение кормовой базы молоди лососевых рыб вниз по течению р. Начилова

Зона	Бентос				Дрефт	
	Все кормовые объекты рыб		Основные кормовые объекты рыб		N, экз./м ³	B, мг/м ³
	N, экз./м ²	B, г/м ²	N, экз./м ³	B, мг/м ³		
B	23300	21,39	19900	19,74	35	24,43
C	14800	10,05	14800	9,52	15	17,11
D	16300	11,49	15350	9,14	10	7,03
F	6900	16,80	4700	4,09	7	1,87

Примечание: * — личинки и куколки амфибиотических насекомых; обозначение зон как в табл. 4.5

В нижнем течении равнинной реки Микочева численность и биомасса "кормового" бентоса составляют в среднем 18 тыс. экз./м² и 9,35 г/м², амфибиотических насекомых — 17 тыс. экз./м² и 7,72 г/м². Без учета массовых на этом участке реки ручейников сем. Glossosomatidae (*A. inaequispinosus*), относящихся по классификации Рэдера к второстепенным кормовым объектам молоди лососей, численность и биомасса амфибионтов снижаются до 16 тыс. экз./м² и 5,70 г/м². Судя по размерному составу мигрантов, весь дрефт в р. Микочева можно считать "кормовым", однако его плотность и биомасса невелики — 7 экз./м³ и 3,26 мг/м³.

8.4. Питание молодежи лососеобразных рыб в бассейне р. Начилова

8.4.1. Сравнение видовых особенностей питания молодежи лососеобразных рыб в нижнем течении р. Микочева

Исследования проводились в июле 2003 г. на участке равнинного русла с перекатами в нижнем течении р. Микочева (станция МЗ), рыбное население которого отличалось наиболее полной видовой и возрастной структурой. В рассматриваемый период молодежь всех видов лососеобразных рыб активно питалась (табл. 8.8), пустые желудки встречались только у трехлеток мальмы.

Сеголетки кижуча и мальмы питались с разной интенсивностью, у первых наполнение желудков было почти вдвое выше, чем у вторых (у кижуча средний индекс наполненности 160 ‰, максимальный 447 ‰; у мальмы — 85 ‰ и 291 ‰ соответственно). Следует отметить, что накормленность сеголеток этих двух видов в р. Микочева заметно ниже, чем в других нагульных водотоках. По нашим данным, собранным в разные годы в рр. Толмачева и Первая Красная, кл. Карымайский и руч. Ключевой, средние индексы наполнения желудков сеголеток кижуча в июле варьируют в пределах 160—280 ‰ (200 ± 14 ‰). У сеголеток голецов, пойманных в июле в р. Толмачева и в кл. Карымайский, эти показатели составляли 160 и 110 ‰ соответственно.

Двухлетки кижуча, симы, кунджи, микижи и хариуса по накормленности почти не различались, относительно высокий средний показатель отмечен у симы (146 ‰), низкий — у микижи (102 ‰). В отличие от них двухлетки мальмы питались крайне неравномерно; при том, что 30 % рыб практически голодали (остатки пищи находились в задней части желудков и средний индекс наполнения составлял всего 10 ‰), единично встречались особи с хорошим наполнением желудков (максимальный индекс 1064 ‰). Благодаря этим немногим рыбам двухлетки мальмы, в основном питавшиеся слабо, по среднему показателю накормленности (94 ‰) незначительно отличались от двухлеток других видов. Накормленность двухлеток кижуча (средняя 128 ‰) в р. Микочева можно охарактеризовать, как обычную. Так, у рыб в р. Первая Красная этот показатель в июле составлял 172 ‰, в р. Толмачева — 190 ‰, в р. Плотникова, по данным Ж.Х. Зорбиди (1970), колебался от 71 до 104 ‰.

Таблица 8.8. Основные количественные характеристики питания молодежи лососеобразных рыб в июле 2003 г. на станции МЗ

Вид	Возраст, л, шт.	Длина, мм	Индекс наполн. жел., ‰		Среднее кол-во жертв в 1 жел., экз.	Средняя масса жертв в 1 жел., мг
			средний	максимальный		
Кижуч	0+, 26	40 - 59	160,3	447	22,7	1,3
	1+, 35	71 - 95	127,6	326	18,7	112,7
Сима	1+, 23	63 - 99	145,7	339	29,0	135,1
Мальма	0+, 12	42 - 48	85,3	291	15,42	1,9
	1+, 25	79 - 111	94,3	1064	23,0	3,6
	2+, 9	96 - 129	66,7	320	13,1	181,4
Кунджа	1+, 17	92 - 119	117,6	396	27,4	5,7
	2+, 11	117 - 136	89,3	217	29,0	211,1
Микижа	1+, 40	66 - 105	101,6	204	28,6	6,9
	2+, 20	122 - 184	103,2	207	34,0	229,1
Хариус	1+, 23	74 - 102	120,4	217	44,7	4,9
	2+, 12	159 - 241	212,7	459	54,8	241,0

Трехлеток трудно сравнивать, поскольку они существенно различались размерами — хариусы были крупнее микижи, кунджи и, тем более, мальмы. У первых 3-х видов все особи питались, однако хариусы выделялись не только высокой накормленностью (средний индекс 213 ‰, максимальный 459 ‰), но и пищевой активностью — среднее количество жертв в их желудках было в 1,6—1,8 раз больше, чем у микижи и кунджи. Накормленность микижи и кунджи была одинаковой, средние индексы составляли 103 и 89 ‰, максимальные — 207 и 217 ‰. Трехлетки мальмы, как и двухлетки, отличались от других видов неравномерным пищевым поведением — 25 % рыб голодали, остальные питались слабо и только у одной особи наполне-

ние желудка составляло 320 ‰. Соответственно, средняя накормленность питавшихся трехлеток мальмы была низкой (67 ‰).

Молоди лососевых свойственна избирательность в отношении размера кормовых объектов — по мере роста рыб оптимальные размеры их жертв увеличиваются (Wankowski, 1979; Bannon, Ringler, 1986; Rose, 1986). В р. Микочева эта тенденция четко прослеживается у молоди всех видов. В желудках сеголеток средняя масса жертв минимальна, у двухлеток и, особенно, у трехлеток увеличивается, поскольку старшие рыбы чаще и в большем количестве захватывают крупных беспозвоночных.

Состав пищи молоди всех возрастов в июле был разнообразен. Основу рациона большинства возрастно-видовых групп составляли донные беспозвоночные, активно мигрирующие в толще воды (личинки хирономид, мошек, поденок, ручейников *B. americanus* и *O. unicolor* с домиками из растительных частиц), и воздушные насекомые, роящиеся над водной поверхностью. В желудках рыб встречались также закапывающиеся и прикрепленные донные беспозвоночные (плоские, круглые и кольчатые черви, поденки сем. Leptophlebiidae, ручейники сем. Glossosomatidae и Apataniidae), беспозвоночные, дрейфующие по поверхности воды (куколки двукрылых в момент метаморфоза, коллемболы, личинки и имаго наземных и околводных жуков, цикад, бабочек, дождевые черви, яйцекладки и т.п.), мальки рыб и растительные остатки. Обычно роль этих кормовых объектов в питании лососеобразных рыб была невелика.

Питание кижуча. В питании сеголеток количественно преобладали личинки хирономид, преимущественно мелких ортокладиин (45 %), и мошек (21 %). Относительно немногочисленные воздушные насекомые занимали третье место по количеству (15 % жертв), составляя около 40 % массы пищевого комка. У двухлеток основной пищей были воздушные насекомые (79 % количества и 84 % массы жертв), а также упавшие в воду наземные беспозвоночные и участвующие в дрейфе личинки поденок, составлявшие, соответственно, 12 и 3 % от общего количества жертв. Непищевые объекты (кусочки растений, песчинки и т.п.) встречались в желудках редко — примерно у 10 % рыб (табл. 8.9).

Таблица 8.9. Спектры питания молоди кижуча в июле 2003 г. на станции М3 (а — частота встречаемости, в — количество жертв в одном желудке)

Компоненты	0+ (n=26)			1+ (n=35)		
	а %	в экз.	в %	а %	в экз.	в %
<i>Ephemeroptera</i> larvae	74	3,70	6,48	31	0,52	2,78
Baetidae	58	2,99	2,85	3	0,03	0,16
Leptophlebiidae	-	-	-	3	0,06	0,32
Ephemerellidae	19	0,71	3,63	23	0,40	2,14
Ameletidae	-	-	-	3	0,03	0,16
<i>Plecoptera</i> larvae	4	0,04	0,10	-	-	-
Perlodidae						
<i>Trichoptera</i> larvae	8	0,08	0,12	-	-	-
Apataniidae						
pupae	8	0,08	0,23	-	-	-
<i>Diptera</i>						
<i>Chironomidae</i> larvae	85	22,72	44,95	23	0,46	2,46
<u>Orthoclaadiinae</u>	80	16,25	33,70	17	0,20	1,07
<u>Chironominae</u>	65	4,08	3,63	14	0,14	0,75
<u>Tanypodinae</u>	54	1,77	7,39	3	0,03	0,16
<u>Diamesinae</u>	46	0,62	0,23	9	0,09	0,48
pupae	62	2,17	7,15	14	0,14	0,75
<i>Simuliidae</i> larvae	77	9,07	21,39	3	0,03	0,16
<i>Scatophagidae</i> larvae	-	-	-	6	0,06	0,32
<i>Limoniidae</i> larvae	-	-	-	3	0,03	0,16
<i>Tipulidae</i> larvae	-	-	-	3	0,03	0,16
<i>Coleoptera</i> larvae	8	0,08	0,23	17	0,26	1,39
<i>Collembola</i>	35	0,30	0,43	11	0,11	0,59
<i>Gammaridae</i>	-	-	-	6	0,06	0,37
Воздушные насекомые	92	8,12	15,05	100	14,74	78,60
Наземные беспозвоночные	67	1,30	3,63	83	2,28	12,10
Яйцекладки насекомых	-	-	-	3	0,03	0,16
Непищевые объекты	8	-	-	11	-	-

Питание симы. Молодь в возрасте 1+ отличалась относительно простым спектром питания. Количественно и по массе в нем преобладали воздушные насекомые (69 и 80 % соответственно). На втором и третьем месте по количеству были личинки хирономид (12 %) и мошек (6 %). Непищевые объекты встречались в желудках симы сравнительно редко — у 22 % рыб, они составляли менее 1 % от массы пищевого комка (табл. 8.10).

Таблица 8.10. Спектры питания молоди симы в июле 2003 г. на станции МЗ (а — частота встречаемости, в — количество жертв в одном желудке)

Компоненты	1+ (n=23)		
	а %	экз.	в %
<i>Ephemeroptera</i> larvae	48	1,40	4,80
Baetidae	65	0,79	2,70
Ephemerellidae	30	0,44	1,50
Heptageniidae	9	0,17	0,60
<i>Plecoptera</i> larvae	4	0,04	0,15
Chloroperlidae			
<i>Trichoptera</i> larvae	9	0,09	0,30
Glossosomatidae			
<i>Diptera</i>			
Chironomidae larvae	83	3,43	11,86
<u>Orthocladinae</u>	83	1,65	5,71
<u>Chironominae</u>	70	1,26	4,35
<u>Tanypodinae</u>	35	0,43	1,50
<u>Diamesinae</u>	9	0,09	0,30
pupae	43	0,83	2,85
Simuliidae larvae	65	1,78	6,16
pupae	9	0,09	0,30
<i>Gammaridae</i>	33	0,30	1,05
Воздушные насекомые	100	17,48	68,93
Наземные беспозвоночные	78	1,04	3,60
Непищевые объекты	22	-	-

Питание микижи. В питании двухлеток ключевую роль играли личинки мошек (54 % количества и 35 % массы жертв) и воздушные насекомые (21 и 52 % соответственно). Доля личинок хирономид и поденок, преимущественно мелких баетид, была невелика — 8 и 4 % от общего числа жертв. Трехлетки предпочитали воздушных насекомых (44 % количества и 45 % массы жертв), а также личинок крупных ручейников сем. Brachicentridae (34 и 45 %) и мошек (7 и 22 %). Рыба в питание крупной микижи не входила. В желудках более чем 35 % рыб обнаружены мелкие древесные остатки, вероятно остатки домиков ручейников - брахицентрусов, оторванные кусочки водных мхов и листьев, которые обычно сносятся в среднем и верхнем горизонтах потока. Эти непищевые объекты составляли 2 % массы пищевого комка (табл. 8.11).

Таблица 8.11. Спектры питания молоди микижи в июле 2003 г. на станции МЗ (а — частота встречаемости, в — количество жертв в одном желудке)

Компоненты	1+ (n=40)			2+ (n=20)		
	а %	экз.	в %	а %	экз.	в %
<i>Ephemeroptera</i> larvae	42	1,26	4,38	90	1,60	4,71
Baetidae	20	0,85	2,96	90	1,00	2,94
Ephemerellidae	12	0,15	0,52	50	0,40	1,18
Heptageniidae	8	0,18	0,63	20	0,20	0,59
Ameletidae	8	0,08	0,28	-	-	-
<i>Plecoptera</i> larvae	4	0,06	0,21	17	0,20	0,29
Chloroperlidae	2	0,03	0,10	-	-	-
Nemouridae	2	0,03	0,10	10	0,10	-
<i>Trichoptera</i> larvae	58	2,39	8,33	90	11,60	34,12
Brachycentridae	60	2,36	8,22	90	8,30	24,41

Компоненты	а			б		
	%	экз.	%	экз.	экз.	%
Limnephilidae	2	0,03	0,10	-	-	-
Apataniidae	-	-	-	45	3,30	9,71
Diptera						
Chironomidae larvae	55	1,69	5,88	45	1,00	2,94
Orthocladinae	39	0,62	2,04	30	0,40	1,18
Chironominae	32	0,49	1,7	25	0,35	1,03
Diamesinae	20	0,38	1,32	25	0,25	0,73
Tanypodinae	15	0,20	0,70	-	-	-
pupae	35	0,53	1,84	25	0,40	1,18
Simuliidae larvae	48	15,5	53,94	60	2,20	6,47
pupae	15	0,38	1,32	40	0,50	1,47
Empididae larvae	2	0,03	0,10	-	-	-
pupae	10	0,15	0,52	-	-	-
Scatophagidae larvae	-	-	-	15	0,25	0,73
Nematoda	2	0,03	0,10	-	-	-
Collembola	-	-	-	15	0,25	0,73
Gammaridae	2	0,03	0,10	5	0,05	0,15
Яйцекладки	2	0,03	0,10	-	-	-
Воздушные насекомые	90	6,03	20,99	100	15,25	44,12
Наземные беспозвоночные	25	0,63	2,19	90	1,05	3,09
Непищевые объекты	38	-	-	65	-	-

Питание мальмы. В питании молоди всех возрастов по частоте встречаемости и количественно преобладали донные беспозвоночные. У сеголеток основной пищей были личинки мелких хирономид (34 % количества жертв), мошек (31 %) и поденок (16 %), т.е. массовые участники дрейфа. Воздушные насекомые и наземные беспозвоночные в сумме составляли менее 5 % жертв. По массе в питании сеголеток преобладали мошки (31 %) и поденки (29 %). Двухлетки питались теми же кормовыми объектами, что и сеголетки, но явно предпочитали более крупных мошек, их доля в пище достигала 50 % по количеству и 40 % по массе. Личинки мелких хирономид и поденок составляли, соответственно, 26 и 5 %, воздушные насекомые — 8 % от общего количества заглоченных жертв. В желудках трехлеток количественно и по массе доминировали крупные личинки ручейников (36 % по количеству и 42 % по массе), причем, если брахицентрид и арктопсихид молодь могла захватывать в толще воды, то глоссосоматид с домиками из камешков и песчинок — только со дна. Относительно многочисленными в пище трехлеток были также поденки (22 %), в основном сем. Baetidae, и хирономиды (15 %). Воздушные насекомые составляли менее 7 % от общего количества заглоченных кормовых объектов. В желудках почти половины молоди мальмы обнаружены песчинки и камушки — вероятно остатки домиков ручейников - глоссосоматид, которые у трехлеток по массе составляли в среднем 10 % пищевого комка (табл. 8.12).

Таблица 8.12. Спектры питания молоди мальмы в июле 2003 г. на станции МЗ (а — частота встречаемости, б — количество жертв в одном желудке)

Компоненты	0+ (n=12)			1+ (n=25)			2+ (n=9)		
	а	б		а	б		а	б	
		%	экз.		%	экз.		%	экз.
Ephemeroptera larvae	83	2,50	16,21	64	1,24	5,38	88	3,12	22,04
Baetidae	83	1,33	8,65	60	1,00	4,34	88	2,13	14,41
Heptageniidae	42	0,42	2,70	16	0,16	0,69	22	0,22	1,70
Ephemerellidae	58	0,75	4,86	4	0,08	0,35	77	0,77	5,93
Plecoptera larvae	-	-	-	20	0,20	0,87	22	0,22	1,70
Nemouridae	-	-	-	12	0,12	0,44	22	0,22	1,70
Perlodidae	-	-	-	8	0,08	0,43	-	-	-
Trichoptera larvae	66	1,08	7,02	28	0,68	2,95	100	5,01	35,60
Brachycentridae	42	0,50	3,24	12	0,32	1,39	66	1,44	11,02
Glossosomatidae	42	0,42	2,70	16	0,16	0,69	88	3,13	21,19

Компоненты	а			б			а			б		
	%	экз.	%	%	экз.	%	%	экз.	%	%	экз.	%
Leptoceridae	-	-	-	4	0,12	0,52	-	-	-	-	-	-
Arctopsychidae	16	0,16	1,08	8	0,08	0,35	33	0,44	3,39	-	-	-
pupae	8	0,08	0,54	8	0,44	1,91	-	-	-	-	-	-
Diptera												
Chironomidae larvae	83	5,24	34,07	76	5,88	25,52	77	2,00	15,25	-	-	-
<u>Chironominae</u>	83	1,83	11,89	68	2,68	11,63	56	0,78	5,93	-	-	-
<u>Diamesinae</u>	75	1,50	9,73	44	1,32	5,73	33	0,56	4,24	-	-	-
<u>Orthoclaadiinae</u>	75	1,08	7,03	74	1,12	4,85	33	0,33	2,54	-	-	-
<u>Tanypodinae</u>	58	0,83	5,41	40	0,76	3,31	33	0,33	2,54	-	-	-
pupae	33	0,33	2,16	12	0,2	0,87	44	0,44	3,39	-	-	-
Simulidae larvae	83	4,75	30,82	64	11,40	49,48	77	1,11	8,47	-	-	-
pupae	25	0,33	2,16	20	0,36	1,56	-	-	-	-	-	-
Empididae larvae	-	-	-	8	0,08	0,35	-	-	-	-	-	-
pupae	-	-	-	4	0,04	0,17	-	-	-	-	-	-
Oligochaeta	-	-	-	4	0,04	0,17	33	0,33	2,54	-	-	-
Hydrocarina indet.	33	0,33	2,16	8	0,24	1,04	22	0,22	1,70	-	-	-
Gammaridae	-	-	-	8	0,08	0,35	-	-	-	-	-	-
Яйцекладки	-	-	-	8	0,08	0,35	-	-	-	-	-	-
Воздушные насекомые	50	0,66	4,32	52	1,8	7,81	56	0,89	6,77	-	-	-
Наземные беспозвоночные	8	0,08	0,54	24	0,28	1,22	33	0,33	2,54	-	-	-
Непищевые объекты	50	-	-	48	-	-	56	-	-	-	-	-

Питание кунджи. Все двухлетки активно питались воздушными насекомыми, их доля в желудках достигала в среднем 55 % по количеству и 82 % по массе. Также почти у всех двухлеток в желудках встречались поденки (11 % количества жертв), примерно у половины — упавшие в воду наземные насекомые (13 %), личинки мошек (8 %) и хирономид (2 %). Трехлетки, как и двухлетки, питались в основном воздушными насекомыми (65 % количества и 88 % массы жертв). Почти все рыбы захватывали личинок хирономид (6 %) и наземных насекомых (5 %), но, судя по их количеству в желудках, это был случайный корм. Мошками активно питались 45 % трехлеток, при этом количественно они составляли 11 % общего рациона. Кунджа — единственный факультативный хищник среди рыб, нагуливавшихся в нижнем течении р. Микочева. Мальки 3-иглых колюшек и кижуча встречались в желудках 12 % двухлеток и 64 % трехлеток, однако доля рыбной пищи по массе была невелика — у крупных особей около 3 % (табл. 8.13).

Таблица 8.13. Спектры питания молоди кунджи в июле 2003 г. на станции М3 (а — частота встречаемости, б — количество жертв в одном желудке)

Компоненты	1+ (n=17)						2+ (n=11)					
	а		б		а		б		а		б	
	%	экз.	%	экз.	%	экз.	%	экз.	%	экз.	%	
Ephemeroptera larvae	88	2,94	10,75			45	0,82	2,80				
Baetidae	71	1,82	6,47			36	0,55	1,87				
Heptageniidae	71	1,00	3,87			27	0,27	0,93				
Leptophlebiidae	5	0,12	0,43			-	-	-				
Plecoptera larvae	12	0,18	0,65			-	-	-				
Perlodidae												
Trichoptera larvae	47	1,47	5,38			55	1,82	6,25				
Apotaniidae	29	1,12	4,09			0,45	1,09	3,75				
Glossosomatidae	29	0,35	1,29			0,45	0,73	2,50				
Diptera												
Chironomidae larvae	59	0,56	2,37			82	1,74	5,95				
<u>Orthoclaadiinae</u>	47	0,24	0,86			73	0,91	3,13				
<u>Chironominae</u>	18	0,18	0,65			45	0,64	2,19				
<u>Tanypodinae</u>	12	0,12	0,43			-	-	-				
<u>Diamesinae</u>	12	0,12	0,43			9	0,19	0,63				
pupae	24	0,35	1,29			27	0,45	1,56				

продолжение табл. 8.13

Компоненты	а			б		
	%	экз.	%	%	экз.	%
Simuliidae larvae	59	2,24	8,17	45	3,27	11,29
pupae	12	0,29	1,07	-	-	-
Limoniidae larvae	24	0,29	1,07	-	-	-
<i>Gammaridae</i>	18	0,18	0,65	-	-	-
Воздушные насекомые	100	15,00	54,84	100	18,73	64,58
Наземные беспозвоночные	65	3,65	13,33	82	1,45	5,02
PISCES (колюшки, мальма)	12	0,12	0,43	64	0,73	2,55
Непищевые объекты	59	-	-	100	-	-

Питание хариуса. Все двухлетки питались личинками хирономид, воздушными насекомыми и поденками, но предпочитали хирономид (38 % количества и 31 % массы жертв). Воздушные насекомые составляли 24 %, поденки — всего 7 % от общего числа жертв. У половины рыб в желудках встречались упавшие на поверхность воды наземные насекомые, а также семена и проростки водного лютика и рдестов. В среднем их количество было относительно невелико — 8 и 9 % соответственно (табл. 8.14). Трехлетки питались теми же кормовыми объектами, но явно предпочитали более крупных жертв. Личинок хирономид и воздушных насекомых они поедали примерно в равном количестве — 29 и 33 % жертв соответственно, но крупные насекомые составляли почти половину массы пищи. Кроме того, старшие хариусы несколько чаще, чем двухлетки, захватывали наземных насекомых и семена, причем довольно крупные семена и проростки составляли у них 10 % массы пищи. Поскольку у половины рыб в желудках встречались песчинки, можно предположить, что хариусы собирают семена и проростки не только в толще воды, но и со дна. Значение растительной пищи в рационе хариуса неясно, т.к. нет сведений об эффективности переваривания проростков.

Таблица 8.14. Спектры питания молоди хариуса в июле 2003 г. на станции М3 (а — частота встречаемости, б — количество жертв в одном желудке)

Компоненты	1+ (n=23)			2+ (n=13)		
	а %	б экз.	в %	а %	б экз.	в %
<i>Ephemeroptera</i> larvae	96	2,92	6,51	100	2,43	4,49
Baetidae	77	2,41	5,28	77	1,80	3,25
Heptageniidae	26	0,42	1,04	38	0,40	0,82
Ephemerellidae	9	0,09	0,19	15	0,23	0,42
<i>Plecoptera</i> larvae	9	0,09	0,19	-	-	-
Nemouridae						
<i>Trichoptera</i> larvae	13	0,78	1,74	85	2,08	3,79
Brachycentridae	9	0,43	0,97	46	0,69	1,26
Glossosomatidae	9	0,26	0,58	85	1,39	2,53
Leptoceridae	4	0,09	0,19	-	-	-
pupae	9	0,09	0,19	-	-	-
<i>Diptera</i>						
Chironomidae larvae	96	17,09	38,19	100	16,02	29,22
Chironominae	96	8,78	19,63	100	8,08	14,75
Orthocladinae	96	3,57	7,97	77	3,24	5,90
Tanypodinae	78	3,04	6,80	38	2,08	3,79
Diamesinae	61	1,70	3,79	62	2,62	4,78
pupae	48	1,52	3,40	38	1,07	1,97
Simuliidae larvae	65	2,00	4,47	46	2,69	4,91
pupae	26	0,52	1,17	15	0,23	0,42
Empididae larvae	9	0,09	0,19	-	-	-
pupae	4	0,04	0,10	-	-	-
<i>Coleoptera</i> larvae	13	0,26	0,58	23	0,23	0,42
<i>Gammaridae</i>	17	0,17	0,39	46	0,54	0,98
<i>Hydrocarina</i>	30	0,65	1,46	62	1,15	2,11
Воздушные насекомые	96	10,83	24,20	100	18,23	33,29
Наземные беспозвоночные	65	3,70	8,26	77	4,00	7,30
Растительная пища	52	4,00	8,94	62	6,08	11,10
Непищевые объекты	74	-	-	46	-	-

Хотя молодь лососеобразных рыб, отловленная в июле в нижнем течении р. Микочева, использовала все доступные кормовые объекты, количественные различия в спектрах питания отдельных размерно-видовых групп (рис. 8.1), позволяют предположить, что каждая из них предпочитала захватывать пищевые объекты в определенном местообитании и горизонте потока. Так, двухлетки кижуча, судя по преобладанию в желудках воздушных и наземных насекомых, питались у самой поверхности под нависающими растениями. Двухлетки симы и вся кунджа также предпочитали питаться в верхнем горизонте потока, но в заметно большем количестве, чем кижуч, захватывали донных беспозвоночных. При этом кунджа, очевидно, держалась под перекатом, питаясь обитающими на нем реофильными мошками и ручейниками, а сима — перед ним, поскольку в ее желудках было больше личинок хирономид и поденок, мигрирующих с плесовой ложины. Микижа всех возрастов, сеголетки кижуча, сеголетки и двухлетки мальмы, судя по разнообразию жертв в желудках, предпочитали схватывать корм в среднем горизонте потока. При этом, как показали визуальные наблюдения и особенности состава пищи, кижуч держался в плесовых ложинах под берегами, а микижа и мальма — в яме-затонине под перекатом. Трехлетки мальмы питались в нижнем горизонте и практически все брали со дна ручейников - глоссосоматид, прочно прикрепляющих свои домики к гальке. Хариус активно питался во всех горизонтах потока, о чем свидетельствует присутствие в его желудках воздушных насекомых, донных беспозвоночных-участников дрефта, а также проростков лютика с песчинками на корнях, которые он срывал со дна.

В июле спектры питания всех видов и размерно-возрастных групп лососеобразных рыб из сообщества р. Микочева перекрывались, однако благодаря специфике пищевого поведения и избирательности в отношении местообитаний молодь с продолжительным пресноводным периодом жизни максимально эффективно осваивала ресурсы экосистемы. По-видимому, благодаря расхождению в пространстве, уровень пищевой конкуренции снижается, о чем косвенно свидетельствует отсутствие каннибализма, а также устойчивость и разнообразие ассамблей рыб на участке.

Пищевые отношения молоди лососеобразных рыб в сложноорганизованной ассамблее нижнего течения р. Микочева очевидно имеют устойчивый характер. На это указывает межгодовая стабильность показателей накормленности и спектров питания двухлеток кижуча — наиболее массовой на участке возрастно-видовой группы лососей. Средний индекс наполненности желудков пестряток в июле 2001—2004 гг. изменялся незначительно — в пределах 92—128 ‰. При этом изменения индекса наполненности не коррелировали с межгодовыми изменениями плотности заселения участка молодь кижуча (см. табл. 6.11 и рис. 6.5). Основу корма в эти годы составляли воздушные и наземные насекомые, а также личинки хирономид, причем межгодовые различия в количественной доле имаго амфибионтов не превышали 4 % (табл. 8.15). Сходным в процентном отношении было и потребление прочих кормовых объектов. Интересно отметить, что в питании кижуча в р. Микочева устойчиво встречались поденки редкого для бассейна р. Начилова сем. Leptophlebiidae.

Таблица.8.15. Спектры питания кижуча 1+ в июле на станции МЗ по годам (а — частота встречаемости, в — количество жертв в одном желудке)

Компоненты	2001 год (n=26)			2003 год (n=35)			2004 год (n=27)		
	а %	в экз.	в %	а %	в экз.	в %	а %	в экз.	в %
Ephemeroptera larvae	35	0,50	1,75	31	0,52	2,78	33	0,54	2,05
Heptageniidae	16	0,16	0,56	-	-	-	14	0,10	0,67
Leptophlebiidae	15	0,22	0,77	3	0,06	0,32	7	0,05	0,16
Baetidae	8	0,08	0,28	3	0,03	0,16	5	0,05	0,03
Ephemerellidae	4	0,04	0,14	23	0,40	2,14	27	0,34	1,19
Ameletidae	-	-	-	3	0,03	0,16	-	-	-
Trichoptera larvae	15	0,15	0,52	-	-	-	7	0,07	0,16
Apataniidae	12	0,11	0,38	-	-	-	7	0,07	0,16
Brachycentridae	4	0,04	0,14	-	-	-	-	-	-
Diptera									
Chironomidae larvae	38	1,92	6,71	23	0,46	2,46	34	1,41	4,18
Orthoclaadiinae	38	1,19	4,16	17	0,20	1,07	25	0,72	1,88
Chironominae	19	0,61	2,13	14	0,14	0,75	20	0,51	1,13
Tanypodinae	4	0,08	0,28	3	0,03	0,16	10	0,07	0,48
Diamesinae	4	0,04	0,14	9	0,09	0,48	14	0,11	0,69
pupae	4	0,04	0,14	14	0,14	0,75	17	0,14	0,67

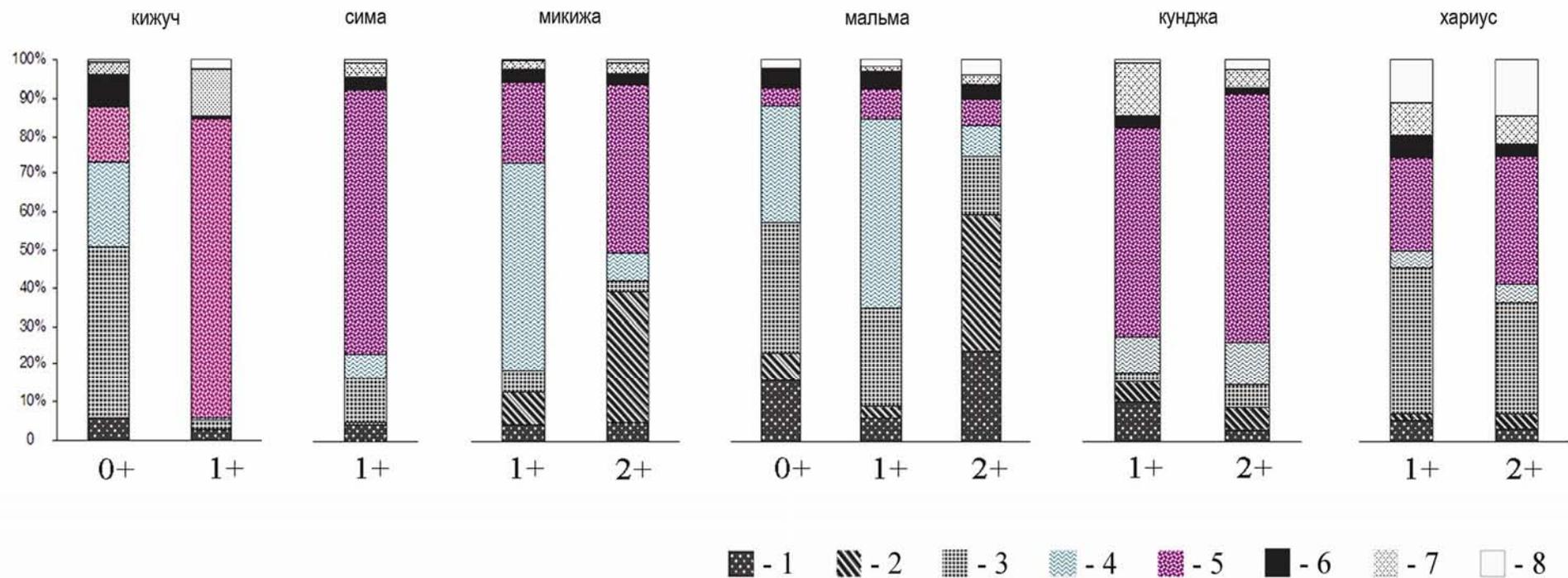


Рис. 8.1. Количественный состав пищи рыбного населения нижнего течения р. Микочева (станция М3) в июле 2003 г.
 1 — личинки поденок и веснянок, 2 — личинки ручейников, 3 — личинки хирономид, 4 — личинки мошек и прочих двукрылых (за исключением хирономид), 5 — воздушные насекомые, 6 — куколки амфибиотических насекомых, 7 — наземные беспозвоночные, 8 — прочие пищевые объекты.

Компоненты	а			в			а			в		
	%	экз.	%	%	экз.	%	%	экз.	%	%	экз.	%
Simuliidae larvae	12	0,12	0,42	3	0,03	0,16	9	0,17	0,67			
Scatophagidae larvae	-	-	-	6	0,06	0,32	-	-	-			
Limoniidae larvae	-	-	-	3	0,03	0,16	-	-	-			
Tipulidae larvae	-	-	-	3	0,03	0,16	5	0,05	0,03			
Coleoptera larvae	12	0,12	0,42	17	0,26	1,39	13	0,15	1,09			
Collembola	15	0,27	0,94	11	0,11	0,59	19	0,22	0,99			
Gammaridae	4	0,28	0,80	-	-	-	-	-	-			
Имаго роящихся насекомых	100	23,58	82,49	100	14,74	78,87	100	15,09	78,67			
Наземные беспозвоночные	69	1,66	5,81	83	2,28	12,20	80	2,30	11,49			
Яйцекладки	-	-	-	3	0,03	0,16	-	-	-			
Непищевые объекты	8	-	-	11	-	-	10	-	-			

8.4.2. Особенности питания молодежи кижуча в разных зонах бассейна р. Начилова

Молодь кижуча, которая ловилась по всему бассейну за исключением порожиисто-водопадных истоков, летом активно питалась во всех зонах не только собственно донными беспозвоночными, но и таким сезонным кормом, как воздушные и наземные насекомые.

Сеголетки наиболее активно питались в предгорном поясе бассейна, средний индекс наполненности желудков варьировал здесь от 180 до 188 ‰. При этом если на горном русле без перекатов мальки заглатывали относительно крупные объекты — здесь отмечена максимальная средняя масса жертв в одном желудке, то на горном русле с перекатами сеголетки заглатывали жертв в 1,5 раза меньше по массе, но в большем количестве. В равнинном поясе средние показатели накормленности мало различались между участками с перекатами (157—160 ‰), без перекатов (157 ‰) и устьевым участком (154 ‰), сеголеток с пустыми желудками не встречалось (табл. 8.16).

Таблица. 8.16. Основные количественные характеристики питания молодежи кижуча в июле 2003 г. в бассейне р. Начилова

Зона	Станция	Возраст, л, шт.	Длина, мм	Индекс наполн. жел., ‰		Среднее кол-во жертв в 1 жел., экз.	Средняя масса жертв в 1 жел., мг
				средний	максимальный		
В	Н3	0+, 22	29 - 48	187,6	529	23,4	1,7
С	Н4	0+, 27	29 - 52	180,4	431	26,3	1,1
		1+, 25	57 - 94	100,0	414	19,2	57,1
D	Н7	0+, 25	29 - 63	156,7	443	20,7	1,2
		1+, 25	79 - 106	48,8	153	25,2	54,0
	М3	0+, 26	40 - 59	160,3	447	22,7	1,3
		1+, 35	71 - 95	127,6	326	18,7	112,7
E	М2	0+, 30	28 - 55	157,4	397	18,2	1,6
		1+, 24	101 - 117	90,9	301	20,5	81,0
F	Н8	0+, 35	34 - 68	154,2	363	28,9	1,3
		1+, 35	90 - 104	52,3	207	20,9	87,2

Примечание: обозначение зон как в табл. 4.5

У двухлеток снижение показателей накормленности прослеживалось при переходе из предгорного пояса главной реки в равнинный более отчетливо. На горном русле с перекатами желудки подросших пестряток были равномерно заполнены пищей, средний и максимальный индексы наполненности достигали 100 и 414 ‰ соответственно. На равнинном русле наблюдалось падение активности питания в 2 раза. В среднем течении реки двухлетки с пустыми желудками составляли 4 % выборки, а в устьевой зоне — 8 %. Для старшей молодежи кижуча, питающейся в равнинных руслах преимущественно воздушными насекомыми, условия нагула в

притоке с умеренным течением, очевидно, более благоприятны, чем в главном русле. В нижнем течении р. Микочева двухлетки с пустыми желудками в июле не встречались, а накормленность рыб была существенно выше, чем на соседнем участке р. Начилова. Следует отметить, что наполнение желудков двухлеток в притоке было относительно высоким не только на участке с перекатами (средний индекс 128 ‰, максимальный — 326 ‰), но и на русле "болотного" типа (91 и 301 ‰), в котором численность бентоса ничтожна. В низовьях притока молодь заглатывала более крупных жертв по сравнению с "болотным" участком, но их среднее количество на 1 желудок было меньше (табл. 8.16).

Состав пищи у молоди кижуча был разнообразен (табл. 8.17). Тем не менее, судя по количеству тех или иных жертв в желудках рыб (Пирожников, 1953), пищевое поведение сеголеток и двухлеток в июле заметно различалось. У сеголеток по всему бассейну основным кормом служили личинки хирономид, составлявшие в среднем от 37 до 69 % общего количества съеденных жертв, а второстепенным — воздушные насекомые (14—29 %). Поскольку личинки хирономид — массовые участники дрефта, можно утверждать, что младшие рыбы чаще питались в толще воды, чем у ее поверхности. У двухлеток, напротив, основным кормом были воздушные насекомые (44—91 %), следовательно, старшая молодь предпочитала охотиться на границе вода-воздух.

Некоторые различия состава пищи молоди кижуча в разных зонах бассейна были обусловлены особенностями кормовой базы. В р. Начилова сеголетки, кроме массовых в толще воды мелких хирономид, активно захватывали менее многочисленных, но крупных поденок, которые составляли от 21 до 50 % массы пищи. На участке горного русла с перекатами, где численность поденок в дрефте была выше, ими охотно питались не только сеголетки (10 % количества и 26 % массы жертв), но и двухлетки (14 % количества и 26 % массы жертв). Отличительной особенностью питания кижуча в устьевой зоне можно считать большое количество съеденных водяных клещей. Мелких клещей захватывали практически все рыбы, поскольку в толще воды они были вторыми по численности после личинок хирономид. У сеголеток и двухлеток клещи составляли 6 и 12 % количества и всего 1,19 и 1,10 % массы жертв. Следует особо отметить, что в устьевой зоне молодь обоих возрастов практически не питалась крупными олигохетами, моллюсками и бокоплавами, составлявшими 25 % численности и 72 % биомассы бентоса, но редко попадавшими в толщу воды.

В р. Микочева на участке русла с перекатами во время обловов молоди в массе мигрировали мелкие мошки, однако активно питались ими только сеголетки (21 % количества и 19 % массы жертв). На этом участке сеголетки, как обычно, предпочитали кормиться в толще воды; воздушные насекомые, куколки хирономид, жуки, наземные беспозвоночные (клопы, тля, цикады, дождевые черви и т.п.) и ногохвостки, которых рыбы захватывают с поверхности воды, в сумме составляли всего 26 % количества и 53 % массы съеденных жертв. В русле "болотного" типа, где бентоса и, соответственно, дрефта мало, сеголетки были вынуждены чаще захватывать кормовые объекты с поверхности, поэтому их суммарная доля в желудках увеличилась до 50 % по количеству и 86 % по массе. У двухлеток в р. Микочева основным кормом были воздушные насекомые, на равнинном русле с перекатами они составляли 79 % количества и 85 % массы жертв, на болотном — 91 и 77 %, соответственно.

Поскольку рыбная пища встретилась только у двух особей кижуча в р. Начилова, ее в спектры питания не включали, чтобы не исказить массовые доли основных кормовых объектов. Сильно переваренный малек мальмы был обнаружен в желудке двухлетки на участке горного русла с перекатами, остатки 3-иглой колюшки — в желудке сеголетки из устьевой зоны.

Непищевые объекты (кусочки растений, песчинки и т.п.) в желудках молоди кижуча встречались относительно редко, в среднем не чаще чем у 10—15 % особей. Лишь в выборке сеголеток из предгорного пояса зарегистрирована встречаемость непищевых объектов, равная 30 %, однако и здесь их масса не превышала 1,5 % от массы всего содержимого желудков.

Таблица 8.17. Значение основных кормовых объектов в питании разновозрастного кижуча в июле 2003 г. по станциям в бассейне р. Начилова (а и в — доля жертв (%) по количеству и массе)

Кормовые объекты	Зоны											
	B		C		D				E		F	
	H3		H4		H7		M3		M2		H8	
	а	в	а	в	а	в	а	в	а	в	а	в
	сеголетки											
Поденки	2,77	21,59	9,90	26,08	7,11	50,28	6,48	17,10	-	-	1,59	6,11
Веснянки	0,61	4,45	4,12	5,56	0,81	3,20	0,10	0,22	-	-	-	-
Ручейники												
личинки	2,10	0,97	1,69	0,67	3,86	2,12	0,12	0,31	-	-	0,29	1,12
куколки	-	-	-	-	-	-	0,23	0,25	-	-	-	-
Хирономиды												
личинки	68,56	27,17	39,70	6,61	46,96	8,32	45,05	10,30	36,67	8,16	62,71	6,85
куколки	1,05	3,19	3,84	1,81	4,67	2,68	7,15	1,25	17,04	3,23	4,45	1,82
Мошки	-	-	1,83	1,41	4,07	2,60	21,41	18,52	-	-	0,29	0,74
Прочие двукрылые	-	-	0,42	0,50	-	-	-	-	-	-	-	-
Олигохеты	1,07	0,05	0,14	0,20	-	-	-	-	1,67	3,14	0,39	1,37
Бокоплав	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Водные клещи	-	-	0,56	0,20	1,63	0,20	-	-	12,04	2,95	5,58	1,19
Водные и околводные жуки	-	-	0,56	5,16	1,02	0,20	0,23	0,35	0,18	0,09	0,20	0,79
Воздушные насекомые	14,04	33,36	28,87	37,17	26,42	23,30	15,15	40,77	29,07	81,12	23,54	79,04
Наземные беспозвоночные	9,77	9,12	5,39	7,79	3,25	6,80	3,65	10,47	3,33	1,31	0,96	0,97
Ногохвостки	0,12	0,10	2,99	4,83	0,20	0,20	0,43	0,46	-	-	-	-
	двухлетки											
Поденки	-	-	13,96	26,08	4,70	4,83	2,80	6,68	-	-	6,33	4,76
Веснянки	-	-	3,43	8,53	-	-	-	-	-	-	0,15	1,20
Ручейники												
личинки	-	-	0,72	2,90	0,33	0,04	-	-	-	-	-	-
куколки	-	-	0,31	1,08	-	-	-	-	-	-	-	-

продолжение табл. 8.17

Кормовые объекты	B		C		D				E		F	
	H3		H4		H7		M3		M2		H8	
	а	в	а	в	а	в	а	в	а	в	а	в
Хирономиды												
личинки	-	-	14,37	1,47	4,15	1,44	2,48	0,59	4,03	7,08	7,79	1,49
куколки	-	-	2,70	0,21	2,07	1,30	0,75	0,38	0,47	1,20	7,79	1,49
Мошки	-	-	1,35	0,21	1,27	0,89	0,16	0,24	-	-	0,30	1,10
Прочие двукрылые	-	-	0,72	0,63	-	-	0,64	0,79	-	-	-	-
Олигохеты	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Бокоплавцы	-	-	-	-	0,79	0,05	-	-	0,14	7,69	-	-
Водные клещи	-	-	0,24	1,88	1,59	0,05	-	-	0,21	0,19	12,06	1,10
Водные и околводные жуки	-	-	0,31	0,14	0,16	0,00	1,39	0,51	0,01	0,40	0,60	2,19
Воздушные насекомые	-	-	44,20	39,97	76,41	88,72	78,97	84,57	90,56	76,69	60,79	80,63
Наземные беспозвоночные	-	-	12,91	16,55	8,37	2,68	12,22	6,09	4,58	6,51	4,19	6,04
Ногохвостки	-	-	4,78	0,35	0,16	0,00	0,59	0,24	-	-	-	-

Примечание: обозначение зон как в табл. 4.5

Таблица 8.18. Изменение качественного и количественного состава макрозообентоса вниз по течению рр. Начилова и Микочева (*—< 100; ** —< 1000; *** —< 2000; **** — < 3000; + — от 5000 до 6000 экз/м²)

Таксоны	р. Начилова				р. Микочева		
	предгорный пояс			равнинный пояс	равнинный пояс		
	зоны						
	B	C		D	F	D	E
основное русло (Ca)		"родниковая заводь" (Cb)					
Tricladida							
Planariidae							
<i>Bdellocephala parva</i> (Z.Sab.)	—	—	—	*	**	—	—
<i>Polycelis schmidti</i> H.Sab.	**	**	*	*	**	*	—
<i>Polycelis</i> sp. 1	*	—	—	—	—	—	—
Nematoda	**	*	**	**	**	**	**
Mermetida	*	*	*	*	*	*	—
Oligocheta							
Enchytraeidae	**	**	****	**	**	**	*
Lumbricidae	—	—	—	—	—	*	*
Lumbriculidae	*	—	**	*	**	*	*
Naididae	*	—	—	**	**	**	**
Tubificidae	*	*	***	*	**	*	**
Phreoryctidae							
<i>Phreoryctes gordioides</i> (Hartm.)	*	*	*	*	*	—	—
Hirudinea							
<i>Acanthobdella peledina</i> Grube	*	*	—	*	*	—	—
<i>Glossiphonia</i> sp.	—	—	—	—	**	—	—
Amphipoda							
<i>Gammarus lacustris</i> Sars.	—	*	—	*	**	**	*
<i>Pseudocrangonyx camtschaticus</i> (Birst.)	*	*	—	—	—	—	—
Hydracarina	**	**	**	**	**	**	*
Mollusca							
Lymnaeidae	—	—	—	—	*	*	—
Valvatidae	—	—	—	—	**	*	—
Planorbidae	—	—	—	*	**	*	*
Hydrobiidae	—	*	*	—	**	—	—
Sphaeriidae	—	—	—	*	*	*	*
Insecta							
Ephemeroptera							
Ameletidae							
<i>Ameletus montanus</i> Im.	*	*	*	—	—	*	—
Baetidae							
<i>Acentrella sibiricus</i> (Kazl.)	*	*	—	*	—	—	—
<i>Baetis bicaudatus</i> Dodds	***	**	—	—	—	*	—
<i>B. pseudothermicus</i> Kluge	*	*	—	*	*	—	—
<i>B. fuscatus</i> L.	—	—	—	**	*	**	—
<i>B. vernus</i> Curt.	—	—	—	**	*	**	—
<i>Cloeon</i> (S.) <i>simile</i> Eaton	—	—	—	—	—	*	—
Heptageniidae							
<i>Cinygmula cava</i> (Ulmer)	**	**	—	*	—	*	—
<i>C. kurenzovi</i> Bajkova	—	—	—	*	—	—	—
<i>C. putoranica</i> Kluge	*	*	—	*	—	—	—
<i>Cinygmula</i> sp.1	—	*	—	—	—	—	—
<i>Ecdyonurus</i> sp.	—	—	—	*	—	*	—
<i>Heptagenia sulphurea</i> Mull.	—	—	—	**	*	*	—
<i>Iron maculatus</i> (Tshern.)	**	**	—	—	—	—	—
<i>Rhithrogena sibirica</i> Brodsky	—	—	—	*	—	—	—
Ephemerellidae							
<i>Ephemerella aurivillii</i> Bgtss.	*	*	*	**	*	**	—
<i>E. mucronata</i> Bgtss.	—	—	—	*	*	—	—

ТАКСОНЫ	B	Ca	C6	D	F	D	E
<i>Drunella triacantha</i> Tshern.	—	*	—	*	—	*	—
Leptophlebiidae							
<i>Leptophlebia</i> (P.) sp.	—	—	—	*	—	*	—
Siphonuridae							
<i>Parameletus chelifer</i> Bgtss.	—	—	*	—	—	*	—
<i>Plecoptera</i>							
Perlodidae							
<i>Arcynopteryx</i> sp.	*	*	—	*	—	*	—
<i>Pictetiella asiatica</i> Zwick et Levan.	**	*	—	—	—	—	—
<i>Skwala pusilla</i> Klap.	—	*	—	—	—	—	—
<i>Diura majuscula</i> Klap.	—	*	—	—	*	—	—
Chloroperlidae							
<i>Alloperla</i> sp.	—	*	—	*	—	*	—
<i>Paraperla lepnevae</i> Zhiltz.	*	*	—	—	—	—	—
<i>Suwallia</i> sp.	**	**	**	**	*	**	—
<i>Triznaca diversa</i> (Frison)	*	*	—	—	—	—	—
Capniidae	—	**	—	*	—	*	—
Nemouridae							
<i>Amphinemura standfussi</i> Ris.	—	—	—	**	—	**	—
<i>Nemoura arctica</i> Esb.-Pet.	—	—	—	*	—	*	—
<i>Podmosta weberi</i> Ricker	—	—	—	—	*	—	—
Leuctridae							
<i>Paraleuctra cercia</i> (Okam.)	—	*	—	—	—	—	—
Taeniopterygidae							
<i>Taenionema japonicum</i> (Okam.)	*	**	—	**	—	—	—
<i>Trichoptera</i>							
Glossosomatidae							
<i>Agapetus inaequispinosus</i> Schmid	—	—	—	**	—	***	—
<i>Glossosoma intermedium</i> Klap.	*	—	—	*	—	—	—
Hydropsychidae							
<i>Ceratopsyche nevae</i> Kol.	—	—	—	**	—	*	—
Arctopsychidae							
<i>Arctopsyche ladogensis</i> Kol.	—	—	—	**	—	*	—
Brachycentridae							
<i>Brachycentrus americanus</i> Banks	*	**	—	—	—	*	—
<i>B. subnubilus</i>	—	—	—	*	—	—	—
<i>Micrasema</i> sp.	—	—	—	*	—	*	—
Apataniidae							
<i>Apatania zonella</i> Zett.	**	—	—	—	—	—	—
<i>A. crymophila</i> McL.	—	*	—	**	—	*	—
<i>A. stigmatella</i> (Zett.)	—	—	—	—	**	—	—
Limnephilidae							
<i>Ecclysomyia kamschatica</i> Mart.	**	—	—	—	—	—	—
<i>Hydatophylax nigrovittatus</i> McL.	—	—	—	—	—	**	—
<i>Onocosmoecus unicolor</i> Banks	*	*	*	—	—	—	—
Leptoceridae							
<i>Ceraclea excisa</i> Morton	—	—	—	*	—	*	—
<i>Diptera</i>							
Tipulidae							
<i>Arctotipula salisetorum</i> Siebke	*	—	—	—	—	—	—
Limoniidae							
<i>Dicranota bimaculata</i> (Schum.)	*	**	*	*	—	*	—
<i>Eloeophila</i> sp.	—	—	**	—	—	*	—
<i>Scleroprocta</i> sp.	—	—	**	—	—	—	—
Blephariceridae							
<i>Agaton decorilarva</i> (Brodskij)	*	*	—	—	—	—	—
Psychodidae	*	*	*	—	—	—	—
Simuliidae							
Prosimuliinae							
<i>Helodon alpestris</i> Dorog., Rubz., Vlas.	*	*	—	—	—	—	—
<i>H. buturlini</i> (Rubz.)	*	*	—	—	—	—	—

Таксоны	B	Ca	C6	D	F	D	E
<i>H. kamtschaticus</i> (Rubz.)	**	*	—	—	—	—	—
<i>H. rubicundus</i> (Rubz.)	—	*	—	—	—	—	—
Simuliinae							
<i>Argentisimulium palustre</i> (Rubz.)	—	*	—	*	—	—	—
<i>Archesium tumulosum</i> (Rubz.)	—	*	*	**	—	**	—
<i>Cnetha curvans</i> (Rubz., Carls.)	—	—	—	***	*	**	—
<i>C. itelmenica</i> Chub., Yank.	—	—	—	**	—	**	—
<i>Metacnephia edwardsiana</i> (Rubz.)	—	*	—	—	—	—	—
<i>Simulium rubtzovi</i> Smart	—	—	—	**	—	**	—
Ceratopogonidae							
<i>Palpomyia</i> gr. <i>flavipes</i>	**	**	**	—	—	—	—
Empididae							
<i>Chelifera</i> sp.	*	*	—	*	—	*	—
Scathophaegidae							
<i>Acantocnema</i> sp.	—	—	—	—	—	*	—
Chironomidae							
Tanypodinae							
<i>Ablabesmyia monilis</i> L.	—	—	—	**	*	*	—
<i>Pentaneurella katterjokki</i> Fit., Mur.	—	*	—	—	—	*	*
<i>Procladius</i> (<i>Holotanyus</i>) sp.	—	—	—	—	*	—	—
<i>Rheopelopia ornata</i> (Mg.)	*	*	**	**	**	***	—
<i>Thienemannimyia</i> sp.	—	—	—	—	*	—	—
Diamesinae							
<i>Arctodiamesa appendiculata</i> Lunds.	*	**	—	—	—	—	—
<i>D. davisii</i> Edw.	*	—	—	—	—	—	—
<i>D. gregsoni</i> Edw.	*	*	—	—	—	—	—
<i>D. gr. insignipes</i>	**	**	*	—	—	—	—
<i>Pagastia orientalis</i> (Tshern.)	**	**	—	*	*	**	—
<i>Potthastia gaedii</i> (Mg.)	—	*	—	**	*	**	—
<i>P. longimana</i> Kieff.	—	—	—	*	*	*	—
<i>P. montium</i> Edw.	—	*	—	—	—	—	—
<i>Pseudodiamesa</i> gr. <i>branickii</i>	—	*	*	—	—	*	—
<i>P. gr. nivosa</i>	—	—	*	—	—	—	—
<i>Sympotthastia repentina</i> Makar.	*	*	—	—	—	—	—
Orthoclaadiinae							
<i>Brillia flavifrons</i> Johan.	—	*	**	—	—	—	—
<i>Cardiocladius</i> sp.	—	—	—	—	*	—	—
<i>Chaetocladius</i> gr. <i>dentiforcept</i>	—	*	—	—	—	—	—
<i>C. gr. piger</i>	*	—	—	—	—	—	—
<i>Chaetocladius</i> sp.	*	*	**	—	—	—	—
<i>Corynoneura arctica</i> Kieff.	—	—	—	**	*	*	—
<i>C. edwardsi</i> Brand.	*	—	**	—	—	—	—
<i>C. scutellata</i> Winn.	*	**	—	**	—	*	—
<i>C. gr. carriana</i>	—	—	—	**	**	**	—
<i>Cricotopus</i> (<i>s. str.</i>) <i>bicinctus</i> (Mg.)	—	—	—	*	**	*	—
<i>C. (s. str.) tremulus</i> L.	**	*	*	**	**	**	—
<i>C. (s. str.) gr. festivellus</i>	*	*	—	**	*	**	—
<i>C. (l.) gr. intersectus</i>	—	*	—	*	—	*	—
<i>C. (l.) gr. silvestris</i>	—	*	—	*	—	*	—
<i>Diplocladius cultriger</i> Kieff.	*	*	*	**	**	**	—
<i>Eukiefferiella</i> gr. <i>brehmi</i>	*	*	—	*	—	—	—
<i>E. gr. claripennis</i>	**	*	—	**	**	*	—
<i>E. gr. devonica</i>	****	*	—	*	—	*	—
<i>E. gr. gracei</i>	**	**	*	—	—	—	—
<i>Euryhapsis cilium</i> Oliver	—	*	—	—	—	*	—
<i>Heterotrissocladius</i> gr. <i>marcidus</i>	*	*	****	*	*	*	—
<i>Hydrobaenus</i> gr. <i>lapponicus</i>	—	*	—	—	—	—	—
<i>Krenosmittia camptophleps</i> Edw.	—	*	—	*	—	*	—
<i>Limnophyes</i> sp. 1	—	—	—	—	*	*	*
<i>Metriocnemus</i> gr. <i>eurynotus</i>	*	—	—	*	—	—	—
<i>Nanocladius</i> gr. <i>parvulus</i>	**	**	—	**	*	**	—

Таксоны	B	Ca	Cб	D	F	D	E
<i>Oliveridia tricornis</i> (Oliver)	—	—	—	—	*	—	—
<i>Orthocladius (Eudactilocladius)</i> sp. 4	—	*	—	—	—	—	—
<i>O. (Euorthocladius) reofilus</i> Linevich	*	*	—	—	—	—	—
<i>O. (E.) saxosus</i> (Tok.)	*	*	—	*	*	—	—
<i>O. (Mesorthocladius) frigidus</i> Zett.	**	**	—	*	*	—	—
<i>O. (Orthocladius) gr. clarki</i>	*	*	—	—	—	—	—
<i>O. (O.) gr. saxicola</i>	—	—	—	*	*	*	—
<i>Orthocladius (O.)</i> sp.2	*	—	*	—	—	—	—
<i>O. (s. str.) nitidoscutellatus</i> Lunstr.	—	—	—	*	**	*	—
<i>O. (s. str.) obumbratus</i> Johan.	*	**	*	*	**	*	—
<i>O. (Symposiocladius) lignicola</i> Kieff.	—	*	—	*	—	—	—
<i>Parakiefferiella triquetra</i> Pankr.	—	—	—	—	—	**	—
<i>Parametricnemus borealpinus</i> Gouin	—	*	—	*	—	*	—
<i>Parasmittia</i> sp.	—	—	—	*	—	—	—
<i>Parorthocladius nudipennis</i> Kieff.	*	*	—	—	—	—	—
<i>Paratrithocladius skirwithensis</i> Edw	*	*	—	*	—	*	—
<i>Psectrocladius (s.str.) bisetus</i> Goetgh.	—	—	—	**	—	*	—
<i>P. (s.str.) sordidellus</i> Zett.	—	—	—	—	*	—	—
<i>Rheocricotopus (R.) effusus</i> (Walk.)	**	**	*	*	*	—	—
<i>Rheosmittia spinicornis</i> Brund.	—	*	—	**	**	*	—
<i>Stilocladius orientalis</i> Makar.	*	**	**	*	*	*	—
<i>Thienemanniella gr. clavicornis</i>	**	**	*	**	**	*	—
<i>Tvetenia gr. bavarica</i>	***	**	—	***	*	*	—
<i>Tvetenia gr. discoloripes</i>	*	*	—	**	*	**	—
Chironominae							
Tanytarsini							
<i>Cladotanytarsus gr. A</i>	—	—	—	—	*	—	—
<i>C. gr. mancus</i>	—	—	—	*	*	*	**
<i>Micropsectra gr. praecox</i>	**	***	+	****	*	**	—
<i>Rheetanytarsus pentapodus</i> Kieff.	*	**	—	***	*	+	—
<i>Stempellina</i> sp.	—	*	*	*	—	*	—
<i>Tanytarsus</i> sp.	—	—	—	—	*	*	—
Chironomini							
<i>Chironomus gr. macani</i>	—	—	—	—	*	—	—
<i>Cryptochironomus gr. defectus</i>	—	—	—	—	*	—	—
<i>Demicryptochironomus gr. vulneratus</i>	—	—	—	*	—	—	—
<i>Dicrotendipes modestus</i> (Say)	—	—	—	—	*	—	—
<i>Einfeldia</i> sp.	—	—	—	*	—	—	—
<i>Endochironomus tendens</i> F.	—	—	—	—	*	—	—
<i>Microtendipes gr. tarsalis</i>	—	—	—	*	—	—	—
<i>Polypedilum (s.str.) albicorne</i> Mg.	—	*	***	**	*	*	—
<i>P. (s.str.) pedestre</i> Mg.	—	*	*	—	—	*	*
<i>P. (T.) scalenum</i> Schrank	—	—	—	*	*	*	—
<i>Saetheria</i> sp.	—	—	—	—	—	*	—
Coleoptera							
Haliplidae	—	—	—	—	*	—	—

Примечание: обозначение зон как в табл. 4.5

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основной характеристикой любой продуктивной среды обитания в водотоке является ее разнообразие. Для формирования устойчивых сообществ гидробионтов в малых лососевых водотоках необходимы ненарушенная береговая растительность, разнообразные гидролого-геоморфологические условия, богатая кормовая база рыб, наличие разнообразных мест нереста и укрытий. Природные экосистемы, дающие устойчиво высокую продукцию проходных лососевых рыб, формировались на протяжении многих тысячелетий, они отличаются сложными системами взаимообусловленных связей между гидробионтами всех трофических уровней и абиотической средой. Мировой опыт ясно показывает, что в случае деградации природных систем достигнуть былого уровня продуктивности и обеспечить коммерчески выгодное лососевое хозяйство в долгосрочной перспективе на основе лишь искусственного разведения лососей и мелиоративных работ невозможно (Восстановление и..., 1989; Лихатович, 2004). Популяции лососевых рыб способны устойчиво существовать лишь в естественной, сложноорганизованной среде.

Большинству малых рек и ручьев Западной Камчатки присущи сходные экологические черты: невысокая температура воды, благоприятный кислородный режим, низкая мутность, преобладание в бентосе личинок насекомых, круглогодичное обитание молоди лососей с продолжительным пресноводным периодом жизни и т.д. (Леванидова и др., 1989). При этом наибольшее разнообразие сообществ гидробионтов наблюдается в ненарушенных реках, последовательно дренирующих все основные ландшафты региона: горные склоны, предгорья, увалистую равнину, болотистые (тундровые) плато и приморскую низменность. Формирование населения гидробионтов в таких водотоках происходит под влиянием полного регионального спектра ключевых естественных факторов среды.

Благодаря разнообразию условий в бассейне р. Начилова, изученную малую реку можно признать модельной, а представленный в книге материал — отражающим основные закономерности продольного изменения структуры населения гидробионтов под влиянием наиболее значимых для местных рек и ручьев естественных факторов среды. На основе анализа разнообразия биотопов и их населения в р. Начилова и сопоставления полученных данных с результатами других исследователей (Павлов и др., 2009; Allan, 1995; Montgomery, 1999; Stanford et al., 2005 и др.), по всей видимости, можно предложить синтетическую концепцию организации континуума малой лососевой реки, объединяющую представления о "коридоре" экосистем на разных структурных уровнях.

В модельной реке последовательно сменяют друг друга 6 экологических зон, различающихся густотой приточной сети, прибрежной растительностью, структурой аквальных биотопов и разнообразием убежищ рыб, гидрологическими характеристиками, разнообразием и обилием донного населения, доступностью кормовой базы рыб. В связи с различиями в условиях обитания в каждой из зон формируется специфический комплекс пространственно-временных скоплений рыб. Такие комплексы в выделенных зонах различаются по видовому и возрастному составу, численности, особенностям пространственного распределения, избираемым стратегиям переживания неблагоприятных условий, внешней морфологии и скорости роста территориальных группировок, особенностям пищевого поведения рыб.

Из имеющихся литературных и собственных материалов можно сделать важный вывод о том, что для ненарушенных территорий структура населения гидробионтов экологических зон одного типа в разных реках близка при условии соответствия признаков подобия этих зон. Из комплекса признаков, определяющих схожесть участков рек и ручьев по условиям обитания гидробионтов (Евстигнеев, Шенберг, 2000; Гидроэкология: теория..., 2004; Михайлов и др., 2005), для Западной Камчатки с относительно постоянными условиями формирования речного стока (Ресурсы поверхностных..., 1973) выделено 5 минимально достаточных признаков подобия: высота водосбора с точки зрения его горного, предгорного или равнинного положения; тип русла; морфология русла; предельная водность (расход); крупность русловых отложений.

В случае несоответствия признаков подобия для сравнения экосистем разных рек требуется ввод неких поправочных коэффициентов (King, 1981), что является основой для экстраполяции данных, полученных на модельной реке, на другие реки и ручьи с учетом их экологического зонирования. В настоящее время такие коэффициенты не известны, их определение — задача будущих исследований. Раскрытие разнообразия механизмов взаимодействия гидробионтов и среды обитания возможно на основе анализа результатов дальнейшего изучения различающихся по своим характеристикам речных бассейнов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Авакян А.Б., Широков В.М.** 1994. Рациональное использование и охрана водных ресурсов. Екатеринбург: Изд-во Виктор, 320 с.
- Алексеевский Н.И., Заславский М.Б., Захарова Е.А., Фролова Н.Л.** 1999. Гидроэкологические особенности малых рек Центра России // Проблемы гидрологии и гидроэкологии. Вып. 1. С. 262-281.
- Алексеевский Н.И., Чалов С.Р.** 2004. Структура русловых разветвлений // Геоморфология. № 3. С.57-66.
- Алтухов Ю.П., Рычков Ю.Г.** 1970. Популяционные системы и их структурные компоненты. Генетическая стабильность и изменчивость // Журн. общ. биол. Т. 31. № 5. С. 507-526.
- Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т.** 1997. Популяционная генетика лососевых рыб. М.: Наука, 285 с.
- Атлантический лосось.** 1998. Р.В. Казаков (отв. ред.). СПб.: Наука, 575с.
- Баранов Ф.И.** 1960. Техника промышленного рыболовства. М.: Пищпромиздат, 696с.
- Берг Л.С.** 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 1. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 466 с.
- Берг Л.С.** 1962. Разделение территории Палеоарктики и Амурской области на зоогеографические области на основании распределения пресноводных рыб. Изб. труды. М.: Изд-во АН СССР. Т. 5. С. 320-360.
- Беркович К.М., Кирик О.М., Сваткова Т.Г., Чалов Р.С.** 1982. Карта "Русловые процессы на реках СССР" для высшей школы и методика ее составления // Вестник МГУ. Сер. 5. География. № 5. С. 10-16.
- Беркович К.М., Кирик О.М., Сваткова Т.Г., Чалов Р.С.** 1986. Применение картографического метода при изучении русловых процессов // География и природные ресурсы. № 3. С. 99-108.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.** 1989. Экология: особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 477 с.
- Бобнев М. П.** 1971. Генерирование случайных сигналов. М.: Изд-во Энергия, 240с.
- Богатов В.В.** 1994. Экология речных сообществ российского Дальнего Востока. Владивосток.: Изд-во Дальнаука, 210 с.
- Богатов В.В.** 1995. Комбинированная концепция функционирования речных экосистем // Вестник ДВО РАН. № 3. С. 51-61.
- Богуцкая Н.Г., Насека А.М.** 2004. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М.: Товарищество научных изданий КМК, 389 с.
- Борсук О.А.** 1973. Анализ щебнистых отложений при геоморфологических исследованиях. М.: Изд-во Наука, 112 с.
- Боруцкий Е.В.** 1960. О кормовой базе // Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР. Вып. 13. С. 5-61.
- Брайцева О.А., Мелекесцев И.В., Евтеева И.С., Лупикина Е.Г.** 1968. Стратегия четвертичных отложений и оледенения Камчатки. М.: Наука, 228 с.
- Бретт Дж.Р.** 1983. Факторы среды и рост. Биоэнергетика и рост рыб. М.: Легк. и пищ. пром. С. 275-345.
- Бугаев В.Ф.** 1995. Азиатская нерка (пресноводный период жизни, структура локальных стад, динамика численности). М.: Колос, 464 с.
- Быков В.Д., Васильев А.В.** 1977. Гидрометрия. Л.: Гидрометеиздат, 448 с.
- Введенская Т.Л., Травина Т.Н.** 2008. О роли снётки в трофической цепи лососевых рек Камчатки (западное побережье, река Большая). Современное состояние водных биоресурсов Владивосток: Изд-во ТИНРО-Центр. С. 342-343.
- Вентцель Е.С.** 2005. Теория вероятностей. М.: Изд-во Academia, 576 с.
- Веселов А.Е.** 1993. Распределение и поведение молоди атлантического лосося (*Salmo salar* L.) в потоке воды. Автотреф. дисс... канд. бил. наук. М: МГУ, 24 с.

- Веселов А.Е.** 2006. Экологические и поведенческие основы воспроизводства атлантического лосося (*Salmo salar* L.) в реках Восточной Фенноскандии. Автореф. дис... д-ра. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН, 50 с.
- Вода России. Малые реки.** 2001. Екатеринбург: Аква-Пресс, 804 с.
- Волобуев В.В.** 1975. Некоторые особенности биологии проходного гольца (р. *Salvelinus*) р. Тауй // Гидробиологические исследования внутренних водоемов Северо-Востока СССР. Владивосток. С. 321-336.
- Волобуев В.В., Рогатных А.Ю., Кузицин К.В.** 1990. О внутривидовых формах кеты *Oncorhynchus keta* материкового побережья Охотского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 30. Вып. 2. С. 221-228.
- Волобуев В.В., Рогатных А.Ю.** 1999. Экология и структура популяций сибирского хариуса *Thymallus arcticus* в водоемах материкового побережья Охотского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 39. № 1. С. 125-130.
- Восстановление и охрана малых рек: теория и практика** / Пер. с англ. А.Э. Габриэляна, Ю.А. Смирнова. 1989. М.: Агропромиздат, 317 с.
- География, общество и окружающая среда.** 2004. Динамика и взаимодействия атмосферы и гидросферы Том VI. М.: Городец, 592 с.
- Гидрология суши. Термины и определения.** ГОСТ-19179, 1973.
- Гидроэкология: теория и практика. Проблемы гидрологии и гидроэкологии.** М.: Изд-во МГУ. Вып. 2. 2004. Гл. 2. С. 38-59.
- Глубоковский М.К.** 1995. Эволюционная биология лососевых рыб. М.: Наука, 347с.
- Голубцов А.С., Малков Н.П.** 2007. Очерк ихтиофауны республики Алтай: систематическое разнообразие, распространение и охрана. М.: Тов. науч. изд. КМК, 164 с.
- Грибанов В.И.** 1948. Кижуч *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) Биологический очерк // Изв. ТИНРО. Т. 28. С. 43-101.
- Гриценко О.Ф.** 1990. Проходные рыбы острова Сахалин.: Автореф. дисс... д-ра. биол. наук. М.: Изд-во ВНИРО, 42 с.
- Гриценко О.Ф.** 2002. Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел). М.: Изд-во ВНИРО, 247 с.
- Гриценко О.Ф., Ковтун А.А., Косткин В.К.** 1987. Экология и воспроизводство кеты и горбуши. М.: Агропромиздат, 165 с.
- Голубцов А.С., Малков Н.П.** 2007. Очерк ихтиофауны республики Алтай: систематическое разнообразие, распространение и охрана. М.: Тов. науч. изд. КМК, 164 с.
- Гудков П.К.** 1990. Материалы по биологии проходной мальмы *Salvelinus malma* (Walbaum) (Salmonidae) бассейна р. Чаун (арктическое побережье Чукотки) // Вопр. ихтиологии. Т.30. № 3. С. 404-415.
- Дзебуадзе Ю.Ю.** 1998. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. Автореф. дис... д-ра биол. наук. М.: МГУ, 54 с.
- Джонгман Р.Г.Г., ТерБрак С.Дж.Ф., ВанТогерен О.Ф.Р.** 1999. Анализ данных в экологии сообществ и ландшафтов. М.: Изд-во РАСХН, 306 с.
- Дубров А.М., Мхитарян В.С., Трошин Л.И.** 2003. Многомерные статистические методы: Учебник. Для экономистов и менеджеров. М.: Финансы и статистика, 352 с.
- Дюран Б., Оделл П.** 1977. Кластерный анализ. М.: Статистика, 86 с.
- Евстегнеев В.М., Шенберг Н.В.** 2000. О возможностях оценок характеристик стока по структурным показателям речных систем // Вестник МГУ. Серия 5. География. № 4. С.20.
- Ермакова А.С., Чалов С.Р.** 2007. Условия формирования русел и русловые процессы на реках западной Камчатки (на примере р. Большой) // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 5. География. № 6. С. 64-71.
- Ермакова А.С., Есин Е.В., Чалов С.Р.** 2005. Разнообразие условий среды обитания и структуры сообществ молоди рыб в водотоках бассейна р. Большой. Предварительные выводы // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Вып. VI. С. 56-60.
- Есин Е.В., Леман В.Н.** 2008. Распределение рыб и биотопическая структура бассейна малой лососевой реки (р. Начилова, западная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 48. Вып. 1. С. 57-67.
- Жадин В.И.** 1950. Жизнь в реках // Жизнь пресных вод СССР. Т. 3. М.-Л.: Изд-во АН СССР. С. 113-256.
- Живоглядов А.А.** 2004. Структура и механизмы функционирования сообществ рыб малых нерестовых рек острова Сахалин. М.: Изд-во ВНИРО, 128 с.

- Завадский А.С.** 2005. Особенности деформаций берегов рек Московской области // XX пленарное межвузовское координационное совещание по проблеме эрозионных, русловых и устьевых процессов, Ульяновск. С. 164-166.
- Заферман М. Л.** 1978. Визуальная оценка плотности скопления рыб // Рыбное хозяйство. № 3. С. 11-14.
- Заферман М.Л., Серебров Л.И.** 1985. Методы и результаты изучения коэффициентов уловистости тралов. Исследования по оптимизации рыболовства и совершенствования орудий лова // Сборник трудов ВНИРО. С. 84-93.
- Зданович В.В. Криксунов Е.А.** 2004. Гидробиология и общая экология. Словарь терминов. М.: Дрофа, 191 с.
- Золотухин С.Ф.** 2001. Потери органического вещества анадромных рыб экосистемами реки Усури в XX веке // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Владивосток: Дальнаука. Вып. 1. С. 17-21.
- Золотухин С.Ф.** 2005. История развития методики и техники учета молоди лососей на примере р. Амур // Изд. ТИНРО. Т. 140. С. 97-107.
- Золотухин С.Ф. Скирин В.И.** 2003. Неводная съемка в небольших реках как оперативный метод учета покатной миграции лососей (на примере рек Южного Приморья) // Методические и прикладные аспекты рыбохозяйственных исследований на Дальнем Востоке. Хабаровск: Изд-во ИВЭП. С. 87-95.
- Зорбиди Ж.Х.** 1970. Питание молоди кижуча в некоторых водоемах Камчатки // Изв. ТИНРО. Т. 78. С. 72-87.
- Зорбиди Ж.Х.** 1988. Экология ранних стадий развития кижуча *Oncorhynchus kisutch* поздней расы // Вопр. ихтиологии. Т. 28. Вып. 1. С. 70-75.
- Зюганов В.В.** 1991. Семейство колюшковых (Gasterosteidae) мировой фауны // Фауна СССР. Рыбы. Т.5. Вып.1. Л.: Наука, 261 с.
- Иванков В.Н.** 1985. Экотипы лососевых рыб // Морфология и систематика лососевидных рыб. Л.: ЗИН АН СССР. С. 85-91.
- Измерение и мониторинг биологического разнообразия: стандартные методы для земноводных.** 2003. М.: Изд-во КМК, 380 с.
- Изнанкин Ю.А.** 1959. Уловистость жаберной сети // Труды ВНИРО. Т. 41. С. 124-135.
- Инструкция о порядке проведения обязательных наблюдений за дальневосточными лососевыми на КНС и КНИ бассейновых управлений рыбоохраны и стационарах ТИНРО.** 1987. Владивосток: Изд-во ТИНРО, 23 с.
- Инструкция по проведению бонитировочного учета молоди осетровых в прудах рыбоводного завода.** 1970. М.: Минрыбхоз СССР, 23 с.
- Ионас В.А.** 1966. Об уловистости дрейфтерной сети // Рыбное хозяйство. № 7. С.43-45.
- Карпенко В.И.** 1998. Ранний морской период жизни тихоокеанских лососей. М.: Изд-во ВНИРО, 165 с.
- Каталог позвоночных Камчатки и сопредельных морских акваторий.** 2000. Петропавловск-Камчатский: Камчатский Печатный двор, 165 с.
- Кириллова Е.А.** 2008. Некоторые особенности биологии молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* первого года жизни в реках Утхолок и Калкавеем (Северо-Западная Камчатка) // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 4. С. 292-301.
- Колпаков Н.В. Пономарчук А.С.** 2005. Морфологическая дифференциация молоди симы *Oncorhynchus masou* (Salmonidae) бассейна р. Серебрянка (северное Приморье) // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 3. С. 510-518.
- Кольцов Д.В.** 1995. Средообразующая деятельность проходных рыб в период нереста (на примере ихтиоцена р. Даги, Северо-Восточный Сахалин) // Вопр. ихтиологии. Т. 15. № 1. С. 68-75.
- Кондратьев Н.Е., Попов И.В., Сниценко В.Ф.** 1982. Основы гидроморфологической теории руслового процесса. Л.: Гидрометеиздат, 271 с.
- Коновалов С.М.** 1980. Популяционная биология тихоокеанских лососей. М.: Наука, 237 с.
- Константинов А.С.** 1986. Общая гидробиология. М.: Высш. шк., изд. 4-е, 472 с.
- Кордэ Н.В.** 1956. Методика биологического изучения донных отложений озер (полевая работа и биологический анализ) // Жизнь пресных вод СССР. Т. 4, ч. 1. М.-Л.: Изд-во АН СССР. С. 383-413.
- Коротков В.К., Кузьмина А.С.** 1972. Трал, поведение объекта лова и подводные наблюдения за ними. М.: Пищевая промышленность, 269 с.

- Косицкий А.Г., Ретеюм К.Ф., Чуткина Л.П., Шенберг Н.В.** 1999. Масштабные изменения стока по длине речных систем // Проблемы гидрологии и гидроэкологии. Вып.1. С. 141-156.
- Кузин П.С.** 1960. Классификация рек и гидрологическое районирование СССР. Л.: Гидрометеиздат, 455 с.
- Кузицин К.В., Павлов С.Д., Груздева М.А., Павлов Д.С., Максимов С.В., Савваитова К.А.** 2002. Особенности нерестовой популяции и экология размножения пресноводной микижи *Parasalmo mykiss* в бассейне р. Жупановой (Восточная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 42. Вып. 5. С. 626-638.
- Кузицин К.В., Мальцев А.Ю., Груздева М.А., Савваитова К.А., Стэнфорд Дж.А., Павлов Д.С.** 2006. Размножение проходной и жилой микижи (*Parasalmo mykiss*) Камчатки в условиях симпатричного обитания // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Вып. VII. С. 78-81.
- Кузицин К.В., Мальцев А.Ю., Груздева М.А., Савваитова К.А., Павлов Д.С., Стэнфорд Дж.А.** 2007. О совместном нересте анадромной и резидентной микижи *Parasalmo mykiss* в реках западной Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 47. Вып. 3. С. 342-346.
- Кузнецова Е.Н., Кузнецов В.В., Долгих М.Г., Френкель С.Э.** 2004. Современное состояние исследований микроструктуры отолитов рыб. М.: Изд-во ВНИРО, 124 с.
- Кузьмин О.Г.** 1984. Экологическая характеристика и репродуктивное значение малых рек Кольского полуострова // Экология биологических ресурсов Северного бассейна и их промысловое значение. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 36-48.
- Куренков И.И.** 1984. Биологические ресурсы внутренних водоемов Камчатки // Биол. ресурсы внутренних водоемов Сибири и Дальнего Востока. М.: Наука. С. 87-98.
- Куренков И.И.** 2005. Зоопланктон озер Камчатки. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО, 178 с.
- Курношенко А.И., Лугарев Е.С.** 1985. Оценки численности рыб по уловам пассивными орудиями лова // Труды ВНИРО. Информационное и математическое обеспечение исследований сырьевой базы. С. 113-121.
- Леванидов В.Я.** 1969. Воспроизводство амурских лососей и кормовая база их молоди в притоках Амура // Изв. ТИНРО. Т. 67, 242 с.
- Леванидов В.Я.** 1977. Биомасса и структура донных биоценозов реки Кедровой // Пресноводная фауна заповедника "Кедровая Падь" // Тр. Биолого-почвенного ин-та ДВНЦ АН СССР. Т. 45. № 148. С. 126-159.
- Леванидов В.Я.** 1981. Экосистемы лососевых рек Дальнего Востока. Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР. С. 3-21.
- Леванидова И.М.** 1968. Бентос притоков Амура (эколого-фаунистический обзор) // Изв. ТИНРО. Т. 64. С. 181-289.
- Леванидова И.М.** 1982. Амфибиотические насекомые областей Дальнего Востока СССР. Л.: Наука, 214 с.
- Леванидова И.М., Лукьяненко Т.И., Тесленко В.А., Макаренченко М.А., Семенченко А.Ю.** 1989. Экологические исследования лососевых рек Дальнего Востока СССР. Систематика и экология речных организмов. Сборник научных трудов. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР. С. 74-111.
- Леман В.Н.** 2003. Экологическая и видовая специфика нерестилищ тихоокеанских лососей р. *Oncorhynchus* на Камчатке // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып 2. С. 12-34.
- Леман В.Н., Упрямов В.Е., Чебанова В.В.** 2000. Экологические проблемы добычи россыпного и рудного золота в бассейнах лососевых нерестовых рек Камчатки // Проблемы охраны и рационального использования биоресурсов Камчатки. Вып. 2. Петропавловск-Камчатский. С. 49-60.
- Леман В.Н., Чебанова В.В.** 2002. Возможности повышения эффективности искусственного разведения кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) и экология заводской молоди в бассейне реки Большая (западная Камчатка) // Труды ВНИРО. Т. 141. С. 215-228.
- Леман В.Н., Есин Е.В., Чалов С.Р., Чебанова В.В.** 2005. Продольное зонирование малой лососевой реки по характеру русловых процессов, макрозообентосу и ихтиофауне (река Начиолова, Западная Камчатка) // Чтения памяти В. Я. Леванидова. Вып. 3. С. 1–35.
- Леман В.Н., Седова М.А., Есин Е.В.** 2006. Изолированная популяция карликовой мальмы *Salvelinus malma* в бассейне р. Ича // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Вып. VII. С. 90–93.

- Линдберг Г.У.** 1972. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. Биогеографические обоснования гипотезы. Л.: Наука, 548 с.
- Лихатович Д.** 2004. Лосось без рек. История кризиса тихоокеанских лососей. Владивосток: Изд. дом "Дальний Восток", 376 с.
- Лукьянов О.А.** 1988. Оценка демографических параметров популяций мелких млекопитающих методом безвозвратного изъятия // Экология. № 1. С. 47-55.
- Лупандин А.И., Павелов Д.С.** 1996. Влияние голодания на отношение рыб к потокам с различной интенсивностью турбулентности // Вопр. ихтиологии. Т. 36. Вып. 3. С. 416-419.
- Маккавеев Н.И.** 1955. Русло реки и эрозия в ее бассейне. М.: Изд-во МГУ, 351 с.
- Максимов В.А.** 1976. Экология популяций камчатской микижи *Salmo mykiss* Walbaum р. Большой (Западная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т.16. Вып. 1. С. 16-20.
- Мальцев А.Ю.** 2007. Структура популяций камчатской микижи *Parasalmo mykiss* (Walbaum) в экосистемах лососевых рек разного типа. Автореф. дисс... канд.биол.наук. М.: МГУ, 24 с.
- Марколия А.И.** 2003. Акустические устройства для счета молодежи рыб // Рыбное хозяйство. № 1. С. 46-47.
- Мартынов В.Г.** 1987. Сбор и первичная обработка биологических материалов из промысловых уловов атлантического лосося. Сыктывкар: АН СССР. Уральское отд. Коми научный центр, 36 с.
- Медников Б.М.** 1987. Проблема видообразования и адаптивные нормы // Журн. общ. биологии. Т. 48. № 1. С. 15-26.
- Международная конвенция ООН о биоразнообразии.** 1992. Рио-де-Жанейро. <http://www.geocities.com>
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях.** 1974. М.: Наука, 254 с.
- Методические рекомендации по сбору и определению зообентоса при гидробиологических исследованиях водотоков Дальнего Востока России.** 2003. М.: Изд-во ВНИРО, 95 с.
- Михайлов В.Н.** 1977. Динамика гидрографической сети неприливых устьев рек. М.: Гидрометеозидат, 318 с.
- Михайлов В.Н., Добровольский А.Д., Добролюбов С.А.** 2005. Гидрология. М.: Высшая школа, 463 с.
- Мурза И.Г., Христофоров О.Л.** 1991. Определение степени зрелости гонад и прогнозирование возраста достижения половой зрелости у атлантического лосося и кумжи. Методические указания. Л.: ГосНИОРХ, 102 с.
- Нежиховский Р.А.** 1988. Наводнения на реках и озерах. Л.: Гидрометеозидат, 184 с.
- Николаева Е.Т.** 1968. Некоторые данные о росте и питании мальков камчатской кеты в нерестово-выростных водоемах // Изв. ТИНРО. Т. 64. С. 91—100.
- Никольский Г.В.** 1953. Река Амур и ее рыбы. Хабаровск: Хабаровское кн. изд-во, 99 с.
- Новейшие отложения и палеогеография Западной Камчатки.** 1978. М.: Наука, 122 с.
- Новиков Г.А.** 1949. Полевые исследования экологии наземных беспозвоночных животных. М.: Советская наука, 612 с.
- Одум Ю.П.** 1986. Экология: В 2-х т. М.: Мир. Т 1, 326 с.
- Павелов Д.С.** 1979. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. М.: Наука, 319 с.
- Павелов Д.А.** 1989. Лососевые: Биология развития и воспроизводство. М.: Изд-во МГУ, 213 с.
- Павелов Д.С., Савваитова К.А., Кузицин К.В.** 1999. К проблеме формирования эпигенетических вариаций жизненной стратегии у вида Красной книги – камчатской микижи *Parasalmo mykiss* (Salmonidae, Salmoniformes) // Докл. АН. Т. 367. № 5. С. 709-713.
- Павелов Д.С., Савваитова К.А., Кузицин К.В., Груздева М.А., Павелов С.Д., Медников Б.М., Максимов С.В.** 2001. Тихоокеанские благородные лососи и форели Азии. М.: Научный мир, 200 с.
- Павелов Д.С., Кириллова Е.А., Кириллов П.И., Груздева М.А., Стэнфорд Дж.А.** 2006. Покатная миграция молодежи лососевых рыб и круглоротых в бассейне реки Утхолок // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Вып. VII. С. 112-115.
- Павелов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В.** 2007. Механизмы покатной миграции молодежи речных рыб. М.: Наука, 213 с.

- Павлов Д.С., Кириллов П.И., Кузищин К.В., Груздева М.А., Ельников А.Н., Кириллова Е.А.** 2008. Покатная миграция сеголетков лососевых рыб в реке Коль (Западная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Вып. IX. С. 95-98.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А.** 2008. К проблеме соотношения анадромии и резидентности у лососевых рыб (Salmonidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 6. С. 810-824.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузищин К.В., Груздева М.А., Стенфорд Д.А.** 2009. Состояние и мониторинг биоразнообразия лососевых рыб и среды их обитания на Камчатке (на примере территории заказника «Река Коль»). М.: Т-во науч. изданий КМК, 152 с.
- Панов Е.Н.** 1983. Поведение животных и этологическая структура популяций. М.: Наука, 423 с.
- Пирожников П.Л.** 1953. Инструкция по сбору и обработке материалов по питанию рыб. Л.: ГосНИОРХ, 28 с.
- Пичугин М.Ю.** 2006. Морфо-биологические особенности девятииглых колюшек из лососевых рек северо-западной Камчатки // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Вып. VII. С. 127-130.
- Пичугин М.Ю., Сидоров Л.К., Стыгар В.М.** 2004. Биологические и морфологические особенности девятииглых колюшек рода *Pungitius* (Gasterosteiformes) Курильских островов // Вопр. ихтиологии. Т. 44. Вып. 1. С. 15-26.
- Пичугин М.Ю., Пустовит О.П., Кириллов П.И., Кириллова Е.А.** 2006а. Особенности структуры популяций и жизненного цикла гольцов рода *Salvelinus* горно-тундровой реки Утхолок // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Вып. VII. С. 135-139.
- Пичугин М.Ю., Павлов Д.С., Кириллов П.И., Кириллова Е.А.** 2006б. Вспышка численности проходной трехиглой колюшки в р. Утхолок // Сохранение биоразнообразия камчатки и прилегающих морей. Вып. VII. С. 131-134.
- Плохинский Н.А.** 1970. Биометрия. М.: Высшая школа, 234 с.
- Правдин И.Ф.** 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищепромиздат, 270 с.
- Ресурсы поверхностных вод СССР.** 1973. Том 20. Камчатка. Л.: Гидрометеиздат, 368 с.
- Розанов Ю.А.** 1971. Случайные процессы. М.: Изд-во Наука, 173 с.
- Рослый Ю.С.** 1975. Биология и учет молоди лососей в период миграции в русле Амура // Изв. ТИНРО. Т. 98. С. 113-128.
- Руководство по изучению питания рыб.** 1986. Владивосток: Изд-во ТИНРО, 31 с.
- Савваитова К.А.** 1989. Арктические гольцы (Структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). М.: Агропромиздат, 224 с.
- Савваитова К.А., Максимов В.А., Мина М.В., Новиков Г.Г., Кохменко Л.В., Мацук В.Г.** 1973. Камчатские благородные лососи (систематика, экология, перспективы использования как объекта форелеводства и акклиматизации). Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 120 с.
- Савваитова К.А., Пичугин М.Ю., Груздева М.А., Максимов В.А.** 1992. К проблеме формообразования у пресноводных гольцов рода *Salvelinus* из бассейна р. Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 32. Вып. 6. С. 33-40.
- Савваитова К.А., Кузищин К.В., Пичугин М.Ю., Груздева М.А., Павлов Д.С.** 2007. Систематика и биология кунджи *Salvelinus leucomaenis* // Вопр. ихтиологии. Т. 47. Вып. 1. С. 58-71.
- Семенченко А.Ю.** 2001. Фауна и структура рыбных сообществ в ритрали рек Приморья // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 1. С. 217-228.
- Семенченко А.Ю., Крупянко Н.И.** 2005. Исследования рыбного сообщества реки Барабашевка в связи с созданием промышленных стад лососей // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 3. С. 636-649.
- Семко Р.С.** 1954. Запасы западнокамчатских лососей и их промысловое использование // Изв. ТИНРО. С. 3-109.
- Семко Р.С., Троицкий М.В.** 1971. Камчатский голец и основы правил рыболовства. Петропавловск-Камчатский: ДВ книжн. изд-во, 36 с.
- Сидоров Л.К.** 2006. Ихтиофауна пресных вод южных Курильских островов. Дисс... канд. биол. наук. М.: ВНИРО, 219 с.
- Скопец М.Б., Прокопьев Н.М.** 1990. Биологические особенности подвидов сибирского хариуса на Северо-Востоке Азии. I. Камчатский хариус *Thymallus arcticus mertensi* // Вопр. ихтиологии. Т. 30. Вып. 4. С. 564-576.
- Смирнов А.И.** 1975. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М.: Изд-во МГУ, 335 с.

- Смирнов Ю.А., Комулайн С.Ф., Круглова А.Н., Хренников В.В., Шустов Ю.А.** 1978. Лососевые нерестовые реки Онежского озера. Л.: Наука, 104 с.
- Смит Дж.М.** 1976. Модели в экологии. М.: Мир, 184 с.
- Скопец М.Б.** 1993. Биологические особенности подвидов сибирского хариуса на Северо-Востоке Азии. Восточносибирский хариус *Thymallus arcticus pallasi* // Вопр. ихтиологии. Т. 33. Вып. 4. С. 469-474.
- Тарбеева А.М.** 2006. Морфология и условия формирования русел балочных ручьев (на примере ручьев Чолоховсий и Язвицы, бассейн средней Протвы) // Геоморфология. № 1. С. 78-85.
- Тарбеева А.М.** 2007. Морфология и динамика русел водотоков овражно-балочной сети и малых рек юга лесной зоны Европейской территории России. Автореф. дисс... канд. геогр. наук. М.: МГУ, 24 с.
- Титов И.А.** 1952. Взаимодействие растительных сообществ и условий среды. М.: Советская наука, 470 с.
- Тиунова Т.М.** 2005. Экологическая классификация реофильных личинок поденок (Ephemeroptera) юга российского Дальнего Востока // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 3. Владивосток: Дальнаука. С. 113-117.
- Тиунова Т.М.** 2008. Состав и структура сообществ зообентоса микробиотопов в метаритрале малой предгорной реки умеренно холодноводного типа // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 4. С. 31-45.
- Трещев А.И.** 1983. Интенсивность рыболовства. М.: Легкая и пищевая промышленность, 236 с.
- Тюлина Л.Н.** 2001. Растительность западного побережья Камчатки // Труды Камчатского института экологии и природопользования ДВО РАН. Вып. 2. Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор, 304 с.
- Тюрин В.П., Дегтярева Н.Г.** 1981. Орудия лова молоди рыб в реке, уловистость и ее зависимость от поведения рыб в потоке // Поведение рыб. М.: Наука С. 152-168.
- Христофоров О.Л.** 1982. "Осенние смолты" и осенние миграции молоди лососевых// Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 183. С. 112-125.
- Федоров В.В., Черешнев И.А., Назаркин М.В., Шестаков А.В., Волобуев В.В.** 2003. Каталог морских и пресноводных рыб северной части Охотского моря. Владивосток: Дальнаука, 204 с.
- Фроленко Л.А.** 1970. Питание покатной молоди кеты и горбуши в основных нерестовых реках северного побережья Охотского моря // Изв. ТИНРО. Т. 71. С. 179-189.
- Хренников В.В.** 1987. Сезонная динамика бентофауны в лососевых реках Карелии и Кольского полуострова // Вопросы лососевого хозяйства на европейском Севере. Петрозаводск. С. 65-70.
- Чалов Р.С.** 1995. Русловые исследования. М: Изд-во МГУ, 106с.
- Чалов Р.С.** 1997. Общее и географическое русловедение. М.: Изд-во МГУ, 111 с.
- Чалов Р.С., Алабян А.М, Иванов В.В., Лодина Р.В., Панин А.В.** 1998. Морфодинамика русел равнинных рек. М.: Изд-во МГУ, 288 с.
- Чалов Р.С. Виноградова Н.Н. Зайцев А.А.** 2003. Практические работы по курсам "вводно-технические изыскания" и "русловые процессы". М: Изд-во МГУ, 128с.
- Чебанова В.В.** 1983а. Динамика биомассы и продукции бентоса и дрейфт донных беспозвоночных в некоторых речных системах Камчатки. Автореф. дисс... канд. биол. наук. Владивосток: БПИ ДВО РАН, 21 с.
- Чебанова В.В.** 1983б. Роль мигрирующих беспозвоночных в питании молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walb) (Salmonidae) в ключе Карымайский (бассейн р. Большая, Западная Камчатка) // Вопр. ихтиологии Т. 23. Вып. 6. С. 961-968.
- Чебанова В.В.** 1994. Состав и структура сообществ амфибиотических насекомых малых горных рек Камчатки и Корякии // Фауна, вопросы экологии, морфологии и эволюции амфибиотических насекомых России. Воронеж: ВГУ. С. 233-243.
- Чебанова В.В.** 2002. О значении бентоса и дрейфта донных беспозвоночных в питании молоди лососей. // Сб. науч. тр. КамчатНИРО. Вып. 6. С. 260-271.
- Чебанова В.В.** 2008. Бентос лососевых рек Камчатки. Автореф. дисс... д-ра.биол.наук. М.: ВНИРО, 49 с.
- Чебанова В.В., Есин Е.В.** 2008. Применение метода общей дискриминации для анализа связи структуры сообществ макрозообентоса с типами водотоков // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 4. С. 16-24.

- Чеботарев А.И.** 1964. Гидрологический словарь. Л.: Гидрометеорологическое изд-во, 222 с.
- Черешнев И.А.** 1996. Аннотированный список рыбообразных и рыб пресных вод Арктики и сопредельных территорий // *Вопр. ихтиологии*. Т. 36. № 5. С. 597-608.
- Черешнев И.А.** 1998. Биогеография пресноводных рыб Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 131 с.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В.** 2002. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 496 с.
- Шилов И.А.** 1977. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ, 261 с.
- Шубина В.Н., Орлов А.В.** 1991. Сравнение фильтрующей способности и уловистости ловушки при сборе проб дрефта донных беспозвоночных // *Экология*. № 4. С. 89-91.
- Шульгина Е.В.** 2003. Межвидовые взаимоотношения молоди лососевидных рыб малой предгорной реки (Западная Камчатка) // *Комплексные исследования и переработка морских и пресноводных гидробионтов // Тезисы докладов Всероссийской конференции молодых ученых Владивосток: ТИНРО-Центр*. С. 85-86.
- Шорыгин А.А.** 1939. Питание, избирательная способность и пищевые взаимоотношения некоторых Gobiidae Каспийского моря // *Зоол. журн*. Т. 18. Вып. 1. С. 27-51.
- Шорыгин А.А.** 1952. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М.: Пищепромиздат, 268 с.
- Экологическое состояние** малых рек Верхнего Поволжья. 2003. М.: Наука, 389 с.
- Экологические проблемы** малых рек Республики Татарстан. 2003. Казань: ФЭН, 289 с.
- Экосистема малой реки** в изменяющихся условиях среды. 2007. М.: Т-во науч. изданий КМК, 372 с.
- Adams C.E., Huntingford F.A.** 1996. What is a successful fish? Determinants of competitive success in Arctic char (*Salvelinus alpinus*) in different social contexts // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 53. P. 2446-2450.
- Allan J.D.** 1981. Determinants of diet of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) in a mountain stream // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 38. № 1. P. 184-192.
- Allan J.D.** 1995. Stream ecology: structure and function of running waters. Chapman and Hall, London, 388 p.
- Amundsen P.A., Gabler H.M., Herfindal T., Riise L.S.** 2000. Feeding chronology of Atlantic salmon parr in subarctic rivers: constancy of nocturnal feeding // *J. Fish. Biol.* V. 56. № 3. P. 676-686.
- Angermeier P.L., Schlosser I.J.** 1989. Species-area relationships for stream fishes // *Ecology*. V. 70. P. 1450-1462.
- Baade U., Fredrich F.** 1998. Movement and pattern of activity of roach in the river Spree, Germany // *J. Fish Biol.* V. 52. P. 165-174.
- Bailey N.T.J.** 1951. On estimating the size of mobile populations from recapture data // *Biometrika*. V. 38. P. 293-306.
- Bailey N.T.J.** 1952. Improvements in the interpretation of recapture data // *J. Anim. Ecol.* V. 21. P. 120-127.
- Baldes R.J., Vincent R.E.** 1969. Physical parameters of microhabitats occupied by brown trout in an experimental flume // *Trans. Amer. Fish. Soc.* V. 98. P. 230-238.
- Bannon E., Ringler N.H.** 1986. Optimal prey size for stream resident brown trout (*Salmo trutta*): tests of predictive models // *Can. J. Zool.* V. 64. P. 704-713.
- Barko V.A., Palmer M.W., Herzog D.P., Ickes B.S.** 2004. Influential environmental gradients and spatiotemporal patterns of fish assemblages in the unimpounded upper Mississippi river // *Am. Midl. Nat.* V. 152. № 2. P. 369-385.
- Barnes J. R., Minshall G.W., Plenum N.Y.** 1983. Stream ecology: Application and testing of general ecological theory, N.-Y., L., 399 p.
- Begon M.** 1979. Investigating animal abundance: capture recapture for biologists. Edward Arnold press, London, 150 pp.
- Benda L., Poff N.L., Miller D., Dunne T., Reeves G., Pess G., Pollock M.** 2004. The network dynamics hypothesis: how channel networks structure riverin habitats // *Bioscience*. V 54. P. 413-427.
- Behnke R.J.** 1966. Relationships of the Far Eastern trout *Salmo mykiss* Walbaum // *Copea*. № 2. P. 342-358.
- Berg N.H.** 1994. Ice in stream pools in California's Central Sierra Nevada: Spatial and temporal variability and reduction in trout habitat availability // *N. Am. J. Fish. Manage.* V. 14. P. 372-384.

- Bilby R.E., Ward J.W.** 1989. Changes in characteristics and function of woody debris with increasing size of stream in western Washington // *Trans. Amer. Fish. Soc.* V. 118. P. 368-378.
- Bird D.J., Cowx I.G.** 1993. The selection of suitable pulsed currents for electric fishing in fresh waters // *Fish. Research.* V. 18. P. 363-376.
- Bisson P.A., Nielsen J.L., Palmason R.A., Grove L.E.** 1982. A system of naming habitat types in small streams, with examples of habitat utilization of aquatic habitat utilization by salmonids during low streamflow // *Acquisition and utilization of aquatic habitat inventory information.* Armantrout N.B. (Ed.). Western Division, Amer. Fish. Soc., Portland, Ore. P. 62-73.
- Blackwell P.G.** 1997. Random diffusion models for animal movement // *Ecological Modelling.* V. 100. P. 87-102.
- Bowlby J.N., Roff J.C.** 1986. Trout biomass and habitat relationships in southern Ontario streams // *Trans. Amer. Fish. Soc.* V. 115. P. 503-514.
- Bradford M.J., Higgins P.S.** 2001. Habitat-, season-, and size-specific variation in diel activity patterns of juvenile chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) and steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 58. № 2. P. 365-374.
- Bradford M.J., Grout J.A., Moodie S.** 2000. Ecology of chinook salmon in a small non-natal stream of the Yukon river drainage and the role of ice conditions on their distribution and survival // *Can. J. Zool.* V. 79. № 11. P. 2043-2054.
- Bramblett R.G., Bryant M.D., Wright B.E., White R.G.** 2002. Seasonal use of small tributary and main-stem habitats by juvenile steelhead, coho salmon, and dolly varden in a Southeastern Alaska Drainage Basin // *Trans. Am. Fish. Soc.* V.131. № 3. P. 498-506.
- Brannas E., Alanara A.** 1993. Monitoring the feeding activity of individual fish with a demand feeding system // *J. Fish. Biol.* V. 42. P. 209-215.
- Bryant M.D.** 2000. Estimating fish population by removal methods with minnow traps in Southeast Alaska streams// *N. Am. J. Fish. Manage.* V. 20. № 4. P. 923-930.
- Buckland S. T., Anderson D.R., Burnham K.P., Laake J.L.** 1993. Distance sampling: Estimating abundance of biological populations. Chapman Hall publ., London, 446 pp. <http://www.colostate.edu/Dept/coopunit/download.html>
- Bustard D.R.** 1986. Some differences between coastal and interior stream ecosystems and the implications to juvenile fish production // *Proceeding of the Workshop on Habitat Improvements.* Patterson J.H. (Ed.). Can. Tech. Rep. Publ. Fish. Aquat. Sci. V. 1483. P. 117-126.
- Bustard D.R., Narver D.W.** 1975. Aspects of the winter ecology of juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and steelhead trout (*Salmo gairdneri*) // *J. Fish. Res. Board. Can.* V. 32. P. 667-680.
- Chalov S.R., Esin E.V.** 2007. Influence of the channel patterns types on the stream communities of the Kamchatka peninsula rivers // *Proceedings of the tenth international symposium on river sedimentation, Moscow.* V. 5. P. 31-37.
- Chapman D.G.** 1951. Some properties of hypergeometric distribution with applications to zoological sample censuses // *University of California Publications in Statistics.* Berkley, California. V. 1. P. 131-159.
- Chapman D.W.** 1962. Aggressive behavior in juvenile coho salmon as a cause of emigration // *J. Fish. Res. Board Can.* V. 19. P. 1047-1080.
- Chapman D.W.** 1966. Food and space as regulators of salmon populations in streams // *Amer. Naturalist.* V. 100. № 913. P. 345-357.
- Chaston J.** 1969. Seasonal activity and feeding pattern of brown trout (*Salmo trutta*) in a Dartmoor stream in relation to availability of food // *J. Fish. Res. Bd. Can.* V. 26. P. 2165-2171.
- Church M., Ham D., Weatherly H.** 2001. Gravel management in the lower Fraser River // *Report for the City of Chilliwack.* Department of Geography. The University of British Columbia publ., 110 pp.
- Coed A., Melee P., Baleby K., Airstrip K.** 2000. Annual movement and migration of adult pikeperch in a lowland rivers // *J. Fish Biol.* V. 57. P. 1266-1279.
- Cummins K.W.** 1974. Structure and function of stream ecosystems // *Bioscience.* V. 24. P. 631-641.
- Cummins K.W., Wilzbach M.A., Gates D.M., Perry J.B., Taliaferro W.B.** 1989. Shredders and riparian vegetation // *Bioscience.* V. 39. № 1. P. 24-30.
- Cunjak R.A.** 1992. Comparative feeding, growth, and movements of Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr from riverine and estuarine environments // *Ecol. Freshwater Fish.* № 1. P. 26-34.
- Cunjak R.A.** 1996. Winter habitat of selected stream fishes and potential impacts from land-use activity // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 53. № 1. P. 267-282.

- Cunjak R.A., Randall R.G.** 1993. In-stream movements of young Atlantic salmon (*Salmo salar*) during winter and early spring // Production of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*, in natural waters. Gibson R.J., Cutting R.E. (Ed.). Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. № 118. P. 43-51.
- Cunjak R.A., Caussie D.** 1994. Frazil ice accumulation in a large salmon pool in the Miramichi River, New Brunswick: Ecological implications for over wintering fishers // Proceeding of the Workshop on Environmental Aspects of River Ice. Prows T.D. (Ed.). NHRI Symp. Ser. № 12. National Hydrology Research Institute publ., Saskatoon, Sask. P. 279-295.
- Connor W.P.** 2002. Juvenile life history, downstream migration rate, and survival of wild Snake River fall chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) // Diss. Abst. Int. Pt. B - Sci. & Eng. V. 62. № 10. P. 42-88.
- Corey P., Leith D., English M.** 1981. A growth model for coho salmon including effects of varying ration & temperature // Aquacult. V. 30. P. 145-155.
- Cote D.** 2007. Measurements of salmonid population performance in relation to habitat in eastern Newfoundland streams // J. Fish Biol. V. 70. № 4. P. 1134-1147.
- Davies B.R., Walker K.F.** 1986. River systems as ecological units. An introduction to the ecology of river systems // Ecology of River Systems. Monographiae Biologicae, W Junk, Dordrecht. P. 1-8.
- Dauwalter D.C., Fisher W.L.** 2007. Electrofishing capture probability of smallmouth bass in streams // N. Am. J. Fish. Manag. V. 27. № 2. P. 162-171.
- DeWalt R.E., Stewart K.W.** 1995. Life histories of stoneflies (Plecoptera) in the Rio Conejos of southern Colorado // Great Basin Nat. V. 55. № 1. P. 1-18.
- Elser A.A.** 1968. Fish populations of a trout stream in relation to major habitat zones and channel alterations // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 97. № 4. P. 389-397.
- Enders E.C., Clarke K.D., Pennell C.J., Ollerhead L.N., Scruton D.A.** 2007. Comparison between PIT and radio telemetry to evaluate winter habitat use and activity patterns of juvenile Atlantic salmon and brown trout // Hydrobiologia. V. 582. № 1. P. 231-242.
- Erkinaro J., Shchurov I.L., Saari T., Niemela E.** 1994. Occurrence of Atlantic salmon parr in redds at spawning time // J. Fish. Biol. V. 45. P. 899-900.
- Erkinaro J., Shustov Y., Niemelä E.** 1995. Enhanced growth and feeding rate in Atlantic salmon parr occupying a lacustrine habitat in the river Utsjoki, northern Scandinavia // J. Fish. Biol. V. 47. P. 1096-1098.
- Fausch K.D., Northcote T.G., Thomas G.** 1992. Large woody debris and salmonid habitat in a small coastal British Columbia stream // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 49. № 4. P. 682-693.
- Fisher S.G.** 1994. Pattern, processes and scale in freshwater systems: some unifying thoughts // Aquatic Ecology – Scale, Pattern and Processes. Blackwell Sci. publ., Oxford. P. 575-591.
- Friesen T.A., Ward D.L.** 1996. Status and condition of fish assemblages in streams of the Tualatin River basin, Oregon // NorthWest Sci. V. 70. № 2. P. 120-131.
- Frissell C.A., Liss W.J., Warren C.E., Harley, M.D.** 1986. A hierarchical framework for stream habitat classification: Viewing streams in a watershed context // Environ. Manag. V. 10. P. 199-214.
- Gabe G., Francis J.** 1998. Microhabitat use by juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) sheltering during the day in summer // Can. J. Zool. V. 76. № 8. P. 1441-1449.
- Gerking S.D.** 1950. Stability of stream fish population // J. Wildlife Manag. V. 14. P. 194-202.
- Giannico G.R., Healey M.C.** 1998. Effects of flow and food on winter movements of juvenile coho salmon // Trans. Am. Fish. Soc. V. 127. P. 645-651.
- Giger R.D.** 1973. Stream flow requirements of salmonids. Final report on project AFS 62-1. Oregon Wildlife Comm., Portland, 18 pp.
- Giroux F., Ovidio M., Philippart J.C., Baras E.** 2000. Relationship between the drift of macroinvertebrates and the activity of brown trout in a small stream // J. Fish Biol. V. 56. № 10. P. 1248-1257.
- Glova G.L.** 1986. Interaction for food and space between experimental populations of juvenile coho salmon and coastal cutthroat trout in a laboratory stream // Hydrobiol. V. 131. № 2. P. 155-168.
- Gotceitas V., Godin J.** 1992. Effects of location of food delivery and social status on foraging site selection by juvenile Atlantic salmon // Env. Biol. Fish. V. 35. P. 291-300.
- Goto A., Nakano S.** 1993. Distribution and ecology of fresh water fishes of Hokkaido // Biodiversity and Ecology in the Northernmost of Japan. Univ. Press., Sapporo, Hokkaido. P. 114-126.
- Grant J.W.A.** 1990. Aggressiveness and the foraging behaviour of young-of-the-year brook charr (*Salvelinus fontinalis*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 47. № 7. P. 915-920.

- Grant J.W.A., Noakes D.L.G.** 1987. Movers and stayers: foraging tactics of young-of-the-year brook charr, *Salvelinus fontinalis* // J. Anim. Ecol. V. 56. P. 1001-1013.
- Griffith J.S., Smith R.W.** 1993. Use of winter concealment cover by juvenile cutthroat trout and brown trout in the South Fork of the Snake River, Idaho // N. Am. J. Fish. Manage. V. 13. P. 823-830.
- Habera J.W., Strange R.J., Carter B.D., Moore S.E.** 1996. Short-term mortality and injury of rainbow trout caused by three-pass AC electrofishing in a southern Appalachian stream // N. Amer. J. Fish. Manag. V. 16. № 1. P. 192-200.
- Hankin D.G., Reeves G.H.** 1988. Estimating total fish abundance and total habitat area in small streams based on visual estimation methods // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 45. № 5. P. 834-844.
- Harper D.D., Farag A.M.** 2004. Winter habitat use by cutthroat trout in the Snake River near Jackson, Wyoming // Trans. Am. Fish. Soc. V. 133. № 1. P. 15-25.
- Hartman G.F.** 1985. The role of behavior in the ecology and interaction of underyearling coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and steelhead trout (*Salmo gairdneri*) // J. Fish. Res. Board. V. 22. № 4. P. 1035-1081.
- Hartman G.F., Anderson B.C., Scrivener J.C.** 1982. Seaward movement of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) fry in Carnation Creek, an unstable coastal stream in British Columbia // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 39. P. 588-597.
- Hayne D.W.** 1949. Two methods for estimating populations from trapping records // J. Mammalogy. V. 30. P. 399-411.
- Heggenes J., Northcote T.G., Peter A.** 1991. Spatial stability of cutthroat trout (*Oncorhynchus clarki*) in a small stream // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 48. P. 1364-1370.
- Hoar W.S.** 1958. The behavior of chum, pink and coho salmon in relation to seaward migration // J. Fish. Res. Board. Can. V. 8. P. 241-263.
- Hooper D.R.** 1973. Evolution of effects of flows on trout stream ecology. Pacific Gas and Electric Co prd. Emeryville. Calif., 55 p.
- Hosmer D.W., Lemeshow S.** 2000. Applied logistic regression. Wiley, N-Y, 525 pp.
- Hubert W.A., Rhodes H.A.** 1992. Sizes of prey consumed by age-0 brown trout in Douglas Creek, Wyoming // J. Freshwater Ecol. V. 7. P. 277-282.
- Hunter J.W.** 1973. A discussion of game fish in the state of Washington as related to water requirements. Fish. Mgmt. Div. Report. Washington State Depart. of Game, Olympia, 150 pp.
- Husler A.D.** 1975. Coupling of land and water systems. Ecol. Stud. № 10, Springer, 309 pp.
- Huusko A., Greenberg L., Stickler M., Linnansaari T., Nykaenen M., Vehanen T., Koljonen S., Louhi., Alfredsen K.** 2007. Life in the ice lane: the winter ecology of stream salmonids // River Res. Appl. V. 23. № 5. P. 469-491.
- Hynes N.B.N.** 1970. The ecology of running waters. Univ. Toronto Press, Toronto, 55 pp.
- Illies J.** 1953. Die Besiedlung der Fulda (insdes. Das Benthos der Salmonidenregion) nach dem jetzigen Stand der Untersuchung // Ber. Limnol. Fluszstat. Freudenthal. № 5. P. 1-28.
- Illies J.** 1961. Versuch einer allgemeinen biozonotischen Gliederung der Fliessgewasser // Int. Rev. ges. Hydrobiol. Bd. 46. № 2. P. 205-213.
- Illies J., Botosaneanu L.** 1963. Problems et Methods de la Classification et de la Zonation Ecologique des eaux courantes, considerees surtout du point de vue Faunistique // Int. Verein. theor. angew. Limnol. Stuttgart. № 12. P. 1-57.
- Kieser R., Hedqepeth J.** 2005. Echo integration of nonuniform fish densities // J. Acoust. Soc. Am. V. 117. Pt. 2. № 4. P. 23-79.
- King J.M.** 1981. The distribution of invertebrate communities in a small South African river // Hydrobiologia. V. 83. № 1. P. 43-68.
- Knighton D.** 1998. Fluvial forms and processes. A new perspective. Arnold prod. Great Britain, 383 p.
- Krebs C.J.** 1999. Ecological methodology. N-Y: Benjamin/Cummings press, 620 pp.
- Kreivi P., Muotka T., Huusko A., Maki-Petays A., Huhta A., Meissner K.** 1999. Diel feeding periodicity, daily ration and prey selectivity in juvenile brown trout in a subarctic river // J. Fish Biol. V. 55. № 3. P. 553-571.
- Krista Yu.B.** 1994. Exchange of information in natural hierarchical systems // Ecol. Modeling. V. 73. I. 3-4. P. 269-280.
- Kubicek F.** 1978. Mechanisms of permanent biological activity of running waters // Folia Prirodoved. Fac. UJEP. V. 19. № 2. P. 33-44.
- Kunze U.** 1998. Significance of habitat diversity and woody debris in streams // Oesterr. Fisch. (Salzburg) V. 51. № 7. P. 156-166.

- Leslie J.K., Moore J.E.** 1986. Changes in length of fixed and preserved young freshwater fish // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 43. P. 1079-1081.
- Li H.W., Li J.L.** 1996. Fish community composition. Stream ecology // *Methods in Stream Ecology*. Hauer F.R., Lamaberti G.A. (Ed.). Academic Press, San Diego, California. P. 391-406.
- Lister D.B., Genoe H.J.** 1970. Stream habitat utilization by cohabiting under yearlings of chinook (*Oncorhynchus tshawytscha*) and coho (*O. kisutch*) salmon in the Big Qualicum River, British Columbia // *J. Fish. Res. Bd. Can.* V. 27. № 8. P. 1215-1224.
- Marcus W.A., Legleiter C.J., Aspinall R.J., Boardman J.W., Crabtree R.L.** 2003. High spatial resolution hyperspectral mapping of in-stream habitats, depths, and woody debris in mountain streams // *J. Geomorphology*. V. 55. P. 363-380.
- Martel G.** 1996. Growth rate and influence of predation risk on territoriality in juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 53. P. 660-669.
- Masahiko S., Tsuyoshi I., Masao U.** 1997. A model of fish distribution in rivers according to their preference for environmental factors // *Ecol. Modeling*. V. 104. P. 215-230.
- McCart P.** 1967. Behavior and ecology of sockeye salmon fry in the Babine River // *J. Fish. Res. Board Can.* V. 24. P. 375-428.
- McCart P.** 1969. Digging behavior of *Oncorhynchus nerka* spawning in streams at Babine Lake, British Columbia // *Symposium on Salmon and Trout in Streams*. Northcote T.G. (Ed.). Vancouver: Institute of Fisheries, University of British Columbia. P. 39-51.
- McLay C.L.** 1970. A theory concerning the distance traveled by animals entering the drift of a stream // *J. Fish. Res. Bd. Can.* V. 27. P. 359-370.
- McMahon T.E., Hartman G.F.** 1989. Influence of cover complexity and current velocity on winter habitat use by juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 46. P. 1551-1557.
- McNicol R.E., Shere E., Murkin E.J.** 1985. Quantitative field investigation of feeding and territorial behavior of young-of-the-year brook char, *Salvelinus fontinalis* // *Environ. Biol. Fish.* V. 12. P. 219-229.
- Mikheev V.N., Metcalfe N.B., Huntingford F.A., Thorpe J.E.** 1994. Size related differences in behaviour and spatial distribution of juvenile Atlantic salmon in a novel environment // *J. Fish Biol.* V. 45. № 2. P. 379-386.
- Mills L.S., Citta J.J., Lair K.P., Schwartz M.K., Tallmon D.A.** 2000. Estimating animal abundance using noninvasive DNA sampling: promise and pitfalls // *Ecological Applications*. V. 10. № 1. P. 283-294.
- Minshall G.W., Petersen R.C., Nimz C.F.** 1985. Species richness in stream of different size from the same drainage basin // *Amer. Naturalist*. V. 125. № 1. P. 16-38.
- Mitro M.G., Zale A.V.** 2000. Predicting fish abundance using single-pass removal sampling // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 57. P. 951-961.
- Mitro M.G., Zale A.V.** 2002. Seasonal survival, movement, and habitat use of age-0 rainbow trout in the Henrys Fork of the Snake River, Idaho // *Trans. Am. Fish. Soc.* V. 131. № 2. P. 271-286.
- Montgomery D.R.** 1999. Process domains and the River continuum // *J. Amer. W. Res. Ass.* V. 35. № 2. P. 397-410.
- Moran P.A.P.** 1951. A mathematical theory of animal trapping // *Biometrika*. № 38. P. 307-311.
- Mossop B., Bradford M.J.** 2004. Importance of large woody debris for juvenile chinook salmon habitat in small boreal forest streams in the upper Yukon River basin, Canada // *Can. J. For. Res.* V. 34. № 9. P. 1955-1966.
- Muhlfeld C.C., Bennett D.H., Marotz B.** 2001. Winter habitat use and movement by Columbia River redband trout in a small stream in Montana // *N. Am. J. Fish. Manage.* V. 21. № 1. P. 170-177.
- Mundie J.H.** 1969. Ecological implication of the diet of juvenile Coho in stream // *Symp. of salmon and trout in streams*. H.R. MacMillen Lectures in Fisheries. Vancouver: Univ. Brit. Columbia. P. 135-152.
- Murphy M.L., Hawkins C.P., Anderson N.H.** 1981. Effects of canopy modification and accumulated sediment on stream communities // *Trans. Am. Fish. Soc.* V. 110. P. 463-478.
- Murphy M.L., Heifetz J., Johnson S.W., Koski, K.V., Thedinga J.F.** 1986. Effects of clear-cut logging with and without buffer strips on juvenile salmonids in Alaskan streams // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 43. P. 1521-1533.
- Nacano Sh.** 1995. Competitive interactions for foraging microhabitats in a size-structured interspecific dominance hierarchy of two sympatric stream salmonids in a natural habitat // *Can. J. Zool.* V. 73. V. 10. P. 1845-1854.

- Nakano Sh., Furukawa-Tanaka T.** 1990. Interactive shift of foraging tactic and food segregation between Japanese and dolly varden charr in a mountain stream // Abstr. Jokohama. P. 35.
- Neave F.** 1949. Game fish populations of the Cowichan river // Bull. Fish. Res. Board. Can. V. 84. P. 1-32.
- Neumann E., Thurston G., Sandstorm O.** 1996. Swimming activity of perch, *Perca fluviatilis*, in relation to temperature, day-length and consumption. Ann. Zool. Fennici. № 33. P. 669-678.
- Odum H.T.** 1957. Trophic structure and productivity of Silver Springs, Florida // Ecol. Monogr. V. 27. P. 55-112.
- Pacific Salmon life histories.** 1995. Groot C., Magrolis L. (Ed.). UBC Press, Vancouver, 564 pp.
- Pavlov D.S., Kuzishchin K.V., Kirillov P.I., Gruzdeva M.A., Maslova E.A., Mal'tsev A.Yu., Stanford D.A., Savvaitova K.A., Ellis B.** 2005. Downstream migration of juveniles of Kamchatka mykiss *Parasalmo mykiss* from tributaries of the Utkholok and Kol rivers (Western Kamchatka) // J. of Ichthyology. V.45. № 2. P. 185-198.
- Pearson R.G., Tobin R.K., Smith R.E.W., Benson L.J.** 1989. Standing crop and processing of rainforest litter in a tropical Australian stream // Arch. Hydrobiol. V. 115. № 4. P. 481-498.
- Petersen N.P., Cederholm C.J.** 1984. A comparison of the removal and mark-recapture methods of population estimation for juvenile coho salmon in small streams // N. Am. J. Fish. Manag. V. 4. № 1 P. 99-102.
- Phiney D.E., Mathews S.B.** 1969. Field test of fluorescent pigment marking and finclipping of coho salmon // J. Fish. Res. Board. Can. V. 26. P. 1619-1624.
- Pringle C.M., Naiman R.J., Bretschko G.** 1988. Patch dynamics in lotic systems: the stream as a mosaic // J. N. Amer. Benthol. Soc. V. 7. № 4. P. 503-524.
- Poole R.W.** 1974. An introduction to quantitative ecology. McGraw-Hill Press, N-Y, 532 p.
- Pool G.C.** 2002. Fluvial landscape ecology: Addressing uniqueness within the river discontinuum // Freshw. Biol. V. 47. P. 641-660.
- Prowse T.D.** 1995. River ice processes // River Ice Jams. Beltaos S. (Ed.). Water Resources Publications, LLC, Colorado. P. 2117-2138.
- Puckett K.J., Dill L.M.** 1985. The energetics of feeding territoriality in juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // Behaviour. V. 92. P. 97-111.
- Quinn T.P., Peterson N.P.** 1996. The influence of habitat complexity and fish size on over-winter survival and growth of individually marked juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) in Big Beef Creek, Washington // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 53. P. 1555-1564.
- Rader R.B.** 1997. A functional classification of drift: traits that influence invertebrate availability to salmonids // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 54. № 6. P. 1211-1234.
- Rader R.B., McArthur J.V.** 1995. The relative importance of refugia in determining the drift and habitat selection of predaceous stoneflies in a sandy-bottomed stream // Oecologia. V. 103. № 1. P. 1-9.
- Rahel F.J., Hubert W.A.** 1991. Fish assemblages and habitat gradients in a Rocky Mountain Great-Plains stream: Biotic zonation and additive patterns of community change // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 120. P. 319-332.
- Ricker W.E.** 1934. An ecological classification of central Ontario Streams // Univ. Toronto Studies, Biol. Ser., V. 37, 114 pp.
- Ricker W.E.** 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. Fish. Res. Board Can. Bull. № 191. Ottawa, 382 pp.
- Riehle M.D., Griffith J.S.** 1993. Changes in habitat use and feeding chronology of juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in fall and the onset of winter in Silver Creek, Idaho // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 50. P. 2119-2128.
- Ringler N.H.** 1985. Individual and temporal variation in prey switching by brown trout, *Salmo trutta* // Copeia. № 4. P. 918-926.
- Rodgers J.D., Solazzi M.F., Johnson S.L., Buckman M.L.** 1992. Comparison of three techniques to estimate juvenile coho salmon populations in small streams // N. Amer. J. Fish. Manag. V. 12. № 1. P. 79-86.
- Root R.B.** 1967. The mesh exploitation pattern of the blue-grey gnatcatcher // Ecol. monogr. V. 37. P. 317-350.
- Rose G.A.** 1986. Growth decline in subyearling brook trout (*Salvelinus fontinalis*) after emergence of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 43. № 1. P. 187-193.
- Russell I.A., Skelton P.H.** 2005. Freshwater fishes of Golden Gate Highlands national park // Koedoe J. V. 48. № 1. P. 87-94.

- Scarlett W.J., Cederholm C.J.** 1984. Juvenile coho salmon fall-winter utilization of two small tributaries of the Clearwater River, Jefferson County, Washington // Proceeding of the Olympic Wild Fish Conference. March 23-25, 1983. Fisheries Technology Program, Peninsula College, Post Angeles, Washington. P. 227-242.
- Seber G.A.F., LeCren E.D.** 1967. Estimating population parameters from catches large relative to the population // J. Anim. Ecol. V. 36. P. 631-643.
- Seber G.A.F., White J.F.** 1970. The removal method for two and three samples // Biometrics. V. 26. P. 393-400.
- Serensen T.A.** 1949. A method of estimating groups of equal amplitude in plant society based on similarity of species content // K. Danske Vidensk. Selsk. Bd. 5. P. 1-34.
- Shannon C.E.** 1948. A mathematical theory of communication // Bell. System Tech. J. V. 27. I 1-2. P. 379-423 and I. 3. P. 623-656.
- Shapovalov L., Taft A.C.** 1954. The life histories of the steelhead rainbow trout (*Salmo gairdneri*) and silver salmon (*Oncorhynchus kisutch*) with special reference to Waddell Creek, California, and recommendations regarding their management. Calif. Dep. Fish. Bull. № 98, 375 p.
- Sharber N.G., Carothers S.W., Sharber J.P., De Vos, J. J., House D.A.** 1994. Reducing electrofishing-induced injury of rainbow trout // N. Am. J. Fish. Manag. V. 14. № 2. P. 340-346.
- Sharma R., Hilborn R.** 2001. Empirical relationships between watershed characteristics and coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) smolt abundance in 14 western Washington streams // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 58. P. 1453-1463.
- Simonson T.D., Lyons J.** 1995. Comparison of catch per effort and removal procedures for sampling stream fish assemblages // N. Am. J. Fish. Manag. V. 15. № 2. P. 419-427.
- Sneath P.H.A., Sokal R.R.** 1973. Principles of numerical taxonomy. San Francisco: Freeman press., 359 p.
- Snyder D.E.** 2003. Electrofishing and its harmful effects on fish. U. S. Geol. Serv. Fort Collins Sci. Center Publ., 149 p.
- Snucins E.J., Gunn J.M.** 1995. Coping with a warm environment: behavioral thermoregulation by lake trout // Trans. Am. Fish. Soc. V. 124. P. 118-123.
- Sommer T.R., Nobriga M.L., Harrell W.C., Batham W., Kimmerer W.J.** 2001. Floodplain rearing of juvenile chinook salmon: evidence of enhanced growth and survival // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 58. № 2. P. 325-333.
- Stanfield L.W., Jones M.L.** 1998. A comparison of full-station visual and transect-based methods of conducting habitat surveys in support of habitat suitability index models for Southern Ontario // North Amer. J. Fish. Manag. V. 18. P. 657-675.
- Stanford J.A.** 1996. Landscapes and catchment basins // Methods in Stream Ecology. Hauer F.R., Lamaberti G.A. (Ed.). Academic Press, San Diego, California. P. 3-22.
- Stanford J.A., Lorang, M.S., Hauer F.R.** 2005. The shifting habitat mosaic of river ecosystems // Verh. Internat. Verein. Limnol. № 29. P. 123-136.
- Statzner B.** 1987. Characteristics of lotic ecosystems and consequences for future research direction // Ecol. Stad. V. 61. P. 365-390.
- Stream inventory handbook. Pacific Northwest region.** 1996. Level I and II. Version 9.6., 76 pp.
- Swales S.** 1982. Environmental effects of river channel works used in land drainage improvement // J. Environm. Manage. V. 14. P. 103-126.
- Swales S.** 1987a. The use of small wire-mesh traps in sampling juvenile salmonids // Aquacult. and Fish. Manag. V.18. № 2. P. 187-195.
- Swales S.** 1987b. Utilization of off-channel habitats by juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) in interior and coastal streams in British Columbia // Trav. Assoc. Int. Limnol. Theor. Appl. V. 23. № 3. P. 1676.
- Tippets W.E., Moyle P.B.** 1978. Epibenthic feeding by rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in the McCloud River, California // J. Anim. Ecol. V. 47. P. 549-559.
- The ecology of river systems.** 1986. Davies B.R., Walker K.F. (Ed.). Junk Publ, Washington, 793 pp.
- Tockner K., Paetzold A., Karaus U., Claret C., Zettel J.** 2006. Ecology of braided rivers. Braided rivers: process, deposits, ecology and management. IAS Special publ. P. 139-159.
- Townsend C.R.** 1989. The path dynamics of stream community ecology // J. N. Am. Benthol. Soc. V. 8. № 1. P. 36-50.
- Underwood A.J.** 1986. What is a community? // Patterns and process. Hist. Life. Rept. Dahlem Workshop, Berlin. P. 351-367.

- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W., Sedell I.R., Cushing C. E.** 1980. The river continuum concept // *Can. J. Fish Aquat. Sci.* V. 37. № 1. P. 130-137.
- Wankowski J.W.J.** 1979. Morphological limitations, prey size selectivity, and growth response of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* // *J. Fish Biol.* V. 14. № 1. P. 89-100.
- Ward J.V.** 1989. The four-dimensional nature of lotic ecosystems // *J. North Am. Benth. Soc.* V. 8. P. 2-8.
- Ward J.V.** 1992. *Aquatic insect ecology. 1. Biology and habitat.* N.Y.: J.Wiley & Sons Inc, 412 pp.
- Waters T.F.** 1972. The drift of stream insects // *Ann. Rev. Entomol.* V. 17. P. 253-272.
- Waters T.F.** 1977. Secondary production in inland waters // *Adv. Ecol. Res.* V. 10. P. 91-164.
- Waters T.F.** 1988. Fish production — benthos production relationships in trout streams // *Pol. Arch. Hydrobiol.* V. 35. № 4. P. 545-561.
- Watzner K.M., Drago E., Silva C.** 2005. Aquatic habitats of the Upper Paraguay river – system and parts of the Pantanal (Brazil) // *J. Ecohydr. and Hydrobiol.* V. 5. № 2. P. 107-126.
- Wesche T.A.** 1985. Stream channel modification and reclamation structures to enhance fish habitat // *Rivers and Streams: Theor. and Exper.* Boston press. P. 103-163.
- West R.L., Smith M.W., Barber W.E., Reynolds J.B., Hop H.** 1992. Autumn migration and over wintering of Arctic grayling in coastal streams of the Arctic National Wildlife Refuge, Alaska // *Trans. Am. Fish. Soc.* V. 1231. P. 709-715.
- Williams D.D.** 1981. The first diets of postemergent brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and Atlantic salmon (*Salmo salar*) alevins in a Quebec river // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 38. № 4. P. 765-771.
- Wilzbach M.A., Cummins K.W., Hall J.D.** 1986. Influence of habitat manipulations on interactions between cutthroat trout and invertebrate drift // *Ecology.* V. 67. № 4. P. 898-911.
- Wootton R.J.** 1998. *Ecology of teleostei Fishes.* Cluw. Acad. Publ., Canada, 386 pp.
- Wu H., Li B.L., Springer N.A., Neil W.H.** 2000. Modeling animal movement as a persistent random walk in two dimensions: expected magnitude of net displacement // *Ecol. Modeling.* V. 132. P. 115–124.
- Young-Seuk P., Geal G., Benjamin E., Sevan L.** 2006. Stream fish assemblages and basin land cover in a river network // *Sci. Total. Environ.* V. 365. № 1 (3). P. 140-153.
- Zahl S.** 1977. Jack-knifing and index of diversity // *Ecology.* V. 58. P. 907-913.
- Zippin C.** 1956. An evaluation of the removal method of estimating animal populations // *Biometrics.* V. 12. № 2. P. 163-189.
- Zippin C.** 1958. The removal method of population estimation // *J. Wildlife Manag.* № 22. P. 82-90.

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	3
Глава 1	
ИХТИОФАУНА МАЛЫХ ВОДОТОКОВ ЗАПАДНОЙ КАМЧАТКИ.....	6
Глава 2	
МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	12
2.1. Выбор объекта исследования.....	12
2.2. Физико-географические условия в бассейне модельной р. Начилова.....	12
2.3. Методика исследования.....	15
2.4. Ландшафтные исследования.....	16
2.5. Русловая съемка.....	17
2.6. Гидрологические исследования.....	18
2.7. Гидробиологические исследования.....	18
2.7.1. Сбор и обработка проб бентоса.....	18
2.7.2. Сбор и обработка проб дрефта донных беспозвоночных.....	19
2.8. Ихтиологические исследования.....	19
2.8.1. Сбор ихтиологического материала.....	19
2.8.2. Обработка ихтиологического материала.....	20
2.8.3. Анализ ихтиологического материала.....	22
Глава 3	
СОСТАВ ИХТИОФАУНЫ БАССЕЙНА Р. НАЧИЛОВА.....	25
3.1. Видовой состав.....	25
3.2. Заходы тихоокеанских лососей.....	25
3.3. Характеристика видов.....	26
3.3.1. Кижуч <i>Oncorhynchus kisutch</i> (Walbaum, 1792).....	26
3.3.2. Чавыча <i>Oncorhynchus tshawytscha</i> (Walbaum, 1792).....	27
3.3.3. Нерка <i>Oncorhynchus nerka</i> (Walbaum, 1792).....	27
3.3.4. Сима <i>Oncorhynchus masou</i> (Brevoort, 1856).....	28
3.3.5. Кета <i>Oncorhynchus keta</i> (Walbaum, 1792).....	29
3.3.6. Горбуша <i>Oncorhynchus gorbusha</i> (Walbaum, 1792).....	29
3.3.7. Мальма <i>Salvelinus malma</i> (Walbaum, 1792).....	30
3.3.8. Кунджа <i>Salvelinus leucomaenis</i> (Pallas, 1814).....	32
3.3.9. Микижа <i>Parasalmo mykiss</i> (Walbaum, 1792).....	33
3.3.10. Хариус <i>Thymallus mertensii</i> Valenciennes, 1848.....	35
3.3.11. Трехиглая колюшка <i>Gasterosteus aculeatus</i> Linnaeus, 1758.....	36
3.3.12. Девятииглая колюшка <i>Pungitius pungitius</i> (Linnaeus, 1758).....	36
3.3.13. Амурская колюшка <i>Pungitius sinensis</i> (Guichenot, 1869).....	36
Глава 4	
РАЙОНИРОВАНИЕ БАССЕЙНА Р. НАЧИЛОВА ПО АБИОТИЧЕСКИМ УСЛОВИЯМ ОБИТАНИЯ РЫБ.....	38
4.1. Биотопическая структура лососевых водотоков.....	38
4.1.1. Зонирование малых лососевых водотоков.....	38
4.1.2. Выделение биотопов малых лососевых водотоков.....	41
4.2. Выделение зон и биотопов в бассейне р. Начилова.....	44
4.2.1. Зоны реки и притоков.....	44
4.2.2. Разнообразие биотопов в бассейне.....	47
4.3. Описание условий обитания в выделенных зонах бассейна р. Начилова.....	50
4.3.1. Река на участке горного порожиисто-водопадного русла.....	50
4.3.2. Река на участке горного русла с неразвитыми аллювиальными формами (без перекатов).....	52
4.3.3. Река на участке горного русла с выраженными аллювиальными формами (с перекатами).....	53

4.3.4. Река на участке равнинного русла с выраженными аллювиальными формами (с перекатами).....	56
4.3.5. Река на участке равнинного русла с неразвитыми аллювиальными формами (без перекатов).....	57
4.3.6. Река на устьевом участке равнинного русла с выраженными аллювиальными формами.....	58
Глава 5	
ВЫБОР МЕТОДОВ ОЦЕНКИ ЧИСЛЕННОСТИ РЫБ В СВЯЗИ С РАЗНООБРАЗИЕМ УСЛОВИЙ ОБИТАНИЯ В МАЛЫХ ВОДОТОКАХ ЗАПАДНОЙ КАМЧАТКИ.....	
5.1. Анализ основных методов оценки численности рыб в малых водотоках.....	64
5.2. Описание основных методов оценки численности рыб в малых водотоках.....	66
5.2.1. Серии обловов с изъятием (неселективное изъятие).....	66
5.2.2. Мечение, выпуск и повторный отлов.....	71
5.2.3. Визуальная оценка.....	72
5.3. Сравнение основных методов оценки численности рыб по результатам экспериментальных обловов нижнего течения р. Микочева.....	72
5.3.1. Методика проведения экспериментов.....	72
5.3.2. Результаты экспериментов.....	74
5.4. Применение разных методов оценки численности рыб в водотоках бассейна р. Начилова.....	77
5.4.1. Обловы с частичным изъятием.....	79
5.4.2. Обловы при полном изъятии.....	83
5.4.3. Мечение - повторная поимка.....	84
5.4.4. Визуальная оценка.....	84
5.5. Рекомендации по выбору и применению разных методов оценки численности рыб на малых водотоках Западной Камчатки.....	84
Глава 6	
ИЗМЕНЕНИЯ СТРУКТУРЫ НАСЕЛЕНИЯ РЫБ В СВЯЗИ С РАЗНООБРАЗИЕМ АБИОТИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ ОБИТАНИЯ В БАССЕЙНЕ Р. НАЧИЛОВА.....	
6.1. Сезонные изменения состава населения и численности рыб в пределах выделенных зон бассейна р. Начилова.....	91
6.1.1. Порожисто-водопадное русло.....	91
6.1.2. Горные русла без перекатов.....	92
6.1.3. Горные русла с перекатами.....	94
6.1.4. Равнинные русла с перекатами.....	96
6.1.5. Равнинные русла без перекатов.....	98
6.1.6. Устьевой участок.....	99
6.2. Зональные изменения состава населения и численности рыб в бассейне р. Начилова.....	101
6.3. Межгодовые изменения состава населения и численности рыб в бассейне р. Начилова.....	106
6.3.1. Зоны горных русел.....	106
6.3.2. Зоны равнинных русел.....	107
Глава 7	
ФЕНОТИПИЧЕСКИЕ РАЗЛИЧИЯ МОЛОДИ ЛОСОСЕВЫХ РЫБ ИЗ РАЗНЫХ ЗОН БАССЕЙНА Р. НАЧИЛОВА.....	
7.1. Фенотипические различия молоди кижуча.....	110
7.1.1. Различия по скоростям роста.....	110
7.1.2. Различия по размерам и структуре чешуи.....	113
7.1.3. Морфометрические различия.....	114
7.2. Фенотипические различия молоди мальмы.....	118
7.2.1. Различия по скоростям роста.....	118
7.2.2. Различия по размерам и структуре отолитов.....	120
7.2.3. Морфометрические различия.....	122

Глава 8	
КОРМОВАЯ БАЗА И ПИТАНИЕ МОЛОДИ ЛОСОСЕВЫХ РЫБ В БАССЕЙНЕ Р. НАЧИЛОВА.....	127
8.1. Характеристика бентоса в разных зонах бассейна р. Начилова.....	127
8.2. Характеристика дрефта донных беспозвоночных в разных зонах бассейна р. Начилова.....	132
8.3. Характеристика кормовой базы молоди лососевых рыб в бассейне Начилова.....	133
8.4. Питание молоди лососеобразных рыб в бассейне р. Начилова.....	135
8.4.1. Сравнение видовых особенностей питания молоди лососеобразных рыб в нижнем течении р. Микочева.....	135
8.4.2. Особенности питания молоди кижуча в разных зонах бассейна р. Начилова.....	143
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	151
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	153

**Есин Евгений Владиславович
Чебанова Виктория Васильевна
Леман Всеволод Николаевич**

**Экосистема малой лососевой реки Западной Камчатки
(среда обитания, донное население и ихтиофауна)**

Подписано в печать 27.04.09.
Формат 60 x 84 / 8. Бумага мелованная.
Гарнитура Tunga. Усл. печ. л. 22,0
Тираж 300 экз. Заказ № 348

Товарищество научных издательств КМК
109152, РФ, г. Москва, ул. Саранская, 2-47
Тел.: 8 (495) 629-48-25

Есин Евгений Владиславович

кандидат биологических наук,
старший научный сотрудник лаборатории
воспроизводства лососевых рыб ВНИРО



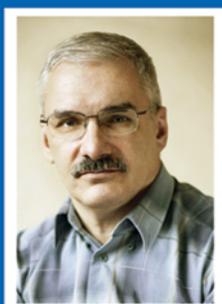
Чебанова Виктория Васильевна

доктор биологических наук,
главный научный сотрудник лаборатории
экологии рыб ВНИРО



Леман Всеволод Николаевич

кандидат биологический наук,
заведующий лабораториями воспроизвод-
ства лососевых рыб ВНИРО и оценки
антропогенного воздействия на водные
биоресурсы КамчатНИРО



Проект ПРООН/ГЭФ “Сохранение биоразнообразия лососевых Камчатки и их устойчивое использование” разработан специалистами Федерального агентства по рыболовству, Камчатрыбвода (ФГУ “Севострыбвод”), ФГУП “КамчатНИРО” и “ВНИРО”, МГУ им. М.В. Ломоносова, институтов РАН при участии представителей общественных организаций с целью демонстрации возможности сохранения биоразнообразия лососевых на фоне устойчивого хозяйственного развития территории, в том числе и рыболовства.

