

Д.С. Павлов
П.И. Кириллов
Е.А. Кириллова
К.В. Кузицин
М.А. Груздева
А.В. Кучерявый
М.Ю. Пичугин



СОСТОЯНИЕ И МОНИТОРИНГ БИОРАЗНООБРАЗИЯ РЫБ, РЫБООБРАЗНЫХ И СРЕДЫ ИХ ОБИТАНИЯ В БАССЕЙНЕ РЕКИ УТХОЛОК





Институт проблем экологии
и эволюции
им. А.Н. Северцова РАН



Московский государственный
университет
им. М.В. Ломоносова



Центр дикого
лосося

Д.С. Павлов, П.И. Кириллов,
Е.А. Кириллова, К.В. Кузищин, М.А. Груздева,
А.В. Кучерявый, М.Ю. Пичугин

СОСТОЯНИЕ И МОНИТОРИНГ БИОРАЗНООБРАЗИЯ РЫБ, РЫБООБРАЗНЫХ И СРЕДЫ ИХ ОБИТАНИЯ В БАССЕЙНЕ РЕКИ УТХОЛОК



Товарищество научных изданий КМК
Москва 2016

Павлов Д.С., Кириллов П.И., Кириллова Е.А., Кузищин К.В., Груздева М.А., Кучерявый А.В., Пичугин М.Ю. Состояние и мониторинг биоразнообразия рыб, рыбообразных и среды их обитания в бассейне реки Утхолок. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2016. 197 с.

На основании комплексного подхода изучено биоразнообразие рыб, рыбообразных и особенности среды их обитания в экосистеме лососёвой реки Утхолок (северо-западная Камчатка). Проведена инвентаризационная оценка биоразнообразия, изучено внутривидовое разнообразие и структура видов. Показано, что многочисленные внутривидовые группировки обеспечивают высокий уровень биоразнообразия в нестабильных условиях среды. Дана экспертная оценка состояния биоразнообразия рыб и рыбообразных. Определены категории видов (массовые, редкие, находящиеся под угрозой исчезновения и т.д.). Выявлены виды-индикаторы для ранней диагностики изменений состояния экосистемы. Оценены угрозы, риски и экологические последствия антропогенного воздействия. Разработаны и апробированы подробные протоколы изучения и мониторинга рыб, рыбообразных и среды их обитания. Сформулированы цели и задачи мониторинга.

Для специалистов в области охраны природы, экологии, работников заповедников, заказников и рыбного хозяйства, учёных и студентов ВУЗов.

Рецензенты: доктор биологических наук М.И. Шатуновский
кандидат биологических наук В.Н. Леман

D.S. Pavlov, P.I. Kirillov, E.A. Kirillova, K.V. Kuzischin, M.A. Gruzdeva, A.V. Kucheryavyu, M.Yu. Pichugin. Status and monitoring of fishes and cyclostomes biodiversity and their environment in the Utkholok river basin. M.: КМК. 2016. 197 p.

Multi-method research of biodiversity of fishes, cyclostomes and patterns of their environment in the ecosystem of the Utkholok river (north-western Kamchatka) was performed. Inventory assessment of biodiversity was made. Intraspecific biodiversity and specific structure were studied. It was demonstrated, that numerous intraspecific groups provide high level of biodiversity in the unstable environment. Expert review of the status of biodiversity of fishes and cyclostomes was performed. Categories of the species were elaborated (abundant, rare, endangered species, etc.). Indicating species for early diagnosis of changes in the ecosystem were defined. Threats, risks and ecological consequences of anthropogenic impacts were estimated. Detailed protocols for study and monitoring of fishes, cyclostomes and their environment were developed and tried out. Goals and particular tasks of monitoring were summarized.

For specialists in biology, ecology and conservancy, staff of protected areas and fisheries, scientists and students.

D.S. Pavlov, P.I. Kirillov, E.A. Kirillova,
K.V. Kuzischin, M.A. Gruzdeva,
A.V. Kucheryavy, M.Yu. Pichugin

**STATUS AND MONITORING OF FISHES AND
CYCLOSTOMES BIODIVERSITY AND THEIR
ENVIRONMENT IN THE UTKHOLOK RIVER
BASIN**



KMK Scientific Press
Moscow 2016

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	6
1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ИХТИОФАУНЫ РЕКИ УТХОЛОК	9
2. РАЗНООБРАЗИЕ И СОСТОЯНИЕ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ В РЕКЕ УТХОЛОК	18
2.1. ГИДРОГЕОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РЕЧНОГО БАСЕЙНА	18
2.2. ТИПЫ МЕСТООБИТАНИЙ РЫБ И РЫБООБРАЗНЫХ В РЕЧНОМ БАСЕЙНЕ	28
3. СОСТОЯНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ РЫБ И РЫБООБРАЗНЫХ В БАСЕЙНЕ РЕКИ УТХОЛОК (ИНВЕНТАРИЗАЦИОННАЯ ОЦЕНКА)	31
3.1. ПЕРЕЧЕНЬ ВИДОВ РЫБ И РЫБООБРАЗНЫХ	31
3.2. ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ, БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВИДОВ РЫБ И РЫБООБРАЗНЫХ В БАСЕЙНЕ РЕКИ УТХОЛОК	32
3.2.1. Семейство Petromyzontidae	32
3.2.1.1. Тихоокеанская минога	32
3.2.2. Семейство Salmonidae	46
3.2.2.1. Горбуша	46
3.2.2.2. Кета	50
3.2.2.3. Кижуч	56
3.2.2.4. Нерка	60
3.2.2.5. Сима	61
3.2.2.6. Чавыча	64
3.2.2.7. Мальма	64
3.2.2.8. Кунджа	74
3.2.2.9. Микижа	84
3.2.3. Семейство Gasterosteidae	120
3.2.3.1. Трёхиглая колюшка	120
3.2.3.2. Многоиглые колюшки	130
3.2.4. Семейство Osmeridae	139
3.2.4.1. Малоротая корюшка	139
3.2.5. Виды эстуарного комплекса	139
4. ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННЫЕ ГРУППИРОВКИ МОЛОДИ. ПЛОТНОСТЬ МОЛОДИ РЫБ В РЕЧНОМ КОНТИНУУМЕ РЕКИ УТХОЛОК	145
5. ЭКСПЕРТНАЯ ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ БИОРАЗНООБРАЗИЯ РЫБ И РЫБООБРАЗНЫХ В БАСЕЙНЕ РЕКИ УТХОЛОК	152
5.1. ПОДХОДЫ К ОЦЕНКЕ СОСТОЯНИЯ И МОНИТОРИНГУ БИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ЛОСОСЁВЫХ И СРЕДЫ ИХ ОБИТАНИЯ	153
5.2. СТЕПЕНЬ ИЗУЧЕННОСТИ БИОРАЗНООБРАЗИЯ РЫБ В РЕКЕ УТХОЛОК	159
5.3. КАТЕГОРИИ ВИДОВ	159
5.4. ВНУТРИВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ	160
5.5. ВИДЫ – ИНДИКАТОРЫ СОСТОЯНИЯ ЭКОСИСТЕМЫ	161
6. ИСТОЧНИКИ АНТРОПОГЕННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ, УГРОЗЫ И РИСКИ ДЛЯ ВИДОВ РЫБ И МЕСТ ИХ ОБИТАНИЯ	162
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	164
ЛИТЕРАТУРА	168
ПРИЛОЖЕНИЕ	175
ИЛЛЮСТРАЦИИ	189



Памяти

*Ксении Александровны Савваитовой (1931–2012).
Коллеги, товарища, учителя. Основоположника, вдохновителя
и неустанного участника исследований реки Утхолок.*

ВВЕДЕНИЕ

Биологическое разнообразие – фундаментальное свойство живой природы. Под ним понимается «вариабельность живых организмов из всех источников, включая, среди прочего, наземные, морские и иные водные экосистемы и экологические комплексы, частью которых они являются; это понятие включает в себя разнообразие в рамках вида, между видами и разнообразие экосистем» (Конвенция о биологическом разнообразии, Рио-Де-Жанейро, 1993).

Долгое время проблема сохранения биоразнообразия рыб не получала должной поддержки со стороны учёных, промышленников и политиков, так как по отношению к рыбам господствовал исключительно экономический подход. Однако быстрое сокращение запасов многих традиционных объектов промысла, приведшее к коллапсу и даже краху рыбодобывающей промышленности целых регионов, повлекло за собой понимание необходимости тщательного изучения биологии рыб и среды их обитания для выработки стратегии рационального использования ценных биоресурсов. В полной мере это относится к лососёвым рыбам Северной Пацифики.

Необходимость изучения и сохранения природного биоразнообразия лососёвых рыб стала очевидной уже в первой половине XX века, когда произошло резкое снижение их уловов, несмотря на наращиваемые промысловые мощности и освоение новых районов промысла. Тогда, вопреки устоявшемуся мнению о неисчерпаемости водных биологических ресурсов, пришлось признать обратное. В первую очередь с оскудением запасов лососёвых рыб столкнулись США, Канада и Япония. В этих странах из-за неконтролируемого промысла, индустриального загрязнения, строительства плотин на реках, мелиорации и лесосплава катастрофически сократилась численность или вовсе исчезли многие дикие популяции лососёвых. Повсеместно были отмечены необратимые изменения в структуре промысловых стад: сокращение числа сезонных рас; снижение размеров производителей, их созревание в более раннем возрасте и т.д. Развитие искусственного воспроизводства лососей не решало проблему драматического сокращения численности и биоразнообразия диких стад лососей – первоначальный энтузиазм рыбопромышленников и управленцев из США и Канады быстро сменился разочарованием от неадекватности полученных результатов.

В связи с этим, особое значение в настоящее время приобретает изучение стад лососей, которые обитают в ненарушенной среде и сохранили своё природное разнообразие. Дальний Восток России не был подвержен столь интенсивной индустриализации и развитию инфраструктуры городов и посёлков. В результате, в основном, нетронутыми сохранились исконные места обитания лососёвых рыб, их видовая и внутривидовая структура. Среди других регионов азиатского побережья Тихого океана Камчатка является своеобразным «рефугиумом», где сосредоточено наибольшее видовое, внутривидовое и генетическое разнообразие диких лососёвых рыб. Поэтому водные системы Камчатского полуострова представляют особый интерес для изучения закономерностей формирования биологического разнообразия лососёвых рыб, его сохранения и устойчивого использования – как внутри региона, так и в целом для всей Северной Пацифики. Актуальность проблемы для этого региона в последние годы возрастает в связи с необратимыми преобразованиями ландшафта: интенсивным развитием транспортной системы, что делает реки доступными для браконьеров; разработкой минеральных ресурсов и добычей углеводородов.

В последние десятилетия как в нашей стране, так и за рубежом стали активно развиваться комплексные исследования экосистем лососёвых рек, их структурно-функциональной организации, взаимосвязей геоморфологического строения с продуктивностью, круговорота вещества и энергии. Эти исследования стали важным направлением ихтиологической науки и экологического мониторинга. Экосистемы лососёвых рек оказались уникальными полигонами для изучения биологического разнообразия и его реакции на изменения, происходящие в окружающей среде. В силу высокой экологической пластичности лососёвых рыб и их относительно короткого жизненного цикла любые изменения климата и параметров среды обитания отражаются на состоянии локальных популяций в течение нескольких лет. Исходя из особенностей биологии лососёвых рыб, было предложено использовать некоторые их виды как индикаторы состояния экосистем, а отдельные экосистемы сделать модельными. Одним из наиболее информативных видов-индикаторов состояния экосистем модельных водоёмов Камчатки была выбрана микижа *Parasalmo mykiss* в силу её высокого внутривидового разнообразия и пластичности биологических и генетических параметров структуры локальных стад (Павлов и др., 2001).

Учитывая высокую значимость экосистем лососёвых рек Камчатки как эталонных для всей Северной Пацифики, в течение ряда лет на них выполнялись специальные проекты (ПРООН/ГЭФ (Rus/02/g32/A/Ig/99 номер PIMS: 1288), при участии Центра Дикого Лосося (Wild Salmon Center), SaRON (Salmonid Rivers Observatory Network) и Биостанции «Флэтхед Лэйк» университета Монтаны, США и др.), в результате реализации которых была проведена инвентаризация имеющихся данных и собраны обширные сведения о состоянии биологического разнообразия лососёвых и среды их обитания. В 2002 г. на основании полученных данных был создан первый на Дальнем Востоке России специализированный лососёвый заказник «Река Коль», включающий бассейны рек Коль и Кехта (западная Камчатка). Результаты многолетних наблюдений и апробации методов комплексного экологического мониторинга обобщены нами и представлены в монографии Д.С. Павлова с соавторами «Состояние и мониторинг биоразнообразия лососёвых рыб и среды их обитания на Камчатке» (2009).

Аналогичные работы по исследованию биологического разнообразия и состояния экосистемы в рамках вышеуказанного проекта одновременно проводили на р. Утхолок (северо-западная Камчатка). Эта река выбрана для исследований в силу принципиальных геоморфологических отличий от р. Коль и различий в составе ихтиофауны – как на видовом, так и внутривидовом уровнях. Именно в р. Утхолок в настоящее время обитает уникальная и одна из самых многочисленных на азиатском побережье Тихого океана популяция камчатской микижи – вида, занесённого в 1983 году в Красную Книгу РФ (Красная книга. . ., 1983, 2001). За годы исследований (1995–2007) нами была проведена обширная работа и накоплены редкие сведения о жизненном цикле различных лососёвых рыб, а также сопутствующих «нелососёвых» видов и тихоокеанской миноги. Изучена сезонная динамика нерестовых и нагульных миграций, распределение в реке и нерест, биология молоди. Описана структура популяций отдельных видов. Выявлены пространственно-временные группировки молоди в речном континууме. Проведена оценка численности основных видов – как экспертная, так и точная, с применением высокотехнологичного гидроакустического оборудования.

В рамках программы ПРООН/ГЭФ, координируемой О.Н. Кревер, на р. Утхолок предполагалось создание лососёвого заказника, по аналогии с заказником «Река Коль»,

служащим своеобразным эталоном для изучения состояния биоразнообразия лососёвых и среды их обитания.

Важным этапом в создании охраняемой природной территории, очевидно, должно стать обобщение данных многолетних исследований экосистемы р. Утхолок и подготовка научной основы для базового мониторинга. Этой цели посвящена настоящая книга.

Основная работа по сбору материала в экспедициях, обработке и обобщению данных проведена сотрудниками Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова и Института проблем экологии и эволюции РАН имени А.Н. Северцова: Д.С. Павловым, К.А. Савваитовой, М.А. Груздевой, К.В. Кузициным, Е.А. Кирилловой, П.И. Кирилловым, А.В. Кучерявым, М.Ю. Пичугиным, Э.С. Борисенко, С.Д. Павловым, С.Г. Соколовым, С.В. Максимовым и другими. Отдельные тематические исследования выполнены О.П. Пустовит и Н.В. Пустовит. Работы по экоморфологии и разработка протоколов по сбору полевого материала выполнены при участии Д.А. Стэнфорда и Б.К. Эллис (Биостанция «Флэтхед Лэйк» университета Монтаны, США) – Jack A. Stanford, Bonnie K. Ellis (Flathead Lake Biological Station, University of Montana). Информация о текущей ситуации, связанной с созданием лососёвого заказника «Река Утхолок», предоставлена О.Н. Кревер. Монография иллюстрирована фотографиями Д.С. Павлова, М.А. Груздевой, К.В. Кузицина, Е.А. Кирилловой, П.И. Кириллова, А.В. Кучерявого, М.Ю. Пичугина. Архивные фотографии любезно предоставлены М.Б. Медниковой.

Проведение полевых работ в разные годы было обеспечено Центром Дикого Лосося (Wild Salmon Center) Портленд, Орегон, США и Общественным экологическим фондом «Дикие рыбы и биоразнообразие».

Работа проведена при финансовой поддержке Фонда Гордона и Бетти Мур (США), Центра Дикого Лосося (США), ПРООН/ГЭФ, грантов РФФИ 02-04-48656, 05-04-48413 и 08-04-00539, «Ведущие научные школы» № РИ-112/001/707, программы «Биоразнообразие» Президиума РАН. Анализ материала по тихоокеанским лососям, миноге, миграциям и сообществам молоди, подготовка и публикация рукописи выполнены при поддержке гранта РФФИ № 14-14-01171, анализ материала по микиже, гольцам и колюшке – гранта РФФИ №14-50-00029 (Депозитарий МГУ).

Выполнению работ содействовали Министерство природных ресурсов и экологии Российской Федерации, Государственный комитет / Федеральное агентство Российской Федерации по рыболовству, Администрация Камчатского края, Территориальное управление природных ресурсов и охраны окружающей среды по Камчатскому краю, Территориальное управление Государственного комитета по рыболовству по Камчатскому краю, ФГУ «Севострыбвод», ФГБНУ КамчатНИРО, ФГБОУ ВПО КамГУ им. Витуса Беринга, ветеринарный отдел Государственного ветеринарного надзора по Камчатскому краю.

Авторы благодарны научным сотрудникам, аспирантам и студентам Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, КамчатНИРО, Камчатского государственного университета им. Витуса Беринга, Института биологических проблем Севера (г. Магадан), Университета Монтаны, Flathead Lake Biological Station, University of Montana, принимавшим в разные годы участие в сборе и обработке материала: М.Б. Скопцу, Ю.В. Чеботарёвой, А.Н. Яковлеву, С.А. Кончаковой, В.М. Пашинову, С.Л. Рудаковой, Н. Гаецкому (N. Gaesky), О.М. Томпсон (A.M. Thompson), Дж.Ю. Секкони (J.U. Seccony), М. Айелло (M. Ajello). Авторы признательны всем рыбакам-нахлыстовикам, которые, спонсируя проведение работ, непосредственно участвовали в сборе полевого материала.

1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ИХТИОФАУНЫ РЕКИ УТХОЛОК

Река Утхолок располагается вдали от населённых пунктов, что являлось одной из основных причин отсутствия интереса к ней в прошлом со стороны промысловых структур и, как следствие, рыбохозяйственной науки. Даже в историческом прошлом в бассейне р. Утхолок не было поселений коренных народов. Так, Крашенинников (1755, цит. по: Крашенинников, 2010) указывал, что «над рекою <...> Утголокой [или Околаваем] бывало прежде сего камчатское поселение, токмо оное ныне опустело». Удалённость реки от населённых пунктов стала причиной того, что даже во второй половине XX века не существовало списка видов, обитающих в ней, рыб. Поэтому история изучения ихтиофауны р. Утхолок начинается только с 60-х годов XX века и связана с работами коллектива учёных кафедры ихтиологии Биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова.

В первой половине XX века сведения о «сёмге» в ихтиологической литературе были крайне отрывочными. По словам К.А. Савvaitовой, в середине прошлого века среди учёных бытовало мнение, что сёмга на Камчатке, подобно Стеллеровой корове, практически исчезла, а многие сведения о ней признавались недостоверными. Только благодаря кропотливой работе с местными жителями у сотрудников кафедры ихтиологии МГУ К.А. Савvaitовой и В.Д. Лебедева, много лет проработавших на Камчатке, сложилась уверенность, что эти, во многом загадочные в те годы, рыбы не столь уж редки в реках западного побережья полуострова. Отсутствие достоверных научных данных по микиже и сёмге Камчатки, в том числе неопределённость их ареалов и численности, привели к пониманию необходимости подробного изучения и оценке современного (на то время) состояния. Актуальность этих работ заключалась ещё и в анализе взаимоотношений камчатских микижи и сёмги с североамериканскими стальноголовым лососем и радужной форелью.

Первые рекогносцировочные работы на р. Утхолок были проведены К.А. Савvaitовой и В.А. Максимовым (рис. 1) в 1965 г. во время экспедиции кафедры ихтиологии МГУ имени М.В. Ломоносова по обследованию рек западного побережья Камчатки от



Рис. 1. Валерий Андреевич Максимов и Ксения Александровна Савvaitова.

р. Большая на юге до р. Тигиль на севере. Приоритетным объектом, на изучение которого тогда было сосредоточено основное внимание, была микижа и, особенно, её проходная форма, которую в те годы рассматривали как самостоятельный вид и называли «камчатская сёмга».

Имея основной целью трудной и во многом опасной конной экспедиции по поиску микижи и сёмги, сотрудники кафедры ихтиологии К.А. Савваитова и В.А. Максимов поздней весной 1965 г. начали своё путешествие от посёлка Усть-Хайрюзово на север, предполагая преодолеть около 400 км по почти безлюдной местности и добраться до посёлка Тигиль. Задача осложнялась тем, что сведения по биологии камчатской микижи и сёмги в то время полностью отсутствовали, всё приходилось начинать буквально с самых азов.

Исследователи отправились в путь без средств связи, имея минимальное оборудование, медикаменты и инструменты. Возможность эвакуации в экстренных случаях отсутствовала полностью. Двигаясь вдоль морского побережья, обследуя одну реку за другой, они накапливали данные по рыбам северо-западного, наименее обследованного района Камчатки, и постепенно «белое пятно» становилось всё меньше и меньше. Однако основная цель экспедиции – найти микижу – так и оставалась не достигнутой. Позади были реки Хайрюзова, Белоголовая, Ковран, несколько небольших речек, но обнаружить даже признаки существования микижи и сёмги не удавалось. До тех пор, пока к вечеру очередного трудного дневного перехода отряд не достиг берега Утхолока.

Утхолок оказался первой крупной рекой на пути небольшого отряда экспедиции, которая потребовала большего времени для обследования, чем другие, встретившиеся ранее. Кроме того, дальнейшее продвижение на север было связано с трудностями переправы через реку, разлившуюся в весеннее половодье. Попытки В.А. Максимова обследовать противоположный, северный берег реки на предмет дальнейшего передвижения показали, что впереди практически непроходимая сильно заболоченная топкая тундра. Все это задержало экспедицию на южном берегу. И именно это обстоятельство и послужило залогом дальнейшего успеха всей экспедиции. Двигаясь вверх по течению, К.А. Савваитова и В.А. Максимов обследовали несколько притоков Утхолока. Именно там им удалось поймать в большом количестве молодь микижи, и получить достоверные доказательства существования значительной по численности популяции. Вскоре были пойманы половозрелые производители проходной сёмги, причём повсеместно в среднем течении реки и её притоках. После удачных работ на Утхолоке экспедицию ждал успех на следующих реках к северу – Квачине и Снатолваяме (Снатолвееме), где удалось поймать большое количество производителей проходной сёмги, скатывающихся после нереста. Крупнейшим достижением скромной конной экспедиции Савваитовой – Максимова в 1965 г. стало открытие трёх рек на северо-западе Камчатки, населённых крупными стадами проходной сёмги. И в настоящее время, в XXI веке, эти три реки являются уникальными природными объектами мирового уровня, где сохраняются самые многочисленные природные популяции вида микижа в среде обитания, не подвергшейся антропогенной трансформации.

Успех экспедиции 1965 г. был существенно развит позже, в 1970–1971 гг., когда на р. Утхолок в течение безлёдного сезона работала экспедиция кафедры ихтиологии МГУ в составе К.А. Савваитовой, В.А. Максимова, М.В. Мины, Г.Г. Новикова, Л.И. Соколова, Е.А. Цепкина и Л.А. Кохменко. В ходе проведения разносторонних исследований были получены первые данные по особенностям анадромной миграции, биологии раз-

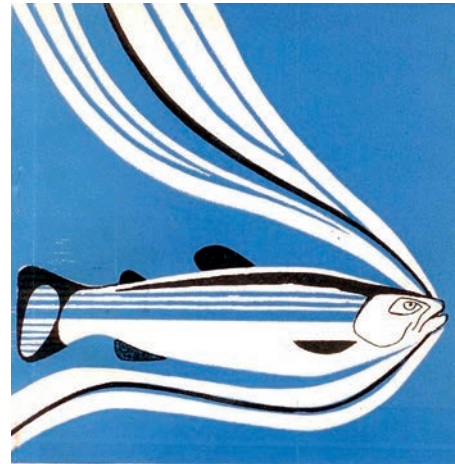
множения, распределению молоди, собран обширный материал по морфологии, краниологии, возрастному составу и росту, структуре популяции, особенностям питания, белковому полиморфизму микижи. На основе репрезентативного материала было показано единство пресноводной микижи и проходной сёмги Камчатки, а также конспецифичность микижи Азии, радужной форели и стальноголового лосося Северной Америки.

Уникальные данные по камчатской микиже из р. Утхолок, собранные в 1970 и 1971 гг., были положены в основу ряда публикаций, а В.А. Максимов в 1974 г. защитил кандидатскую диссертацию на тему «Экология внутривидовых форм камчатской микижи и перспективы её хозяйственного использования». Итоги исследований творческого коллектива были обобщены в монографии «Камчатские благородные лососи» (рис. 2), опубликованной в 1973 г. и впоследствии переведенной за рубежом, в Канаде и США.

Одним из важнейших результатов экспедиций 60–70-х годов XX века было предложение МГУ по включению проходной формы микижи в Красную книгу РСФСР, что было осуществлено в 1983 г. В связи с этим, уже в 70-е годы XX века популяция из р. Утхолок стала рассматриваться как природный эталон и объект для системных наблюдений в будущем. Примечательно, что предложения кафедры ихтиологии МГУ по включению камчатской микижи в Красную Книгу РСФСР были сформулированы в те годы, когда подавляющее большинство её популяций ещё не подверглись серьёзному антропогенному воздействию и сохраняли свой первозданный статус. Тем не менее, как выяснилось позже, это был весьма продуманный, своевременный и дальновидный шаг, который позволил резко сократить потенциальные угрозы для существования вида, возникшие в результате развития хозяйственной деятельности человека на Камчатском полуострове. Благодаря этому до настоящего времени удалось сохранить ценнейшие природные эталоны, практически утраченные на североамериканском побережье Тихого океана.

Таким образом, первый этап исследований на р. Утхолок (1965–1973 гг.), итогом которого стал огромный массив первичных данных, явился, по сути, отправной точкой дальнейших исследований рек северо-западной части полуострова Камчатка и вида микижа. Фактически, именно тогда были заложены основы долговременного мониторинга микижи на Камчатке, а р. Утхолок стала основным полигоном всестороннего исследования.

В 80-е годы XX века активных работ в бассейне р. Утхолок и соседних реках не проводилось. В то же время нужно отметить проведённые в 1983–1986 гг. экспедиции Камчатрыбвода, целью которых были уточнение списка видов и экспертная оценка их



КАМЧАТСКИЕ БЛАГОРОДНЫЕ ЛОСОСИ

Рис. 2. Обложка монографии «К.А. Савваитова, В.А. Максимов, М.В. Мина, Г.Г. Новиков, Л.В. Кохменко, В.Е. Мазук. Камчатские благородные лососи» 1973 года.

численности и состояния в реках западной Камчатки. Река Утхолок изучалась методами экспресс-обловов, наряду с другими реками, от Лесной – на севере до Опалы и Озерной – на юге.

Драматические события в нашей стране в конце 80-х – начале 90-х годов привели к резкому сокращению масштабов научных исследований. В полной мере тяжелое состояние отечественной науки отразилось на работах по камчатской микиже – они, по сути, прекратились. Однако, несмотря на отчаянное положение научных коллективов в начале 90-х годов XX века, изучение микижи, а вместе с ней и речных систем Камчатки, удалось возродить на качественно новом уровне. Следующий этап работ (1994–2001 гг.) по экосистеме р. Утхолок и её ихтиофауне связан с бурным развитием международного сотрудничества учёных России и природоохранных организаций США.

Примечательно, что международный интерес к камчатской микиже и, в последующем возобновление работ на реках северо-запада Камчатки базировались на достижениях первого этапа 60–70-х XX века. Дело в том, что монография «Камчатские благородные лососи» в конце 80-х годов была переведена на английский язык и издана небольшим тиражом в Канаде, откуда попала в некоторые библиотеки провинции Британская Колумбия, штатов Вашингтон и Орегон США, став доступной учёному сообществу этих стран. Однако поначалу внимание к камчатской микиже в США и Канаде возникло совсем не в среде учёных «лососёвого» направления. Первыми, кто проявил большой интерес, были рыболовы-нахлыстовики, энтузиасты ловли стальноголового лосося. На Западе США и в Британской Колумбии стальноголовый лосось – самый желанный объект спортивного рыболовства, а рыболовы, которые специализируются в его ловле входят в своеобразную «высшую лигу» среди коллег. В то же время в подавляющем большинстве рек Северной Америки численность стальноголового лосося резко снизилась, и слава многих знаменитых «рыболовных» рек, таких, как Скина, Скэджет, Рог, Альта, Дешутс, Колумбия осталась в прошлом. Особое разочарование у североамериканских рыболовов-спортсменов вызывала деградация диких стад масштабным влиянием искусственного воспроизводства. У стальноголового лосося искусственного происхождения нет той притягательности, которая есть у настоящей дикой рыбы. Потому и возник интерес к камчатской проходной микиже: на Камчатке стада этой рыбы никогда не испытывали воздействия искусственного воспроизводства и сохранились в первозданном состоянии. Этого было достаточно для энтузиастов, чтобы всерьёз задуматься об экспедиции в Россию.

Пионером среди американских рыболовов-спортсменов, кто, по сути, организовал экспедиции на Камчатку в США, стал президент общественной организации «The Wild Salmon Center», WSC (Центр Дикого Лосося) Питер Соверел (Pete Soverel). В прошлом он долгие годы служил в военно-морских силах США, поэтому за дело он взялся с истинно армейской организованностью и целеустремлённостью. Для поиска партнёров с Российской стороны подключились знакомые и друзья Пита, объединённые одной страстью – спортивной рыбалкой. Одним из таких друзей был Джон Сэгер (John Sager), в прошлом – сотрудник посольства США в Москве. Среди знакомых Джона был Сергей Карпович (Serge Karpovich), который с начала 90-х годов организовал совместный американско-русский бизнес в Москве.

Именно Сергей Карпович стал связующим звеном между североамериканскими рыболовами-нахлыстовиками и учёными Московского университета. С. Карпович быстро провёл сбор необходимой информации по камчатской проходной микиже и уста-

новил факт её краснокнижного статуса. А это означало, что любой вылов этого вида запрещён, кроме как для научно-исследовательских целей. Поэтому дальнейшая деятельность была связана с созданием совершенно новых подходов в организации научно-исследовательских работ, проводимых в тесном взаимодействии с рыболовами-консервационистами.

Взаимодействие с учёными МГУ имени М.В. Ломоносова началось поздней осенью 1992 г., когда в Москве, на Биологическом факультете МГУ состоялась первая встреча Д.С. Павлова, К.А. Савваитовой, В.А. Максимова и С.М. Карповича. Весной 1993 г. состоялся визит российских учёных в Сиэтл, в Центр Дикого Лосося. Именно в апреле 1993 г., в результате продуктивных переговоров между К.А. Савваитовой, В.А. Максимовым, П. Соверелом и С. Карповичем стартовало многолетнее российско-американское сотрудничество. Партнёрам удалось выработать действенную схему работ, согласно которой рыболовы-нахлыстовики из США и Канады становились полноправными членами научной экспедиции и сборщиками полевого материала. Лов краснокнижного вида производили только нахлыстовыми удочками, наносящими минимальный травматизм рыбам, всю выловленную рыбу подвергали процедуре измерения, брали пробу чешуи и кусочек ткани для генетического анализа, каждой рыбе вводили индивидуальную метку. После процедуры взятия проб рыбу отпускали обратно в водоём. Учёные МГУ имени М.В. Ломоносова осуществляли весь комплекс научных исследований по оценке современного статуса, фенетического и генетического разнообразия вида представляли полученные результаты в научных публикациях, докладах и осуществляли комплексный научный мониторинг.

Вторым этапом исследования камчатской микижи стали регулярные работы МГУ–WSC на Камчатке, которые начались в 1994 г., непосредственно на р. Утхолок. Экспедиции проводились с 1995 по 2001 год. К сожалению, в исследованиях второго этапа уже не принимал участия Валерий Андреевич Максимов – он безвременно скончался в феврале 1995 года. В 1994–2001 гг. впервые для микижи были установлены и описаны разнообразные типы жизненной стратегии (анадромные, транзитивные, резидентные), и разработаны ключи для их определения. Было доказано, что группировки особей с разной жизненной стратегией являются эпигенетическими по своей природе, возникают во всем многообразии в каждом новом поколении потомства проходных, полупроходных, резидентных производителей или любого их сочетания. Важным аспектом работ 1995–2001 гг. был мониторинг состояния популяции р. Утхолок и изменения в её структуре в краткосрочном и долгосрочном аспектах. Как выяснилось, параметры структуры популяций микижи подвержены постоянным изменениям, и в 90-е годы XX века были выявлены существенные сдвиги. Этим аспектам биологии микижи посвящён особый раздел настоящей книги. Наблюдения, выполненные в 1995–2001 гг. показали, что параметры структуры популяции изменялись только в одном направлении, поэтому популяция микижи р. Утхолок не вернулась в состояние, характерное для начала 70-х годов XX века. Полученные результаты показали критическую важность проведения постоянного мониторинга популяций микижи, в том числе и модельной популяции из р. Утхолок, являющейся ценнейшим рефугиумом одной из наиболее многочисленных первозданных популяций камчатской микижи. Итоги масштабных работ на западной Камчатке, проводимых в период 1994–2001 гг. были обобщены в монографии «Тихоокеанские благородные лососи и форели Азии», вышедшей в свет в 2001 г. (рис. 3).



Рис. 3. Обложка монографии «Д.С. Павлов, К.А. Савваитова, К.В. Кузицин, М.А. Груздева, С.Д. Павлов, Б.М. Медников, С.В. Максимов. Тихоокеанские благородные лососи и форели Азии» 2001 года.

время сбора полевого материала – в основном в период анадромной миграции проходной микижи из моря в реки. Из-за этого многие важные этапы речного периода жизни этого вида ускользали от внимания учёных. Кроме того, работы в осеннее время не позволяли в полной мере перейти к изучению экосистемы лососёвой реки во всём многообразии видов рыб, её составляющих. В этот период сотрудничество с учёными США и Канады сводилось к небольшим по масштабу целевым исследованиям, таким, как оценка генетического разнообразия камчатских популяций микижи в сравнении с североамериканскими, а также телеметрическими исследованиями внутриречных миграций половозрелых рыб после захода из моря.

Качественно новый этап научно-исследовательских работ на р. Утхолок начался в 2001 г. и был обусловлен значительным международным интересом к анализу структурно-функциональной организации экосистем лососёвых рек с целью их устойчивого использования и восстановления речных бассейнов, подвергшихся антропогенной трансформации. В связи с этим экосистемы лососёвых рек Камчатки оказались весьма удобным полигоном для исследований, так как подавляющее их большинство сохранило своё первозданное строение, а численность обитающих в них стад лососей, не претерпела такого драматического падения, как в Северной Америке.

Переход к Третьему этапу работ (2002–2009 гг.) на р. Утхолок произошёл на волне повышенного интереса к Камчатке и её рекам со стороны научного сообщества США. В 2000–2001 гг. Д.С. Павловым и К.А. Савваитовой были проведены интенсивные пе-

Ключевым объектом целевых исследований по микиже, по-прежнему, оставалась локальная популяция микижи р. Утхолок. Примечательно, что по целому ряду параметров структуры популяции, морфологическим и популяционно-генетическим особенностям утхолокская микижа является уникальной на Камчатке, что еще раз подтверждало её высокую значимость как важного элемента пространственной структуры вида в Азии.

Исследования второго этапа (1994–2001 гг.) характеризовались огромным энтузиазмом участников на всех ступенях: от полевого сбора материала до представления результатов на научных конференциях и рабочих совещаниях в официальных органах. За годы этого этапа в экспедициях приняли участие более 300 рыболовов-нахлыстовиков из США, Канады, Великобритании, Италии, Финляндии, сложился дружный коллектив, проникшийся идеями изучения и сохранения уникального природного объекта.

В то же время возможности российско-американского проекта 1994–2001 гг. были ограничены целым рядом причин. Недостатком исследований тех лет было короткое вре-

реговоры и консультации с партнёрами из США (Джек Стэнфорд, Гидо Рар III, Пит - Соверел и другие) и в результате образован международный консорциум в составе Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, Института проблем экологии и эволюции РАН имени А.Н. Северцова, Биостанции «Флэтхед Лэйк» Университета Монтаны, Центра Дикого Лосося (рис. 4). Работы были поддержаны Министерством природных ресурсов Российской Федерации, Фондом Бетти и Гордона Мура, международной программой ПРООН/ГЭФ. Было принято стратегическое решение об установлении постоянно действующей сети «станций изучения и мониторинга рек» на Камчатке и в Северной Америке – Salmonid Rivers Observatory Network (система станций наблюдения на лососёвых реках).

Круг решаемых задач и количество объектов существенно расширились, был применён экосистемный подход, включающий в себя не только исследование микижи, но и изучение особенностей биологии других лососёвых, сопутствующих им видов рыб и рыбообразных, среды их обитания, включая строение речных систем. Модельными реками для проведения мониторинга в рамках программы на Камчатке были выбраны Утхолок и Коль. Река Утхолок вновь оказалась в центре повышенного внимания науки.

В течение третьего этапа, в период с 2002 по 2009 гг. исследование выполнялось с привлечением традиционных и современных комплексных подходов и методов, в том числе космическое дистанционное сканирование биотопов в бассейнах рек в формате



Рис. 4. Джек Стэнфорд и Дмитрий Павлов в вертолёте. Путь на Утхолок. 2005 г.

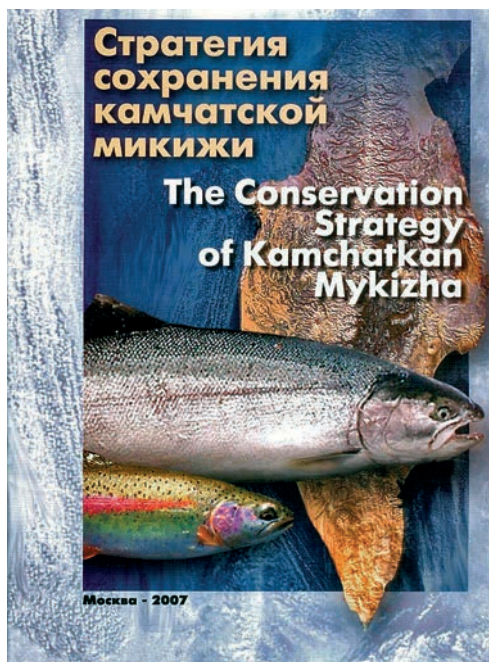


Рис. 5. Обложка монографии «Д.С. Павлов, К.А. Савваитова, К.В. Кузицин, Е.Н. Букварёва, П.Е. Веричева, В.Б. Звягинцев, С.В. Максимов, З. Ожеро. Стратегия сохранения камчатской микижи» 2007 года.

Разработана первая для видов Красной книги Российской Федерации «Стратегия сохранения Камчатской микижи» (рис. 5), в которой предложены подходы, основанные на сохранении вида в целом, во всем многообразии его форм, популяций и их связей.

В течение всего периода исследований Третьего этапа в работы были вовлечены студенты и аспиранты Университетов России и США, на базе наблюдательных станций выполнялись курсовые и дипломные работы, магистерские и кандидатские диссертации, результаты работ регулярно докладывались на международных научных конференциях (рис. 6).

Настоящая книга подводит итог многолетних работ на реке и включает в себя результаты всех трёх этапов исследований экосистемы р. Утхолок.

геоинформационных систем; использовании акустических и термических датчиков; рентгеноскопической масс-спектрометрии микроэлементного состава регистрирующих структур (отолитов); молекулярно-генетического (ДНК и изоферментный состав белков) и паразитологического анализов.

По результатам исследований третьего этапа изучены вариации жизненной стратегии ключевых видов-индикаторов в модельных экосистемах камчатских рек, исследованы типы жизненной стратегии и структура популяций в разные годы в зависимости от колебаний абиотических параметров. Установлена связь между геоморфологической структурой речных бассейнов, их продуктивностью и преобладанием анадромной или резидентной стратегий. Выявлены факторы и пусковые механизмы, определяющие реализацию разных типов стратегий, позволяющие прогнозировать и управлять процессами в экосистемах лососёвых рек. Доказан универсальный характер выявленных механизмов, подобные закономерности обнаружены в других группах рыб и рыбообразных.

А



Б



Рис. 6. За время выполнения работ третьего этапа в полевых и лабораторных исследованиях сформировался дружный коллектив, объединяющий усилия учёных разных стран. А – О.М. Томпсон, П.В. Дудко, Д.Н. Ченцов, А.П. Золотуев, М.А. Груздева, Г.Г. Гвагин, П.И. Кириллов (2004 г.); Б – О.М. Томпсон, Д.Н. Ченцов, Г.Г. Гвагин, Е.А. Кириллова, Н.С. Корякин, Светлана (студентка КамГУ), Дмитрий (повар), К.А. Савваитова, Д.С. Павлов, О.П. Пустовит, Н.В. Пустовит, М.Ю. Пичугин, А.В. Кучерявый, Р.Г. Гвагин, Дж.Ю. Секкони (2005 г.).

2. РАЗНООБРАЗИЕ И СОСТОЯНИЕ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ В РЕКЕ УТХОЛОК

2.1. ГИДРОГЕОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РЕЧНОГО БАСЕЙНА

Бассейн р. Утхолок расположен на северо-западе Камчатского полуострова (рис. 7). Река берёт начало в отрогах Медвежьего хребта и впадает в Охотское море с южной стороны Утхолокского мыса. Утхолок имеет горно-тундровый характер и много притоков горного и тундрового типов, которые впадают в русло на всём его протяжении (табл. 1). Основные водотоки и места сбора материала указаны на рис. 8.

Крупные левые притоки (от верховьев к низовьям): Бурный, Норкин, Белый, Стручок, Корякская, Водоросль, Майский и Калкавеем; правые: Кувшес и Оглямч. Водосборный бассейн имеет сложное строение. Истоки реки расположены среди отрогов Медвежьего хребта и холмов у их подножья. В то же время значительная часть тундровых притоков берёт начало среди заболоченных тундр или на увалистой приморской равнине. Общая площадь водосборного бассейна 1350 км², её заболоченность составляет около 30%. Протяжённость реки по основному руслу – 128 км, суммарная длина реки со всеми притоками – 980 км, средняя высота водосборного бассейна – 190 м,

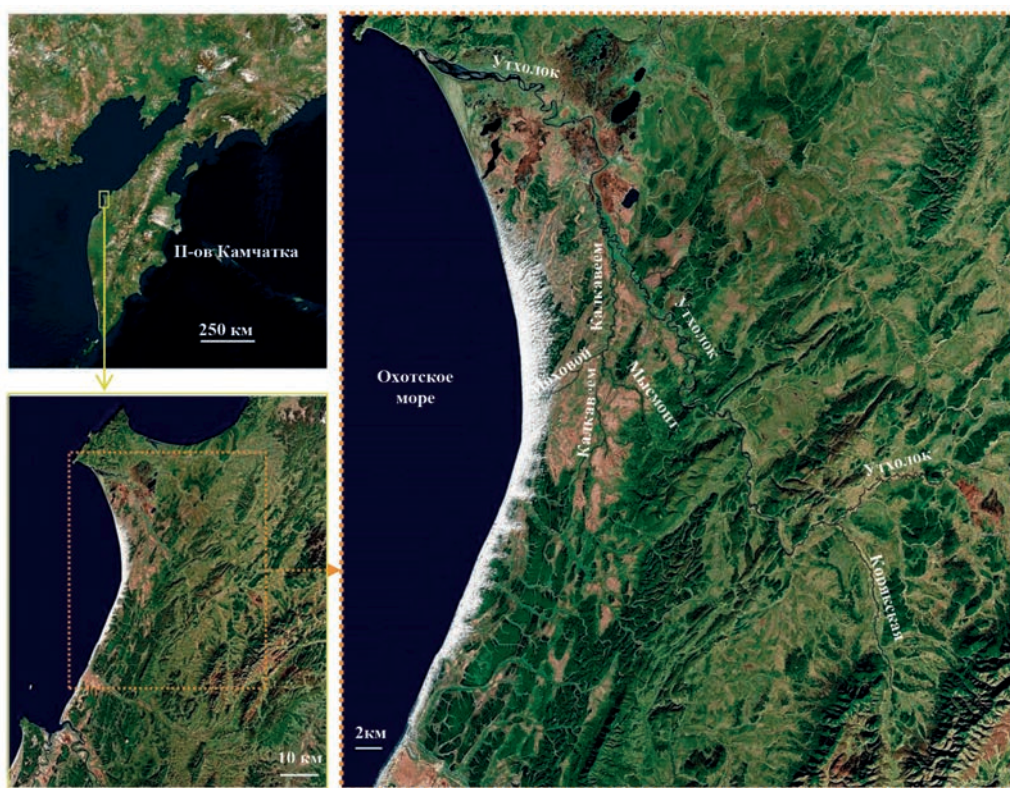


Рис. 7. Район работ: бассейн р. Утхолок. Использованы спутниковые снимки Интернет-ресурса www.bing.com.

Таблица 1. Геоморфологические и гидрологические характеристики реки Утхолок

Параметр	Описание
Тип водной системы	Горно-тундровый, 6-го порядка (по Хайдеггеру), канальный
Тип ландшафта	Гористый в верховьях, холмистый в среднем течении, равнинный (тундровый) в нижнем течении
Длина, км / ширина в устье, м	140 / 80–90
Строение устья	Имеется обширный эстуарий
Цвет воды	коричневый
Уклон ложа	5–6 м/км в верховьях, около 3–4 м/км в среднем и нижнем
Тип питания	Снеговое, дождевое, грунтовыми водами
Скорость течения в устье в межень, м/с	0.47
Ширина поймы, км	0.4
Характер пойменной растительности	Низкорослые деревья и кустарники (ольха, ива) или травянистые растения
Степень развитости придаточной системы	Слабо развита
Элементы поперечного строения речной долины	Боковые протоки, ключевые затоны, парафлювиальные и ортофлювиальные родники, старицы
pH	7.2
Содержание кислорода, мг/л	11.22

наибольшая высота водосбора – 450 м, коэффициент развития речной сети – 0.35 км/км², среднегодовой расход в устье – 12.3 м³/сек (Ресурсы поверхностных вод СССР, 1973; Государственный водный реестр, 2012). Питание истоков и горных притоков смешанное, от грунтовых безнапорных вод и атмосферных осадков; питание тундровых притоков – за счёт поверхностного стока с заболоченных тундр. На всём протяжении в русло реки поступают аллювиальные и безнапорные грунтовые воды. В верхнем течении (рис. 9, 10) русло реки слаборазветвлённое, попадают немногочисленные боковые протоки, густота речной сети – около 2.4 км/км русла. В среднем и ниж-

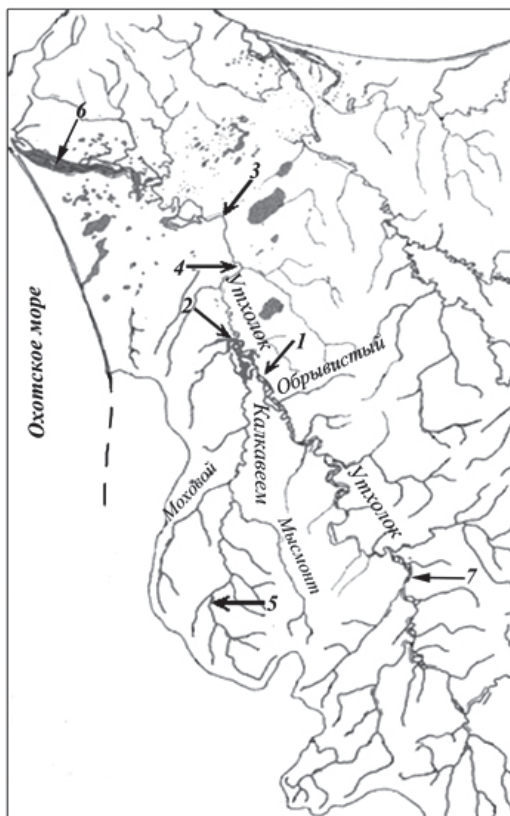


Рис. 8. Основные водотоки и места сбора материала. 1, 2 – места установки мерёж и ихтиопланктонных сетей в Утхолоке (среднее течение) и Калкавееме (нижнее течение) соответственно, 3 – «Последняя яма», 4 – граница влияния подпора прилива, 5 – верховья р. Калкавеем, 6 – эстуарий и 7 – верховья р. Утхолок.



Рис. 9. Верховья реки Утхолок.

нем течения река протекает одним руслом. В среднем течении река имеет высокие, обрывистые берега, образованные древними глинами (рис. 11), аллювиальные формы развиты слабо, галечниковые косы имеют небольшую площадь. В целом река имеет узкую пойму, не более 100 м в ширину.

В верхнем течении, где река течёт вдоль западного склона Медвежьего хребта, вода прозрачная, имеет светло-коричневый оттенок. Однако после того как река, круто поворачивая на северо-запад, выходит на вторую приморскую террасу и принимает в себя воды тундровых притоков и поверхностного стока, она приобретает коричневый цвет. В верхнем течении дно сложено галькой и гравием, в среднем течении – галькой с примесью песка, доля песка увеличивается в нижнем течении. В предэстуарной и эстуарной зонах дно покрыто наносным мелкодисперсным аллювием (песок, ил). В нижнем течении у реки более или менее хорошо развиты аллювиальные формы, несколько усложняется придаточная система: появляются небольшие речные затоны, короткие параллельные протоки и небольшие старицы в непосредственной близости к основному руслу (рис. 12). В среднем и нижнем течении русло сильно меандрирует (7–9 поворотов на 1 км). В верхнем течении, среди предгорной долины уклон ложа достигает почти 5 м/км, в среднем течении – около 3 м/км, нижнем течении – 2–2.5 м/км. Скорость течения в верховьях в период весеннего половодья – 0.6–0.7 м/с, в нижнем течении в межень около 0.3–0.4 м/с (наши данные). Эрозия берегов выражена относительно слабо. Однако при каждом паводке происходит перемещение гальки и гравия, регулярно изменяется конфигурация береговой линии, перекаатов, а во время сильных паводков поток реки может перераспределяться из основного русла в боковые протоки. В нижнем течении встречается в небольшом количестве древесный материал (остатки/обломки деревьев), не образующий завалов и заломов.



Рис. 10. Верхнее течение реки Утхолок.



Рис. 11. Река Утхолок в среднем течении. Правый, высокий и обрывистый берег реки образован осадочными, легкоразмываемыми породами.



Рис. 12. Нижнее течение реки Утхолок в месте выхода на приморскую низменность в межень. С левого берега впадает тундровый приток. Напротив его устья – пересохшая боковая протока с пойменным озером. Выше устья, с правого берега – речной затон. Сентябрь 2005 года.

В среднем и нижнем течениях часты глубокие (до 3–4 м) русловые ямы, которые образуются ниже перекаатов вдоль речных меандров. Ямы имеют разную площадь и глубину, в среднем течении – 100–300 м², глубиной до 2–3 м, в нижнем течении – 400–800 м², глубиной до 4 м, некоторые – до 1000 м² и глубиной до 8–10 м. Ямы чередуются с длинными (до нескольких сотен метров) плёсами и короткими перекаатами.

При впадении в море река образует эстуарий длиной 5–7 км и шириной в нижней части во время прилива до 2–3 км (рис. 13, 14). Сток в море происходит через узкое «горло» (рис. 15), расположение которого постоянно благодаря скалистому правому берегу, переходящему в мыс Южный. Влияние прилива заметно на расстоянии до 25–30 км вверх по течению реки. Уровень реки зависит от атмосферных осадков: после сильных дождей происходит довольно быстрый подъём уровня на два и более метра, из-за буферного эффекта поверхностного стока и вод притоков спад уровня происходит достаточно медленно (наши данные).

В верхнем и среднем участках реки по берегам растут заросли кедрового стланика (*Pinus pumila*), ольхи (*Alnus sp.*) и ивы (*Salix sp.*); в нижнем – преобладает травянистая растительность. В нижнем течении река протекает по открытой местности, лес на берегах отсутствует, правый высокий берег эстуария покрыт зарослями кедрового стланика.

Значительная часть материала собрана в бассейне крупнейшего притока р. Утхолок – р. Калкавеем, геоморфология и гидрологический режим которого сходны с основным руслом р. Утхолок в нижнем течении. Поэтому р. Калкавеем в целом ряде целе-



Рис. 13. Эстуарий реки Утхолок в отлив (справа мыс Южный).

вых исследований рассматривали как модельный водоём по отношению к р. Утхолок. Ниже приводится его характеристика.

Река Калкавеем – наиболее крупный приток р. Утхолок, берущий своё начало в горах (исток находится на юго-западном склоне горы Мысмонт). Средний и нижний



Рис. 14. Эстуарий реки Утхолок в прилив.



Рис. 15. «Горло» эстуария реки Утхолок.

участки реки проходят по тундре. Протяжённость реки – около 28 км. В верхнем и среднем течении в Калкавеем впадает множество мелких и крупных ручьёв. Самые крупные из них – правый горный приток руч. Мысмонт¹ (рис.16) и левый тундровый



Рис. 16. Ручей Мысмонт, правый приток реки Калкавеем.

¹ Ранее при описании реки Калкавеем указывалось, что она образована слиянием двух ручьёв горного типа – Левый Калкавеем (собственно Калкавеем) и Правый Калкавеем (Мысмонт), берущих своё начало с двух сторон горы Мысмонт (Савваитова и др., 1973; Максимов, 1974).



Рис. 17. Река Калкавеем и её левый приток – ручей Моховой.

приток – руч. Моховой (рис. 17). Как и Утхолок, Калкавеем имеет неразветвлённое русло канального типа и слабо развитую придаточную систему. В среднем и нижнем течении русло сильно меандрирует; мелкие перекаты (до 0.3 м глубиной) чередуются с глубокими плёсами (до 2 м).

Уровень и температура воды в р. Калкавеем и в р. Утхолок имели близкие значения – разница температур составляла 0.2–1.0 °С. Вода в Калкавееме прогревалась несколько быстрее, чем в Утхолоке (из-за тёмно-коричневого – «тундрового» цвета воды). Однако суточная и сезонная динамики изменения температуры воды в реках Калкавеем и Утхолок были одинаковыми; значения уровня воды также были аналогичны.

В 2004 г. температура воды в реках Калкавеем и Утхолок была относительно высокой – в самое тёплое время года, в конце июля – начале августа прогревалась до 14–15 °С (рис. 12). Характерной особенностью р. Калкавеем и, несколько в меньшей степени р. Утхолок, является их очень быстрый прогрев в начале лета: буквально за считанные дни температура воды возрастает с 1–2 °С до 5 °С, и уже в середине июня достигает 8–10 °С. В течение всего лета вода в реках имеет температуру более 10 °С, осеннее остывание воды наступает лишь с середины октября (табл. 2).

Уровень воды в реках с мая по октябрь 2004 г. менялся значительно. Максимум был отмечен в мае (353 см). В течение июня – июля уровень воды снизился до минимального значения (48 см). С конца июля по октябрь уровень снова повышался, но весеннего максимума ни летом, ни осенью не достигал. С изменением уровня воды варьировала и скорость течения: в Калкавееме в пределах 0.34–1.95 м/с, в Утхолоке – 0.47–2.40 м/с. Во время паводков (главным образом в начальный период подъёма уровня воды) значительно увеличивалась мутность воды в обеих реках.

В 2005 г. в связи с ранним и быстрым таянием снега (из-за пеплопада во время извержения вулкана Безымянный) весеннее половодье было очень кратковременным. Реки вошли в коренное русло к середине мая. Лето было очень сухим и жарким: до

Таблица 2. Средние значения температуры (t, °С) и уровня воды (h, см) в реке Калкавеем в разные годы

Месяц	2004 г.		2005 г.		2006 г.	
	t, °С	h, см	t, °С	h, см	t, °С	h, см
Май	1.14	322.0	8.11	68.8	4.40	100.5
Июнь	8.64	90.5	9.19	71.4	8.70	85.1
Июль	12.53	67.9	14.39	61.2	13.70	80.1
Август	12.05	85.9	14.54	66.5	14.69	67.9
Сентябрь	10.20	68.0	9.37	93.2	11.59	83.9
Октябрь	4.78	137.2	7.25	203.1	6.60	107.3
Среднее за период наблюдений	9.04	89.6	11.31	82.7	11.26	83.2

конца июля проходили лишь редкие, кратковременные дожди. Соответственно, уровень воды либо не менялся вовсе, либо поднимался незначительно (единственный значимый дождевой паводок прошел в ночь на 20 июня, когда вода поднялась на 22 см) (рис. 18). В ясную погоду вода быстро прогревалась, в пасмурную – остывала.

Таким образом, в 2005 г. происходили частые резкие колебания температуры воды при постоянно низком её уровне. Регулярные осадки начались в августе. В сентябре – октябре из-за сильных периодических дождей уровень воды постепенно поднимался. 1–2 октября вода поднялась до рекордно высокого за сезон уровня – за сутки на 2 м. Впоследствии уровень воды упал, но до меженного уже не опускался. С началом осенних дождей и подъёмом уровня воды стала падать температура воды. Минимальные температуры 4.3 и 5.3 °С, максимальные – 21.3 и 20.3 °С в Калкавееме и Утхолоке соответственно.

В 2005 г. водность р. Калкавеем в межень была около 1 м³/с (минимальная – 0.65 м³/с), во время летних кратковременных паводков не превышала 5 м³/с, и только осенью во время мощного паводка водность была сопоставима с прошлогодней паводковой – около 9 м³/с. Средняя скорость течения – 0.65 м/с, максимальная – 1.07 м/с.

Минимальный расход р. Утхолок составлял 5.16 м³/с, во время летних кратковременных паводков был около 14 м³/с. Осенью во время максимального подъёма уровня воды водность р. Утхолок не представлялось возможным измерить. Средняя скорость течения – 0.59 м/с, максимальная – 1.2 м/с.

В 2006 г., в отличие от двух предыдущих лет, весна была поздней, а лето преимущественно холодным и дождливым. К весне из-за сильных ветров снежный покров был весьма слабым, в связи с этим весеннее половодье было небольшим, но затяжным, длилось до II декады июня, когда реки вошли в коренное русло. Но из-за затяжных дождей, начавшихся во II декаде июня, уровень воды снова повысился, и летняя межень наступила только во второй половине июля. В середине августа, сентября и октября проходили дождевые паводки. После паводков уровень воды постепенно снижался, но меженного летнего не достигал. В июне вода редко прогревалась выше 10 °С (рис. 18). С 3 июля вода начала быстро прогреваться. Максимальная температура воды за период наблюдений в Утхолоке – 19.0 °С, в Калкавееме – 18.1 °С.

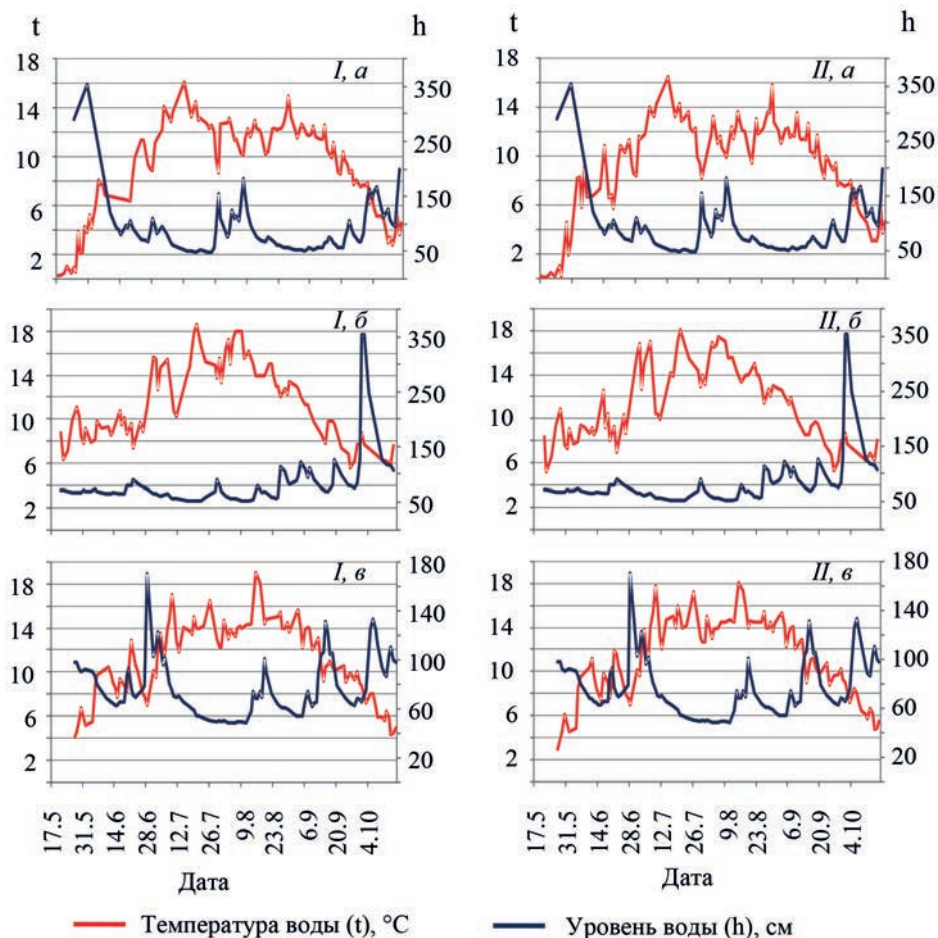


Рис. 18. Динамика температуры и уровня воды в реках Утхолок (I) и Калкавеем (II) в мае – октябре 2004 (а), 2005 (б) и 2006 (в) годов.

В 2006 г. водность р. Калкавеем в межень была около $1 \text{ м}^3/\text{с}$, во время паводков не превышала $2.7 \text{ м}^3/\text{с}$. Минимальная скорость течения 0.5 м/с , максимальная – 1.59 м/с , средняя – 0.74 м/с .

Средняя водность р. Утхолок составляла около $6 \text{ м}^3/\text{с}$, во время летних паводков около $10.3 \text{ м}^3/\text{с}$. Минимальная скорость течения 0.45 м/с , максимальная – 1.4 м/с , средняя – 0.74 м/с .

В целом температурный и уровневый режимы в исследованных реках были различными за каждый год наблюдений. Сходными были только динамики температуры в летний и осенний периоды. 2004 год отличался от двух последующих лет низкой температурой воды в весеннее время. В этом же году был очень мощный весенний паводок. Мощный осенний паводок и отсутствие весеннего были характерной чертой 2005 года. А 2006 год отличался незначительными дождевыми паводками в течение всего сезона.

2.2. ТИПЫ МЕСТООБИТАНИЙ РЫБ И РЫБООБРАЗНЫХ В РЕЧНОМ БАССЕЙНЕ

Районирование речного континума и типизация местообитаний

На основании расшифровки спутниковых снимков (сделанных в 2004 г.) и полевых исследований проведено предварительное районирование р. Утхолк на крупные геоморфологические домены, в 2006 г. получены уточнённые данные (табл. 3).

Проведена типизация местообитаний в пределах речной системы на всём её протяжении и типизация отдельных участков элементарных геоморфологических единиц (табл. 4, 5).

Таблица 3. Геоморфологическое районирование речного континума реки Утхолк

Домен	Расположение над уровнем моря, м; удаление от устья, км	Основные характеристики русла (Уклон ложа, грунт, степень развития аллювия, степень мандрированности)	Степень развития поймы; динамика русла	Растительность на берегах	Степень развитости системы и развитости русла	Динамика водности в сезона и от уровня осадков	Взаимодействие руслового и подруслового потоков	Температурный режим	Основные гидрохимические характеристики
Горные истоки	100–600; 80–120	Русло слабо меандрирует в горных распадах; резкий уклон ложа (до 10 м/км), дно – выходы скальных горных пород и крупные камни; аллювий не развит	Пойма не развита, берега слабо размываются потоком, русло сохраняет свою форму в течение многих лет	Каменная берёза, кедровый стланик, рябина, ольха, шиповник, жимолость, шлемайник	Придаточная система не развита	Короткий и мощный весенний и осенний паводки, резкий подъём уровня после дождей (через 3–5 час.), резкое падение уровня через 8–12 часов после окончания дождя	Подрусловый поток практически отсутствует, даунвеллинг слабо выражен, апвеллинг представлен глубинными грунтовыми водами	Летом пониженный, зависит от температуры родников, которые в зимнее время не промерзают	$O_2=98-102\%$ насыщения; $10-12$ мг/л
Верхнее течение	200–300; 60–80	Русло в узкой долине, уклон ложа 5–15 м/км; дно – крупные камни, имеются выходы скальных горных пород. Аллювий слабо развит и представлен сравнительно крупными обломочными породами	Пойма узкая, шириной около 50–200 м; берега слабо размываются, русло не меняется в течение многих лет	Преобладают околоводные растения, преимущественно ива, шиповник, жимолость, шлемайник, баранник, хвощ	Придаточная система практически не развита, редко – ключевые затоны	Весенние и осенние паводки, быстрый подъём уровня после дождей (через 12–14 часов), быстрое падение уровня после окончания дождей (через 20–24 часа)	Преобладают участки апвеллинга; даунвеллинг выражен слабо; поверхностные и глубинные воды в равном соотношении	Нестабильный; летом ниже, чем в других участках. Определяется температурой родников	$O_2=98-102\%$ насыщения; $10-12$ мг/л

Среднее течение	40–200; 20–60	Русло часто расширяется на многочисленных боковых протоках; уклон ложа 5–6 м/км; дно – галька и гравий, слой аллювиальных наносов мощностью до 5 м	Пойма широкая (3–4 км); форма русла, берегов и структур элементарных геоморфологических единиц более или менее стабильны во времени	Доминируют околоводные растения. На пойменных террасах растительные сообщества на разных стадиях сукцессии. В параваловальной части – молодая вишневая – ольха старшего возраста с подростом из шлемайника	Придаточная система развита очень хорошо и представлена боковыми протоками 2 и 3 порядков, параваловальными ручьями, парафлювиальными лужами и старицами	Определяется погодными условиями. Сравнительно длительные весенний и осенний паводки (до 2 недель), подъем уровня спустя 12–24 часа после начала дождей, падение уровня через сутки после их окончания	Мозаичное расположение участков авеллинга и даунвеллинга. Участки даунвеллинга преобладают в основном русле и протоках 2 порядка, авеллинг преобладает в парафлювиальных ключах и протоках 3 порядка	Амплитуда колебаний ниже, чем в истоках и верхнем течении. Температура повышена по сравнению с другими участками и определяется погодными условиями	pH=6.90–7.10; O ₂ =94–100% насыщения; 9.0–11.0 мг/л
Нижнее течение	10–40; 2–25	Русло единое; уклон ложа до 3–4 м/км; дно – галька и гравий, слой аллювиальных наносов мощностью до 10–15 м. Во время приливов подпор морской воды	Пойма узкая (менее 1 км), форма русла, берегов и структура элементарных геоморфологических единиц более или менее стабильны во времени	Резко доминируют околоводные растения. На пойменных террасах растительные сообщества на разных стадиях сукцессии. Преобладает ива и ольха старшего возраста, имеются широкие поляны с травостоем, луга подходят к урезу воды	Придаточная система развита слабо; представлена боковыми протоками 2-го порядка, и ортофлювиальными ручьями	Определяется погодными условиями. Сравнительно длительные весенний и осенний паводки (до 2 недель), подъем уровня спустя 12–24 часа после начала дождей, падение уровня через сутки после окончания дождей	Мозаичное расположение участков авеллинга и даунвеллинга; авеллинг преобладает в парафлювиальных и ортофлювиальных ключах	Амплитуда колебаний ниже, чем в истоках и верхнем течении. Температура выше по сравнению с другими участками. Определается погодными условиями	pH=6.9–7.1; O ₂ =85–90% насыщения; 7.5–9 мг/л
Эстуарий	0–5; до 10	Эстуарий хорошо выражен, затопливается во время прилива морской водой. Во время отлива представляет собой множество мелких протоков и заливов. В море р. Утлолок впадает единым узким коротким руслом. В эстуарий впадает несколько горных и горно-тундровых ручьев с мыса Утлоковский	Узкая, слева образована приморской песчанно-галечниковой косой и участками открытой морской тундры, справа горными склонами Южного мыса. Русло – очень динамичная система и может меняться после каждого прилива и отлива. «Горло» эстуария постоянно.	Сообщества морской тундры, сообщества горной тундры	Не развита	Определяется погодными условиями и приливо-отливными явлениями и штормами; сравнительно длительные весенний и осенний паводок	Преобладают участки даунвеллинга и инфильтрации пресной воды в море	Амплитуда колебаний выше, чем в истоках и верхнем течении. Температура выше по сравнению с другими участками и определяется погодными условиями и фазой прилива	-

Таблица 4. Геоморфологические структуры, характерные для речной системы Утхолок (по Stanford et al., 2005; Павлов и др., 2009, с нашими дополнениями)

Местообитание	Характеристика	Встречаемость в пределах речного континуума
Основное русло (речной канал 1-го порядка) – mainstem	Участок речной системы, где проходит сток наибольшего объема воды. Характеризуется наибольшей глубиной, шириной и расходом воды	На всём протяжении, от истока до устья
Боковая протока (речной канал 2-го порядка) – secondary channel, 2° channel	Ответвление основного русла. Характеризуется всегда меньшей водностью по отношению к основному руслу. Всегда есть связь с основным руслом в истоке и в устье	Встречается в среднем и нижнем течении реки
Боковая протока 3-го порядка – tertiary channel, 3° channel	Ответвление основного русла. Характеризуется связью с основным руслом в истоке только в паводок. В межень исток отрезан от основного русла завалами или аллювиальными наносами	Преимущественно в среднем течении реки
Парафлювиальный родник – parafluvial springbrook	Родник в низменных участках поймы, среди гравийной косы. Конфигурация меняется во время каждого паводка. Может сильно мелеть и даже пересыхать в межень. Дно каменистое, растительности на берегах нет	Преимущественно среднее течение реки
Парафлювиальная лужа – parafluvial pond (pool)	Временный водоём в низменных участках террас. Питание за счёт грунтовых вод, может сильно мелеть и даже пересыхать в межень, после каждого паводка положение, размер и конфигурация меняется	Преимущественно среднее течение реки
Ортофлювиальный родник – orthofluvial springbrook	Родник среди приподнятых речных террас. Дно каменистое или заиленное, на берегах древесная растительность, не заливается паводковыми водами, конфигурация не меняется в течение многих лет	Среднее и нижнее течение реки
Речной кулдук – abandoned channel	Непроточный длинный речной залив, соединенный с основным руслом в нижней части. Конфигурация не меняется в течение многих лет. Дно заиленное или торфяное. По берегам заросли хвоща, осоки и камыша, в русле заросли нитчатых водорослей. Температура повышенная	Среднее и нижнее течение реки
Старица – oxbow	Замкнутый водоём среди приподнятых речных террас, соединяется с основным руслом или с протоками 2-го и 3-го порядков только в паводок. На берегах древесная растительность, дно заиленное или реже каменистое	Среднее и нижнее течение реки

Таблица 5. Типизация участков элементарных геоморфологических единиц (ЭГЕ)
(по Stanford et al., 2005; Павлов и др., 2009, с нашими дополнениями)

Участок	Характеристика
Пережат – riffle	Мелководная, широкая часть русла с быстрым течением, грунты подвижные, конфигурация меняется с каждым паводком. Стрежень (тальвер) плохо выражен и имеет извилистую форму. Зона устойчивого даунвеллинга
Подплёсовая яма – pool	Наиболее глубокая часть ЭГЕ, зона устойчивого противотечения, дно слегка заиленное
Плёт – run	Участок с постепенным увеличением глубины со стороны мелкого берега, и с быстрым нарастанием глубины с высокого берега, стрежень реки (тальвер) смещён к одному из берегов. Зона со слабым взаимодействием надруслового и подруслового потоков на стрежне, даунвеллинг вдоль низкого берега, апвеллинг вдоль высокого берега
Переход плёса в пережат, «охвостье плёса» – tailout	Участок постепенного расширения реки и замедления скорости течения. Зона устойчивого даунвеллинга

3. СОСТОЯНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ РЫБ И РЫБООБРАЗНЫХ В БАССЕЙНЕ РЕКИ УТХОЛОК (ИНВЕНТАРИЗАЦИОННАЯ ОЦЕНКА)

3.1. ПЕРЕЧЕНЬ ВИДОВ РЫБ И РЫБООБРАЗНЫХ

1. Тихоокеанская минога – *Lethenteron camtschaticum* (Tilesius, 1811);
2. Горбуша – *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792);
3. Кета – *Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792);
4. Кижуч – *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum, 1792);
5. Сима – *Oncorhynchus masou* (Brevoort, 1856);
6. Нерка – *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792);
7. Чавыча – *Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum, 1792);
8. Мальма – *Salvelinus malma* (Walbaum, 1792);
9. Кунджа – *Salvelinus leucomaenis* (Pallas, 1814);
10. Микижа – *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792);
11. Трёхиглая колюшка – *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758;
12. Девятииглая колюшка – *Pungitius pungitius* (Linnaeus, 1758);
13. Китайская колюшка – *Pungitius sinensis* (Guichenot, 1869);
14. Малоротая корюшка – *Hypomesus olidus* (Pallas, 1814);
15. Морская малоротая корюшка – *Hypomesus japonicus* (Brevoort, 1856);
16. Азиатская зубатая корюшка – *Osmerus mordax dentex* (Steindachner, 1870);
17. Мойва – *Mallotus villosus* (Müller, 1776);
18. Звёздчатая камбала – *Platichthys stellatus* (Pallas, 1787);
19. Полярная камбала – *Liopsetta glacialis* (Pallas, 1776);
20. Керчак-яок – *Muchocephalus jaok* (Cuvier, 1820);
21. Восточная бельдюга – *Zoarces elongatus* (Kner, 1868);
22. Дальневосточная навага – *Eleginus gracilis* (Tilesius, 1810);
23. Морская лисичка. Сем. Agonidae. (Swainson, 1939).

3.2. ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ, БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВИДОВ РЫБ И РЫБООБРАЗНЫХ В БАССЕЙНЕ РЕКИ УТХОЛОК

3.2.1. Семейство Petromyzontidae

3.2.1.1. Тихоокеанская минога

Фенетическое разнообразие. Среди производителей в р. Утхолок встречаются как паразитические анадромные, так и мелкие непаразитические миноги (рис. 19).

Помимо половозрелых особей, в р. Утхолок минога представлена пескоройками и ювенильными особями.

Пескоройки – личиночная стадия (рис. 20). Самая многочисленная, морфологически разнообразная часть популяции миног, особи которой находятся в предметаморфном состоянии или в фазе метаморфоза. У пескороек нет ротового диска и зубов; глаза недоразвиты; жаберные отверстия располагаются в борозде.

После метаморфоза особи приобретают ряд морфологических признаков взрослых особей, однако они не являются половозрелыми и готовыми к размножению. В этой группе были выделены *ювенильные резидентные миноги* и *смолты*.

Смолты. *Ранние смолты* – ювенильные миноги, начавшие процесс смолтификации, но ещё не перешедшие к фазе активного питания, и *поздние смолты*, совершающие покатную миграцию, нападающие на молодь рыб в реке (рис. 21).

Возрастной состав

Стадия пескоройки – самый длительный период в жизни миног, который длится несколько лет. Обычно возраст пескороек определяют методом Петерсеновских кривых. Мы использовали совокупные результаты определения возраста (статолиты и петерсеновские кривые), которые показали, что продолжительность стадии пескоройки в р. Утхолок составляет около четырёх лет (рис. 22). Возрастной состав производителей представлен на рис. 23.

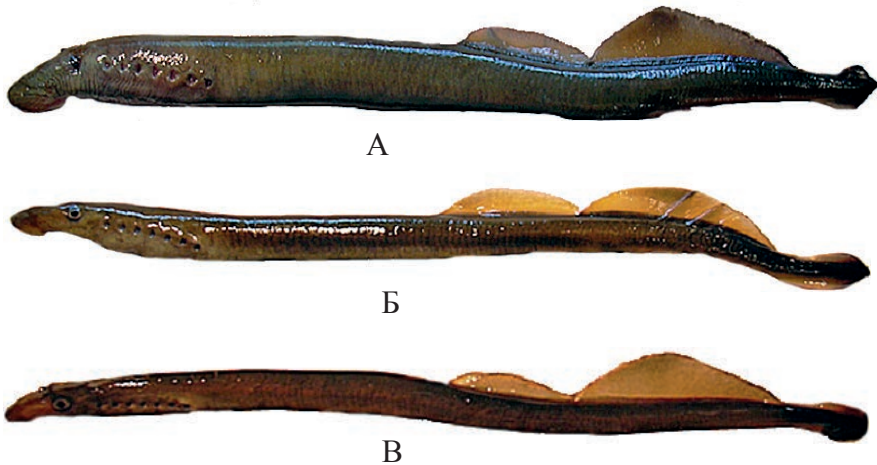


Рис. 19. Жизненные формы миног из бассейна реки Утхолок. А – анадромный самец, 06.2005 г., р. Калкавеем, длина тела (TL) – 312 мм; Б – самец формы *praecox*, 06.2005 г., р. Калкавеем, TL – 168 мм; В – резидентный самец, 06.2005 г., р. Калкавеем, TL – 117 мм.

А



Б



Рис. 20. А – сеголетки пескороек; Б – пескоройка, длина TL – 122 мм.



Рис. 21. Ранний (вверху) и поздний (внизу) сморты. 07.05 г., р. Калкавеем, длина TL – 83 мм и TL – 113 мм.

Жизненный цикл и биологическая характеристика

Пескоройки. Личиночная стадия тихоокеанской миноги проходит в реке, где пескоройки проводят большую часть времени, зарывшись в грунт. Длина тела пескороек на момент их выхода из гнезда составляла в 2005–2006 гг. 5.8–6.8 мм, масса $(9.1–17.3) \times 10^{-4}$ г, и к моменту начала метаморфоза длина достигала 216 мм, масса 13.2 г (табл. 6, 7).

Метаморфоз. Основные исследования последних стадий метаморфоза пескороек – формирования озубленной ротовой воронки и имагинального ротового аппарата – проводили в среднем течении р. Утхолок и его притоке р. Калкавеем, отрывочные сведения получены из верхнего течения Калкавеема, протоки «Клёвая», нижнего течения Мохового и среднего течения Мысонта (рис. 24). В таблице 8 приводится характеристика метаморфных пескороек из этих участков.

Соотношение полов у пескороек на последних стадиях метаморфоза приведено в таблице 9.

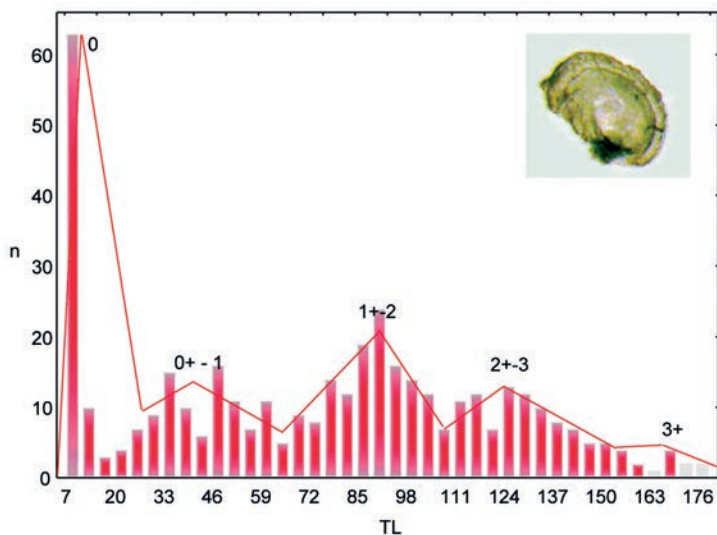


Рис. 22. Петерсеновская кривая (по данным 2005 г.) и статолит пескоройки (возраст 3+). n – доля особей (%) от общего числа выловленных пескороек. В вершинах кривой указан возраст (лет).

Таблица 6. Длина и масса тела сеголетков пескороек из р. Утхолок в разные годы

Год	Длина, мм	Масса ($г \times 10^{-4}$)
2005	<u>6.8–9.7</u>	-
	8.53 (n=41)	
2006	<u>5.8–8.8</u>	<u>9.1–17.3</u> 13.6 (n=33)
	7.5 (n=44)	

Примечание: Над чертой – пределы варьирования показателя, под чертой – среднее значение показателя; в круглых скобках – количество особей, экз.

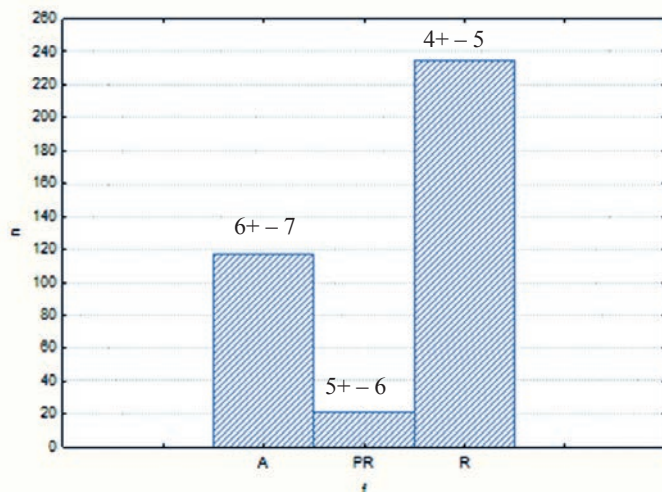


Рис. 23. Возрастной состав производителей (по данным 2005 г.). n – количество особей, экз.; f – форма: А – типично анадромная форма, PR – форма грасех, R – резидентная форма. Цифрами в вершинах столбцов обозначен возраст (лет).

Таблица 7. Рост пескороек в р. Утхолок по наблюдаемым данным

Возраст, лет	Длина, мм	Масса, г
0+	<u>5.8–8.8</u> 7.5±0.6 (n=44)	<u>(9.1–17.3) × 10⁻⁴</u> 13.6 (n=33)
0+–1	<u>14–70</u> 37.1±16.12 (n=205)	<u>0.01–0.74</u> 0.15±0.15 (n=205)
1+–2	<u>71–110</u> 88.7±12.83 (n=64)	<u>0.19–2.2</u> 1.1±0.49 (n=64)
2+–3+	<u>111–216</u> 139.6±20.11 (n=85)	<u>1.7–13.2</u> 4.0±2.11 (n=85)

Примечание: Обозначения как в таблице 6.

У всех метаморфных пескороек с недоразвитыми глазами и несформированной воронкой, в кишечниках обнаружена пища, внешне ничем не отличающаяся от пищи пескороек других возрастных групп. У большинства пескороек, завершающих мета-

Таблица 8. Длина и масса тела метаморфных пескороек в разных участках бассейна реки Утхолок (2006 г.)

Участок реки/притока	Длина, мм		Масса, г	
	самцы	самки	самцы	самки
Среднее течение Утхолока	<u>127–151.5</u> 144.3 (n=52)	<u>132–168</u> 151.6 (n=111)	<u>2.5–5.3</u> 4.04	<u>2.8–6.9</u> 5.03
Протока Клёвая	<u>121–143</u> 131.2 (n=79)	<u>139–167</u> 153.2 (n=129)	<u>2.8–4.6</u> 3.4	<u>3.5–5.9</u> 5.06
Среднее течение Калкавеема	<u>128–139</u> 133.7 (n=39)	<u>108–149</u> 128.5 (n=51)	<u>2.6–4.0</u> 3.32	<u>1.7–3.9</u> 2.8
Верхнее течение Калкавеема	<u>111–132</u> 121.5 (n=26)	<u>103–125</u> 114 (n=27)	<u>2.2–2.9</u> 2.55	<u>2.2–2.7</u> 2.45
Нижнее течение Мохового	<u>114–145</u> 129.1 (n=7)		<u>1.7–4.4</u> 2.95	
Среднее течение Мысмонта	<u>123–202</u> 150.75 (n=12)	<u>108–216</u> 160.1 (n=17)	<u>3.1–11.7</u> 5.93	<u>2.0–13.2</u> 7.14

Примечание: Обозначения как в таблице 6.



Рис. 24. Распространение пескороек в период метаморфоза.

Таблица 9. Соотношение полов у пескороек на последних стадиях метаморфоза, %

Участок реки/приток	Самцы	Самки
Среднее течение Утхолока (n=163)	36	64
Протока Клёвая (n=208)	50	50
Среднее течение Калкавеема (n=90)	55	45
Верхнее течение Калкавеема (n=52)	50	50
Среднее течение Мысмонта (n=29)	40	60
Всего (n=542)	45	55

морфоз, и ювенильных миног кишечники заполнены однородной зелёной массой. Сходное содержимое кишечника было зафиксировано как у осенних смолтов в 2005 г., так и у части весенних смолтов в 2006 г. до того, как они перешли на эктопаразитический способ питания.

У ювенильных миног, завершивших метаморфоз, развитие происходит по пути реализации резидентной или анадромной жизненной стратегии.

Их гонады также были на второй стадии зрелости. Соотношение полов как у ранних смолтов, так и у поздних в 2005 и 2006 гг. было близко 1:1.

Миноги с мигрантной жизненной стратегией проводят в реке после метаморфоза около полугода на стадии смолтов, а затем скатываются в море. В зависимости от длительности морского периода жизни, протяжённости нагульных миграций и скорости созревания половых продуктов представители этой группы образуют две формы – типично анадромную и праесох.

Размерно-весовые характеристики смолтов приведены в таблице 10.

Типично анадромная форма. Длина самцов колеблется в пределах 260–350 (293.4) мм, самок 174–330 (278.5) мм. Масса самцов и самок составляет 31.4–87.7 (53.4) г и 30.3–77.5 (46.7) г соответственно (табл. 11). По данным из литературных источников продолжительность жизни анадромной формы не превышает семи лет (Никольский, 1956), два из которых они проводят в море, совершая нагульные миграции. Соотношение полов 1.7:1 в пользу самцов.

Анадромная раносозревающая форма праесох представлена преимущественно самцами, проводящими в море от нескольких месяцев до года. Длина представителей этой формы (без разделения по полу) 139–220 (169.6) мм, масса – 3.2–15 (7.65) г (табл. 11). Нерест предположительно происходит в возрасте шести лет. Очевидно, в море они не совершают протяжённых миграций, а проводят морской период жизни в прибрежной зоне, возможно, даже не покидают эстуария реки. Соотношение полов 11.5:1 в пользу самцов.

Резидентная форма представлена особями, оставшимися в реке после метаморфоза и совершающими миграции только к местам нереста. Длина тела резидентных сам-

Таблица 10. Длина и масса тела смолтов из р. Утхолок в разные годы

Год	Самцы		Самки	
	длина, мм	масса, г	длина, мм	масса, г
2005	<u>131–200</u>	<u>2.9–7.5</u>	<u>138–220</u>	<u>2.8–12.9</u>
	153.9 (n=10)	4.23 (n=10)	169 (n=11)	5.85 (n=11)
2006	<u>136.5–174</u>	<u>2.7–4.6</u>	<u>153–194</u>	<u>4.0–6.5</u>
	153.7 (n=4)	3.7 (n=4)	174 (n=9)	5.24 (n=9)

Таблица 11. Длина и масса тела самцов и самок производителей тихоокеанской миноги р. Утхолок

Год	Длина, мм	Масса, г
Типично анадромные		
2005	<u>260–350 (n=86)</u>	<u>31.4–87.7 (n=86)</u>
	174–330 (n=56)	30.3–77.5 (n=56)
2006	<u>241–292 (n=9)</u>	<u>34.5–51.7 (n=9)</u>
	258–297 (n=6)	31.4–49.3 (n=6)
Анадромные форма прасоох		
2005	<u>145–220 (n=38)</u>	<u>3.2–15.0 (n=38)</u>
	-	-
2006	<u>139–174.5 (n=17)</u>	<u>3.9–8.6 (n=17)</u>
	-	-
Резидентные		
2005	<u>100–160 (n=316)</u>	<u>2.1–6.0 (n=316)</u>
	100–165 (n=316)	1.8–6.5 (n=316)
2006	<u>112–154 (n=69)</u>	<u>1.5–5.5 (n=69)</u>
	113.5–144 (n=45)	1.8–4.7 (n=45)

Примечание: Приведены пределы варьирования показателей и количество особей (в круглых скобках), экз. Над чертой – самцы, под чертой – самки.

цов 100–160 мм, самок – 100–165 мм. Масса самцов составила 1.5–6.0 г, самок – 1.5–6.5 г (табл. 11). Самцы численно преобладают над самками. Соотношение полов 1.4:1.

Нерест. В реке Утхолок в 2005 г. раньше всех (конец мая) на нерестилищах появились представители резидентной формы. За ними к середине июня подошли представители анадромной формы. Ход резидентной и раносозревающей анадромной форм завершился в конце июня – начале июля, в то время как самцов типичной анадромной формы отмечали до середины июля. В начале и конце хода преобладали самцы, в середине – самки (рис. 25).

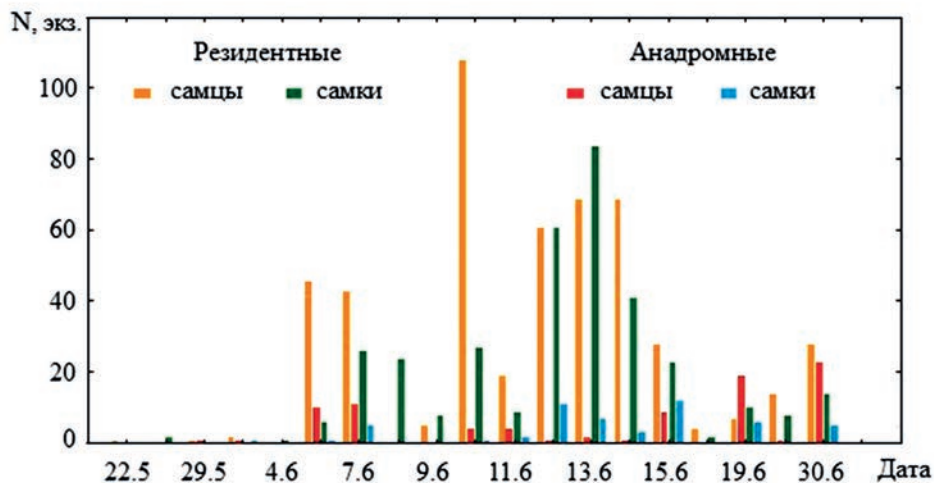


Рис. 25. Изменение соотношения резидентных и анадромных самцов и самок на нерестилищах, 2005 г.

В 2006 г. первые резидентные производители были пойманы в ихтиопланктонную конусную сеть в Утхолоке в ночь на 07.06.2006. Первые анадромные производители были отмечены 14.06.2006. В ночь на 17.06.2006 в Калкавееме зарегистрировано начало нереста.

Нерестящиеся миноги в 2005–2006 гг. были впервые обнаружены примерно через две недели после поимки первой половозрелой анадромной особи миноги. К концу июня нерест закончился. В сравнении с предыдущими годами, в 2006 г. он был менее интенсивным, а типично анадромные миноги были малочисленными.

Миноги всех трёх жизненных форм участвовали в нересте совместно (рис. 26). Необходимо отметить, что в среднем течении Утхолока, где нерест происходил на относительно быстром течении, преобладали анадромные особи, в нижнем течении Калкавеема относительно слабым течением – резидентные. В верховьях Калкавеема и в его притоке Моховом на нерестилищах преобладали резидентные производители, анадромные особи были редкими.

Нерест у представителей всех форм однократный, после чего миноги погибают.

Нерест миног проходил в речном потоке на участках с песчаным, песчано-галечниковым или галечниковым грунтами. Миноги для нереста обычно используют галечниковый грунт с примесью песка, однако в нескольких случаях мы наблюдали нерест резидентной формы на песчаном участке реки между зарослей высшей водной растительности.

Как правило, процессу нереста предшествует постройка на дне «гнезда» – небольшого углубления чаще округлой или овальной формы размером от 9×15 до 25×30 см, на глубине 0.2–1.3 м. Форма гнезда зависит от того, какие производители представлены на конкретном нерестилище и их соотношением. Более округлые гнёзда – ямки строят мелкие миноги, овальные – крупные (рис. 27). В большинстве случаев, фракционный состав грунтов на нерестилищах схож (табл. 12). Лишь один раз на реке Калкавеем нами был отмечен парный нерест резидентных миног на песчаной отмели.



Рис. 26. Совместный нерест трёх форм миноги. На снимке 15 резидентных (R), одна типично анадромная (A) и одна граесох (Pr).

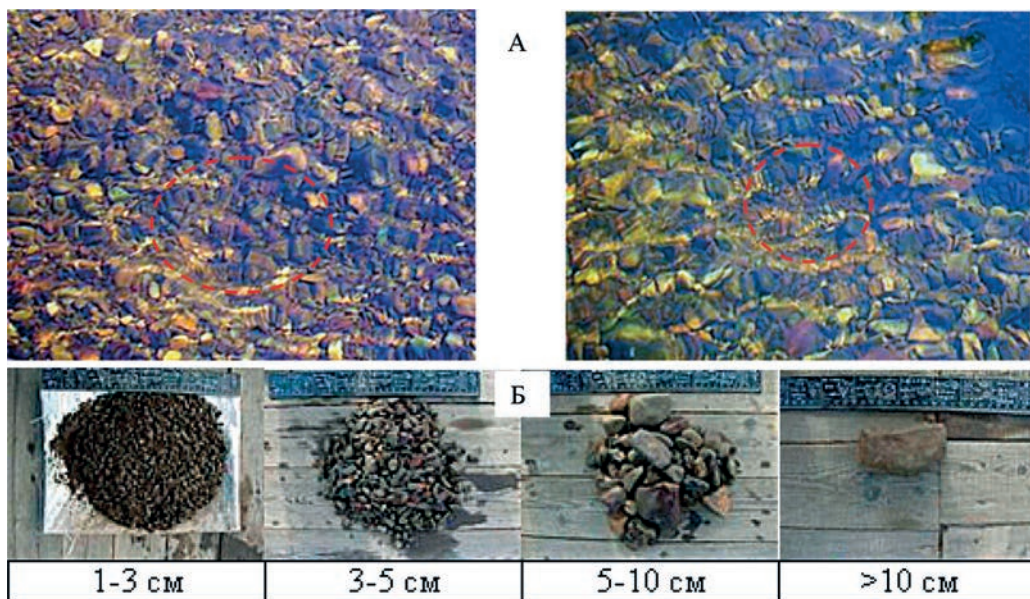


Рис. 27. Форма нерестовых гнёзд и фракционный состав грунта из гнёзд миноги. (А) Слева – гнездо овальной формы, справа – гнездо округлой формы, Б – фракции грунта из нерестовых гнёзд.

Нерестовое поведение представлено двумя типами, которые определяются скоростью потока на нерестилище и количеством производителей: групповое (0.5–0.9 м/с) и парное (менее 0.5 м/с). При групповом поведении нерестующие миноги образуют «клубки» (от 3 до нескольких десятков особей), которые встречаются, главным образом, на потоке, при достаточно высоких скоростях течения. До образования нерестового «клубка» миноги держатся неоформленной группой. Анализ видеосъёмки показал, что сам «клубок» формируется непосредственно перед нерестом, когда самка, при помощи ротовой воронки присасывается к камню размером 5–10 см. К голове крупной самки могут прикрепляться один крупный или до трёх мелких самцов. Остальные производители присасываются к близлежащим камням. Нерестовые «клубки» образуют миноги различных жизненных форм, в произвольном соотношении (табл. 13).

Таблица 12. Фракционный состав грунтов гнёзд тихоокеанской миноги

Размер фракции, см	Круглое гнездо резидентной формы (m=7.73 кг)		Овальное гнездо трех форм (m=13.12 кг)	
	% от массы	% от объема	% от массы	% от объема
>10	4.13	5.06	2.74	1.99
5–10	13.92	18.35	23.49	19.32
3–5	16.01	16.46	22.81	23.11
1–3	21.59	20.89	18.33	17.53
<1	44.36	44.30	32.62	38.05

Таблица 13. Примеры состава нерестовых «клубков» тихоокеанской миноги в реке Калкавеем (бассейн р. Утхолок)

Количество миног в «клубке», экз.	Форма, пол					
	Типично анадромная		Анадромная ргаесох		Резидентная	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
6	-	-	-	-	4	2
7	-	-	-	-	5	2
8	2	1	-	-	3	2
27	1	-	2	1	15	8
43	-	-	-	-	22	21
44	1	-	-	-	39	4

Группировки нерестящихся миног непостоянны. Они периодически распадаются, образуются вновь или смешиваются с другими. В них всегда преобладают самцы, часть из которых участвует в оплодотворении икры; а другие (не оплодотворяющие её в данный момент) остаются в «клубке» и выполняют роль «резервных» самцов. В самом «клубке» за счёт высокой двигательной активности особей происходит турбуляризация потока и скорость течения в нём, очевидно, становится ниже, чем в транзитном потоке, что увеличивает вероятность контакта спермы с икрой до её падения на дно ямки. Тем самым, групповое поведение обеспечивает успех оплодотворения в речном потоке.

Самка миноги откладывает икру в гнездо несколькими небольшими порциями. В «клубке» икру одной самки могут оплодотворять разные самцы.

Второй тип нерестового поведения – нерест парами, в котором участвуют только анадромные самцы и самки, резидентные самцы и самки, или реже смешанные пары разных форм. Такое поведение обычно встречается в прибрежной части речного потока, где скорость течения слабее. Поведение при парном нересте сходно с таковым при групповом, однако, при нересте парами самцы демонстрируют агонистическое поведение, отгоняя других самцов.

Вне зависимости от типа нерестового поведения: и самцы, и самки участвуют в постройке гнезда: углубляют ямку, присасываясь к камням, перемещают их от центра к краю и очищают дно от ила. После вымётывания половых продуктов производители взмучивают песок и икру на дне ямки и закладывают её мелкой галькой. Кладки могут перекапываться вновь пришедшими на нерест миногами.

Гидрологические характеристики нерестилищ: температура – +8–+14 °С; pH – 7.75–7.82; растворённый кислород – 12.71–13.15 мг/л. Нерест проходит в основном днём и вечером (14.00–22.30 ч.) при освещённости 3000–4000 лк. Ночью нерест приостанавливается, на нерестилищах остаётся незначительное число миног (предположительно самки), которые не проявляют признаков нерестового поведения – не образуют «клубков», держатся разрозненно.

Выход пескороек из гнёзд и первичное расселение. Во все годы наблюдений выход пескороек из гнёзд начинался приблизительно через месяц после начала нереста. Отлов новорожденных пескороек (рис. 28) проводили в среднем течении Утхолока и нижнем течении Калкавеема, вблизи нерестилищ. Первые сеголетки обнаружены в потоке в ночь на 25.07.2006 г. В отличие от предыдущих лет (2004 и 2005 гг.), в 2006 г. уровень воды в реке был невысок, и интенсивность расселения была невелика. Расселение



Рис. 28. Сеголеток пескоройки из Утхолока, 25.07.2006 г.

пескороек происходило исключительно в тёмное время суток (01.00–04.00 ч.), при освещённости ниже 0.1 лк.

По-видимому, интенсивность расселения пескороек в норме невелика. Вне экстремальных колебаний уровня воды (в дождевые паводки) регистрировали невысокие концентрации покатников (сотни особей в 100 м^3), тогда как в паводки концентрации возрастали до сотен тысяч особей (в 100 м^3 воды) (рис. 29, 30). В ходе проведенного в лабораторных условиях эксперимента, было показано, что пескоройки делают так называемые «свечки», то есть активно всплывают к поверхности воды против направления потока, и затем пассивно опускаются на дно, пытаясь закопаться в нём. В случае, когда это не удаётся, они снова поднимаются к поверхности. Во время подъёма в толщу воды их подхватывает потоком и переносит на некоторое расстояние.

Можно заключить, что основным фактором, вызывающим массовую пассивную покатную миграцию пескороек является уровень воды в реке, что позволяет им не только

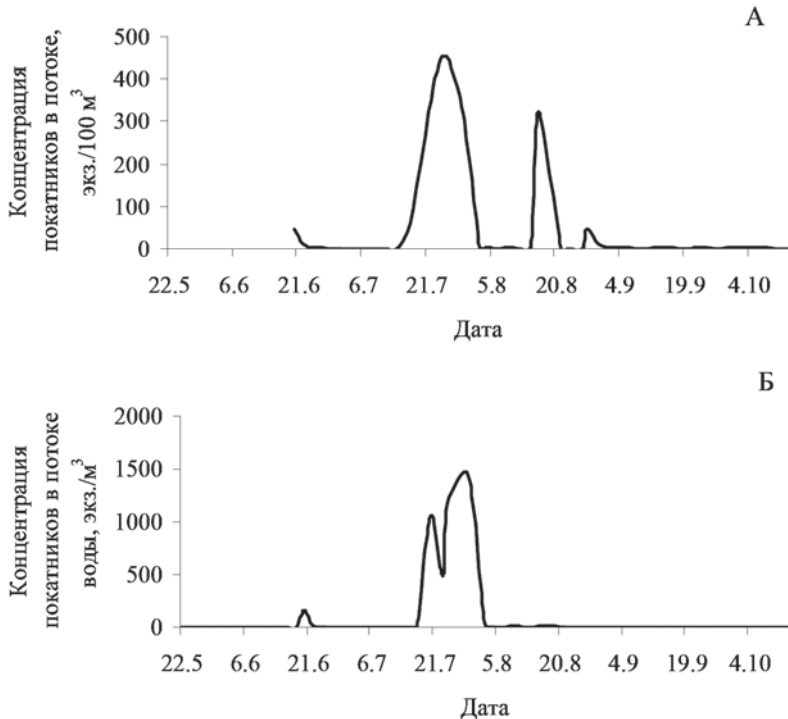


Рис. 29. Сезонная динамика покатной миграции пескороек тихоокеанской миноги *Lethenteron camtschaticum* (по данным 2005 г.): А – в р. Калкавеем; Б – в р. Утхолок.

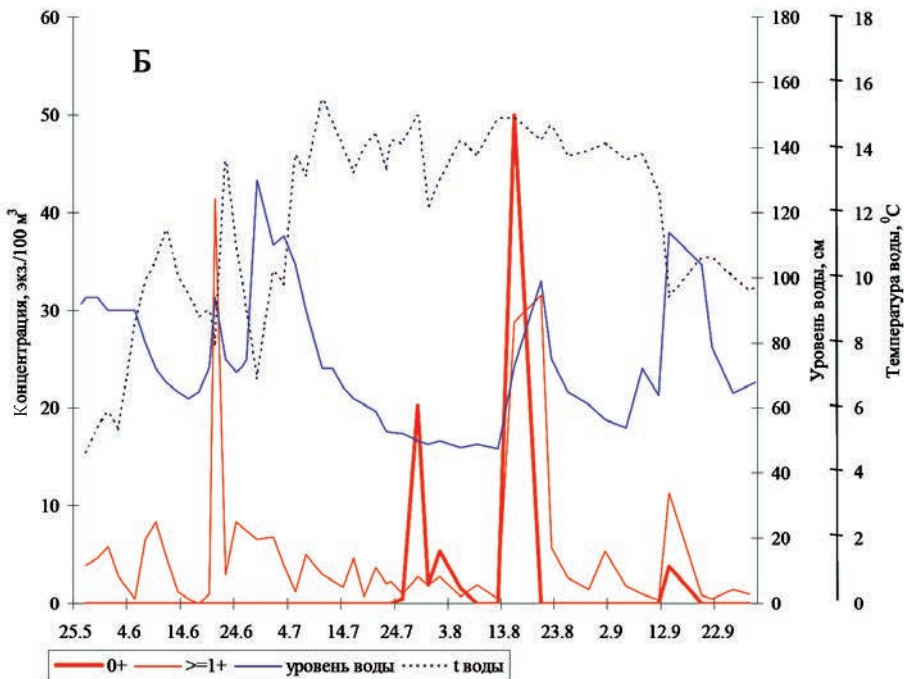
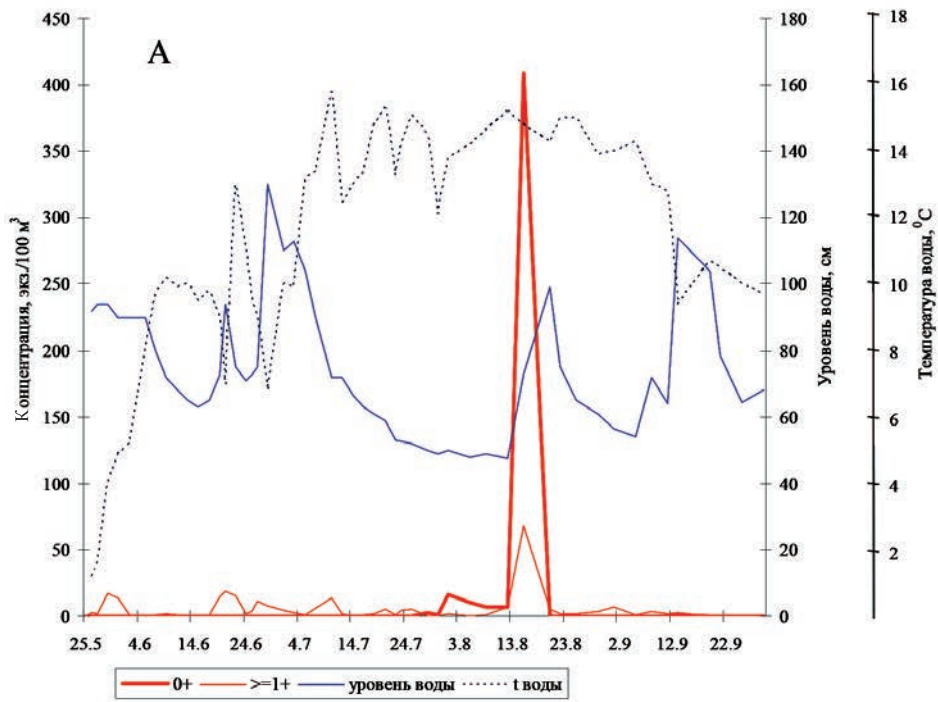


Рис. 30. Связь динамики ската пескороек тихоокеанской миноги *Lethenteron camtschaticum* с изменениями уровня и температуры воды (по данным 2006 г.): А – в р. Калкавеем; Б – в р. Утхлоок.

более полно и равномерно использовать кормовые ресурсы водоема (кормовая миграция), но также расселяться в низовья реки, где нерест, возможно, не проходил.

Численность. Обобщённые данные, оцененные по уловам различными орудиями лова (мережами, ихтиопланктонными сетями, электроловом) говорят о высокой численности этого вида в бассейне Утхолока. Основную часть популяции составляют пескоройки.

В нерестовом стаде р. Утхолок преобладает резидентная форма (83%), типично анадромная форма составляет 14% от общего числа нерестующих особей, 3% – производители анадромной раносозревающей формы (рис. 31).

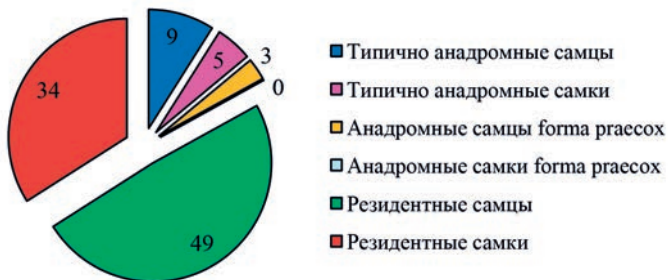


Рис. 31. Фенетическая и половая структура (в %, n=812 экз.) нерестовой части популяции миноги в реке Утхолок по данным 2005 г.

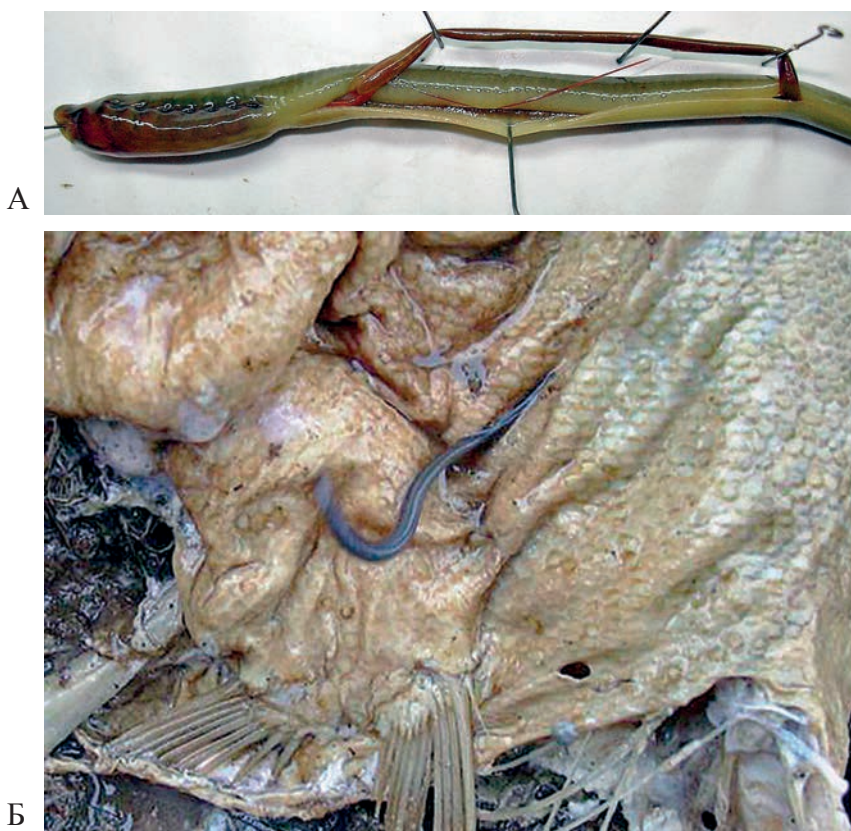


Рис. 32. А – кишечник пескоройки, заполненный детритом. Б – пескоройка на теле тихоокеанского лосося.

Число смолтов в уловах ихтиопланктонных сетей было невысоким, однако следует учитывать, что катящиеся смолты являются крупными активными пловцами и могут избегать орудий лова или выходить из них. На высокую численность скатывающейся молоди указывает число возвращающихся анадромных производителей.

На ранних этапах развития пескоройки предпочитают мелкую слегка заиленную гальку, более крупные пескоройки обитают в сильно заиленных участках с очень рыхлым грунтом. В местах их обитания в зависимости от типа грунта на один квадратный метр приходится от 1 до 43 особей, находящихся на разных стадиях развития.

Роль миног в экосистеме лососёвой реки Утхолок. Благодаря огромной численности, миноги играют важную роль в формировании биоразнообразия экосистемы лососёвой реки. Прежде всего, велика их роль в пищевых цепях как потребителей детрита с одной стороны и деструкторов трупов лососей с другой (рис. 32).

Смолты миноги, как уже было отмечено выше, переходят к паразитированию на молоди лососёвых рыб к началу их совместного ската, когда их влияние (как, например, в 2005 г.) может быть весьма значительным – в связи с тем, что поражения, наносимые лососям, могут приводить к гибели последних (рис. 33).

В результате анализа полученных данных, нами была сформулирована гипотеза, согласно которой у пескороек тип будущей жизненной стратегии – анадромный или резидентный, реализуемый взрослыми особями, – определяется еще до начала метаморфоза и зависит напрямую или косвенно от ряда факторов. Резидентная жизненная стратегия осуществляется в том случае, если пескоройка к моменту метаморфоза, достигает необходимой длины и массы тела и выходит на определенный энергетический уровень, достаточный для созревания половых продуктов в реке без выхода в море, в ином случае реализуется один из возможных типов анадромной стратегии (типично проходной или forma praesox).

К главному внутреннему фактору, определяющему тип будущей стратегии, на наш взгляд, относится степень развития гонад пескороек. Однако самому развитию предшествует подготовка организма к созреванию. Для формирования гонад у пескороек и их созревания у резидентных представителей необходимым фактором является достаточный объем туловищного отдела и запас энергии.

В метаморфоз пескоройки из разных биотопов вступают с различными показателями соотношения масса-длина. И следовательно, количество накопленных до начала метаморфоза энергетических ресурсов влияет на формирование будущей стратегии.



Рис. 33. След от укуса смолта миноги на теле пестрятки кижуча.

После метаморфоза представители резидентной формы утрачивают способность питаться, кишечники их атрофируются. Этот факт говорит о том, что для реализации резидентной стратегии, минога уже на стадии личинки должна максимально увеличить свои внутренние энергетические ресурсы, и соответственно иметь уже более развитые половые продукты, так как нерест миноги происходит весной – в начале лета (Кучерявый и др., 2007). В случае реализации резидентной стратегии, на наш взгляд, возможны два пути обеспечения энергетическими ресурсами для созревания: первый – через уменьшение запасов энергетических веществ соматической части тела – печени, мышечной и жировой ткани (зрелые резидентные производители имеют меньшую длину, относительную массу, редуцированную печень); второй – через уменьшение плодовитости (абсолютная плодовитость самок резидентной формы значительно ниже, чем плодовитость самок анадромной формы).

Исследования, проведённые в 2005–2006 гг., подтвердили предположение Савваитовой и Максимова (1978) о том, что анадромные и резидентные миноги принадлежат к одному виду (Кучерявый и др., 2007). Единство на популяционном уровне проходных и жилых миног р. Утхоллок удалось подтвердить комплексным уточнённым материалом по морфологии, биологии размножения и генетическим признакам (Кучерявый и др., 2007; Артамонова и др., 2011). Таким образом, исследования тихоокеанской миноги из р. Утхоллок, стали отправной точкой для широкого спектра работ, повлиявших на систематику рода в целом и изменивших в некоторой степени взгляд на структуру видов и популяций миног. В настоящее время мы рассматриваем внутривидовое разнообразие миног как систему, представленную различными особями с проходной и жи-

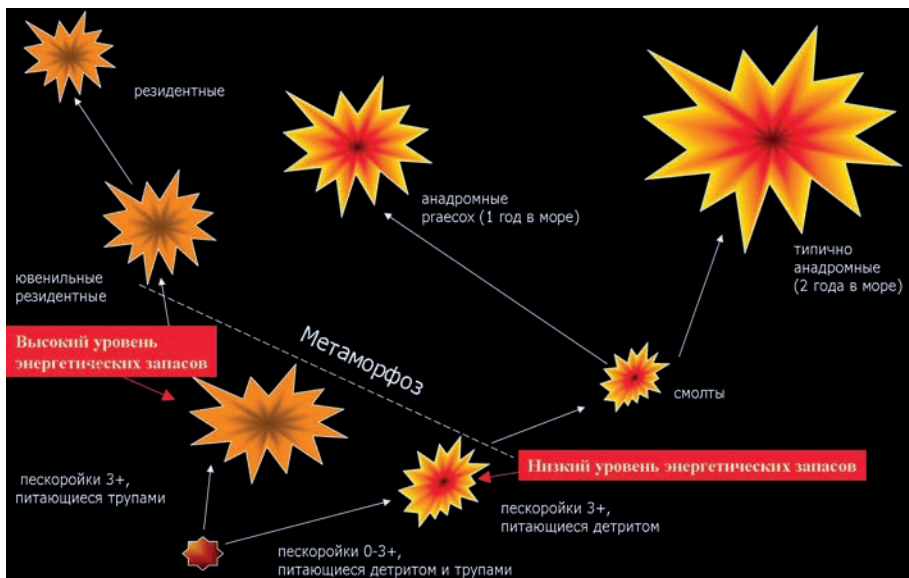


Рис. 34. Гипотетические траектории развития типов жизненной стратегий миноги в связи с характером питания и уровнем энергетических запасов у пескороек. Примечание: размеры звездочек соответствуют относительным уровням энергетических запасов на разных стадиях жизненного цикла.

лой жизненной стратегией. Для проходных и жилых миног характерен совместный нерест, в котором производители могут выполнять различные роли, демонстрируя сложное нерестовое поведение.

Тихоокеанская минога в своей экологии во многом схожа с лососевыми рыбами, особенно микижей. Особи обоих видов реализуют аналогичные типы жизненных стратегий. Эти виды имеют общие нерестилища в реке и выбирают схожие участки (конец плеса перед перекатом), строят гнезда (бугры), для обоих видов характерен совместный нерест разных форм. Совпадает также время расселения молоди из бугра и сроки покатной миграции смолтов в море.

На наш взгляд механизм формирования разнообразия типов жизненной стратегии у тихоокеанской миноги в р. Утхолок тесно связан с влиянием суммы внешних факторов. Тип жизненной стратегии (анадромный или резидентный) определяется на стадии пескоройки – самом важном этапе жизненного цикла – до начала метаморфоза и зависит от привносимой в реку тихоокеанскими лососями морской органики (Кучерявый и др., 2010). Состав потребляемой пищи (низкокалорийный детрит или высококалорийные трупы лососей) влияет на накопление энергетических запасов, темпы роста и созревания и, соответственно, на выбор той или иной жизненной стратегии (рис. 34).

3.2.2. Семейство Salmonidae

3.2.2.1. Горбуша

Фенетическое разнообразие. Поколения чётных и нечётных лет.

Относительная численность. Горбуша (рис. 35) в р. Утхолок – массовый вид. Однако в чётные и нечётные годы его численность может различаться в десятки раз. В 2006 г., неурожайном по горбуше, численность составила примерно 150–200 тыс. особей.

Распределение и локализация нерестилищ. Нерестилища горбуши располагаются в среднем и верхнем участках основного русла реки и притоках первого и второго порядков (рис. 36). Для нереста горбуша избирает участки ближе к перекатам, иногда на самих перекатах, используя грунт средних и мелких фракций (гальку, крупный песок).

Сроки хода и нереста. Нерест горбуши в 2004 г. проходил с середины августа по первую декаду сентября. В 2005 г. ход производителей начался в первых числах июля.



Рис. 35. Половозрелый самец горбуши. Река Утхолок. 2004 год.

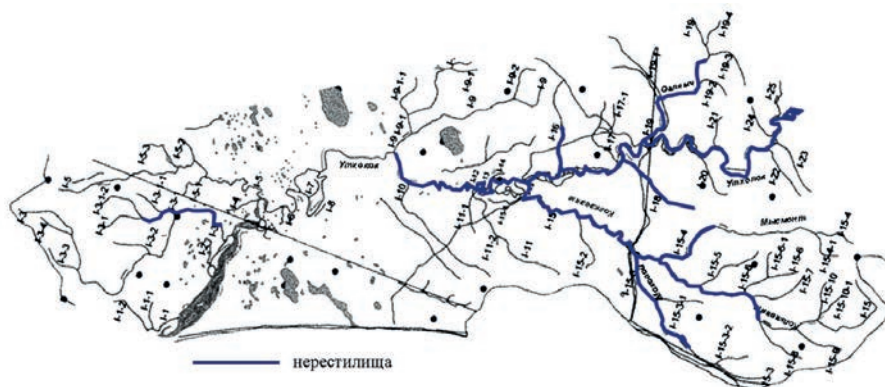


Рис. 36. Локализация нерестилищ горбуши в реке Утхолок.

Пик хода отмечен в середине августа. Выбитые особи стали попадаться в начале сентября, но отдельные текучие экземпляры были в уловах вплоть до середины сентября. Массовый нерест проходил с середины по конец августа. В 2006 г. ход горбуши начался в первых числах июля (рис. 37). Пик хода отмечен в двадцатых числах августа. Выбитые особи – с 11 августа. Текучих особей отмечали в уловах до 8 сентября. Массовый нерест проходил с середины по конец августа. В этот год горбуша практически не заходила на нерест в притоки, и нерестилась в основном русле Утхолока и Калкавеема. Причиной тому, по-видимому, были как установившийся ко времени массового захода производителей в реку на нерест низкий меженный уровень, так и относительно низкая численность производителей.

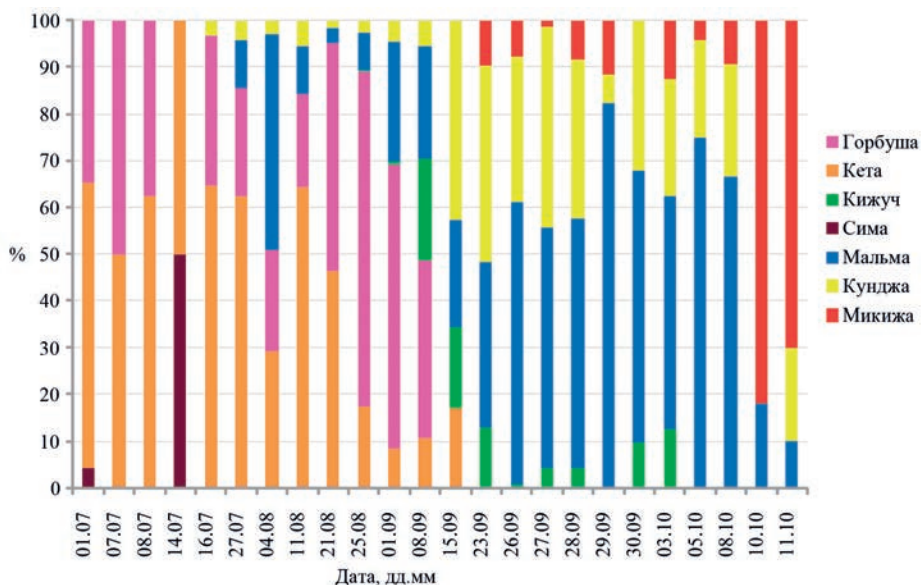


Рис. 37. Сезонная динамика нерестового хода и относительная численность тихоокеанских лососей, голецов и проходной формы микижи в р. Утхолок в 2006 г. по данным неводных уловов. За 100% принят общий улов за каждую дату.

Таблица 14. Длина (мм) и масса (г) тела горбуши в выборке из реки Утхолок

Год	Самки	Самцы
2004	<u>481.0 (443–521), n=24</u> 1240.1 (880–1709)	<u>494.8 (395–595), n=38</u> 1409.8 (671–2554)
2005	<u>475 (433–510), n=18</u> 1242 (754–1495)	<u>491 (398–679), n=43</u> 1302 (589–2325)
2006	<u>491 (428–537), n=37</u> 1421 (837–1991)	<u>537 (453–633), n=23</u> 2087 (1195–3504)

Примечание: над чертой длина – среднее значение, в круглых скобках пределы варьирования показателя и число особей (экз.), под чертой – масса – среднее значение, в круглых скобках пределы варьирования показателя.

Длина и масса тела. Длина и масса горбуши в выборке представлена в таблице 14. Самцы несколько крупнее самок. Следует отметить более крупные средние размеры горбуши в 2006 г., особенно самцов.

Абсолютная плодовитость горбуши в 2004 г. (n=19) в среднем – 1617.4 (1356–2036) икринок, диаметр икры – 5.16 (4.3–6.5) мм; в 2005 г. (n=15) в среднем – 1600.0 (918–1949) икринок, диаметр икры – 5.30 (4.0–6.5) мм; в 2006 г. (n=23) в среднем – 1775.4 (1434–2431) икринок, диаметр икры – 5.50 (4.4–6.3) мм.

Покатная миграция сеголетков. В 2004 г. сеголетки горбуши были отмечены в уловах ихтиопланктонной сети при первых её постановках (10 июня). Скат горбуши достиг наибольшей интенсивности к 15 июня, когда концентрация рыб в потоке составляла 14.95 экз./100 м³ (рис. 38 А). Он прошел за короткий период времени и завершился к 1 июля. В то время как в Калкавееме в середине июня интенсивность ската горбуши пошла на убыль, в Утхолоке, напротив, концентрация покатников возросла: максимальная концентрация (0.32 экз./100 м³) отмечена 24 июня. По-видимому, это обусловлено скоплением в основном русле молоди, выходящей из притоков. Скат горбуши проходил на фоне падения уровня воды после весеннего половодья, к тому времени, когда река вошла в коренное русло, ни один малек горбуши в уловах не был отмечен.

В 2005 г. наблюдения стартовали значительно раньше, чем в 2004 году. Скат молоди горбуши в Калкавееме начался во второй половине мая. Зарегистрировано 4 пика ската горбуши (рис. 38 А). Максимум ската совпал с подъёмом уровня воды (на 22 см по сравнению с меженным). Низкая освещённость в эту ночь (порядка 0.001 лк в самый тёмный период) из-за облаков и тумана также способствовала возрастанию интенсивности ската. После 20 июня количество покатников пошло на убыль. Последний покатник горбуши отмечен в Калкавееме 11 июля.

В Утхолоке наблюдения за ходом покатной миграции сеголетков лососёвых начали почти на месяц позже, чем в Калкавееме. Удалось застать лишь самый конец ската: после 25 июня ни одного сеголетка горбуши в Утхолоке не поймано.

В 2006 г. скат горбуши начался поздно – в конце мая (рис. 38 А). Покатники горбуши были зарегистрированы в Калкавееме уже при первой постановке ихтиопланктонной сети (26 мая), в Утхолоке – спустя трое суток (29 мая). К началу ската горбуши в Утхолоке, температура воды превысила 4 °С. В Калкавееме температура воды к старту наблюдений составляла 4.1 °С. По-видимому, эта температура является пороговой: скат горбуши начинается, когда температура воды превышает 4 °С. Скат горбуши проходил на фоне постепенного снижения уровня воды после весеннего половодья. Значительные подъёмы интенсивности ската отмечены в периоды подъёма уровня воды во время

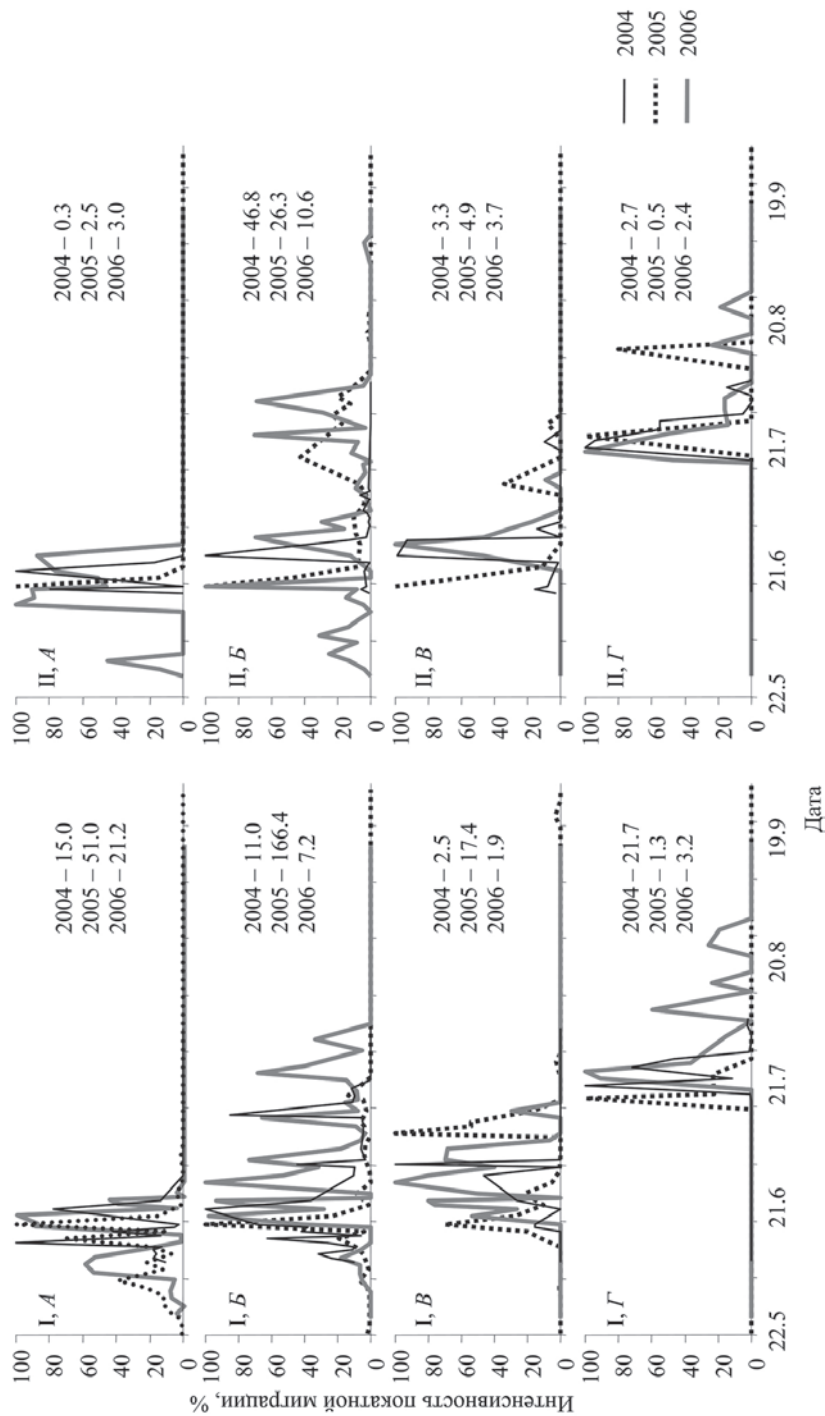


Рис. 38. Сезонная динамика покатной миграции сеголеток лососевых рыб в реках Калкавеем (I) и Угхолок (II) в 2004–2006 гг. А – горбуша, Б – кета, В – кижуч, Г – микижа. На графиках указаны максимальные значения концентрации покатников (экз./100 м³) в разные годы, взятые за 100%.

дождевых паводков. Продолжительность ската горбуши составила около месяца. 28 июня при проведении контрольных обловов (в период, когда освещённость снижалась от глубоких сумерек до полной темноты) как в Калкавееме, так и в Утхолоке были зарегистрированы последние покаты. Тем не менее, при постановке ихтиопланктонных сетей в ранние утренние сумерки, единичных сеголетков горбуши регистрировали в Утхолоке и Калкавееме и в первых числах июля.

Морфологическое состояние покатных сеголетков горбуши в низовьях реки Утхолок. Длина сеголетков горбуши составила 29–31 мм (из ската 10.06.2005). Все особи из выборки не питались, имели заполненный плавательный пузырь и находились на завершающей стадии закладки осевого скелета – тел позвонков. У части особей не успели заложиться 4–6 тел позвонков хвостового стебля, но имелись тела трёх последних уростильярных. По-видимому, ускоренная закладка последних позвонков необходима для обеспечения горизонтального положения тела личинки в потоке в период ската. У наиболее развитых особей имелись все 68–70 тел позвонков. В плавниках личинок имелся полный ряд сегментированных лучей. Для челюстных костей (особенно maxillare), сошника (vomer) и язычной кости (glossohyale) были характерны слабые связи с закладками зубов, что демонстрирует неполную готовность к экзогенному питанию. У всех особей на первой жаберной дуге было 15 окостеневших жаберных тычинок.

3.2.2.2. Кета

Фенетическое разнообразие. В бассейне р. Утхолок выявлены три сезонные расы кеты – «ранняя летняя», «поздняя летняя» и «осенняя», отличающиеся сроками нерестового хода и локализацией нерестилищ.

Относительная численность. Кета (рис. 39) в р. Утхолок – массовый вид. Общая численность кеты (всех сезонных рас) в 2006 г. составила 80–100 тыс. особей, в локальном стаде преобладает поздняя летняя кета.

Сроки хода. Сроки анадромной миграции кеты варьируют в разные годы. Дифференцировать ход кеты разных сезонных рас затруднительно, во все годы наблюдений ход одной расы без перерывов переходил в ход другой.



Рис. 39. Половозрелые особи кеты из р. Утхолок, 2004 год (вверху – самец, внизу – самка).

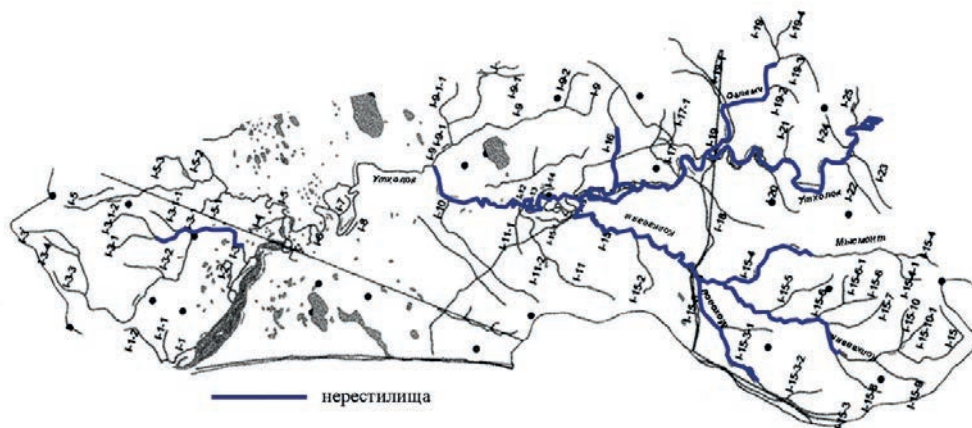


Рис. 40. Локализация нерестилищ кеты в реке Утхолок.

Анадромная миграция ранней летней кеты в разные годы начинается с конца мая – начала июня и продолжается, видимо, до конца июня. В 2004 и 2006 гг. ранняя летняя кета начала заходить из моря в первую декаду июня. В 2005 г. ход производителей ранней летней кеты в реку начался очень рано, во время весеннего половодья – первые особи были отловлены 24 мая примерно в 10 км выше эстуария при температуре воды 6.7 °С. Особи ранней летней кеты во время хода имели серебристую морскую окраску и гонады на III–IV стадии зрелости, ход производителей проходил небольшими группами.

Сроки хода поздней летней кеты из моря – с конца июня до конца сентября, пик хода приходится на конец июля – начало августа. Ход поздней летней кеты массовый, крупными стаями по несколько десятков и сотен особей. В начале хода преобладают серебристые рыбы, затем – в брачном наряде.

Осенняя кета – малочисленная группировка, она заходит с середины до конца сентября, поднимается по реке единичными особями.

Распределение и локализация нерестилищ. Сроки нереста. Ранняя летняя кета, по-видимому, поднимается на нерест в самые верховья Утхолока и его притоков, и, вероятно, нерестится в основном русле (рис. 40). Нерест ранней летней кеты происходит в середине – конце июня, при температуре воды 8–9 °С, первые отнерестившиеся особи попадались в нижнем течении реки в конце июня.

Большая часть поздней летней кеты нерестится в основном русле среднего течения рек Утхолок и Калкавеем, а также в ортофлювиальных и крупных парафлювиальных родниках в среднем течении реки. Массовый нерест этой сезонной расы происходит во вторую неделю августа. Поздняя летняя кета, нерестящаяся в русле р. Утхолок, сооружает нерестовые бугры из крупного материала (табл. 15).

Таблица 15. Фракционный состав (%) грунта из нерестового бугра кеты реки Утхолок

Объём пробы, мл	Размер частиц, см					
	<0.5	0.5–1	1–3	3–5	5–7	>7
16485	5.2	9.1	21.9	30.8	13.0	20.0

Таблица 16. Длина (мм) и масса (г) тела кеты в выборке из р. Утхолок

Год	Самки	Самцы
2004	<u>583.1 (440–646), n=58</u> 2326.1(1246–3390)	<u>645.4 (495–844), n=76</u> 3304.5 (1388–6050)
2005	<u>598 (502–680), n=17</u> 2358 (1375–3250)	<u>658 (526–772), n=47</u> 3204 (1500–5460)
2006	<u>597 (508–655), n=48</u> 2723 (1459–3758)	<u>701 (665–747), n=8</u> 4397 (3420–5588)

Примечание: обозначения как в табл. 14.

Нерест осенней кеты происходит вскоре после захода – с конца сентября по начало октября в крупных ортофлювиальных родниках среднего течения реки. Последние отнерестившиеся производители осенней кеты охраняли нерестовые бугры в боковых протоках третьего порядка и парафлювиальных родниках до середины октября.

Длина и масса тела. Ввиду малочисленности ранней летней и осенней кеты, длина и масса тела и другие характеристики приводятся по выборкам поздней летней кеты (табл. 16). Самцы крупнее самок. В 2006 г. средние размеры самцов кеты несколько больше, чем в предыдущие годы.

Абсолютная плодовитость самок в 2004 г. (n=38) в среднем составила 2049.0 (1486–3262) икринок, диаметр икры – 6.00 (3.52–7.30) мм; в 2005 г. (n=14) в среднем – 2023 (1305–3162) икринки, диаметр икры – 6.4 (5.8–7.2) мм; в 2006 г. (n=41) в среднем – 2216 (789–4825) икринок, диаметр икры – 6.7 (4.5–7.9) мм.

Нерестовое поведение и межвидовые отношения кеты и горбуши на нерестилищах. В р. Утхолок нерестилища горбуши при малочисленном подходе производителей располагаются в конце плёса перед перекатом, где происходит максимальная фильтрация русловых вод в грунт, состоящий в основном из гальки, гравия и песка. В верхнем течении р. Утхолок с середины до конца плёса ближе к высокому берегу обычно нерестится кета, грунт здесь более крупный, состоит из валунов, гравия и песка, уклон ложа и скорость течения выше, чем в среднем и нижнем течении реки, что позволяет русловым водам легко проникать вглубь субстрата.

В реках западного побережья Камчатки в нечётные годы численность горбуши велика, в чётные годы – наоборот; численность кеты не подвержена столь значительным ежегодным колебаниям. В годы высокой численности обоих видов, как, например, в 2004 г., когда из-за небывало мощного захода в р. Утхолок горбуши и кеты, к концу августа нерестилища были переполнены, а подходы рыбы ещё продолжались, кета стала нереститься в среднем и нижнем течении реки, совместно с горбушей. При этом нерестилища кеты располагались на всём протяжении плёса, где глубина была не менее одного метра, а нерестилища горбуши сместились в самый конец плёса, заходили на перекат и даже продолжались за перекатом, в местах, где глубина была не более 0.5 м (Груздева, 2010).

Непосредственные наблюдения за нерестом горбуши проходили 23 августа с 16 до 20 часов в реке Калкавеем – притоке реки Утхолок. Температура воздуха в это время была 15.1 °С, воды – 12.3 °С. В нересте одновременно принимали участие три крупных самца и одна самка. Один более мелкий самец горбуши был изгнан более крупными самцами и самкой ещё до начала нереста. Однако время от времени он возвращался к нерестящимся производителям, но его вновь изгоняли. Самка во время выметывания икры находи-

лась несколько впереди вырытой ею неглубокой продолговатой ямки, самцы располагались позади. Периодически, примерно два раза в минуту, самка поворачивалась на бок и совершала высокоамплитудные движения хвостовой частью тела, вымётывая небольшие порции икры, которые сносило течением в ямку. Тут же самцы устремлялись вверх по течению, располагаясь впереди самки, выпускали в воду сперму и вновь спускались вниз по течению, останавливаясь позади ямки. Посторонних самцов они немедленно отгоняли. Активное участие в этом принимала и самка, которая отогнав чужаков, возвращалась к нерестовой ямке. В этом случае интервал между откладкой икры увеличивался до двух минут и более. Всё это время отложенная икра оставалась в задней части ямки между камнями. После того, как было отложено несколько порций икры, самка, с помощью хвоста, присыпала икру небольшим количеством грунта, и всё начиналось сначала. Сходная картина нерестового поведения характерна и для кеты.

Постоянная перекопка грунта нерестящимися рыбами (горбушей и летней ранней кетой) наблюдалась на протяжении целого месяца – с середины августа до середины сентября, когда в нижнем течении р. Утхолок на одном и том же месте день за днём, сменяя друг друга, нерестились то кета, то горбуша, при этом производители разных видов демонстрировали агрессивное поведение по отношению друг к другу.

К концу августа нерест горбуши и кеты в бассейне р. Утхолок пошел на спад. По берегам лежало огромное количество погибшей после нереста рыбы (снёнки). В первую декаду сентября, горбуша ещё продолжала нереститься в значительном количестве, нерестящиеся особи кеты были единичны.

Таким образом, в годы высокой численности тихоокеанских лососей в реках Камчатки, из-за недостатка нерестовых площадей, наблюдался нерест в несвойственных для видов участках речного бассейна: кета занимала места нереста горбуши, практически вытеснив её с типичных нерестилищ. Отнерестившиеся производители ещё какое-то время продолжали охранять отложенную в нерестовые бугры икру, пока их, обесиленных, не сносило течением.

Покатная миграция сеголетков. В 2004 г. в Калкавееме покатников кеты отмечали в уловах ИКС с самого начала наблюдений (рис. 38 Б). Наибольшая интенсивность ската молоди кеты в Калкавееме отмечена 24 июня, когда концентрация её в потоке составила 11 экз./100 м³. Миграция проходила с различной интенсивностью, и к 26 июля завершилась. В Утхолоке скат кеты проходил несколько позже чем в Калкавееме.

В 2005 г. скат молоди кеты в Калкавееме длился в течение всего июня и июля. Значительное возрастание интенсивности ската отмечено в ночи, когда шел дождь, была низкая облачность и/или туман, и, соответственно, низкая освещённость (рис. 38 Б). Самый мощный пик ската отмечен во время единственного значительного за июнь – июль дождевого паводка. Судя по всему, в эту ночь из притока – Калкавеема скатилась основная масса молоди кеты. К 24 июля скат кеты завершился.

Наблюдения за скатом кеты в основной реке – Утхолоке начали на месяц позднее, чем в Калкавееме. Так же, как и в Калкавееме, интенсивность ската была выше в ночи с очень низкой освещённостью. В Утхолоке скат кеты продолжался дольше – до 14 августа. После этой даты в ИКС попадали лишь отдельные особи и не каждую ночную съёмку.

В сентябре – октябре, во время дождевых паводков, в ихтиопланктонные сети изредка попадали мелкие (длиной 25 мм) тощие мальки кеты без следа желточного мешка. Вероятно, паводком их вымывало из водоемов, отшнуровавшихся от рек после ве-

Таблица 17. Размерная характеристика покатных сеголетков кеты р. Утхолок в 2005 г.

Дата сбора проб	Число смолтов в пробе	Пределы варьирования	Средняя длина смолтов	Дисперсия	Температура воды, °С
Размеры смолтов в низовьях р. Утхолок					
23 июня	84	33–47	39.13±0.21	1.96	8.7
17 июля	48	36–60	48.29±0.75	5.20	14.2
24 июля	34	39–68	54.24±1.23	7.15	15.2
29 июля	21	46–72	60.14±1.50	6.90	13.8
Размеры смолтов из отшнурованных ортофлювиальных родников					
27 июля	92	36–47	42.04±0.22	2.10	-
29 июля	79	36–48	40.59±0.24	2.13	-

сеннего половодья (в 2005 г. очень рано – в апреле). В конце сентября 2006 г. в одном из притоков р. Утхолок – руч. Обрывистый (небольшой горно-тундровый ручей, координаты устья 57°32'45.18" с.ш., 157°09'17.23" в.д.), с помощью электролова был пойман крупный (70 мм), упитанный, серебристый, с едва заметными мальковыми пятнами, малёк кеты.

Скат кеты, как и горбуши, в 2006 г. начался поздно – в конце мая (рис. 38 Б). Причем в Утхолоке первые покатники были отмечены на одну неделю раньше, чем в Калкавееме (притоке Утхолока). К моменту начала ската в Утхолоке температура воды составляла 5.9 °С. В Калкавееме первые покатники кеты были отмечены при температуре 8.8 °С. Уровень воды постепенно снижался после весеннего половодья. По-видимому, разница в сроках обнаружения первых покатников в Утхолоке и Калкавееме обусловлена не столько условиями среды, сколько различиями в сроках нереста производителей и разной удаленностью нерестилищ от мест, где проводили ихтиопланктонные съёмки. Наиболее интенсивным скат кеты был в третьей декаде июня – первой декаде июля. Скату основной массы молоди в третьей декаде июля способствовали дождевые паводки: интенсивность ската резко возрастала, когда уровень воды начинал расти. К 15 августа скат кеты полностью завершился (в уловах ИКС последние покатники были отмечены 8 августа – в Калкавееме и 12 августа – в Утхолоке). Тем не менее, в конце сентября в р. Калкавеем и руч. Обрывистый дважды были пойманы задержавшиеся в реке сеголетки кеты.

Сеголетки кеты реки Утхолок. Благодаря растянутому нересту и разновременному выходу из гнёзд молодь (личинки и мальки) кеты встречается в реке более четырёх месяцев. 2–8 июля 2005 г. были собраны крупные питающиеся личинки и мальки (53–74, 63.9±2.2 мм) от раннего нереста «весенней» расы 2004 г. В основном покатные сеголетки (смолты) имели меньшие размеры (табл. 17). Как видно из таблицы, сеголетки от более позднего нереста достигают длины сеголетков от раннего нереста примерно на месяц позже. Многочисленная молодь кеты, попадающая при быстром окончании паводка в замкнутые парафлювиальные и ортофлювиальные родники, способна длительное время обходиться практически без пищи. Ее рост при этом затормаживается при достижении размеров 36–48 мм (табл. 17).

Морфологическое состояние оценивали у покатных сеголетков кеты длиной 36–40 мм, собранных 10.06.2005 г. и 36–40.5 мм, собранных 07.07.2006 г. Все особи (n=8) питались, имели хорошо развитый осевой скелет с 66–67 позвонками, полный ряд сег-

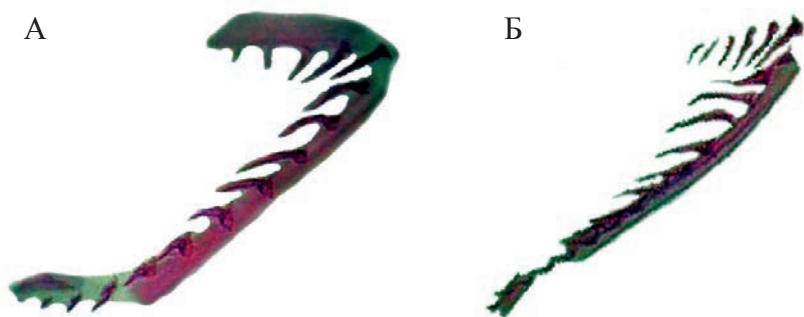


Рис. 41. Ализариновые препараты жаберных дуг: А – сеголетка кеты длиной 40.5 мм, видны 16 окостеневших жаберных тычинок и три окостенения жаберной дуги; Б – сеголетка нерки длиной 25.5 мм, видны 21 окостеневшая жаберная тычинка и два окостенения жаберной дуги.

ментированных лучей в плавниках, мощное озубление челюстных костей, язычной кости и сошника. На первой жаберной дуге у них окостенело 12–16 жаберных тычинок и три элемента дуги: *ceratobranchiale*, *epibranchiale* и *hypobranchiale* (рис. 41 А) (Пичугин, 2010).

3.2.2.3. Кижуч

Фенетическое разнообразие. В р. Утхолок кижуч (рис. 42) представлен единственной сезонной расой – летней, состоящей из рыб типично проходной формы. Каюрки или джеки (рыбы созревшие в год ската) и карликовые самцы не обнаружены.

Относительная численность. Кижуч в Утхолоке – многочисленный вид. Численность кижуча в 2006 г., в отличие от предыдущих лет, была аномально низкой и составляла примерно 10–15 тыс. экземпляров.

Распределение и локализация нерестилищ. Исходя из того, что в силу своих биологических особенностей кижуч не покидает нерестилища в первые недели и даже в первое лето жизни (Sandcock, 1991; Quinn, 2005), по распределению сеголетков в реке можно локализовать места его нереста. В летнее время сеголетков кижуча в массе отмечали в небольших притоках второго и третьего порядков. Осенью в таких притоках были обнаружены его текущие производители. В 2005 г. производителей с разной степенью готовности к нересту регистрировали как в основном русле Утхолока и Калкавеема, так и в горных, тундрово-горных и тундровых притоках, а также в так называемом «Кислом» ручье (рис. 43). В 2006 г. нерест происходил на типичных нерестилищах – практически на всем протяжении горно-тундровых притоков, и в основном русле Утхолока. Для нереста производители предпочитают участки небольшой глубины (до 0.5 м), вблизи которых имеются укрытия (подмытые берега, нависающая растительность). Скорость течения составляет 0.3–0.5 м/с. Фракционный состав грунтов очень разнообразен: от мелкой гальки до смеси мелкого и крупного гравия со значительной долей валунов крупных камней.

Длина и масса тела. Длина и масса кижуча в выборке представлена в таблице 18.

Абсолютная плодовитость самок в 2005 г. (n=11) в среднем составила 4087 (2696–6131) икринок, диаметр икры – 5.5 (4.7–6.1) мм; в 2006 г. (n=8) в среднем – 3832 (2892–4838) икринки, диаметр икры – 5.4 (4.1–6.4) мм.

Таблица 18. Длина (мм) и масса (г) тела кижуча в выборке из р. Утхолок

Год	Самки	Самцы
2004	$\frac{612.1(560-687), n=8}{2768.8(1818-3872)}$	$\frac{610.1(525-670), n=10}{2650.0(1412-3762)}$
2005	$\frac{611.0(538-693), n=15}{2846(1914-4878)}$	$\frac{604.0(500-702), n=36}{2577(1279-4060)}$
2006	$\frac{588.0(512-676), n=11}{2738.0(1582-4100)}$	$\frac{591.0(509-666), n=10}{2407.0(1526-3184)}$

Примечание: обозначения как в табл. 14.

А



Б



В



Рис. 42. Кижуч. р. Утхолок 2006 г. А – половозрелые особи. Б – годовики и двухлетки; В – сеголетки, длина тела (АС) – 29 и 44 мм.

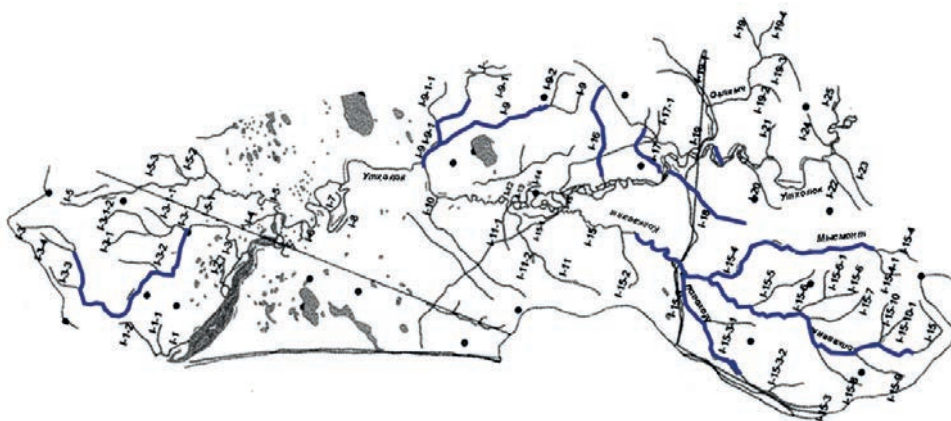


Рис. 43. Локализация нерестилищ кижуча в р. Утхолок.

Сроки хода и нереста. Ход производителей в 2005 г. начался во второй декаде августа, продолжался в сентябре и в октябре. В 2006 г. особи, идущие на нерест, стали попадаться при контрольных обловах в третьей декаде августа (рис. 31), их ход продолжался до окончания наблюдений (середина октября). По опросным данным нерестовая миграция кижуча продолжается до февраля.

Покатная миграция

Сеголетки. В 2004 г. сеголетки кижуча в скате были малочисленны. За период наблюдений поймано всего 30 экземпляров. Первый сеголеток кижуча пойман 14 июня при температуре 9.2 °С. После 6 июля в уловах их больше не встречали (рис. 38 В).

В 2005 г. наблюдали массовую покатную миграцию сеголетков кижуча (рис. 38 В). Первый сеголеток пойман ихтиопланктонной сетью при проведении ночной съёмки в Калкавееме 24 мая в 4:00, но на графике сезонной динамики он не отмечен из-за особенностей представления материала – на графике отображён только период минимальной освещенности.

Нами отмечено две волны первичного расселения сеголетков кижуча с максимумами 20 июня и 14 июля (в обеих реках). Первый максимум был приурочен к подъёму воды во время дождя. Концентрация покатников в потоке тогда составила 12.25 экз./м³ в Калкавееме и 4.92 экз./м³ в Утхолоке. Второй пик ската имел место при стабильном низком уровне воды.

В 2006 г. покатная миграция сеголетков кижуча проходила в третьей декаде июня – второй декаде июля (рис. 38 В). Первые покатники в Калкавееме отмечены 22 июня, в Утхолоке на одну неделю позже – 28 июня. Температура воды к началу ската сеголеток кижуча была 11.5 °С. В период ската температура воды варьировала в пределах 6.9–17.8 °С.

Размеры сеголетков, отловленных ночью в потоке воды (покатников), варьировали в очень узких пределах: длина (АС) подавляющего большинства составляла 32–34 мм, лишь несколько пойманных покатников имели меньшие размеры (28–31 мм). Средняя длина покатников составила 32.7±1.4 мм. Пределы варьирования особей, не принимавших участие в расселении, были значительно шире: длина составляла 29–47 мм (в среднем – 35.1±3.6 мм).

В отличие от двух предыдущих лет, скат сеголетков кижуча в 2006 г. в Калкавееме не был приурочен к повышению уровня воды во время паводка. Он начался, когда происходило плавное снижение уровня воды после паводка. Начало ската сеголетков в Утхолоке пришлось на подъём уровня воды во время дождевого паводка. В это же время был отмечен пик ската в Калкавееме.

Молодь старших возрастных групп. Среди покатников старших возрастных групп самым массовым видом (рис. 44) был кижуч – численность его молоди составляла от 55% до 90% в Калкавееме и от 15% до 90% в Утхолоке. Причём, в Утхолоке количество молоди кижуча относительно молоди других видов сократилось только в конце июля. Молодь мальмы – второй по численности вид после кижуча. В период её массового ската в конце мая – июне её доля достигала 25% в Калкавееме и 55% в Утхолоке. Кунджа составляла более-менее значимую долю (до 30%) в уловах мерёжи во второй половине июня – июле. Сима была относительно многочисленна лишь короткий период (в конце июля) в Калкавееме (около 20%), в Утхолоке она составляла не более 5% уловов. Микижа, в отличие от симы, с середины до конца июля доминировала в уловах мерёжи в Утхолоке (более 70%), а в Калкавееме составляла не более 15% уловов. До середины июля количество микижи в Калкавееме и в Утхолоке было незначительным (Павлов и др., 2011).

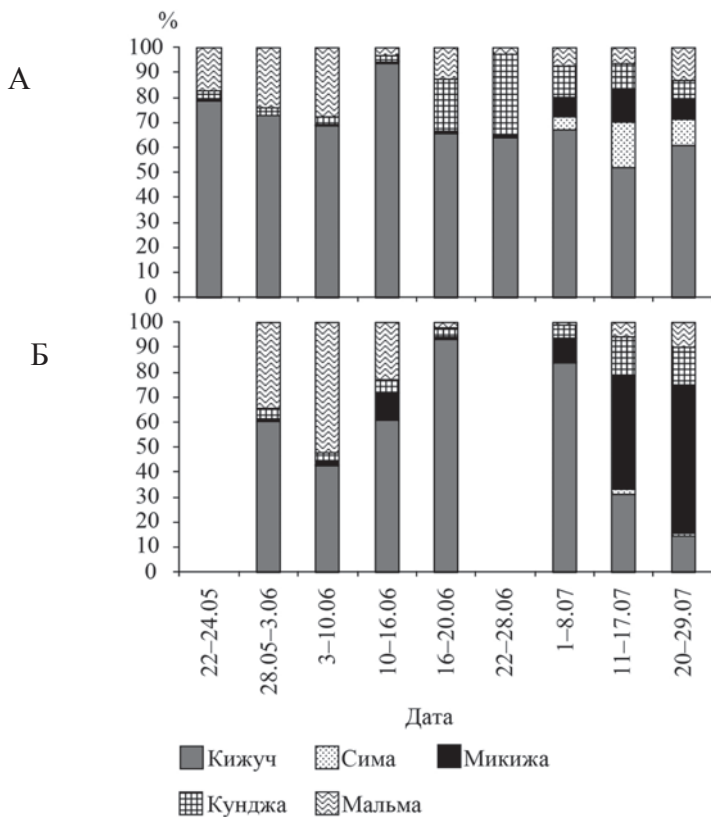


Рис. 44. Видовой состав покатников старших возрастных групп молоди лососёвых рыб в реках Калкавеем (А) и Утхолок (Б) по данным уловов мерёжи (на примере 2005 г.). По Павлов и др., 2011.

В 2004 г. начало регулярных наблюдений за сезонной динамикой покатной миграции пришлось на период наиболее интенсивного ската молоди кижуча. 30 июня после дождевого паводка и снижения температуры с 12 до 8 °С произошло резкое снижение интенсивности ската. Массовая миграция возобновилась вновь через неделю на фоне повышения температуры воды. Но интенсивность миграции в целом была ниже, чем в июне. После 10 июля интенсивность миграции стала плавно снижаться и в конце июля она составляла не более 20 экземпляров за ночной период.

Начало наблюдений в 2005 г. совпало с началом массовой покатной миграции молоди кижуча. Массовый скат в Калкавееме продолжался почти месяц – с 24 мая по 22 июня. Возрастание интенсивности ската 1 и 20 июня произошло на фоне некоторого повышения уровня воды вследствие осадков. Резкое увеличение численности покатников 10 июня совпало с падением температуры воды с 10 до 5.5–6 °С. Размеры скатывающихся пестряток варьировали от 57 до 116 мм (в среднем – 81 ± 13.0 мм), смолтов – от 66 до 175 мм (в среднем – 116 ± 12.2 мм).

В Утхолоке в 2005 г. в период с 29 мая по 22 июня количество покатников кижуча было несколько меньше, чем в Калкавееме (рис. 44). Размеры скатывающихся пестряток варьировали от 57 до 194 мм (в среднем – 80 ± 11.9 мм), смолтов – от 67 до 192 мм (в среднем – 113 ± 12.6 мм). Колебания численности покатников совпадали по времени с таковыми в Калкавееме. Максимум ската в Утхолоке совпал со вторым существенным увеличением количества покатников в Калкавееме и пришелся на 1 июля. Вероятно, это связано с резким возрастанием температуры воды в обеих реках: с 9 до 16 °С при низком уровне воды. При таких условиях в реке осталось мало мест, пригодных для нагула молоди кижуча, т.к. высохли или сильно обмелели заливы и закосья – типичные местообитания молоди кижуча (пестрятки постоянно держатся в подобных биотопах, смолты – заходят в них для питания).

Покатная миграция смолтов кижуча продолжалась около двух месяцев. Первыми мигрировали из притока (Калкавеема) в основную реку (Утхолок) особи, менее подготовленные к скату в море – светлые пестрятки. Процесс их смолтификации, завершался в основной реке, по мере приближения к морю. Затем в основную реку мигрировала молодь, задержавшаяся в притоке, и смолтифицировавшаяся в нем – к окончанию ската смолтов в притоке стали преобладать особи, находящиеся на более поздней стадии смолтификации (серебристые пестрятки). До начала массового ската смолтов (на разных стадиях смолтификации) в конце мая проходило расселение пестряток в пределах речной системы. В низовьях Утхолока, в предэстуарной зоне, смолты кижуча задерживались на короткое время. Здесь завершается физиологическая перестройка организма для жизни в морской воде (Кириллова, Кириллов, 2006). В частности, в так называемой «последней яме»², в 22 км от устья р. Утхолок мы в большом количестве отлавливали смолтов кижуча. Все они были серебристые, без признаков речной окраски, с легко опадающей чешуёй – типичные серебрянки. У смолтов, отловленных выше по течению, внешние признаки смолтификации были выражены в меньшей степени. Кроме того, желудочно-кишечные тракты у смолтов кижуча из «последней ямы» были пусты – т.е. эти особи прекращали питаться, в то время как выше этого места по течению и в эстуарии смолты интенсивно питались.

² «Последняя яма» – это участок глубиной до 2.5 м на излучине в предэстуарной зоне реки Утхолок.

В 2006 г. наиболее интенсивный скат смолтов кижуча, по-видимому, проходил в первой и второй декадах июня, при температурах 5–12 °С, при уровне воды на 20–30 см выше меженного (уровень воды постепенно снижался после весеннего половодья). В этот год из-за паводков мерёжу устанавливали с большими перерывами, поэтому о сезонной динамике миграции можно судить только по косвенным данным. При постановке 21–23 июня в сеть попадали преимущественно смолты кижуча на разных стадиях смолтификации (до 88 экз. за 1 час). Размеры скатывающихся пестряток варьировали от 61 до 107 мм (в среднем – 83±9.5 мм), смолтов – от 65 до 167 мм (в среднем – 113±11.8 мм). Во время длительного паводка с 24 июня по 1 июля подавляющее большинство смолтов мигрировало в море. Последние особи кижуча с признаками серебрения (светлые пестрятки) были зарегистрированы 22 июля. До конца июля в мерёжу попадали только пестрятки, совершавшие миграции в пределах речной системы.

3.2.2.4. Нерка

Фенетическое разнообразие. Нерка представлена генеративно речной формой. Нерестилища расположены в верховьях Утхолока и Калкавеема. Возможно, и в других горных притоках.

Относительная численность. В р. Утхолок нерка (рис. 45) – редкий вид.

Распределение и локализация нерестилищ. Не изучены. Единичные производители нерки в брачном наряде и выбитые, умирающие после нереста, были пойманы в верховьях Калкавеема. Недавно зашедших в реку из моря рыб (серебристые, с легко опадающей чешуёй) единично регистрировали в среднем течении р. Утхолок.

Длина и масса тела, абсолютная плодовитость. В уловах 2004 г. были отмечены и исследованы четыре экземпляра нерки – две самки и два самца. Первый самец был пойман 22 августа, второй – в конце сентября, самки – в первой декаде октября. Рыбы имели серебристую окраску. Самцы были длиной 625 и 670 мм и массой 2832 и 3787 г; самки – 560 и 565 мм, 1959 и 2210 г соответственно. В 2005 г. самка поймана 15 сентября, имела длину 627 мм и массу 2992 г, плодовитость составила 3648 икринок, средний диаметр икринок – 4.2 мм; в 2006 г. самка поймана 30 сентября, она была длиной 561 мм и массой 2033 г, плодовитость – 2670 икринок, средний диаметр икринок – 4.1 мм.

Сроки хода и нереста. По опросным данным ход растянут: с последней декады августа, в сентябре и в октябре и даже в ноябре.



Рис. 45. Половозрелая самка нерки. Утхолок, 2005 г.

Покатная миграция и сеголетки нерки р. Утхолок (Пичугин, 2010). В силу малочисленности популяции нерки в бассейне реки Утхолок скатывающихся сеголетков нерки отлавливали только единично в 2005 и 2006 годах. При изучении ночного ската личинок лососёвых рыб 7 июля 2006 г. в среднем течении Калкавеема в 2 часа ночи были отловлены три сеголетка нерки с недоразвитой окраской, длина которых (23.0, 24.0 и 25.5 мм) была меньше, чем у типичных покатных сеголетков нерки к моменту рассасывания желтка (Виленская, Маркевич, 2000; Черешнев и др., 2002; Заварина, 2007). У них над основанием анального плавника отсутствовал (по-видимому, ещё не развился) «хаотичный ряд мелких, густых или очень редких пигментных пятнышек», свойственный для расселяющихся личинок этого вида (Леман, Есин, 2008). Две более крупные особи питались: имели в кишечнике детрит. Осевого скелет был представлен полным рядом закладок тел позвонков, представляющих 1/3–1/2 кольца. В плавниках окостенели почти все лучи. В черепе отсутствовал или был слабо развит ряд костей, поздно закладываемых в онтогенезе. В первой жаберной дужке было два окостенения и окостенели, соответственно, 13, 14 и 21 длинных тонких тычинки (рис. 41 Б). Судя по степени развития личинок нерки, температурный режим нерестилищ притоков р. Утхолок довольно суров для этого вида, что приводит к повышенному расходованию желтка и относительно малым размерам личинок. Они не могут задерживаться на нерестилище до достижения длины 26–28 мм, что обычно свойственно для представителей этого вида (Черешнев и др., 2002). Одновременно с переходом на экзогенное питание или чуть раньше, с появлением зачатков основных элементов осевого скелета, они вынуждены скатываться вниз по течению в поисках более богатых кормовых участков с замедленным течением и прогреваемой водой. В исследованном размерном диапазоне у личинок нерки происходил интенсивный остеогенез.

В целом, гидрологические условия нерестилищ р. Утхолок, характеризующиеся довольно широким разнообразием, вполне подходят для речной формы нерки, распространённой и в более северных относительно крупных реках материкового побережья Охотского моря: Пенжине, Гижиге, Яме, Оле, Охоте и других (Черешнев и др., 2002). По-видимому, основным регулятором численности нерки в р. Утхолок является выедание многочисленными хищниками (пестрятки кунджи, микижи, кижуча и мальмы) слабо развитых сеголетков нерки во время их протяжённой покатной миграции.

3.2.2.5. Сима

Фенетическое разнообразие. Проходная форма и карликовые самцы симы (рис. 46). Карликовые самцы, как и молодь, населяют верховья горных и горно-тундровых притоков Утхолока.

Относительная численность. В р. Утхолок сима – редкий вид.

Распределение и локализация нерестилищ. Сеголетки симы обнаружены в средних и верхних участках горных и горно-тундровых притоков р. Утхолок. Предположительно в них располагаются нерестилища симы (рис. 47). В основном русле производителей симы в 2004 г. отлавливали на нахлыстовую удочку только в июле. В верховьях Калкавеема (6 км от истока) 2 августа были обнаружены производители симы в брачном наряде. Трижды (22 и 28 июля, 1 августа) производители симы, идущие на нерест, попадали в мерёжу, установленную немного выше устья Калкавеема. Осенью в ручей Обрывистый, во время захода производителей мальмы и кижуча на нерест, вместе с молодьёю других видов из основного русла Утхолока зашло и большое количество молоди симы.

А



Б



В



Рис. 46. Сима из бассейна р. Утхолок. 2004 г. А – анадромный самец, Б – анадромная самка, В – карликовый самец.



Рис. 47. Локализация нерестилищ и места обитания карликовых самцов сими в р. Утхолок.

Сроки хода и нереста. По нашим наблюдениям в 2004 г., ход симы начался в третьей декаде июня и продолжался короткое время. В середине августа в мерёжу в р. - Калкавеем попала уже отнерестившаяся и умершая самка. Её длина была 409 мм и масса 670 г. По устному сообщению местного жителя Е.И. Икавава в р. Кыхч (правый приток р. Утхолок, низовья) в прежние годы в начале августа проходил нерест симы и кунджи. В 2005 и 2006 гг. (рис. 37) производителей симы было меньше, чем в 2004 г., единичные особи были отмечены в конце июня – начале июля.

Длина и масса тела. Длина и масса выловленных производителей приводится в таблице 19. В 2006 г. был пойман только один экземпляр симы 1 июля – самец с признаками брачного наряда, длиной 466 мм и массой 1285 г.

Абсолютная плодовитость самок симы колебалась от 1063 до 2469 икринок, в среднем – 1745.4 икринки (n=5).

Покатная миграция

Сеголетки. Скатывающиеся сеголетки симы только в 2006 году единично попадали в ихтиопланктонные сети.

Молодь старших возрастных групп. В 2004 г. начало массового ската молоди симы отмечено 5 июля (рис. 44). До этого молодь симы была в уловах мерёжи малочисленна. Максимальное количество покатников зарегистрировано 14 июля, в эти же сутки была зарегистрирована максимальная (из измеренных во время ночных съёмок) температура воды – 14.5 °С, а уровень воды – 50 см – был близок к минимальному.

С середины июля количество покатников, попадавших в мерёжу, пошло на убыль. Падение интенсивности ската проходило на фоне снижения температуры воды.

В июле, в период массовой миграции покатники симы были серебрянками (мальковые пятна практически исчезли, чешуя серебристая, легко опадающая, прогонистое тело), в то время как в июне – пестрятками.

В 2005 г. покатная миграция молоди симы проходила одновременно в Калкавееме и Утхолоке. Начало массового ската в обоих реках пришлось на 4 июля (рис. 44). Отмечено два пика покатной миграции молоди симы в обоих реках. Скаты симы завершился к 24 июля.

Первый пик ската, 7 июля, совпал с максимальным прогревом воды (в Калкавееме – до 20.1 °С, в Утхолоке – до 17.7 °С). Второй пик ската также совпал с подъёмом температуры воды выше 17 °С. Вероятно, для молоди симы температура является фактором, определяющим интенсивность ската: он проходил при температуре воды выше 14 °С. Покатники симы в период массовой миграции в июле были в основном представлены смолтами.

Таким образом, интенсивность покатной миграции молоди симы связана с температурой и уровнем воды: массовая миграция проходила при температуре, близкой к максимальной в период меженного уровня.

Следует отметить, что период массовой покатной миграции симы совпадает с таковым у микижи. Впоследствии, при обловах в низовьях Утхолока сима всегда попадала вместе с микижей, в то время как молодь других видов практически отсутствовала. Смолты симы и микижи в период ската в море держатся смешанными стаями. Как смолты кижуча и микижи, они, по-видимому, задерживаются в предустьевой части реки, проходя завершающие этапы смолтификации перед выходом в морскую воду (Кириллова, Кириллов, 2006). «Последняя яма», по-видимому, является одним из мест, где молодь отстаивается перед переходом в солёную воду. В этой зоне очень велико влияние подпора приливов – уровень воды во время прили-

вов повышается и возникает обратное течение, но вода остается пресной (Пустовит, Пичугин, 2006).

В 2006 г. большое количество молоди симы (пестряток и особей с признаками серебрения) регистрировали в нижнем течении Калкавеема и в среднем течении Утхолока во второй декаде июня при обловах электроловом. Когда в Калкавееме была установлена мерёжа (21 июня), в неё также попало большое для этого периода число покатников симы. В предыдущие годы исследований (2004, 2005 гг.), в июне – начале июля, молодь симы попадала в мерёжу единично, и вообще была редка среди рыбного населения участка реки, где проводили исследования. Интересно, что это июньское массовое перемещение молоди симы проходило при низких температурах воды (6–10 °С). Ранее массовый скат симы отмечался при более высоких температурах – не ниже 15 °С.

3.2.2.6. Чавыча

За три года исследований (2004–2006 гг.) не было поймано ни одной чавычи. В 2003 г. был обнаружен единственный экземпляр снётки. Судя по опросным данным, в р. Утхолок она заходит в июне. Чавыча – редкий вид в р. Утхолок.

3.2.2.7. Мальма

Фенетическое разнообразие. Популяция мальмы (рис. 48, 49) р. Утхолок представлена проходной формой (Пичугин и др., 2006 б). По типу питания – типичный зообентофаг. Рыбных остатков в пищевом комке мальмы Утхолока не обнаружено. Первый скат в море происходит чаще на четвёртом году жизни в конце мая – июне, по достиже-



Рис. 48. Половозрелые особи мальмы в брачном наряде из реки Утхолок. 2005 г. Вверху – самец, внизу – две самки.



Рис. 49. Серебристые особи проходной мальмы в начале массовой анадромной миграции.

нии длины тела по Смитту (АС) 96–166 мм. Большой разброс значений длины тела мальмы обусловлен очень растянутым нерестом и, соответственно, различным возрастом от вылупления из оболочки. Самые тугорослые особи, доля которых в каждый из нагульных сезонов определяется, по-видимому, как плотностью молоди, так и температурой воды, впервые скатываются на год позже, в возрасте 4+–5 лет. Среди смолтов мальмы значительно (78%) преобладают самки. У скатывающихся особей мальмы примерно в 20 км от моря выделяется 2 стадии серебрения:

- серебристая пестрятка – по бокам тела видны мальковые пятна (parr marks) в виде серых овалов, плавники (брюшные, анальный, нижние лучи хвостового) имеют оранжевый или розовый пигмент. На спинке – мелкие желтые пятна;

- серебрянка – по бокам тела никаких пятен нет, спинка имеет темно-зеленый или темно-синий цвет, плавники серые.

Смолтифицирующиеся особи мальмы прекращают питаться, просвет желудка уменьшается, стенки его утолщены. Смолты мальмы (рис. 50) быстро уходят в воду морской солености, не задерживаясь в эстуарии Утхолока, что подтверждено специальными обловами этой зоны мальковым неводом и жаберными сетями в различные фазы прилива.

Возврат мальмы в пресную воду наблюдается с последней декады июля и до поздней осени (возможно, зимы). Анадромных ювенильных особей мальмы из-за массы, близкой к 100 г (1000 шт. в 1 центнере) называют «тысячниками» (Семко, Троицкий, 1971). Тысячники зимуют в пресной воде. На следующий год цикл выхода в море повторяется. Смолтифицированные особи второго ската имеют длину 191–251 мм и сохраняют ювенильные гонады. Тысячники (рис. 51), также как и смолты, сразу уходят в море. В течение второго морского нагула в возрасте 5–6 лет мальма начинает созревать.

Кроме описанного жизненного цикла, свойственного большей части особей мальмы, обнаружены другие типы жизненной стратегии, обеспечивающие наиболее пол-



Рис. 50. Смолты и карликовый самец мальмы.



Рис. 51. Тысячник мальмы в состоянии «серебристая пестрятка».

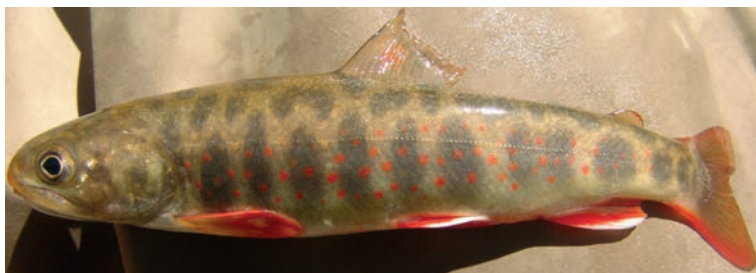


Рис. 52. Карликовый самец мальмы из руч. Орлиный.

ное освоение ресурсов реки и увеличивающие разнообразие структуры и устойчивость популяции. У самцов мальмы, никогда не выходящих в морскую воду, обнаружены два типа жизненной стратегии. Это карликовые самцы, прекращающие соматический рост и созревающие в размерном диапазоне впервые скатывающихся смолтов, и речные (резидентные) самцы (рис. 52–58), созревающие на год позже в размерном диапазоне тысячников. В верховьях горных притоков обнаружены речные самцы (рис. 55–56), но не найдены карликовые самцы, а в холодных ключевых притоках, протекающих по тундровой равнине, встречены карликовые самцы, но отсутствовали речные самцы. Эти наблюдения свидетельствуют об осёдлой жизни жилых самцов мальмы. Карликовые самцы из разных притоков хорошо различаются по окраске тела и плавников, числу и

А



Б



Рис. 53. Карликовые самцы мальмы из руч. Обрывистый. А – окраска боков. Б – окраска брюшка.



Рис. 54. Карликовый самец мальмы из «тундровой трубы».



Рис. 55. Речной самец мальмы.

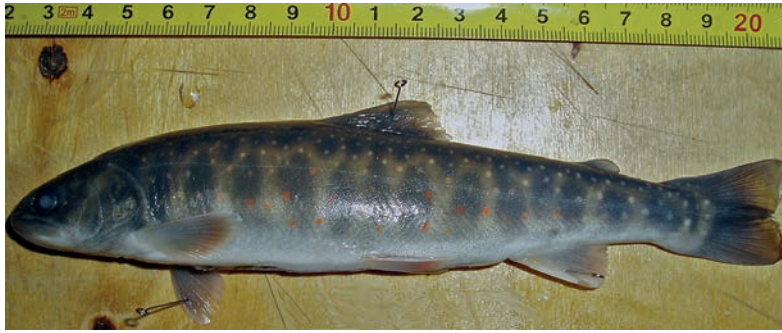


Рис. 56. Созревающий речной самец мальмы.

интенсивности окраски пятен. В ручье Орлиный они имеют яркую оливковую окраску боков, красные плавники, ярко красные пятна на боках, заходящие на брюхо, спинной плавник и жаберную крышку (рис. 52), в ручье Обрывистый – зелёную окраску боков (рис. 53), а из «тундровых труб» – ручьёв, пробивших русло в толще торфяника, отличаются невзрачной серой окраской. Пятна на боках тела маленькие, жёлтые или светло-оранжевые (рис. 54).

Самки мальмы из р. Утхолок обычно созревают в морской воде. Исключение составили: речная самка (в размерном диапазоне тысячника), начавшая созревать в возрасте 5 лет, пойманная в 2006 г. (рис. 57), а в ручье Обрывистый – самка в размерном диапазоне карликового самца (рис. 58). Не исключено, что в труднодоступных для исследования верховьях Утхолока, доля таких самок возрастает.

Относительная численность. Мальма в р. Утхолок – многочисленный вид.

Сроки хода и нереста. Массовая анадромная миграция мальмы обычно начинается в середине июля. В 2006 г. первую анадромную самку мальмы на III стадии зрелости гонад поймали 8 июня (рис. 59). После захода в реку производители длительное время (2–3 недели и более) не питаются, акклимируясь к пресной воде. Неоднократно наблюдали непитающихся анадромных производителей мальмы среди нерестующей горбуши. Необходимым условием дозревания гонад проходной мальмы является обязательное питание производителей проходной мальмы в реке икрой массовых видов лососевых рыб рода *Oncorhynchus* в период их нереста (Пичугин, 2015). После периода акклимации начинается активное питание производителей мальмы икрой горбуши



Рис. 57. Самка мальмы, которая начала созревать в пресной воде в размерном диапазоне тысячника.



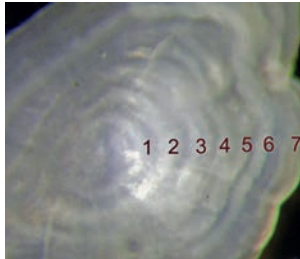
Рис. 58. Самка мальмы, которая начала созревать в размерном диапазоне карликовых самцов. Стадия зрелости гонад II–III. AC 107.5 мм, Q 15.9 г, q_1 0.118 г. Верховья руч. Обрывистый. 18.09.2006 г.

и кеты на нерестилищах последних (рис. 59 В), и на этой энергетической основе ускорение развития брачного наряда и дозревания гонад. Нерест проходит с последней декады августа по январь. Текущих производителей ловили в сентябре – октябре только в притоках, в основном русле были отмечены ещё не созревшие, либо пропускающие нерест особи. В октябре в основном русле появляются выбитые особи.

А



Б



В



Рис. 59. А – анадромная самка мальмы (AC 392 мм), низовья р. Утхолок. 08.06.2006 г. Б – её отолит; В – анадромная самка мальмы (AC 420 мм) с желудком, наполненным икрой горбуши, руч. Обрывистый. 08.09.2005 г. – формирование брачного наряда.

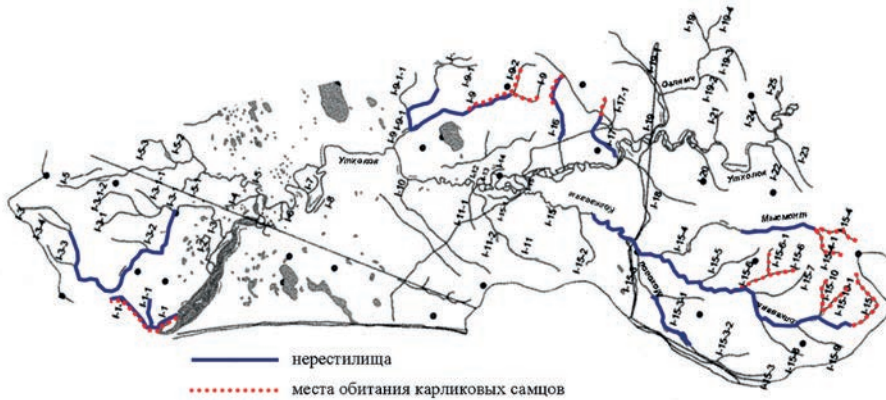


Рис. 60. Локализация нерестилищ мальмы и места обитания карликовых и речных самцов.

Распределение и локализация нерестилищ. В реке Утхолок, как и в других реках западной Камчатки, мальма имеет два типа речных нерестилищ (рис. 60). В основном русле и в крупных притоках с хорошо развитыми галечниками и подрусловым потоком она нерестится рядом или поверх гнёзд дальневосточных лососей. Здесь в зависимости от размеров субстрата производители либо строят гнёзда, либо разбрасывают икру между камней. К такому типу относится нерестилище в средней части притока Мысмонт, где в одних и тех же пробах, кроме личинок мальмы, обнаружены личинки кижуча и кеты, а также предличинки и личинки кунджи. Такие нерестилища имеют зимой относительно высокую температуру (2.0–3.5 °С). Второй, по-видимому, основной тип нерестилищ привязан к самым верховьям мелких ключевых притоков, к которым относятся Обрывистый и Мысмонт. Особенностью таких нерестилищ является преобладающее в зимнее время ключевое питание со стабильным температурным режимом (0.05–1.10 °С), низкий уровень воды и отсутствие или слабое развитие в верхнем течении ключей галечного субстрата. Небольшой расход воды, отсутствие галечников и подруслового потока препятствуют нересту на таких участках крупных особей дальневосточных лососей, однако они активно используются относительно небольшими низкотельными особями проходной мальмы. Производители здесь чаще не строят гнёзда: икра задерживается в любых трещинах и углублениях дна. Чем ближе к выходам ключей располагаются кладки, тем меньше вероятность их промерзания³ при наступлении холодов. В таких местах у мальмы нет конкурентов при размножении (Пичугин, 2015).

Развивающаяся икра, лежащая на дне, беспрепятственно омывается водой. Преимуществом таких нерестилищ является разрозненное расположение отдельных икринок, отсутствие заморных явлений и грибкового поражения, часто свойственных для закованной в грунт икры лососей. Недостаток подобных мест нереста – выедание значительной части икры молодью и карликовыми самцами мальмы, кунджи, симы и кижуча.

Особенностью поведения предличинок мальмы на таких нерестилищах после вылупления из оболочки и сноса по течению является их проникновение в галечный грунт

³ Полностью погибшие от промерзания кладки дальневосточных лососей мы раскапывали в прибрежных участках русла притока Мысмонт неоднократно.

Таблица 20. Длина (мм) и масса (г) тела анадромных особей мальмы в уловах из реки Утхолок

Год	Длина и масса тела самок	Длина и масса тела самцов
2004	<u>357 (220–440), n=18</u> 482 (111–864)	<u>412(210–600), n=30</u> 785 (102–2458)
2005	<u>360 (243–453), n=28</u> 492 (171–967)	<u>419 (252–625), n=23</u> 869 (137–2455)
2006	<u>327 (244–433), n=22</u> 415 (199–788)	<u>341 (235–514), n=26</u> 464 (160–1509)

Примечание: обозначения как в табл. 14.

Таблица 21. Рост особей проходной мальмы реки Утхолок из уловов 2005 года

Возраст	Самки	Самцы	Оба пола
3+	134 (113–156), n=16	132 (92–191), n=24	132 (92–191), n=40
4+	195 (106–240), n=34	176 (133–251), n=20	188 (106–251), n=54
5+	312 (287–341), n=6	291 (123–396), n=20	296 (123–396), n=26
6+	272 (202–350), n=8	320 (293–396), n=19	306 (202–351), n=27
7+	337 (287–375), n=8	385 (377–393), n=4	353 (287–393), n=12
8+	-	422 (388–471), n=6	422 (388–471), n=6

одного из ближайших перекаатов, дренируемого на глубину до 40–50 см. В толще галечника происходит дальнейшее развитие в течение года или более. Таким образом, мальму по характеру размножения в зависимости от доступного нерестового субстрата можно отнести к двум группам не охраняющих икру рыб: нерестующим на открытом субстрате и прячущим икру (Balon, 1985). Раннюю молодь мальмы можно отнести к «прячущемуся» типу.

Длина и масса тела. Длина и масса тела выловленных производителей проходной мальмы представлена в таблице 20. Во все годы самцы были в среднем крупнее самок.

Возрастной состав. Рост. Возраст мигрирующей мальмы в уловах 2005 г. – 3+–8+ лет (табл. 21). Самцы впервые созревают в возрасте 4+ при длине более 250 мм, чаще производители совершают анадромную миграцию в 5+ лет. Размерные показатели рыб различных возрастных групп представлены в таблице 21.

Биология молоди мальмы бассейна реки Утхолок

О сроках вылупления эмбрионов мальмы точных данных нет. Следствием растянутого нереста является более широкий, чем у других лососёвых рыб, диапазон стадий развития одновременно пребывающих в речной системе предличинок и личинок мальмы, имеющих различный возраст от вылупления и растущих при различной температурной динамике (Пичугин, 2013). Предличинки и личинки, а также часть мальков второго года жизни остаются вблизи ключевых нерестилиц длительное время, в то время как молодь из русловых нерестилиц активнее выходит на поток. Разновозрастная молодь мальмы широко распространена по всему бассейну р. Утхолок. Предличинки, личинки (рис. 61) и мальки из руч. Обрывистый 04.06.2006 г. имели длину по Смитту (АС) – 18.5–38.0 мм, 26.06.2006 – 22.0–49.0 мм, 15.07.2006 – 31.0–39.0 мм. Выборки из руч. Мысмонт 08.06.2006 г. представлены предличинками и личинками АС 17.0–27.0 мм,



Рис. 61. Сеголеток мальмы, АС 35 мм.



Рис. 62. Мальки мальмы в возрасте 1•, АС 55 и 56 мм (вторая декада июля).

14.06.2006 – личинками и мальками АС 22.0–47.0 мм. Изученные нами годовики (рис. 62) из р. Утхолок в июне имели АС 36–49 мм, и только на второй год жизни у личинок р. Утхолок закладывалась чешуя (Пичугин, 2015). Первый скат в море мальмы, по-видимому, начинается с весенним паводком, растянут во времени и, вероятно, малочислен. Смолты мальмы в ловушки попадали только до середины июня. Преобладали самки.

В питании мальмы всех возрастных групп в течение периода наблюдений встречен исключительно зообентос (ракушковые раки Остракоды, личинки ручейников, хиромид и других насекомых, бокоплав и моллюски).

Покатная миграция

Сеголетки. В районе полевого лагеря, на стационарных точках, где в течение трёх лет проводили исследования ската, сеголетки мальмы попадали в ихтиопланктонные сети единично в июле – августе.

Единственная съёмка, которую 29 июня 2006 г. нам удалось провести в верховьях Калкавеема (20 км от устья), где расположены нерестилища мальмы, кунджи и симы, показала, что в светлое время суток скат молоди каких-либо видов не происходил. В сумерки начинали попадаться сеголетки мальмы и кунджи (рис. 63). По мере снижения уровня освещенности возрастало количество покотников в уловах. Таким образом, первичное расселение было обнаружено и у сеголетков мальмы и кунджи, но масштабы его гораздо меньшие по сравнению с другими видами.

Молодь старших возрастных групп. В 2004 г. к середине июня, когда были начаты исследования, покотная миграция молоди мальмы уже проходила интенсивно, подтверждением чему является большое количество молоди (преимущественно смолтов) данного вида в уловах мерёжи в первые съёмки. Интенсивность ската снижалась по мере падения уровня воды после весеннего половодья и соответствующего повышения её температуры. К 1 июля молодь мальмы практически перестала попадать в мерёжу. Однако в середине июля зарегистрирована вторая мощная волна покотной миграции

молоди мальмы. Причем второй, июльский, максимум был выше, чем в июне. По-видимому, в июле проходило расселение молоди мальмы внутри речной системы в период, когда уровень воды был минимален, а температура воды близка к максимальным за сезон значениям. О преобладании в июне такой формы покатной миграции, как скат в море, а в июле – вторичного расселения по реке, свидетельствует то, что в июне в мерёжу попадали преимущественно смолты и лишь единичные особи – пестрятки, а в июле только пестрятки и речные самцы.

В 2005 г. покатная миграция молоди мальмы продолжалась с середины мая до второй половины июня. Скат её начался раньше, чем были установлены мерёжи, т.е. до середины мая. Максимальное количество покатников отмечено в Калкавееме – 3 июня, в Утхолоке – 8 июня (рис. 44).

Подавляющее большинство молоди мальмы в период массового ската составляли смолты, находящиеся на стадиях серебрянок и серебристых пестряток. По-видимому, процесс физиологической перестройки к жизни в морской воде у молоди мальмы завершается еще в реке. После чего смолты мальмы немедленно мигрируют в море за пределы эстуария. Таким образом, имела место покатная миграция из реки в море. К 25 июня скат смолтифицирующейся молоди мальмы завершился полностью: в Калкавееме после 25 июня, а в Утхолоке – после 18 июня не был пойман ни один смолт мальмы. В конце июня и июле в мерёжи попадали только пестрятки (и изредка, резидентные особи), совершающие туводные миграции. Вместе со смолтами в море мигрировали и тысячники мальмы.

Скат молоди мальмы пришелся на период весеннего прогрева воды и проходил при температурах 5.5–11 °С. Когда вода прогрелась выше 12 °С, скат смолтов завершился полностью. Пестрятки весь июль расселялись по реке при высоких температурах (14–20 °С).

В 2006 г. скат смолтов мальмы, прошел в июне, причем основная масса смолтов скатилась до того, как была установлена мерёжа – в начале – середине июня. Смолтов и тысячников мальмы регистрировали в уловах электролова, мальковых вентерей, отлавливали спиннингом уже в конце мая – начале июня. В июле, когда температура воды не опускалась ниже 12 °С, а уровень воды практически достиг меженного, прохо-

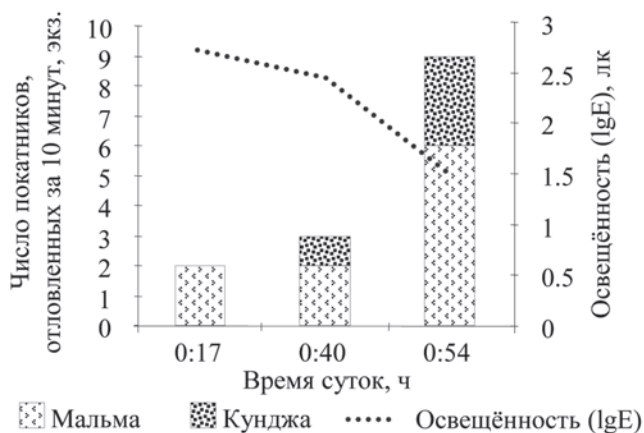


Рис. 63. Интенсивность покатной миграции сеголетков мальмы и кунджи в связи с падением освещенности. Верховья реки Калкавеем, 29 июня 2006 года. По Павлов и др., 2010.

дило интенсивное расселение пестряток мальмы. Возрастание интенсивности миграции (10 и 23 июля) проходило при прогреве воды (до 15–17 °С).

Мальма на ареале представлена проходным, речным, ручьевым (карликовым) и значительно реже озёрным экотипами. Существование проходного экотипа напрямую связано с тихоокеанскими лососями, икра которых обеспечивает созревание анадромных производителей мальмы (Пичугин, 2015). Однако при исчезновении тихоокеанских лососей мальма не исчезает, а использует альтернативную стратегию развития и превращается в мелкую речную или ручьевую форму, о чём свидетельствуют редкие случаи поимки в Утхолоке мелких самок с развивающимися гонадами, а также описания молодых популяций ручьевой формы мальмы (Леман и др., 2006; Есин, 2015), сформировавшиеся в реках Камчатки выше плотин электростанций или отрезанных от моря естественными преградами. Кроме этого, мальма осваивает мелкие ключевые нерестилища, в том числе с кислой тундровой водой, недоступные другим видам рыб, переносит на ранних этапах онтогенеза низкие температуры среды, в которых икра и ранние личинки других лососей не выживают, и по этим причинам является самым устойчивым к неблагоприятным изменениям среды видом среди лососевых рыб. Значение мальмы в водоёмах Камчатки трудно переоценить. Эти рыбы отчасти регулируют численность тихоокеанских лососей, они удивительно красивы, представляют собой привлекательный объект спортивного рыболовства, чем способствуют развитию так называемого «автономного туризма» или «выживания в дикой природе», которые развиваются в настоящее время в Российской Федерации.

3.2.2.8. Кунджа

Фенетическое разнообразие. Популяция кунджи (рис. 64) р. Утхолок представлена только проходной формой (Пичугин и др., 2006 в). Первый скат в море у кунджи происходит чаще на 4 году жизни в конце мая – июне, по достижении длины АС 139–175 мм. Самые тугорослые особи кунджи впервые скатываются на год позже, в возрасте 4+–5 лет. У смолтов кунджи соотношение полов близко к 1:1. У скатывающихся особей кунджи (как и у мальмы) примерно в 20 км от моря выделяется 2 стадии серебрения:

- серебристая пестрятка – раг marks видны в виде серых овалов, плавники (брюшные, анальный, нижние лучи хвостового) имеют оранжевый или розовый пигмент;
- серебрянка – пятен нет, спинка имеет темно-зеленый или темно-синий цвет, плавники серые. Визуально отличить серебрянок кунджи и мальмы подчас сложно. У смолтов кунджи светлые пятна на боках становятся видны в эстуарии (рис. 65).

Смолтифицирующиеся особи кунджи прекращают питаться, просвет желудка уменьшается. Смолты кунджи имеют высокую численность в эстуарии в течение июня – середины июля, что, по-видимому, обусловлено более растянутыми сроками ската. Но с последней декады июля и в августе смолты кунджи периодически заходят в эстуарий уже из моря во время приливов, имея в кишечниках «морскую» пищу.

Возврат молоди кунджи в пресную воду наблюдается с последней декады июля и до поздней осени (возможно, зимы). Вслед за устоявшимся названием неполовозрелых особей мальмы, вторично возвращающихся в реку, было предложено и у кунджи именовать эту своеобразную группировку «тысячниками», хотя они значительно круп-



Рис. 64. Закончившие нерест (выбитые) особи кунджи. Река Калкавеем. 2006 г. Вверху – самка, внизу – самец.

нее тысячников мальмы (Пичугин и др., 2006 в). Тысячники кунджи зимуют в пресной воде. На следующий год цикл выхода в море повторяется. Смолтифицировавшиеся особи кунджи второго ската имеют длину 189–271 мм и сохраняют ювенильные гонады. Особенности пребывания тысячников в эстуарии сохраняются: кунджа совершает периодические заходы из моря, перенося перепады солености, которые в течение суток составляют от 2–3 до 29 ‰. В течение второго морского нагула в возрасте 5–6 лет большая часть особей кунджи созревает.

Кроме описанного жизненного цикла, свойственного большей части особей кунджи, обнаружены другие типы стратегии, обеспечивающие наиболее полное освоение ресурсов реки и увеличивающие разнообразие структуры и устойчивость популяции. У кунджи часть особей, специализированных на питании многочисленными в реке бокоплавами, пропускает первый скат в море. Такие рыбы приобретают своеобразный золотистый (gold) оттенок чешуи (рис. 66 А) и красную окраску плавников, обусловленные, как мы полагаем, высоким содержанием оранжевого пигмента, полученным из пищи (рис. 66 Б). Особи сходной окраски отмечены в целом ряде рек на севере



Рис. 65. Смолт кунджи в эстуарии, прижизненная окраска.

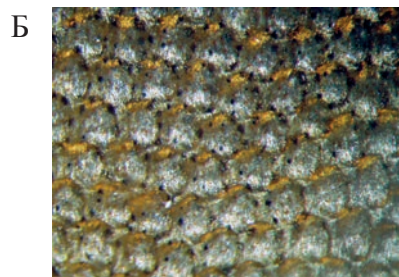
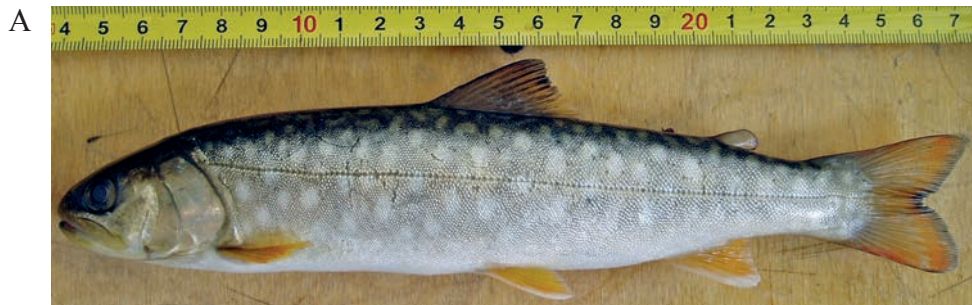


Рис. 66. А – речная самка кунджи gold. Б – чешуя особи кунджи gold. Видны зёрна оранжевого пигмента.

охотоморского побережья (Скопец, 1990). Самки и часть самцов этой группировки впервые скатываются в море в размерном диапазоне тысячников, а другая часть самцов созревает в пресной воде, до выхода в море, осуществляя на этом этапе жизненного цикла резидентную речную стратегию. Однако, после нереста и зимовки эти самцы скатываются в море, переходя к анадромной стратегии. Кроме питания бокоплавами и хищничества, кунджа всех возрастных групп в речной период жизни активно потребляет икру дальневосточных лососей как в период нереста последних (рис. 67), так и при выкапывании их гнёзд во время собственного нереста.

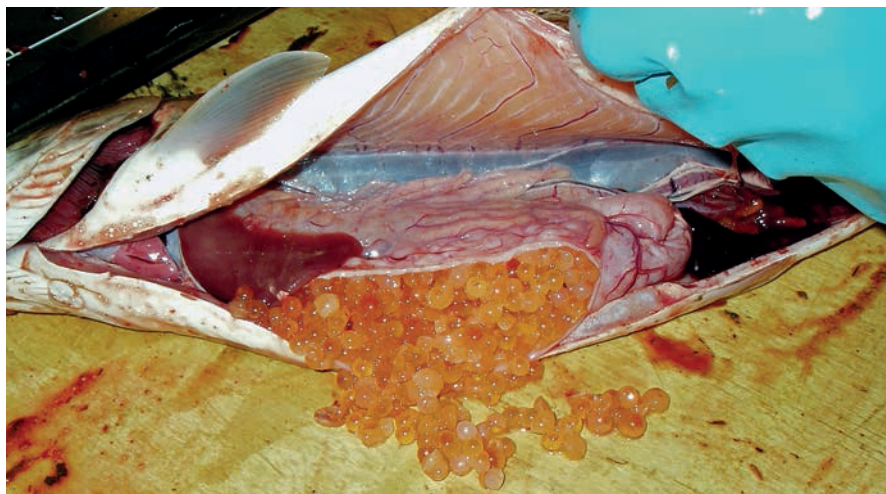


Рис. 67. Самец кунджи gold с ювенильными гонадами, питавшийся икрой кеты на нерестилище, 01.09.2005 г.

Часть крупных особей кунджи в июле – начале августа заходит с приливом из моря и занимает эстуарий Утхолока, покидая его с отливом. Они имеют серебристую окраску с хорошо различимыми светлыми пятнами (рис. 68). В пищевом комке таких особей преобладает рыба. Можно предположить, что эстуарий очень удобен для нагула хищника. Это сравнительно небольшой участок русла, перед которым концентрируется и через который мигрирует смолтифицировавшаяся молодь лососей, заходит навага, а также размножаются массовые виды: мойва и корюшки. Большая часть занимающих эстуарий особей кунджи, судя по состоянию гонад, пропускают в данном сезоне нерестовый цикл.

Самки кунджи из р. Утхолок созревают только в морской воде. В верховьях горных и горно-тундровых притоков (Калкавеем, Мысмонг и др.) обитают карликовые самцы кунджи.

Относительная численность. Кунджа в р. Утхолок – многочисленный вид.

Сроки хода и нереста. Ход производителей кунджи в оба года наблюдений из моря в реку начинался во второй декаде июля. Массовый ход кунджи отмечен в конце августа – начале сентября. Первые половозрелые особи в 2005 г. были зарегистрированы в

А



Б



Рис. 68. Крупные особи кунджи из эстуария, пропускающие данный нерестовый сезон (А); отолит кунджи (АС 480 мм) из эстуария р. Утхолок (Б).

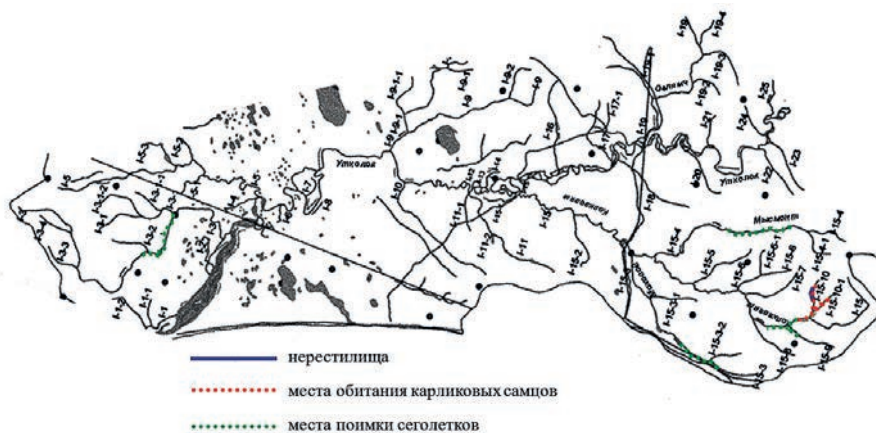


Рис. 69. Локализация нерестилищ кунджи, места обитания карликовых самцов и поимки сеголетков в бассейне реки Утхолок. На карте обозначены только достоверно известные нерестилища.

притоках в середине августа. По-видимому, в это время проходил нерест, а в сентябре в уловах уже попадали отнерестившиеся рыбы. Нерест кунджи в 2006 г. проходил в сентябре.

Распределение и локализация нерестилищ. В северной части ареала кунджа для нереста предпочитает наиболее теплые участки рек с относительно спокойным течением, что связано с температурными предпочтениями в период размножения и раннего онтогенеза (Савваитова и др., 2007). О локализации нерестилищ кунджи мы судили по частоте встречаемости её личинок (сеголетков), которые из-за слабого развития плавательных способностей (осевого скелета и скелета плавников) не покинули мест своего вылупления. Разновозрастная молодь кунджи имеет широкое распространение по всей речной системе, однако сеголетки кунджи пойманы только в верховьях горно-тундровых притоков (Моховой, Мысмонт, Калкавеем) и горно-тундровом притоке нижнего течения Утхолока – р. Алхэн, где и находятся нерестилища вида.

В 2006 г. нами был пойман единственный выбитый самец кунджи в одной из боковых протоков среднего течения р. Утхолок. Нерест кунджи наблюдали в 2007 г. (рис. 69) в верховьях притоков Утхолока (Калкавеем, Мысмонт), где ширина русла не превышает 0.7 м, глубина – 0.15 м (рис. 70, 71). Кунджа вымётывала икру непосредственно на грунт, не строя гнёзд. Течением икру заносило под крупные камни, образующие русло. Каждую проходную самку сопровождали 1–2 проходных и до 10 карликовых самцов.

Таблица 22. Длина (мм) и масса (г) тела кунджи в выборке из реки Утхолок

Год	Самки	Самцы
2004	<u>473 (280–691), n=18</u> 1185 (230–3706)	<u>468 (268–805), n=15</u> 1171 (198–4652)
2005	<u>433 (352–626), n=38</u> 891 (442–2465)	<u>448 (283–976), n=37</u> 830 (266–2521)
2006	<u>379 (242–502), n=11</u> 660 (191–1275)	<u>361.9 (267–485), n=22</u> 561 (213–1345)

Примечание. Обозначения как в табл. 14.

Таблица 23. Длина и масса тела кунджи из реки Утхолок в разном возрасте, 2004 г.

Возраст, лет	Самки	Самцы
4+	<u>292, n=1</u> 210	<u>278 (156–335), n=5</u> 258 (32.6–423)
5+	<u>334 (257–390), n=12</u> 380 (183–588)	<u>365 (312–415), n=6</u> 504 (304–773)
6+	<u>445 (325–570), n=14</u> 920 (328–1704)	<u>412 (268–512), n=14</u> 737 (198–1258)
7+	<u>513 (460–570), n=5</u> 1232 (928–1599)	<u>519 (430–585), n=7</u> 1400 (795–1813)
8+	<u>510 (440–550), n=7</u> 1225 (783–1491)	<u>513 (488–550), n=3</u> 1339 (1105–1691)
9+	<u>606 (595–623), n=4</u> 2114 (1740–2740)	<u>620 (610–630), n=2</u> 2284 (2136–2432)
10+	<u>646 (615–677), n=2</u> 2321 (2071–2570)	<u>740 (675–805), n=2</u> 2677 (2167–3186)
11+	<u>680, n=1</u> 3706	<u>700, n=1</u> 2953
12+	<u>650 (620–691), n=3</u> 2713 (1989–3598)	<u>760, n=1</u> 4652

Примечание. Обозначения как в табл. 14.



По-видимому, в более крупных и глубоких притоках Утхолока кунджа строит гнёзда, как это описано для других водоёмов западной Камчатки (Пичугин и др., 2006 в), однако нам наблюдать этого не удалось.

Длина и масса тела. Длина и масса тела выловленных производителей проходной кунджи представлена в таблице 22. В старших возрастных группах самцы были в среднем крупнее самок (табл. 23).

Возраст рыб в уловах из основного русла р. Утхолок (по данным 2004 г.) – 2+–12+ лет. Половое созревание происходит в возрасте 5+ лет. Размерно-возрастной состав кунджи представлен в таблице 23.

Биология молоди кунджи из реки Калкавеем. Ранние этапы онтогенеза кунджи в северных водоёмах до настоящего времени не изучены. Её предличинки выходят

Рис. 70. Нерестилище кунджи в верховье реки Калкавеем.



Рис. 71. Производители кунджи на нерестилище в верховье реки Калкавеем.

из гнёзд раньше, чем таковые мальмы и имеют более крупные размеры (более 20 мм). Первый год жизни и, по-видимому, второй летний сезон личинки и ранние мальки проводят вблизи своих нерестилищ, питаясь бентосными организмами. В зависимости от цветности воды нерестового участка их окраска варьирует от светло-серого до почти чёрного (рис. 72).

Длина (по Смитту) личинок кунджи (рис. 72–73) из притоков р. Утхолок в первой декаде июня 2006 г. составляла 26–29 мм, а 29 июня того же года 30–32 мм. Рот полу-



Рис. 72. Предличинка (сверху) и личинки кунджи из притока Моховой. АС 26–29 мм. 01.06.2006 г.



Рис. 73. Сеголетки кунджи из Калкавеема. АС 30–32 мм. 29.06.2006 г.

нижний. Плавниковая кайма продолжается от заднего края жирового плавника до анального отверстия. Фон тела – серый. Голова, туловище, основание и центральные лучи хвостового плавника покрыты зернами чёрного пигмента. На боках 6–11 (чаще 8–9) темно-серых широких овальных мальковых пятен (parr marks) с размытыми краями. В хвостовом стебле мальковые пятна могут сливаться в вытянутое вдоль боковой линии тёмное пятно. У более мелких предличинок (длиной около 26 мм, рис. 72), сохранивших жёлтого цвета желточный мешок с хорошо заметным кровеносным сосудом, мальковые пятна еще не разделены вдоль боковой линии. Не исключено, что у личинок из разных притоков одной реки число мальковых пятен несколько различается (например, в двух притоках Утхолока, соответственно, 6–9 и 9–11 пятен). Передний край спинного плавника примерно до середины самого длинного луча – чёрного цвета. В основании заднего края жирового плавника видна либо чёрная полудуга, либо чёрное или тёмно-серое пятно с размытым краем. Верхняя и нижняя лопасти хвостового плавника (у некоторых особей и середина спинного плавника) имеют оранжевый или жёлтый пигмент. Остальные плавники прозрачные.

Двухлетки и трёхлетки кунджи (рис. 74–75) активно мигрируют по реке и с этого возраста часто попадали в мальковые ловушки. Особи кунджи, пойманные в реке Калкавеем мальковыми ловушками и мережей, имели возраст от 2+ до 6+ лет, преобладали особи 3–3+ (65.1%) – 5+ лет (25.6%). Их размеры варьировали от 96 до 188 мм (в сред-



Рис. 74. Годовик кунджи из притока с коричневой тундровой водой.



Рис. 75. Малёк кунджи в возрасте 2, окраска gold.

нем – 142.5 мм), масса – от 9.2 до 58.8 г (в среднем – 32.6 г). Соотношение полов у неполовозрелой кунджи (II стадия зрелости) – 1:1. Старшие возрастные группы молоди кунджи в реке занимают нишу хищника, интенсивно потребляя покатную молодь кеты и горбуши. Единично в «летней» пище встречена девятииглая колюшка.

Покатная миграция

Сеголетки около полевого лагеря, на стационарных точках попадали в ихтиопланктонные сети единично только в 2004 г. 29 июня 2006 г. в верховьях Калкавеема было зарегистрировано ночное расселение сеголетков кунджи в форме покатной миграции (см. раздел Мальма, рис. 63).

Молодь старших возрастных групп. В 2004 г. скат смолтов и тысячников кунджи прошел, фактически, к началу исследований – первые съёмки пришлись на самое его окончание. Он проходил на фоне падения уровня воды после весеннего половодья и, соответственно, прогрева воды. Своего максимума скат молоди кунджи достиг к середине июня, а к 1 июля, фактически, завершился. В июле проходило расселение пестряток в пределах речной системы (миграция из притока в основное русло), в мерёжу они попадали в сравнительно небольшом количестве.

В 2005 г. интенсивная покатная миграция молоди кунджи (в основном смолтов и тысячников) была непродолжительной (рис. 44). В Калкавееме период её массового ската пришелся на 16 июня – 1 июля, и на 1–24 июля в Утхлоке. Тем не менее, до и после массового ската некоторое количество молоди кунджи (пестряток и речных самцов) попадало в мерёжу каждую ночную съёмку.

В начале периода наблюдений среди покатной молоди преобладали пестрятки, но их численность относительно смолтов снижалась, и к июню последние стали преобладать среди покатников. Среди смолтов в начальный период ската преобладали серебрянки – наиболее подготовленные к жизни в море особи, – затем молодь на более ранних этапах смолтификации. После ската смолтов, началось расселение пестряток в пределах речной системы. Оставшиеся в реке особи (в том числе речные самцы) либо расселялись в пределах речной системы, либо спускались из верховьев Утхлока и его притоков, чтобы кормиться икрой тихоокеанских лососей.

До начала массового ската смолтов, в море мигрировали так называемые тысячники кунджи.

Массовый скат смолтов кунджи завершился ко времени, когда вода прогрелась настолько, что её температура в течение суток на протяжении нескольких дней не опускалась ниже 14 °С. Расселение пестряток продолжалось при высоких июльских температурах воды (14–20 °С).



А



Б

Рис. 76. А – личинки мальмы (2 экз. вверху) и личинки кунджи (2 экз. внизу); Б – мальки мальмы (сверху и снизу) и кунджи (2 экз. посередине) из р. Утхолок. 2006 г.

В 2006 г. скат смолтов и тысячников кунджи завершился к началу третьей декады июня, при температурах воды не более 11 °С, и постепенно снижающемся уровне воды. Однако смолтов и тысячников кунджи регистрировали в уловах электролова и мальковых вентерей уже в начале июня. По-видимому, их покатная миграция проходила и в этот период. В июле в мерёжку попадала молодь (пестрятки), совершавшая миграции в пределах речной системы.

*Различия в морфологии и биологии двух близких видов голецов рода *Salvelinus*: мальмы и кунджи.* Личинки мальмы (рис. 76 А), пойманные в одно и то же время с личинками кунджи, отличаются несколько меньшей длиной, более тёмным фоном тела, более чёткими краями мальковых пятен, отсутствием или очень слабым развитием чёрного пигмента на переднем краю спинного плавника и в области жирового плавника, меньшим числом жаберных лучей. По отдельности, личинки двух видов без должного навыка идентифицируются с трудом, однако, в смешанной пробе их разделение не составляет затруднений (Пичугин и др., 2008 в). У мальков мальмы и кунджи различия усиливаются (рис. 76 Б). Рисунок на теле молодых кундж характеризуется симметричным чередованием светлых пятен и мальковых полос: по два пятна лежат дорсовентрально (одно – выше, другое – ниже боковой линии) между соседними полосами и по одному пятну располагается в середине каждой полосы около боковой линии. Встречаются фенотипы с иным количеством пятен (например, три пятна между полосами и два в середине полос), но они всегда следуют расположению полос. Небольшие нарушения симметричности рисунка наблюдаются иногда на хвостовом стебле некоторых мальков кунджи. У мальков мальмы окраска более разнообразна, полосы *rain marks* расположены не регулярно, иногда – в виде нескольких овальных тёмных пятен, мелкие красные или оранжевые пятна могут отсутствовать, а если они уже имеются – на боках тела располагаются хаотично.

Питание ранней молоди двух видов сходно и включает водных личинок насекомых, моллюсков, ракообразных. В старших возрастных группах спектр питания мальмы сохраняется, а кунджа специализируется на крупных бокоплавах (gold) или переходит к хищничеству. Тысячники кунджи активно питаются весной и в начале лета покатной молодью кеты и горбуши, потребляют девятииглую и китайскую колюшек. В р. Утхолок и её притоках два этих близких вида имеют разные нерестовые участки с различными абиотическими условиями. Поэтому темп роста кунджи значительно превышает таковой мальмы, и созревающие производители кунджи значительно крупнее производителей мальмы. На исследованные нами ключевые нерестилища мальмы производители кунджи не заходят, их личинки там не встречаются, хотя годовики и двухгодовики кунджи изредка бывают в уловах.

В отличие от мальмы кунджа, как специализированный хищник, мало зависит от икры дальневосточных лососей для собственного воспроизводства, но в значительной степени регулирует численность последних, особенно кеты и горбуши, активно потребляя их икру на нерестилищах и покатную молодь в низовьях, эстуарии и морском побережье. Старшая молодь кунджи, переходящая на хищное питание, составляет конкуренцию молоди микижи сходного размера. По нашим наблюдениям, в среднем и нижнем течении Утхолока эти виды охотятся на молодь лососей на одних и тех же участках реки, расходясь только по предпочитаемой скорости речного потока, (микижа – на более скоростных участках). Кунджа, как и мальма, является замечательным объектом рыболовства.

3.2.2.9. Микижа

Фенетическое разнообразие

В локальных популяциях микижа на Камчатке демонстрирует два основных типа жизненной стратегии – резидентный и мигрантный, причём последний, в зависимости от конкретных условий обитания, может значительно варьировать по протяжённости путей миграций и времени пребывания в море или в солоноватоводных участках побережья (Кузицин, 2010; Павлов, Савваитова, 2010). На основании габитуальных особенностей, данных мечения и повторных поимок, анализа миграций, разнообразия вариантов строения чешуи и соотношения доли ионов стронция и кальция в отолитах (Савваитова и др., 1997; Павлов и др., 1999, 2001; Зиммерман и др., 2003; Кузицин, 2010) у микижи из р. Утхолок выделены следующие типы жизненной стратегии (рис. 77):

– типично проходной (ТА) – первые 2–4 года рыбы проводят в реке, совершают скат в море, где нагуливаются от 1 до 5–6 лет до достижения половой зрелости, после чего возвращаются в реку на нерест (рис. 77–79);

– проходной–Б (АБ) – как и в предыдущем случае, молодь после первых 2–4 лет жизни в реке совершает скат в море, но нагуливается в прибрежной зоне всего около 3 месяцев и возвращается обратно в реку неполовозрелой, на зимовку. Следующей весной неполовозрелые рыбы совершают повторный скат в море, где нагуливаются 1–6 лет до достижения половой зрелости, после чего возвращаются в реку на нерест (рис. 77–79). В момент анадромной миграции из моря в реку по внешним габитуальным особенностям и окраске типично проходные и проходные–Б рыбы неразличимы. У них характерная «пелагическая» окраска: серая или тёмно-серая спина, серебристые бока

и белое брюхо, на спине и верхней части головы мелкие овальные тёмные пятнышки (рис. 73);

– эстуарный (Э) – после завершения пресноводной фазы жизненного цикла особи в возрасте 2–5 лет совершают скат в море, но нагуливаются только в зоне солоноватых вод в течение 1–3 последовательных лет до достижения полового созревания, после чего возвращаются в реку на нерест (рис. 78). Эстуарные рыбы по своему внешнему облику напоминают речную микижу, однако имеют относительно небольшое число чёрных пятен в передней части тела. В момент захода эстуарные особи имеют серебристые бока, но вскоре после захода в реку они темнеют (рис. 80);

– речной эстуарный (РЭ) – для этого типа характерно чередование пребывания в пресных водах и в зоне солоноватых вод в течение жизни, независимо от созревания гонад. В жизни отдельной особи может быть как однократный выход из реки в прибрежную зону моря, так и несколько выходов, однако во всех случаях зимовка происходит только в реке (рис. 77, 78, 81);

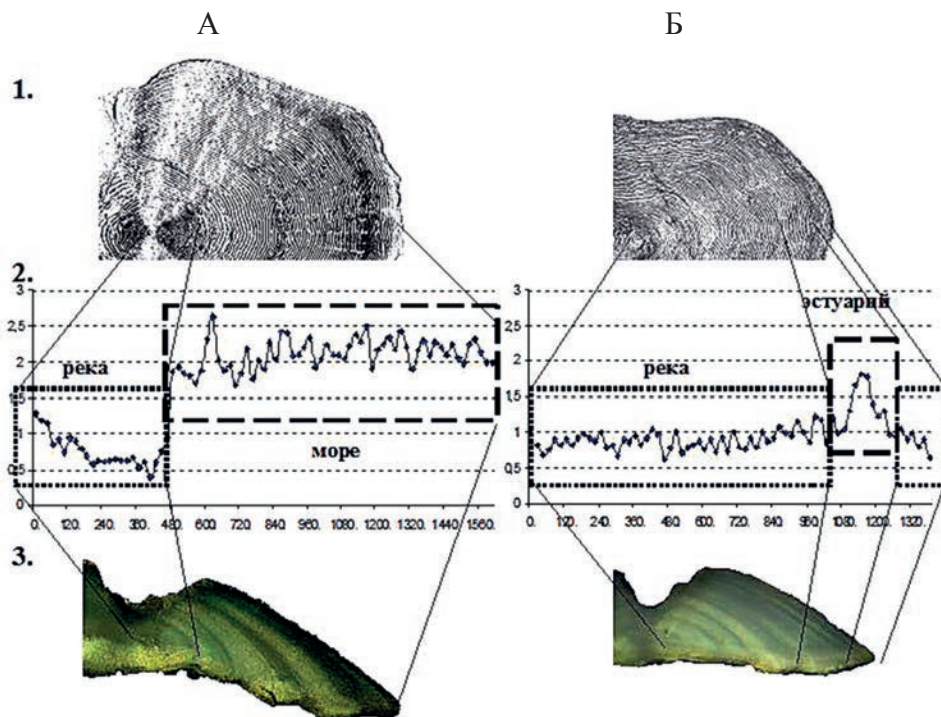


Рис. 77. Периодизация жизненного цикла микижи разными методами на различных регистрирующих структурах (по Зиммерману и др., 2003; по Кузищину, 2010). А – типично проходная (ТА), Б – речная эстуарная (РЭ) микижа. 1) по чешуе: узкие речные годовые зоны в центральной части (7–8 склеритов) и широкие морские на периферии (18–48 склеритов) или эстуарные (14–18 склеритов) в каждой из годовых зон; 2) по результатам рентгеноскопической масс-спектрометрии отолитов. Соотношение ионов Sr/Ca измеряли через 40 мкм от примордиума (центральной части) по прямой линии (трансекте) до внешнего края отолита. Трансекты в центральных частях отолита характеризовались низкими значениями соотношения ионов Sr/Ca, что соответствовало узким речным годовым зонам на чешуе (1) и высокими значениями соотношения ионов Sr/Ca в периферической части отолита, соответствующей морскому или эстуарному периодам жизни; 3) по поперечным шлифам отолитов.



Рис. 78. Схема образа жизни микижи с разными типами жизненной стратегии (по Павлов и др., 2007).

– речной, или резидентный (Р) – весь жизненный цикл реализуется только в пределах речной системы. Среди речного типа можно выделить «речную микижу» – особей, созревающих в возрасте 5–7 лет при длине тела более 350 мм и «карликовых самцов» – особей в ювенильном облике, созревающих в возрасте 2–4 лет при длине тела 140–200 мм (рис. 78, 81).

По габитуальным особенностям и окраске различить речных эстуарных и речных рыб практически невозможно. У речных рыб чаще встречаются особи с большим числом чёрных пятен на спине, боках тела и брюхе. Речные эстуарные рыбы старшего возраста (более 8+ лет) также имеют большое число чёрных пятен.

Кроме вышеназванных, обнаружены «полуфунтовики» – рыбы, которые впервые скатившись в море, проводят там несколько месяцев, и, будучи неполовозрелыми, возвращаются в реку на зимовку (Павлов и др., 2001; Савваитова и др., 2005). Они относятся к проходным-Б, эстуарным или речным эстуарным особям и являются, по сути, стадией их жизненного цикла (Савваитова и др., 2005). По внешнему облику полуфунтовики выглядят как небольшие проходные рыбы (рис. 82).

Во все годы наблюдений в локальном стаде микижи преобладали особи с мигрантной жизненной стратегией – типично проходные и проходные-Б, суммарная доля которых всегда составляла более 85%. Встречаемость особей с эстуарным и речным эстуарным типами жизненной стратегии неравномерная, в отдельные годы таких рыб не регистрировали вовсе (например, в 1997, 1998, 2000 гг.).

У проходной микижи известно существование сезонных рас. Так, две сезонные расы проходной микижи широко распространены в реках Северной Америки: «зимний» и «летний» стальноголовый лосось (Behnke, 1992; Busby et al., 1993; Савваитова и др., 1999). Зимний стальноголовый лосось заходит из моря в реку в брачном наряде, со зрелыми половыми железами, его нерест происходит через 1–3 месяца после захода в

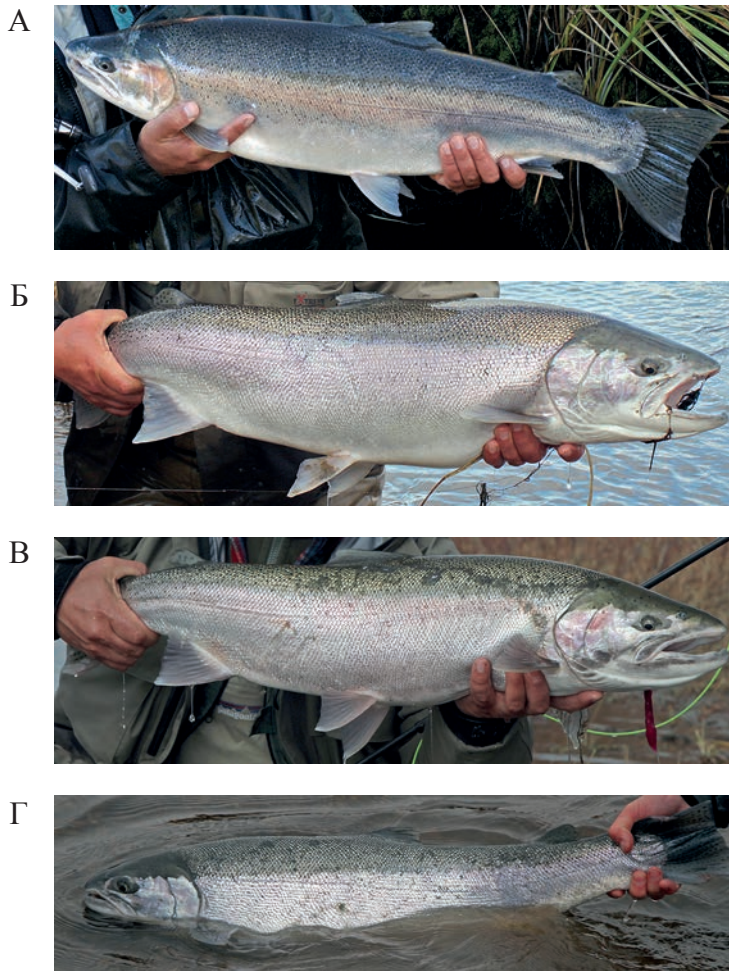


Рис. 79. Типично проходная (А – самец, Б – самка) и проходная–Б (В и Г, В – самец, Г – самка) микижа из реки Утхолок. Фотографии рыб выполнены в октябре, во время миграции производителей на зимовку. Для иллюстраций выбраны особи без брачной окраски или с минимальным её проявлением.

реки; летний стальноголовый лосось заходит из моря без брачного наряда, с незрелыми половыми железами, его нерест происходит через 9–11 месяцев после захода в реки. На Камчатке сезонные расы описаны в реках юго-западной Камчатки (Кузищин и др., 2007; Кузищин, 2010).

Проходная микижа р. Утхолок принадлежит к озимой расе. Анадромная миграция производителей происходит в осеннее время, с конца августа – до ледостава в первой половине ноября. Есть сведения, что ход рыб некоторое время продолжается в течение всего ноября, подо льдом. Нерест рыб происходит следующей весной, после зимовки, то есть через 8–9 месяцев после захода из моря. С начала мая перезимовавшие производители проходной микижи имеют хорошо выраженный брачный наряд и половые железы на IV–V и V стадиях зрелости. В то же время весной, с середины по конец мая, в нижнем течении р. Утхолок, на расстоянии 45–50 км от устья зарегистрированы осо-

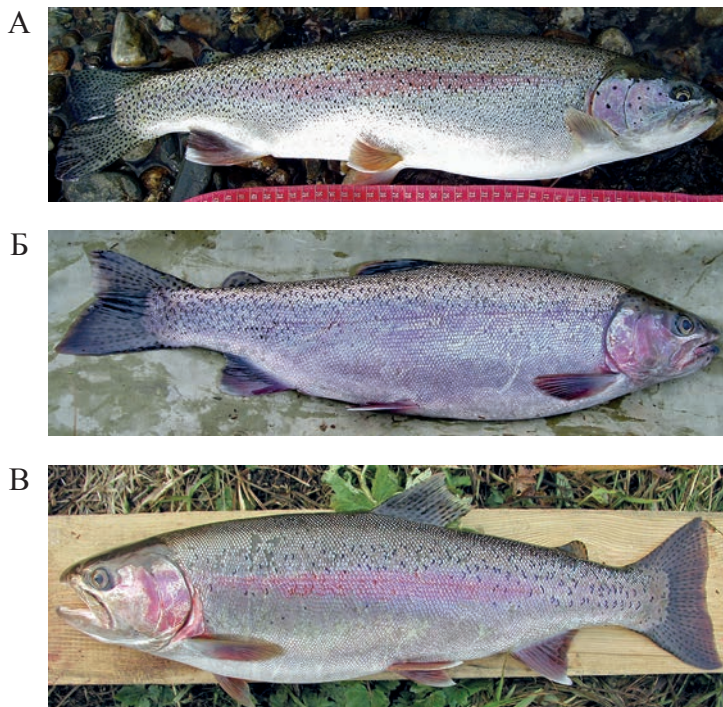


Рис. 80. Эстуарная микижа из реки Утхолок. Фотографии выполнены в сентябре – октябре, во время анадромной миграции из эстуария в реку. А – особь в момент захода в реку из эстуария имеет серебристые бока и белое брюхо; Б, В – особи, прошедшие в реке 2–3 недели после захода в реку из эстуария. Бока темнеют, брюхо становится серым.

би микижи со слабо выраженным брачным нарядом, их бока были серебристые, чешуя – не вросшая в кожу, самцы без крюка на нижней челюсти, но их половые железы имели те же, IV–V и V стадии зрелости. Серебристых особей микижи со зрелыми гонадами отмечали в 1970–1971 гг. и в 2004 г. Весьма вероятно, что такие «серебристые» особи принадлежат к яровой расе микижи, они входят в реку весной и размножаются через 2–3 недели после захода из моря. Таким образом, весьма вероятно, что проходная микижи р. Утхолок имеет сложную структуру и состоит из двух сезонных рас.

Ранее в реках западной и восточной Камчатки был обнаружен полиморфизм пресноводной микижи, выражающийся в существовании «рядов форм» тихоокеанских форелей рода *Parasalmo* (Proebstel et al., 1997; Савваитова и др., 1998; Павлов и др., 2001). «Ряд форм» – это ситуация, когда в условиях симпатричного существования в одном водоёме встречаются особи микижи, которые несут признаки типичной пресноводной микижи (“rainbow trout”), североамериканской “краснополосой форели (“redband trout”) и даже некоторых форм близкого вида, лосося Кларка – прибрежному лосося Кларка (“coastal cutthroat trout”) и форели западного склона (“West slope cutthroat trout”) (Behnke, 1992; Савваитова и др., 1998). В разных реках встречаемость особей с той или иной комбинацией признаков различна, в целом, преобладает типичная пресноводная микижа “rainbow trout”, особи с признаками других форм редки и встречаются, преимущественно, в реках северной части Камчатки (Павлов и др., 2001).



Рис. 81. Речная эстуарная (А и Б) и речная (В–Д) микижа из реки Утхолок: по внешнему облику их различать трудно. Особи с речным типом жизненной стратегии чаще имеют большее число чёрных пятен на голове и боках тела.



Рис. 82. Полуфунтовик микижи из реки Утхолок.



Рис. 83. Речная микижа из реки Утхолок, несущая признаки «краснополосой форели» («redband trout»). А, Б – варианты. У варианта А – более светлая окраска хвостового стебля, связанная с постморральными изменениями.

В р. Утхолок во все годы наблюдений преобладала типичная микижа, лишь в некоторые годы (1995, 1997, 2001 гг.) регистрировали отдельных особей с признаками краснополосых форелей (“redband trout”) – рис. 83. По-видимому, особи с признаками краснополосых форелей не представляют собой какой-либо обособленной группы и составляют единое нерестовое стадо с обычной микижей Камчатки.

Анадромная миграция и зимовка производителей

Проходная микижа начинает подниматься в реку в конце августа – начале сентября. В разные годы сроки начала анадромной миграции могут смещаться в зависимости от температуры воды в реке на 5–10 дней. В 1995 г. начало захода проходных рыб из моря в реку отмечено после 7 сентября, в 1996 г. – 11–13 сентября, в 1997 г. – 1–2 сентября, в 1998 г. – 30 августа. Наибольшей интенсивности ход проходной микижи достигает в первую неделю октября. Ход проходной микижи может приостанавливаться, если уровень воды в нижнем течении реки падает, и глубина на перекатах составляет менее 50 см (рис. 84).

В течение всего периода миграции производителей проходной микижи из моря в реку преобладали особи без каких-либо проявлений брачного наряда, их доля во все годы составляла более 75% от выловленных рыб. Рыб с более или менее выраженной брачной окраской также отлавливали в течение всего хода. Как правило, более или менее выраженную брачную окраску имели самцы (рис. 85).

В пределах реки можно выделить несколько типов биотопов, предпочитаемых микижей в качестве основных мест стоянок.

1. Нижняя кромка плёса – подпор переката («охвостье» плёса – tail out). Места перехода глубокого плёса в мелководный поперечный или диагональный перекат. В таких местах узкие глубокие плёсы переходят в широкие мелководные перекаты, где течение реки ускоряется. Как правило, микижа располагается в середине реки на относительно небольшой глубине (0.5–0.6 м), если в таком месте находятся несколько рыб,



Рис. 84. Участок реки Утхолок в районе базового лагеря (удаление 55–60 км от устья), начало октября 2003 г. После длительного периода сухой погоды река сильно обмелела, и проходная микижа не шла вверх по течению через обмелевшие перекаты (обозначены стрелками).



Рис. 85. Внешний вид анадромных производителей проходной микижи. А – конец сентября 2001 г., самка без признаков брачной окраски; Б – конец сентября 2001 г., самец с выраженной розовой полосой на боках тела, розовыми «щеками», оливковой спиной и контрастными чёрными пятнышками по спине; В – конец октября 2001 г., самка без признаков брачной окраски.

они распределяются параллельно друг к другу и поперёк стрежня реки, крайне редко – одна за другой. В подпоре переката находились чаще две, реже три рыбы, в одном из таких мест было обнаружено пять рыб. Количество «охвостьев» в среднем и нижнем течении р. Утхолок весьма велико, их площадь варьирует от 140–150 до 400 м², в среднем 220–230 м².

2. Ровные плёсы с обрывистым берегом с одной стороны и пологим берегом с другой (the run). Такие плёсы характеризуются более или менее ламинарным потоком с максимальными скоростями течения на расстоянии 1/3 ширины реки от обрывистого берега. Микижа располагалась на всём протяжении плёса, поодиночке, очень близко к обрывистому берегу. Если вдоль высокого берега были затопленные кусты или стволы деревьев, то микижа была неподалёку от них. На плёсах длиной 400–500 м могло быть до 20 особей проходной микижи (по данным гидроакустической съёмки). В участках среднего и нижнего течения такого рода биотопы занимали большую часть площади речного русла (до 74% – по данным расшифровки спутниковых снимков).

3. Глубокие речные ямы на излучинах реки с системой воротных течений в них (the deer pool). Площадь ям варьирует от 250 до 500 м², глубина – от 2.5 до 5 м. В период проведения исследований количество рыб в таких ямах было невелико, весьма вероятно, что такого рода ямы представляют собой зимовальные станции, куда рыба перемещается после ледостава. Подтверждением использования таких ям в качестве зимовальных выступает то, что первые поимки анадромной микижи в весенний период происходили именно в таких ямах.

4. Подперекатная проточная яма (the eddy). Такие ямы располагаются непосредственно ниже по течению от мелководного переката, в них наблюдается равномерное течение



Рис. 86. Участок нижнего течения реки Утхолок, зимовальная яма проходной микижи (обозначена овалом). Максимальная глубина – 4.2 м, площадь – 360–370 м². Сентябрь 2005 г.

от берега до берега, чаще они имеют вид глубокого продольного желоба вдоль одного из берегов. Проходная микижа располагается вдоль стрежня реки, в самом желобе.

Для зимовки производители проходной микижи размещаются в глубоких ямах нижнего и среднего течения реки (рис. 86). По многолетним наблюдениям, подавляющее число зашедших из моря рыб зимует на участке от 5 до 60–65 км от устья. После распада льда в начале – середине мая перезимовавшие производители продолжают движение вверх по течению и быстро, в течение двух – трёх недель, достигают притоков среднего и верхнего течения реки.

Размножение микижи

Локализация нерестилищ в речной системе. В бассейне р. Утхолок микижа размножается как в основном русле, так и в многочисленных притоках тундрового типа. В основном русле нижней границей нерестилищ является сороковой километр от устья. Далее вверх по течению нерестилища располагаются по всему руслу до участков верхнего течения, на удалении до 120 км от устья. Крупнейшими нерестовыми притоками микижи являются реки Калкавеем, Водоросль, Кувшэс и Оглямч, кроме того, нерест может происходить в небольших тундровых ручьях (рис. 87). Нерестилища микижи приурочены к гравийно-галечным перекатам, реже расположены на плёсах, несмотря на то, что распределение нерестилищ в реке и носит мозаичный характер, производители осваивают весьма обширные пространства дна реки. В р. Утхолок отмечены участки, где на одном перекате могут размножаться 10–15 пар производителей, однако массовых нерестилищ не обнаружено. В притоках нерестилища также приурочены, в основном, к перекатам, в некоторых небольших притоках среднего течения длиной 10–15 км (Оглямч, Кувшэс) всё их пространство представляет собой сплошное нерестилище микижи (Максимов, 1974). В целом, площадь нерестилищ в р. Утхолок и её



Рис. 87. Нерестилище микижи в небольшом ручье – притоке реки Утхолок. Верхнее течение, около 110 км от устья.

притоках весьма велика, по экспертным оценкам, составляет около 20 тыс. м², фактически, весь бассейн реки, за исключением участков горных истоков и нижнего течения, представляет собой гигантский нерестовый участок.

Сроки подхода производителей, сроки нереста. Ход проходных и полупроходных производителей происходит осенью (рис. 37). На зимовку они располагаются в многочисленных русловых ямах. Такие ямы встречаются на всём протяжении реки, от границы приливных вод до участков верхнего течения. В то же время глубокие (более 3 м) и большие по площади (более 500–600 м²) ямы встречаются, в основном, в нижнем и среднем течении реки. Поэтому весной, после распаления льда производители возобновляют движение вверх по течению, к нерестилищам. Ход производителей с зимовальных ям нижнего течения к нерестилищам зависит от сроков схода льда и весеннего прогрева воды, обычно – с конца второй декады мая по конец мая, иногда – по начало июня. Начало хода наблюдается при температуре воды 0.3–0.4 °С, он продолжается на фоне медленного роста температуры до 3.6 °С. Не исключено, что ход может начинаться ещё подо льдом (Максимов, 1974). Пик весеннего хода приходится на конец снегового паводка, когда начинается спад уровня и просветляется вода. Перед нерестом производители микижи отстаиваются в ямах с водоворотным течением (рис. 88).

Нерест микижи в бассейне р. Утхолок растянут во времени и определяется динамикой температуры в конкретных участках речной системы. Так, в крупнейшем нерестовом притоке – р. Калкавеем, разгар нереста приходится на первую – вторую неделю июня и совпадает с периодом паводка, когда река буквально выходит из берегов, а температура воды достигает 3 °С и продолжает подниматься до 10.5 °С. В основном русле р. Утхолок – в участках нижнего течения (40 км от устья), нерест происходит в сходные сроки, однако при несколько большей температуре – от 3.8 до 10.9 °С. В нижнем и среднем течении реки нерест заканчивается в третью неделю июня, а в верховьях



Рис. 88. Яма с воротным течением – место стоянки производителей микижи перед нерестом. Река Утхолок, верхнее течение, удаление 100–110 км от устья.

реки, вероятно, продолжается до конца июня. Вальчаки (особи, возвращающиеся в море после нереста) и погибающие после нереста рыбы встречаются в реке с конца первой декады июня до конца июня.

Морфобиологические характеристики производителей. Длина тела типично проходных рыб варьировала от 660 до 905 мм (в среднем – 789.5 мм), масса тела от 2770 до 8820 г (в среднем – 5162.2 г), возраст – от 5 до 9 лет. В стаде преобладали самки, их доля была 62–68%, абсолютная плодовитость – 6179–12844, в среднем – 7820 икринок. Проходные-Б особи имели длину тела 540–905 мм (в среднем – 809.9 мм), массу тела – 1980–8545 г (в среднем – 5689.5 г), возраст – от 4 до 10 лет. Среди них также преобладали самки (до 74%), абсолютная плодовитость – 5872–13115, в среднем – 7739 икринок. Перед нерестом типично проходные самцы приобретают яркий брачный наряд, у самок он выражен в меньшей степени (рис. 89). Длина тела эстуарных рыб – 346–556 (в среднем – 443.8) мм, масса тела – 516–2110 (в среднем – 1226) г; длина тела речных эстуарных рыб – 232–565 (в среднем – 390) мм, масса тела – 134–2160 (в среднем – 755) г; длина тела речных рыб – 235–515 (в среднем – 338) мм, масса тела – 162–1867 (в среднем – 649) г. Среди эстуарных и речных эстуарных рыб соотношение полов примерно равное, иногда самцы незначительно преобладают, плодовитость самок – 2476–4420 (в среднем – 3412) икринок. Среди речных рыб во все годы резко преобладали самцы, а в отдельные годы самок не было вовсе.

Топография нерестилищ и гидрологический режим. Нерестовые бугры микижи приурочены к перекатам, сложенным гравием и галькой. В то же время в некоторых участках основной реки и её притоков, особенно со значительным уклоном ложа, нерестовые бугры микижи могут располагаться далеко впереди перекатов, на плёсах. В не-



Рис. 89. Производители типично проходной микижи реки Утхолок, в середине – самка, сверху и снизу – самцы. Май 2004 года.

Таблица 24. Фракционный состав нерестовых бугров микижи реки Утхолок, %

Размер фракции, см	Участок реки		
	Основное русло	Приток Калкавеем	Приток Оглямч
<0.3	19.3 (16–22)	11.3 (10–13)	21.5 (17–24)
0.3–1	27.2 (25–32)	33.7 (30–36)	27.1 (22–31)
1–3	25.6 (23–29)	27.4 (24–30)	25.9 (21–29)
3–5	12.6 (11–16)	11.8 (10–13)	12.7 (10–15)
5–10	10.4 (9–13)	11.7 (9–14)	10.6 (8–12)
>10	5.1 (3–7)	4.1 (3–6)	2.2 (1–4)
>50	2.64 (2.57–2.78)	2.74 (2.66–2.85)	2.33 (2.29–2.56)

больших узких притоках нерестовые бугры сооружаются по стрежню реки, на значительной глубине, которая достигает 1 м, обычно столб воды над буграми составляет 0.7–0.8 м. В более крупных притоках (р. Мысмонт⁴) нерестовые бугры могут располагаться на значительной глубине, до 2 м (Савваитова и др., 1973; Максимов, 1974). В основном русле р. Утхолок нерестилища располагаются в конце плёсов перед гребнем перекатов, но могут быть выше по течению на плёсах (Максимов, 1974). Глубина расположения бугров под водой – от 50 до 140 см.

Гидрологический режим на нерестилищах микижи нестабилен. В начале нереста, при высоком уровне паводковых вод, часть рыб нерестится на значительной глубине – до 2.5 м. В основном русле реки нерест во время паводка может проходить на глубине 1.5–1.7 м. Во время нереста скорость течения на нерестилищах велика и составляет 1.2–1.8 (в среднем 1.5) м/с. По окончании паводка, когда на реке устанавливается летняя межень, столб воды над буграми составляет не менее 50 см. После схода паводковых вод некоторые бугры микижи, расположенные на участках пологого берега вблизи переката, могут обсыхать и оказываться на поверхности. Икра в таких буграх гибнет. В связи с этим, нерест микижи на большой глубине, где термический и гидрологический режим более или менее стабильны, может рассматриваться как приспособление для более высокой выживаемости потомства.

Строение и размеры нерестовых бугров. Форма бугров, в большинстве случаев, овальная. Длина бугров типично проходных и проходных–Б самок варьировала от 150 до 260 (в среднем – 210) см, ширина – от 90 до 120 (в среднем – 114) см, высота – от 30 до 40 (в среднем – 35) см. Площадь бугра – от 2.03 до 3.45 (в среднем – 3.16) м². Как правило, бугры, расположенные на перекатах и на сильном течении, больше по размерам, чем бугры на плёсах и на большой глубине (Максимов, 1974).

Фракционный состав нерестовых бугров. В составе нерестовых бугров р. Утхолок значительна доля песка, его больше в буграх на мелководье (табл. 24). Иногда на поверхности бугров, особенно на глубоких плёсах, к концу эмбрионального периода образуется тонкий слой ила.

Покатная миграция молоди микижи

Сеголетки. Вскоре после выхода из нерестовых бугров молодь микижи расселяется по водотоку как вверх, так и вниз по течению. Расселение реализуется в форме покат-

⁴ Правый Калкавеем (по Савваитова и др., 1973; Максимов, 1974)

ной миграции. Этот период в жизненном цикле микижи длится недолго и имеет чёткие закономерности, зависящие от воздействия факторов окружающей среды. В 2004 г. в Калкавееме первичное расселение сеголетков микижи (рис. 90) регистрировали с 25 июля по 13 августа (рис. 38 Г, 91). Оно пришлось на резкий подъём уровня воды во время мощного дождевого паводка. Интенсивность расселения была весьма высока: концентрация покатников в потоке достигала 22 экз./100 м³. Первичное расселение сеголетков проходило и в Утхолоке – основной реке, но концентрация покатников была небольшой – не более 2 экз./100 м³. Дата окончания первичного расселения осталась неизвестной, так как исследования были прекращены 13 августа.

В 2005 г. покатная миграция сеголетков микижи в обеих реках была непродолжительной, а её интенсивность – невысокой (рис. 91). В Калкавееме первые сеголетки микижи зарегистрированы 23 июля, их расселение продолжалось до 29 июля. В Утхолоке первый сеголеток микижи был пойман при проведении ночной съёмки 24 июля (в сезонной динамике он не отображён из-за особенностей построения графика). Видимо, массовая покатная миграция в Утхолоке также завершилась к 29 июля. Таким образом, первичное расселение длилось около 5 суток. Впоследствии, лишь изредка отдельные сеголетки микижи попадали в ихтиопланктонные сети. Первичное расселе-



Рис. 90. Сеголеток микижи, прижизненная окраска.

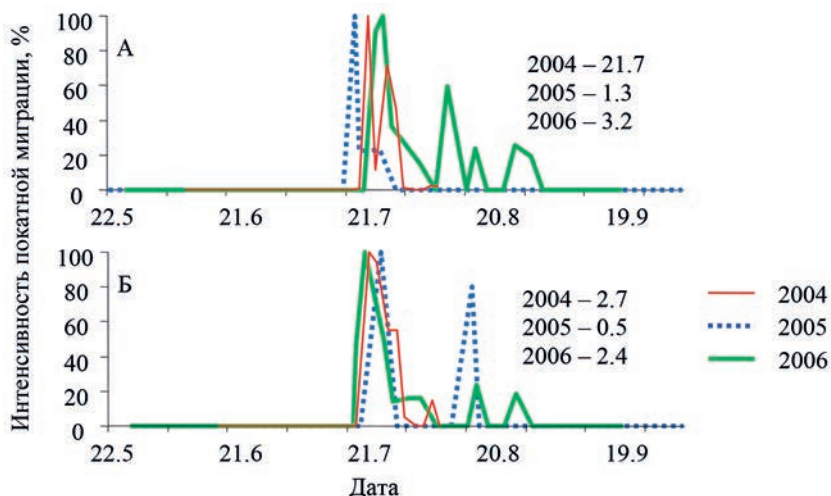


Рис. 91. Сезонная динамика покатной миграции молоди микижи первого года жизни в реках Калкавеем (А) и Утхолок (Б) в 2004–2006 гг. На графиках указаны максимальные значения концентрации покатников (экз./100м³) в разные годы, взятые за 100%.

ние микижи проходило при плавном подъёме уровня воды вследствие кратковременного дождевого паводка и высокой температуры воды (13–16 °С). Интенсивность миграции не была высокой, видимо, потому что уровень воды возрастал постепенно.

В 2006 г. скат сеголетков микижи в реках Утхолок и Калкавеем начался с разницей в 5 суток: в Утхолоке первые покатники были отмечены в уловах 23 июля, в Калкавееме – 28 июля (рис. 91). Более ранний скат сеголетков микижи в Утхолоке, по-видимому, обусловлен близким (~2.5 км) расположением нерестилищ микижи к участку, где проводили ихтиопланктонные съёмки. Нерестилища в Калкавееме, расположены значительно выше относительно места, где была установлена ИКС. Скат сеголетков микижи проходил при стабильно низком (меженном) уровне и температуре воды 12.7–14.5 °С. Массовый скат микижи длился до 8 августа. Но периодически сеголетки микижи попадали в ИКС до 5 сентября.

В начальный период покатной миграции все покатные сеголетки микижи (23.07.05 г. и 25.07.06 г.) имели длину тела (*AC*) 27.0–29.5 (в среднем – 28.1) мм и 25.5–28.6 (в среднем – 26.8) мм соответственно. В середине и окончании периода ската (29.07. и 02.08.05 г.) – 27.9–30.2 (в среднем – 28.6) мм и 30.0–32.0 (в среднем – 31.2) мм соответственно. Все особи имели остатки желточного мешка и не питались. В челюстных и нёбных костях имелись многочисленные зубы, быстро прирастали новые зубы на сошнике (*vomer*) и язычной кости (*glossohyale*), в жаберных дугах окостенело по 6–7 длинных и тонких жаберных тычинок и длинное *ceratobranchiale*. Однако костные пластинки элементов жаберной крышки и крыши черепа были развиты очень слабо, элементы защиты сейсмодатчиков каналов на *frontale*, *praeoperculum*, *dentale* и *articulare* не замкнуты, *supraethmoideum* либо не заложилось, либо её закладка была едва различима. У всех покатников присутствовали закладки всех тел позвонков. В начальный период ската большая их часть едва намечена небольшими овальными пластинками под хордой, в окончании периода ската – тела позвонков замкнуты в кольца. Хорошо развиты парные окостенения невральных и гемальных дуг, рёбра. По-видимому, такое развитие осевого скелета достаточно для длительного сноса в толще потока, однако не обеспечивает активное движения особи против течения. Хорошо развит скелет плавников. Лучи в лопастях хвостового плавника состояли из пяти члеников. В спинном и анальном плавниках максимальное число члеников на луч достигло трёх, окостенели птеригофоры. В грудных и брюшных плавниках лучи состояли из двух члеников (Пичугин, 2009). Степень развития скелета скатывающихся сеголетков микижи свидетельствует об их готовности к этапу экзогенного питания, который в экспериментальных условиях наступал при длине тела (*AC*) 24–27 мм (Павлов, 1989), а в условиях р. Утхолок – 31–32 мм (Кириллов и др., 2007).

Нескатывающиеся сеголетки микижи (проба от 22.07.05) были сформированными особями. Они активно питались, имели длину тела (*AC*) 33.5–37.0 (в среднем – 35.4) мм и отличались от покатных сеголетков более продвинутой степенью сформированности костей черепа, замкнутыми в кольца телами позвонков и лучше развитым скелетом плавников. В жаберных дугах было два окостенения и имелось по 12–14 окостеневших жаберных тычинок. Не исключено, что эти сеголетки ранее тоже скатывались, но из значительно выше расположенных нерестилищ, а к моменту их отлова завершили покатную миграцию, достигнув определенного морфологического развития. Близкое число тычинок (17) было отмечено у июньских годовиков микижи с длиной тела (*AC*) около 42 мм (Пичугин, 2009).



Рис. 92. Пестрятка микижи, прижизненная окраска.

Молодь старших возрастных групп. Вопреки распространённому мнению о территориальном образе жизни молоди микижи (за исключением периода ската в море смолтифицирующейся молоди), три года наблюдений показали, что на стадии пестрятки (рис. 92) она совершает многократные перемещения по речной системе.

В 2004 г. в р. Калкавеем первые светлые пестрятки микижи начали появляться в уловах мальковых вентерей с 3 июня, при температуре воды 8.3°C (рис. 93). Наиболее мощную покатную миграцию молоди микижи наблюдали в период с 5 по 16 июля на фоне падения уровня воды, при температурах от 12.1 до 14.5°C . После 16 июля интенсивность миграции стала снижаться и в конце июля она составляла всего 3–4 экземпляра за ночной период.

В 2005 г. отдельные особи микижи (пестрятки) в реках Калкавеем и Утхолок попадали в мерёжи уже в конце мая – 29 и 21 числа, соответственно (рис. 93). Массовый скат смолтов микижи в обеих реках начался синхронно – 1 июля (рис. 94) и совпал с резким значительным подъёмом температуры воды с 9.3 до 14.8°C (рис. 93). Уровень воды к этому времени оставался стабильно низким, меженным. Позже было зарегистрировано еще два пика ската, причем в Утхолоке они отмечены на 4–6 суток позже, чем в Калкавееме. Размеры скатывающихся в Калкавееме пестряток варьировали от 64 до 212 мм (в среднем – 99 ± 33.3 мм), смолтов – от 113 до 208 мм (в среднем – 161 ± 22.0 мм). В Утхолоке размеры пестряток варьировали от 50 до 162 мм (в среднем – 107 ± 30.0 мм), смолтов – от 86 до 279 мм (в среднем – 164 ± 24.3 мм).

В предэстуарной зоне Утхолока смолты микижи, по-видимому, как и смолты кижуча, задерживаются на некоторое время для завершения процессов смолтификации (Кириллова, Кириллов, 2006). В этот период они прекращают питаться. Вместе с микижей в смешанных стаях держатся смолты симы.

В 2006 г. скат смолтов микижи проходил во вторую – третью декаду июля. Первых смолтов (светлые и серебристые пестрятки) регистрировали в уловах мерёжи и в конце июня (21–23 июня) (рис. 94). Наибольшее количество покатников зарегистрировано 10–12, 20–21 и 25–26 июля, при температуре 12 – 16°C и уровне воды, близком к межнему. Возрастание интенсивности миграции проходило на фоне повышения температуры воды. Размеры скатывающихся пестряток варьировали от 63 до 145 мм (в среднем – 83 ± 17.9 мм), смолтов – от 84 до 280 мм (в среднем – 159 ± 31.0 мм).

В целом можно отметить, что покатная миграция смолтов микижи начинается при температуре около 10°C . Она наиболее интенсивна при температуре 12 – 16°C и отно-

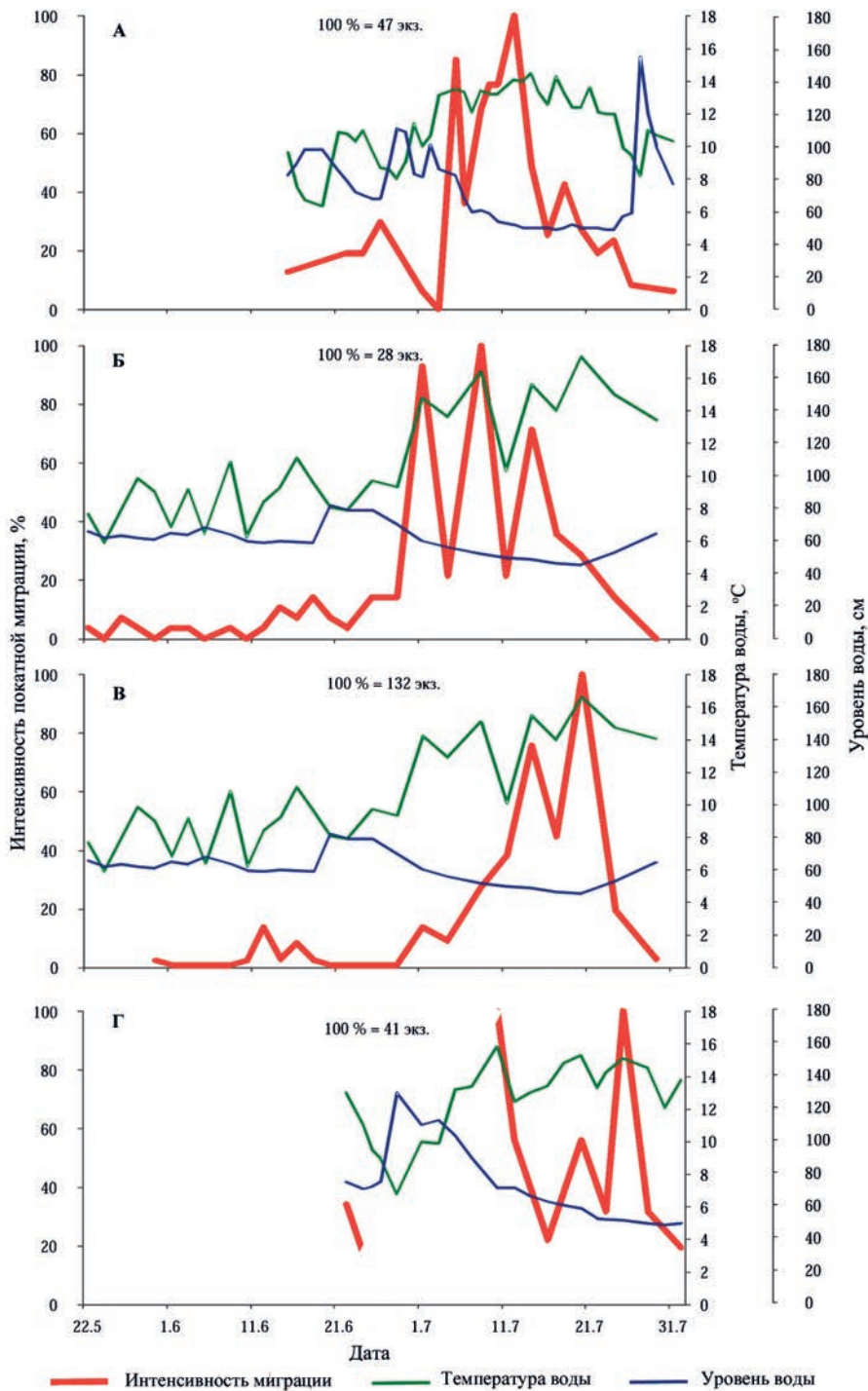


Рис. 93. Сезонная динамика покатной миграции молоди микижи от одного года и старше в реке Калкавеем в 2004 (А), 2005 (Б) и 2006 (Г) годах и реке Утхолок в 2005 (В) году. В связи с невозможностью проведения исследований во время паводков данные по 2006 г. на графиках приведены с разрывами.

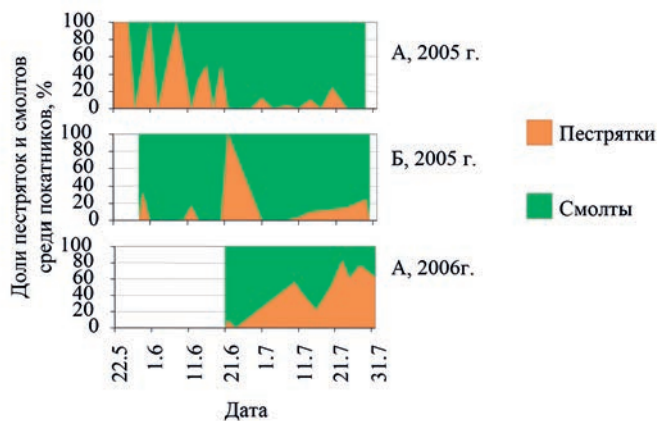


Рис. 94. Соотношение пестряток и смолтов микижи в период покатной миграции в реках Калкавеем (А) и Утхолок (Б) в 2005 и 2006 гг. Данные ночных съёмов объединены (22:00–05:00 ч).

сительно низком уровне воды. Видимо, температурный фактор является определяющим в реализации массового ската смолтов микижи.

Молодь микижи, попадавшая в мерёжи до того как скат приобрёл массовый характер, была представлена как пестрятками, так и смолтами (светлыми и серебристыми пестрятками). В период интенсивной покатной миграции основную массу покатников составляли серебристые пестрятки и в меньшей степени светлые пестрятки. Серебрянки были малочисленны. Следует отметить, что в Утхолоке серебрянки попадали в мерёжу на протяжении всего ската, а в Калкавееме – только в период массового ската смолтов, т.е. довольно короткий период времени. По мере снижения интенсивности ската молоди микижи мерёжи в обеих реках были в основном заполнены пестрятками (их количество значительно возросло относительно количества смолтов – рис. 94).

Структура популяции

Возрастной состав. Среди типично проходных рыб в выборках разных лет отмечены особи в возрасте от 3+ до 10+ лет, во все годы преобладали рыбы в возрасте 5+–6+ лет; проходные–Б особи имели возраст от 3+ до 11+ (большинство – 6+–7+) лет, эстуарные и речные эстуарные особи – от 5+ до 8+ (чаще 6+) лет; речные – от 5+ до 9+ (чаще 7+–8+) лет.

Продолжительность пресноводной фазы жизненного цикла типично проходных и проходных–Б рыб варьировала от 1 до 5 лет в разные годы. Подавляющее большинство рыб скатывалось в море в возрасте 3+ лет. На долю таких особей в разные годы приходилось более 70% типично проходных и более 60% проходных–Б рыб (табл. 25). Период морских миграций до первого нереста у типично проходных особей микижи продолжался от 1 до 6 лет (чаще 3–4 года) (табл. 26). После первого нереста выжившие производители скатывались в море и нагуливались там 4–5 месяцев, после чего возвращались в реку и нерестились в следующем году. За все годы наблюдений выявлены только единичные особи типично проходной микижи, которые после первого нереста нагуливались в море два года, пропуская, тем самым один год между двумя

Таблица 25. Соотношение рыб с разной продолжительностью пресноводной фазы жизненного цикла у микижи реки Утхолок (на примере выборки 2006 г.)

Тип жизненной стратегии	Возраст речной, лет				Средне-взвешенный возраст, лет
	2	3	4	5	
ТА, n=91	4.2	80.3	14.1	1.4	3.05
АБ, n=27	7.4	62.9	29.6	-	3.11
Э, n=16	25.1	62.5	6.2	6.2	2.94
РЭ, n=30	33.3	50.0	16.7	-	2.83

Таблица 26. Соотношение рыб с разной продолжительностью морского или эстуарного периодов жизни у микижи реки Утхолок (на примере выборки 2006 г.)

Тип жизненной стратегии	Возраст морской или эстуарный, лет							Средне-взвешенный возраст, лет
	1	2	3	4	5	6	7	
ТА, n=93	1.2	10.7	50.0	25.0	11.9	-	1.2	3.24
АБ, n=28	-	7.5	22.2	25.9	14.8	18.5	11.1	4.48
Э, n=16	25.0	37.5	37.5	-	-	-	-	2.12

смежными событиями нереста. Проходные–Б особи нагуливались в море от 1 до 5 лет (чаще 3–4 года) до первого нереста, далее нерест ежегодный, случаев пропуска нерестового сезона не обнаружено. У типично проходных рыб выявлено 19 биографических групп, у проходных–Б – 22 (табл. 27). Ежегодно среди зашедших из моря на зимовку и нерест половозрелых типично проходных производителей, с учётом повторно нерестующих рыб, отмечали особей, принадлежащих к 7–9 поколениям, среди проходных–Б – к 6–8 поколениям.

Эстуарные и речные эстуарные рыбы скатываются из реки в возрасте от 2+ до 5+ лет, чаще в возрасте 2+ и 3+ лет (табл. 25). Нагул эстуарных рыб происходил 1–3 года до наступления полового созревания, в разные годы среди эстуарных рыб обнаружены особи 6 биографических групп (табл. 27). У эстуарных особей длительность эстуарного периода жизни невелика – средневзвешенный возраст в разные годы составлял чуть более двух лет. Речные эстуарные рыбы выходят на нагул в эстуарную часть реки чаще 1–2, реже – 3 раза в жизни. Среди речных эстуарных рыб обнаружено 10 биографических групп с разным сочетанием возраста особей до первой миграции из реки в эстуарий, количества выходов из реки и количества лет, проведенных в реке после выхода в

Таблица 27. Разнообразие биографических групп у микижи реки Утхолок с разными типами жизненной стратегии, по данным 1995–2007 гг.

Тип жизненной стратегии	Биографические Группы	n
ТА	1.2+; 2.2+; 2.3+; 2.4+; 2.5+; 2.6+; 2.7+; 3.1+; 3.2+; 3.3+; 3.4+; 3.5+; 3.6+; 3.7+; 4.1+; 4.2+; 4.3+; 4.4+; 4.5+	605
АБ	1.3+; 2.2+; 2.3+; 2.4+; 2.5+; 2.6+; 2.7+; 2.8+; 3.2+; 3.3+; 3.4+; 3.5+; 3.6+; 3.7+; 4.2+; 4.3+; 4.4+; 4.5+; 4.6+; 4.7+; 5.2+; 5.3+	327
Э	2.2+; 2.3+; 3.1+; 3.2+; 3.3+; 4.1+	87
РЭ	2.1.1+; 2.1.2+; 2.1.3+; 2.2.1+; 2.3.1+; 3.1.1+; 3.1.2+; 3.2.1+; 3.3.1+; 4.1.1+	117

Таблица 28. Возраст наступления полового созревания у микижи реки Утхолк с разными типами жизненной стратегии (на примере выборки 2006 г.)

Тип жизненной стратегии	Возраст, лет					Средневзвешенный возраст, лет
	5	6	7	8	9	
ТА, n=91	5.0	51.2	33.7	10.0	-	6.49
АБ, n=27	-	14.8	44.4	25.9	-	6.07
Э, n=16	35.3	41.2	23.5	-	-	5.88
РЭ, n=30	33.3	43.3	23.4	-	-	5.89
Р, n=60	-	20.0	45.0	25.0	10.0	7.25

эстуарий (табл. 27). Особи с речным типом жизненной стратегии обнаружены в возрасте от 5+ до 10+ лет, в выборках разных лет преобладали рыбы в возрасте 6+ и 7+ лет, их суммарная доля составляла в разные годы более 45%.

Среди ежегодно регистрируемых полуфунтовиков выявлены особи в возрасте от 2+ до 5+ лет, все они были выловлены осенью, в сентябре и в октябре, во время анадромной миграции половозрелых производителей. Все полуфунтовики по краю чешуи имели широкую зону без годового кольца и принадлежали к биографической группе Р.0+.

Возраст наступления полового созревания. Повторность нереста. Типично проходные рыбы созревали и приходили на первый нерест в возрасте от 5+ до 8+ лет, большинство рыб (более 80% в разные годы) впервые приходили на нерест в возрасте 6+ или 7+ лет (табл. 28). В сходном возрасте созревали и проходные–Б рыбы. Эстуарная и речная эстуарная микижа, в целом, созревает в более короткие сроки – большинство в возрасте 6 лет. Позже всех половая зрелость наступала у речной микижи – в некоторые годы она созревала, начиная с возраста 5+, но основная масса резидентных рыб достигала её в возрасте 7+ лет, а некоторые рыбы впервые приходили на нерест в возрасте 9+ лет. Средневзвешенный возраст полового созревания речных рыб наибольший среди особей с другими типами жизненной стратегии (табл. 28).

Для микижи из р. Утхолк характерен многократный нерест в течение жизни. Повторно нерестующие особи отмечены у рыб со всеми типами жизненной стратегии (табл. 29). В среднем наибольшее число нерестов отмечено у типично проходных и проходных–Б особей. В разные годы среди них отмечены рыбы, которые шли на шестой и даже на седьмой нерест. Наибольшее количество типично проходных рыб размножается 2–3 раза в жизни (суммарно в разные годы более 60%). Особи, в большей степени связанные с рекой или солоноватыми водами, размножаются в основном 2–4

Таблица 29. Соотношение рыб с разным числом нерестов у микижи реки Утхолк с разными типами жизненной стратегии (на примере выборки 2006 г.)

Тип жизненной стратегии	Число нерестов						Средневзвешенное число нерестов
	1	2	3	4	5	6	
ТА, n=91	28.6	46.4	21.4	2.4	1.2	-	2.01
АБ, n=27	18.5	25.9	22.3	14.8	14.8	3.7	2.92
Э, n=16	75.0	25.0	-	-	-	-	1.25
РЭ, n=30	83.3	10.0	6.7	-	-	-	1.23
Р, n=60	76.7	15.0	5.0	3.3	-	-	1.35

раза в жизни. При этом большая часть эстуарных, речных эстуарных и речных рыб размножается один раз в жизни (табл. 29).

Размерно-весовая характеристика. Длина тела микижи с разными типами жизненной стратегии в разные годы варьирует в сходных пределах. За период 2000–2007 гг. типично проходные рыбы имели длину тела от 520 до 998 (в среднем – 793) мм; массу тела – от 1400 до 11500 (в среднем – 5782) г; проходные–Б – длину тела от 509 до 910 (в среднем – 725) мм, массу тела – от 1050 до 10633 (в среднем – 4712) г; эстуарные рыбы – длину тела – от 289 до 605 (в среднем – 462) мм, массу тела – от 290 до 2110 (в среднем – 1092) г; речные эстуарные – длину тела – от 256 до 630 (в среднем – 398) мм, массу тела – от 270 до 2600 (в среднем – 767) г; речные рыбы – длину тела – от 232 до 590 (в среднем – 387) мм, массу тела – от 250 до 2444 (в среднем – 724) г.

В одновозрастных классах наибольшей длиной тела характеризуются типично проходные особи, наименьшей – рыбы с речным типом жизненной стратегии (табл. 30–34). Среди рыб с разными типами жизненной стратегии длина тела находится в прямой зависимости от дальности миграций – самыми крупными во все годы были типично проходные особи, которые нагуливались далеко в море, меньшие размеры свойственны проходным–Б рыбам, имеющим в жизненном цикле период миграций в эстуарий или прибрежную зону. Эстуарные и речные эстуарные рыбы, совершающие короткие миграции в пределах зоны солоноватых вод, существенно уступали по своим размерам рыбам первых двух типов жизненной стратегии.

Таблица 30. Размерный состав типично проходной микижи разных биографических групп реки Утхолок (на примере выборки 2006 г.), мм

Число лет в реке	Число лет в море					
	1	2	3	4	5	6
2	-	<u>702 (4)</u> 633–740	<u>767 (1)</u> -	-	<u>821 (3)</u> 811–832	-
3	<u>578 (1)</u> -	<u>709 (8)</u> 642–758	<u>776 (33)</u> 702–850	<u>822 (18)</u> 752–900	<u>851 (8)</u> 794–910	<u>890 (1)</u> -
4	<u>588 (3)</u> 577–602	<u>722 (5)</u> 674–761	<u>743 (6)</u> 685–800	<u>818 (6)</u> 745–912	<u>873 (1)</u> -	-
5	-	<u>711 (1)</u> -	<u>787 (1)</u> -	-	-	-

Примечание: над чертой – среднее, в скобках – количество экземпляров; под чертой – пределы варьирования.

Таблица 31. Размерный состав проходной–Б микижи разных биографических групп реки Утхолок (на примере выборки 2006 г.), мм

Число лет в реке	Число лет в море					
	2	3	4	5	6	7
2	-	<u>655 (3)</u> 588–701	<u>726 (1)</u> -	<u>801 (4)</u> 754–876	-	-
3	<u>622 (3)</u> 589–645	<u>757 (6)</u> 665–874	<u>751 (4)</u> 702–770	<u>813 (4)</u> 779–825	<u>865 (4)</u> 830–890	<u>869 (3)</u> 830–901
4	-	-	<u>725 (1)</u> -	<u>795 (3)</u> 776–810	<u>858 (1)</u> -	-

Примечание, как в табл. 30.

Таблица 32. Размерный состав эстуарной микижи разных биографических групп реки Утхолок (на примере выборки 2006 г.), мм

Число лет в реке	Число лет в эстуарии		
	1	2	3
2	<u>289 (1)</u> -	<u>432 (2)</u> 362–519	<u>462 (1)</u> -
3	<u>380 (3)</u> 318–442	<u>415 (3)</u> 365–465	<u>485 (3)</u> 440–530
4	<u>379 (1)</u> -	<u>385 (1)</u> -	
5	-	<u>452 (1)</u> -	-

Примечание, как в табл. 30.

Таблица 33. Размерный состав речной эстуарной микижи реки Утхолок разных биографических групп (на примере выборки 2006 г.), мм

Число лет в реке до первого выхода в эстуарий	Число лет в эстуарной зоне и в реке после возвращения из эстуария			
	1Э.1Р+	1Э.2Р+	1Э.3Р+	2Э.1Р+
2	<u>312 (5)</u> 277–354	<u>332 (4)</u> 287–389	<u>443 (5)</u> 412–488	<u>468 (3)</u> 434–506
3	<u>311 (3)</u> 278–410	<u>422 (3)</u> 413–430	-	<u>487 (3)</u> 469–505
4	<u>420 (3)</u> 381–478	<u>496 (4)</u> 438–557	-	<u>489 (1)</u> -
5	<u>489 (2)</u> 468–524	-	-	-

Примечание, как в табл. 30.

Таблица 34. Размерный состав речной микижи реки Утхолок в разном возрасте (на примере выборки 2006 г.), мм

Возраст, лет	Среднее	Пределы варьирования	Число рыб, экз.
5+	335.3	280–411	11
6+	381.2	300–469	21
7+	431.7	372–489	17
8+	448.3	372–500	5
9+	482.5	419–565	5
10+	503.2	489–512	3

Внутри группировок типично проходных и проходных–Б рыб длина тела зависит, главным образом, от числа лет, проведенных в море – в одновозрастных классах наибольшими размерами характеризуются те особи, которые большее время провели в море. По-видимому, размер смолта и его возраст мало влияют на длину тела взрослых рыб, возвращающихся в реку после периода морских миграций (табл. 30–31).

Изменения структуры популяции во времени: краткосрочные и долгосрочные колебания параметров. Опыт мониторинга модельной популяции микижи – объекта Красной книги России

Известно, что важнейшие биологические показатели локальных стад лососей (длина и масса тела, возрастной состав, повторность нереста и т.д.) не остаются постоянными, они меняются по годам. Считается, что межгодовые изменения этих показателей связаны с колебаниями численности самих популяций и с кумулятивным эффектом от воздействия факторов внешней среды (Бирман, 1985; Гриценко, 2002; Кловач, 2003; Савваитова и др., 2003). Долгосрочные и краткосрочные изменения показателей структуры популяций ранее были описаны для микижи Камчатки. В частности, выявлены межгодовые колебания доли рыб с мигрантной и резидентной жизненной стратегией, соотношения впервые нерестующих и повторно-нерестующих рыб в локальных популяциях, существенные сдвиги вариационных кривых ряда морфометрических показателей (Савваитова и др., 1997; Савваитова, Кузищин, 1998; Павлов и др., 2001). В отдельные периоды в разных популяциях микижи были отмечены сходные тенденции, например, в 1998–2002 гг. повсеместно на западной Камчатке отмечали увеличение доли рыб, приуроченных к пресным водам и нагуливающих в эстуарной зоне рек, увеличение продолжительности пресноводной фазы жизненного цикла, возраста полового созревания и доли повторно нерестующих рыб (Савваитова и др., 2003).

Поэтому показатели структуры популяции, взаимосвязанные друг с другом и отражающие изменения условий обитания рыб в пресных водах и в море, могут служить основой долговременного мониторинга объекта Красной книги Российской Федерации (Павлов и др., 2007). В связи с этим, оперативная информация о показателях структуры популяции микижи в отдельных реках в конкретный год, соотнесённая с долговременными рядами, позволяет достаточно объективно оценивать состояние локальных стад, заблаговременно выявлять негативные тенденции и принимать адекватные природоохранные и управленческие решения. Таким образом, основой успешного мониторинга является составление долговременных рядов данных по ключевым популяциям, анализ межгодовых изменений и выявление тенденций. Популяция микижи из р. Утхолок является наиболее изученной из всех камчатских – именно по ней имеется один из самых длинных рядов данных, где методы сбора материала, особенно начиная с 1995 г., были максимально унифицированы.

Динамика фенетического разнообразия. В разные годы доля фенотипов микижи с разными типами жизненной стратегии значительно варьирует (табл. 35). За все годы наблюдений наибольшую долю составляли рыбы с типично проходным и проходным–Б типами жизненной стратегии, в сумме их доля была всегда более 52%. Рыбы, тесно ассоциированные с пресными водами (речные и речные эстуарные), составляли существенную часть популяции – в разные годы их суммарная доля изменялась от 7 до 43%. Наиболее изменчива доля рыб с эстуарным типом – в отдельные годы они не были обнаружены, в другие годы их доля изменялась от 2 до 7% (табл. 35).

За период наблюдений проявилась тенденция закономерного возрастания доли жилых рыб, связанных с пресными водами и, соответственно, уменьшения доли рыб с мигрантным типом жизненной стратегии (рис. 89). При этом изменение доли мигрантных и резидентных фенотипов происходит по типу обратной корреляции. В начале исследования, в 1971 и 1972 гг., рыбы с мигрантной стратегией составляли подавляющее большинство в популяции, тогда как доля резидентных рыб была минимальная.

Таблица 35. Соотношение рыб (в %) с разными типами жизненной стратегии в реке Утхолок на протяжении периода наблюдений 1971–2007 гг.

Год, объём выборки	Тип жизненной стратегии				
	ТА	АБ	Э	РЭ	Р
1971, n=123	85.0	12.4	-	-	2.6
1995, n=133	67.2	8.0	6.2	8.0	10.6
1996, n=169	59.2	11.8	3.5	11.2	14.2
1997, n=173	55.2	14.5	2.2	13.2	14.9
1998, n=112	56.3	18.3	4.1	12.2	9.1
2000, n=128	56.0	15.3	3.1	11.3	14.3
2001, n=136	55.6	14.1	2.2	10.2	17.9
2002, n=131	52.3	12.2	4.1	13.2	18.2
2003, n=142	50.2	11.8	4.6	14.5	18.9
2004, n=119	60.5	12.6	-	4.2	22.7
2005, n=177	41.5	14.3	-	13.0	31.2
2006, n=227	40.9	12.3	7.0	13.2	26.4
2007, n=315	53.3	11.4	3.2	11.2	20.9

Наоборот, в последние годы наблюдений доля рыб, ассоциированных с пресными водами, существенно увеличилась, достигнув максимума в 2005 г. В то же время, наметилась обратная тенденция – постепенное возрастание доли мигрантных рыб и уменьшение резидентных (рис. 95).

Изменения размерного и весового состава микижи. За период наблюдений показатели средней длины и массы тела типично проходной и проходной-Б микижи варьировали, однако размах этих колебаний был небольшим. При этом пределы варьирования признаков оставались практически неизменными на протяжении более 35 лет (табл. 36). Наименьшие показатели длины и массы тела микижи с обоими типами мигрантной жизненной стратегии зарегистрированы в 1971 г., наибольшие – в 1995 г. Проходная-Б

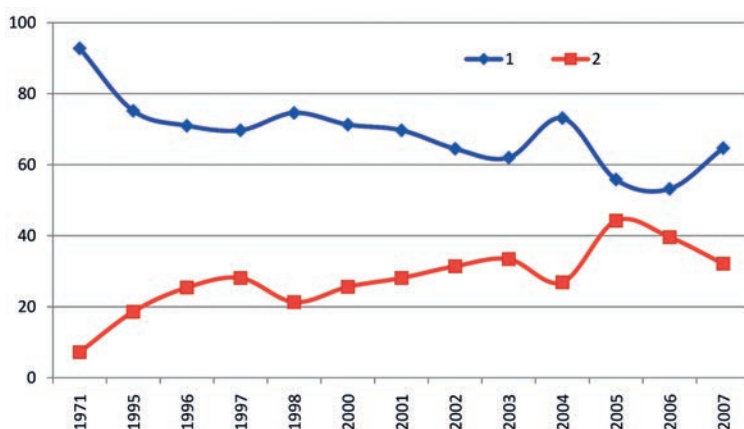


Рис. 95. Изменение доли фенотипов в популяции микижи реки Утхолок в разные годы. 1 – суммарная доля типично проходных и проходных-Б рыб; 2 – суммарная доля речных эстуарных и речных рыб. По оси ординат – доля рыб (%), по оси абсцисс – годы.

Таблица 36. Показатели средней длины и массы тела микижи реки Утхолок с мигрантной жизненной стратегией в разные годы

Год	Тип жизненной стратегии			
	Типично проходной		Проходной-Б	
	Длина тела, мм	Масса тела, г	Длина тела, мм	Масса тела, г
1971	715.7 (580–930)	4170 (2300–8900)	643.8 (515–930)	3397 (1650–8000)
1995	826.9 (560–950)	6487 (1980–10004)	757.9 (535–930)	4687 (1482–9541)
1996	783.6 (520–980)	5669 (1811–10656)	740.6 (559–942)	4798 (2013–10633)
1997	806.4 (555–925)	6134 (1645–9035)	738.4 (507–911)	5007 (968–9736)
1998	782.3 (570–935)	5976 (1976–8976)	737.5 (590–900)	4863 (2641–8876)
2000	811.5 (585–915)	6655 (2210–9365)	750.6 (603–897)	5138 (2235–8354)
2001	792.8 (610–902)	6201 (2500–9660)	722.6 (405–902)	4745 (866–8145)
2002	802.6 (584–927)	6127 (2271–9260)	748.0 (624–895)	4433 (3357–7277)
2003	802.1 (568–907)	6304 (2064–9138)	754.2 (621–907)	5234 (2854–8609)
2004	792.4 (660–905)	5413 (2770–9528)	749.8 (640–905)	4570 (3254–8545)
2005	801.4 (630–890)	5817 (2268–8300)	748.5 (620–910)	4317 (4200–8955)
2006	777.6 (578–912)	5378 (2018–9162)	741.9 (602–910)	4262 (2897–9110)
2007	783.3 (540–946)	5754 (2100–9500)	785.2 (590–879)	5801 (2125–8600)

Примечание. В скобках указаны пределы варьирования признака.

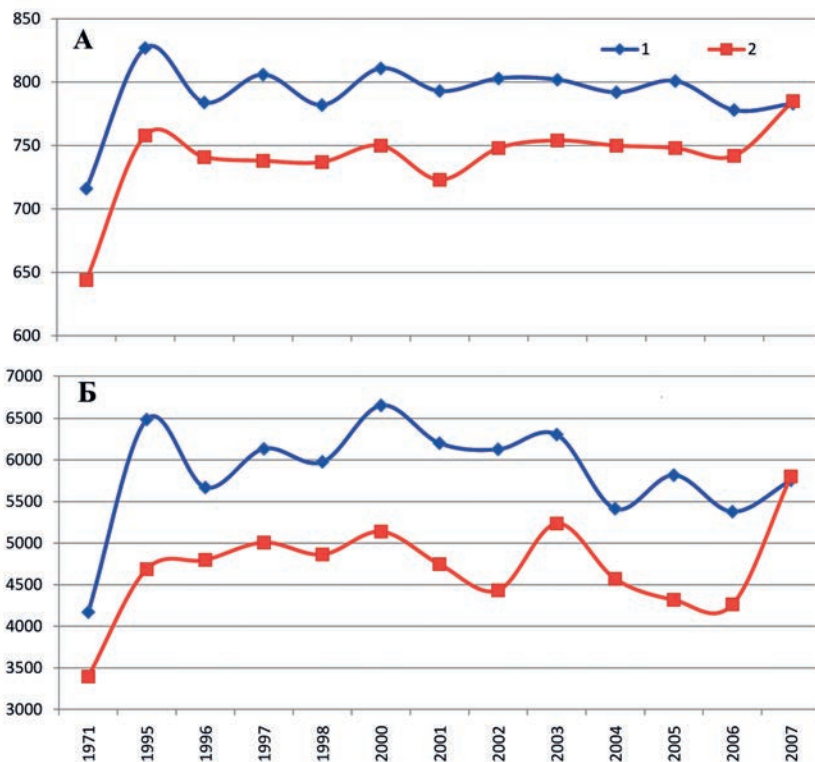


Рис. 96. Колебания показателей средней длины тела (А) и средней массы тела (Б) типично проходной (1) и проходной-Б (2) микижи из реки Утхолок за период наблюдений. По оси ординат – длина тела, мм (А) и масса тела, г (Б), по оси абсцисс – годы.

микижа в среднем имела меньшую длину и массу тела по сравнению с типично проходной, но в 2007 г. размерно-весовой состав рыб был, практически, одинаковым (табл. 36, рис. 96).

Таким образом, в р. Утхолок за более чем 36-летний период наблюдений только один раз – с начала 70-х до середины 90-х годов XX века произошло существенное увеличение средней длины и массы тела рыб с мигрантными типами жизненной стратегии (рис. 96).

Длина и масса тела резидентной микижи и особей, совершающих миграции в эстуарной зоне, за годы наблюдений испытывали значительные колебания (табл. 37, рис. 97). Особенно заметна вариабельность средней длины тела у речных эстуарных рыб (коэффициент вариации $CV=85\%$), несколько меньше – у эстуарных особей ($CV=65\%$), относительно меньше варьировала средняя длина и масса тела у рыб с резидентным типом жизненной стратегии ($CV=23\%$). Во все годы наблюдений у рыб с речным типом жизненной стратегии средние показатели длины и массы тела были наименьшими, а рыбы с эстуарным типом жизненной стратегии – наибольшими. При этом пределы варьирования длины и массы тела у речных, речных эстуарных и эстуарных рыб были более или менее сходными. В пресных водах и в результате эстуарного нагула микижа за время наблюдений достигала максимальных размеров около 600 мм (табл. 37).

Таблица 37. Показатели средней длины и массы тела микижи с речным, речным эстуарным и эстуарным типами жизненной стратегии в разные годы

Год	Тип жизненной стратегии		
	Речной	Речной эстуарный	Эстуарный
1971	<u>408.3 (322–497)</u> 977 (350–1300)	-	-
1995	<u>426.9 (310–590)</u> 1008 (330–2500)	<u>533.1 (370–630)</u> 1643 (388–2870)	<u>550.3 (420–605)</u> 1854 (500–2350)
1996	<u>368.0 (255–495)</u> 628 (120–1556)	<u>473.2 (375–601)</u> 1383 (580–2600)	<u>475.8 (430–510)</u> 1375 (1100–1700)
1997	<u>418.5 (244–505)</u> 997 (250–1100)	<u>336.4 (262–575)</u> 523 (280–2230)	<u>425.3 (356–580)</u> 1056 (600–2100)
1998	<u>352.4 (221–488)</u> 665 (235–1050)	<u>487.3 (320–602)</u> 1344 (350–2575)	<u>503.2 (425–600)</u> 1420 (570–2400)
2000	<u>448.3 (230–532)</u> 1229 (220–1640)	<u>521.8 (317–593)</u> 1562 (330–2600)	<u>542.1 (430–590)</u> 1688 (480–2250)
2001	<u>397.2 (243–546)</u> 863 (246–1870)	<u>311.6 (254–556)</u> 387 (270–2480)	<u>426.4 (350–585)</u> 1106 (400–2300)
2002	<u>422.3 (222–598)</u> 957 (203–2378)	<u>403.3 (267–590)</u> 1010 (300–2500)	<u>466.5 (370–602)</u> 1307 (400–2540)
2003	<u>438.7 (256–587)</u> 1108 (287–2300)	<u>426.6 (290–621)</u> 1163 (330–2750)	<u>458.4 (350–580)</u> 1276 (390–2420)
2004	<u>389.3 (232–580)</u> 682 (207–1786)	<u>307.4 (240–515)</u> 410 (202–1340)	-
2005	<u>348.3 (240–560)</u> 588 (145–2219)	<u>376.4 (232–580)</u> 1056 (212–2230)	-
2006	<u>403.1 (250–565)</u> 954 (294–2160)	<u>388.1 (270–505)</u> 884 (198–1867)	<u>413.1 (261–530)</u> 1068 (340–2093)
2007	<u>421.5 (295–609)</u> 921 (250–2444)	<u>451.6 (256–650)</u> 1150 (208–2949)	<u>471.7 (289–576)</u> 1232 (290–2310)

Примечание. Над чертой – длина тела, мм; под чертой – масса тела, г; скобках – пределы варьирования.

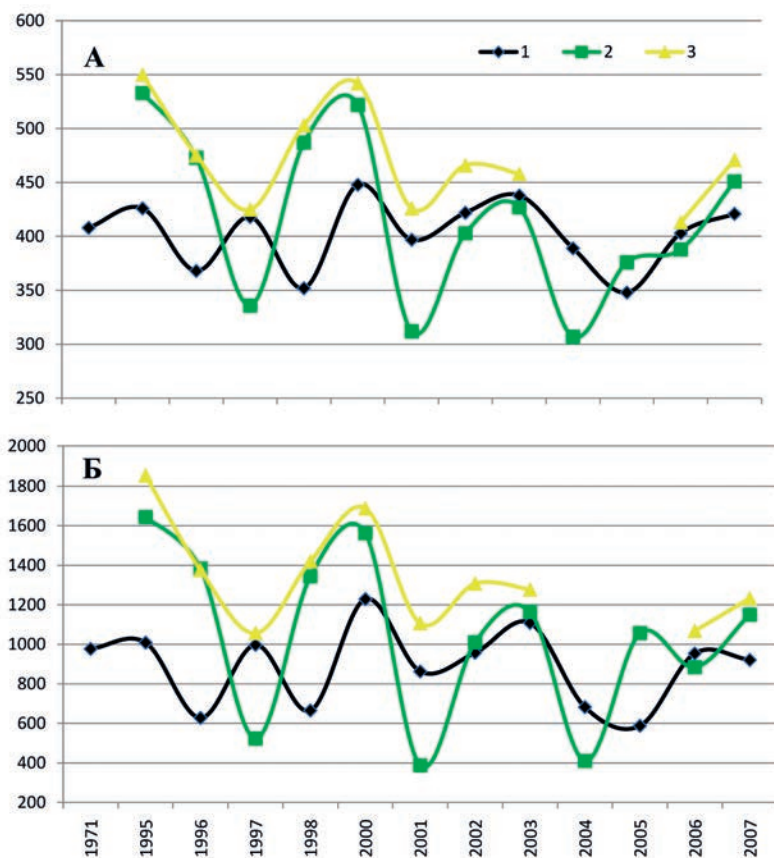


Рис. 97. Колебания показателей средней длины тела (А) и средней массы тела (Б) речной (1), речной эстуарной (2) и эстуарной (3) микижи из реки Утхолок за период наблюдений. По оси ординат – длина тела, мм (А) и масса тела, г (Б), по оси абсцисс – годы.

Анализ вариационных кривых длины и массы тела за 36-летний период наблюдений не выявил каких-либо чётко выраженных тенденций в изменении этих параметров. Современные показатели пределов варьирования и средних показателей длины и массы тела резидентной микижи, в целом, соответствуют состоянию 1971 г. (рис. 97). Таким образом, за период мониторинга состояние той части популяции, которая тесно ассоциирована с пресными водами, не претерпело каких-либо существенных изменений.

Отмечено, что средние показатели длины и массы тела эстуарных и речных эстуарных рыб варьируют сходным образом: в разные годы наблюдается соответствие направления изменений с высоким значением коэффициента корреляции (ANOVA: $R^2=0.81$, $m=\pm 0.036$, $p<0.01$). При этом характер изменений средней длины и массы тела резидентных рыб варьирует иным образом (рис. 97). Это говорит о том, что условия нагула микижи в солоноватых водах определяются иными факторами, чем в пределах речной системы.

Динамика возрастного состава. Продолжительность пресноводной фазы жизненного цикла у типично проходных и проходных–Б рыб варьировала в разные годы

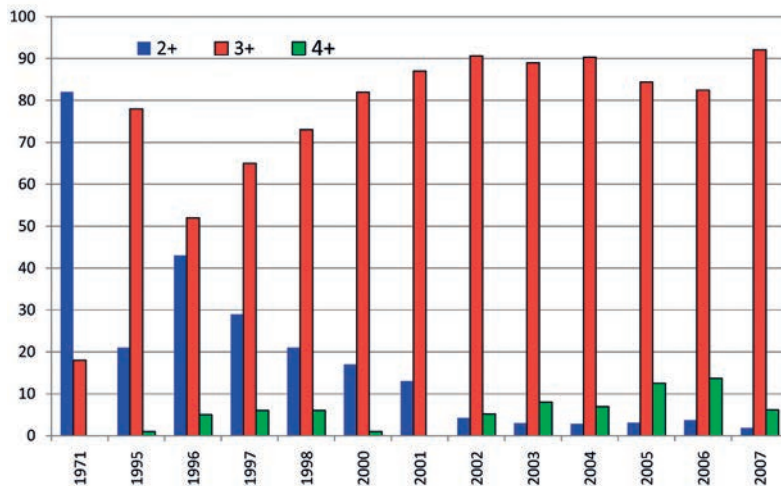


Рис. 98. Изменения возрастного состава смолтов типично проходной микижи реки Утхолок за период наблюдений. По оси ординат – доля, %; по оси абсцисс – годы.

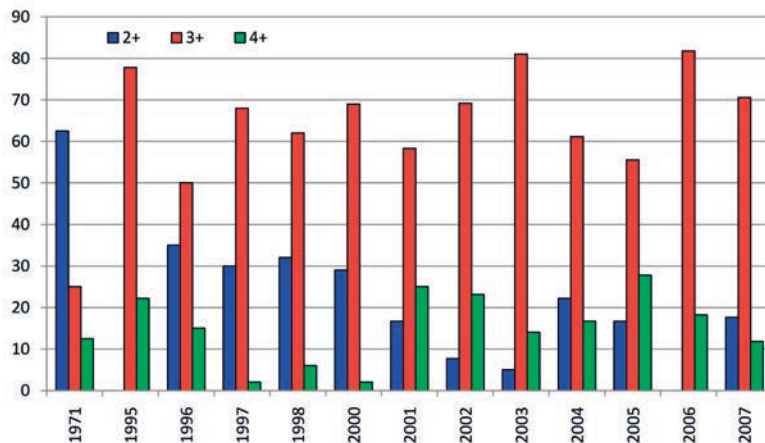


Рис. 99. Изменения возрастного состава смолтов проходной-Б микижи в реке Утхолок за период наблюдений. По оси ординат – доля, %; по оси абсцисс – годы.

(рис. 98, 99). За весь период наблюдений в популяции микижи р. Утхолок произошли существенные изменения. Так, в 1971 и 1972 гг. подавляющее большинство типично проходных рыб скатывалось в море после двух лет жизни в реке, их доля была более 80%, а длительность пресноводного периода не превышала трёх лет (рис. 98). Сходная картина была и среди проходных-Б рыб – большинство особей совершали первый скат в море в возрасте двух полных лет, меньшая часть – задерживалась в реке ещё на один год; в отличие от типично проходных рыб, часть проходных-Б оставалась в реке до четырёх лет (рис. 99).

Начиная с середины 90-х годов XX века, ситуация резко изменилась: в популяции микижи отмечено увеличение продолжительности пресноводной фазы жизненного цикла у типично проходных и проходных-Б рыб. С 1995 по 2007 гг. большая часть

типично проходных рыб (от 52 до 92% в разные годы) и проходных–Б рыб (от 50 до 81% в разные годы) скатывалась в море после трёх полных лет жизни в реке. Заметную долю среди покатников с мигрантными типами жизненной стратегии составляли рыбы, прожившие четыре полных года в реке (рис. 98, 99). При этом среди типично проходных рыб резко сократилась доля покатников в возрасте 2 года, особенно с начала 2000-х годов (1.8–13% в разные годы).

Таким образом, с 1970–1971 гг. по 2005–2007 гг. зарегистрирована устойчивая тенденция увеличения продолжительности пресноводной фазы жизненного цикла рыб с мигрантной жизненной стратегией – показатели средневзвешенного возраста в целом возрастают в течение всего периода наблюдений (рис. 100).

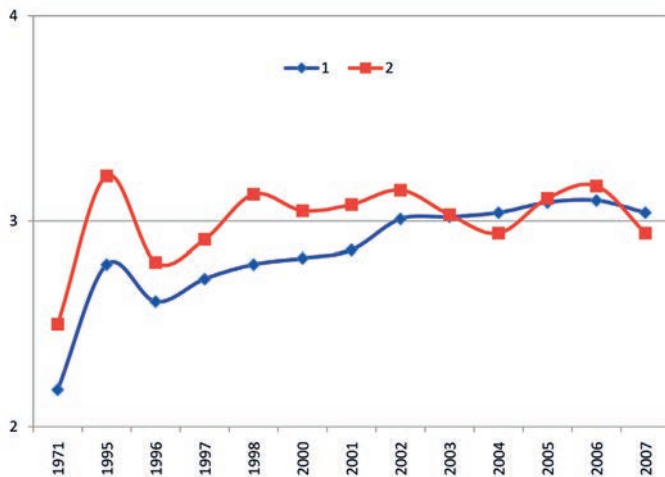


Рис. 100. Изменения средне-взвешенного «речного» возраста (продолжительности пресноводной фазы жизненного цикла) типично проходной (1) и проходной–Б (2) микижи реки Утхолок за период наблюдений. По оси ординат – возраст, лет; по оси абсцисс – годы.

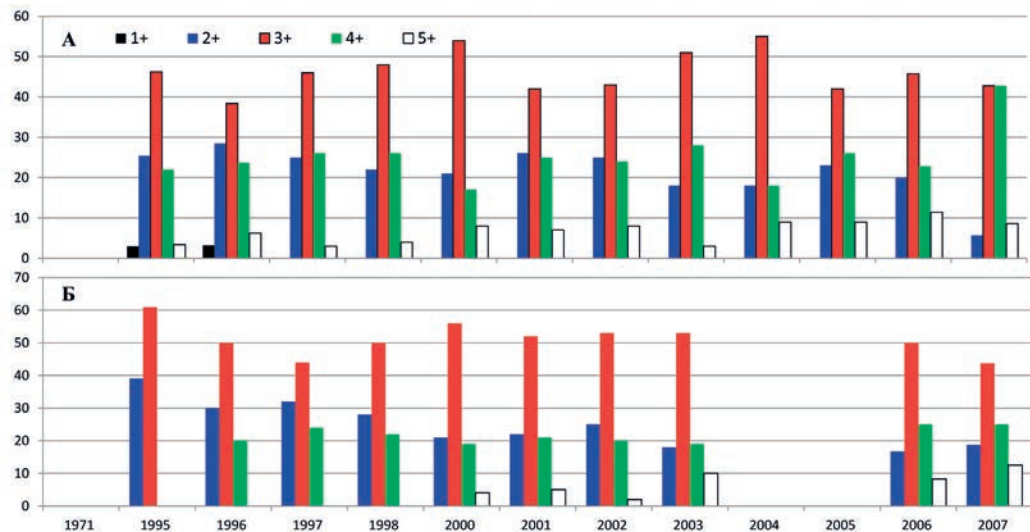


Рис. 101. Изменения возрастного состава покатников речной эстуарной (А) и эстуарной (Б) микижи реки Утхолок. По оси ординат – доля (%), по оси абсцисс – годы

Эстуарные и речные эстуарные рыбы проводят в реке до ската в море от 2 до 5 лет, в отдельные годы среди покатников были отмечены особи в возрасте 1 года (рис. 101). В период наблюдений модальным возрастным классом покатников микижи были четырёхлетки (3+). Среди речных эстуарных рыб по сравнению с эстуарными несколько больше особей, скатывающихся после 4 и 5 лет жизни, тогда как у эстуарных рыб в отдельные годы покатников в возрасте 5 лет не наблюдали вовсе.

Так же, как и в случае типично проходных и проходных–Б рыб, за весь период наблюдений происходило закономерное увеличение средневзвешенного возраста покатников. В 2006–2007 гг. он достиг максимума. Если в 1995–2000 гг. у эстуарных рыб средневзвешенный возраст покатников был заметно ниже, чем у речных эстуарных, то с начала XXI века возрастная состав рыб с обоими типами жизненной стратегии стал сходным (рис. 102).

За 36-летний период наблюдений менялась и продолжительность морских миграций у типично проходной и проходной–Б микижи. Особенно существенные изменения произошли у типично проходной микижи. Если в 70-е годы XX века более 60% рыб этой группировки проводили в море 1–2 года, то, начиная с 1995 г., большая часть типично проходной микижи возвращалась в реку после 3–4 лет морского нагула, модальным «морским» возрастным классом стали четырёхлетки (биографическая группа р.3+). Начиная с 1995 г., в популяции микижи отмечали особей, которые проводят в море 5–7 лет. В целом, с 1971 по 1995 гг. произошло достаточно резкое увеличение продолжительности морской фазы жизненного цикла: средневзвешенный возраст увеличился почти вдвое (рис. 98). С 1995 по 2005 гг. продолжительность периода морских миграций оставалась более или менее стабильной, а в 2006–2007 гг. – произошло его небольшое уменьшение (рис. 103–104). Несколько иную картину изменчивости наблюдали у проходных–Б рыб. В целом, они нагуливались в море дольше, чем типично проходные рыбы, причём эта разница характерна для всех лет (рис. 103–104). Модальными «морскими» возрастными классами у проходных–Б рыб в разные годы были пяти- и шестилетки (биографические группы р.4+ и р.5+ соответственно). При этом с 1971 по 2007 гг. происходили закономерные изменения доли указанных биографических групп: в период с 1971 по 2000 гг. модальной была биографическая групп р.4+, с

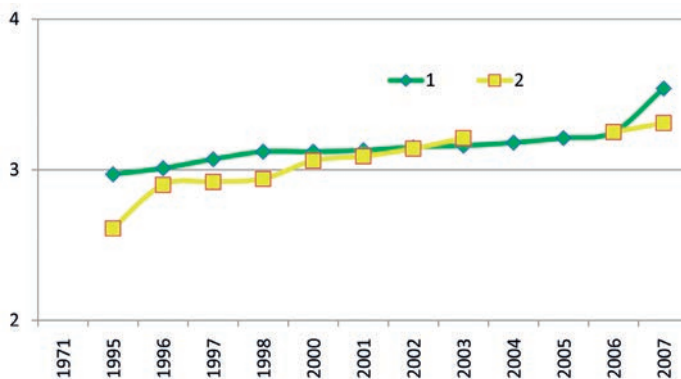


Рис. 102. Изменения средневзвешенного «речного» возраста (продолжительность пресноводной фазы жизненного цикла) речной эстуарной (1) и эстуарной (2) микижи из реки Утхолок за период наблюдений. По оси ординат – возраст, лет; по оси абсцисс – годы.

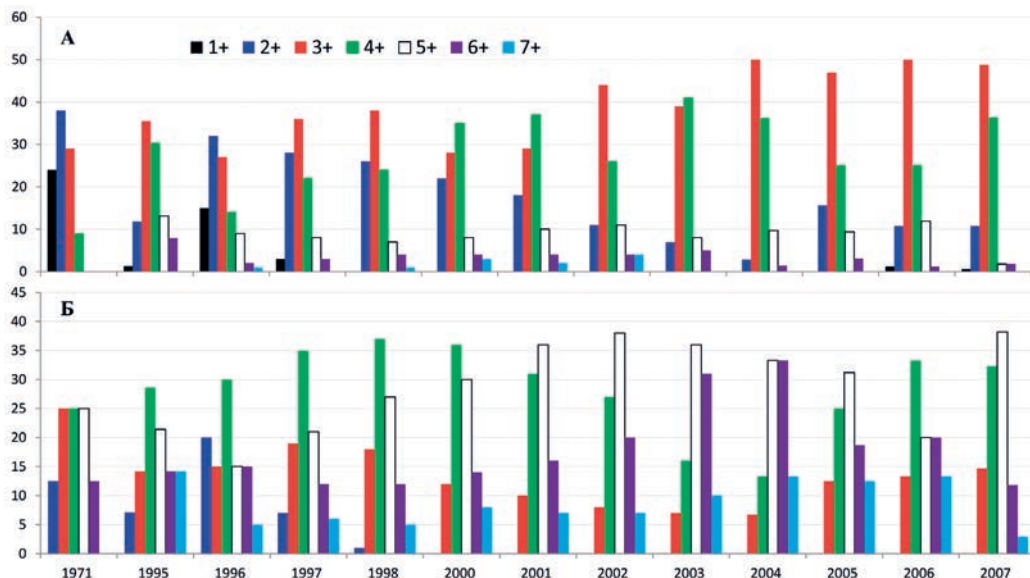


Рис. 103. Изменения продолжительности морского периода жизни типично проходной (А) и проходной-Б (Б) микижи в реке Утхолок в разные годы. По оси ординат – доля (%), по оси абсцисс – годы.

2000 по 2006 гг. – р.5+, а в 2007 г. вновь наблюдали увеличение доли биографической группы р.4+ (рис. 103). Наибольшая за весь период наблюдений продолжительность морской фазы жизненного цикла проходной-Б микижи отмечена в выборке 2003 г., после чего наметился тренд к её постепенному сокращению (рис. 104).

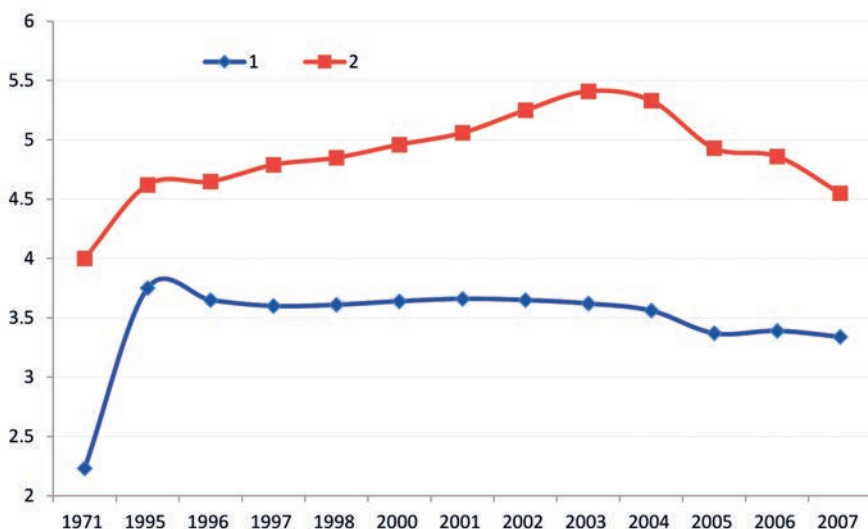


Рис. 104. Изменения средне-взвешенного «морского» возраста (продолжительности морской фазы жизненного цикла) типично проходной (1) и проходной-Б (2) микижи из реки Утхолок за период наблюдений. По оси ординат – возраст, лет; по оси абсцисс – годы.

Колебания возраста наступления полового созревания. В выборке 1971 г. типично проходная микижа созревала в возрасте 4+–7+ лет, большинство рыб (44%) – в возрасте 5+ лет. Однако, начиная с 1995 г., более 40% особей стали приходить на первый нерест в возрасте 6+ лет, при этом в уловах исчезли рыбы, созревающие в возрасте пяти лет (возрастной класс 4+), и наблюдается устойчивая тенденция к возрастанию доли рыб, впервые нерестящихся в возрасте 7+ лет. Кроме того, в группировке типично проходных рыб произошло увеличение средневзвешенного возраста (рис. 105, 106).

Сходные тенденции выявлены и у проходных–Б рыб. Если в выборке 1971 г. большинство впервые нерестующих рыб имело возраст 6+ лет, то начиная с 1997 г. модальным возрастным классом, в основном, стали восьмилетки (7+), а в некоторые годы – даже девятилетние (8+) особи (рис. 105).

Таким образом, в период между 1971 и 1995 гг. произошло существенное увеличение возраста полового созревания типично проходных и проходных–Б рыб: они стали созревать на 1–2 года позже, чем в 70-е годы XX века. Причём с 1995 по 2007 гг. как у типично проходных, так и у проходных–Б рыб тенденция к более позднему половому созреванию сохранялась (рис. 106).

Иная картина отмечена у микижи, ассоциированной с пресными или солоноватыми водами. Более или менее чётко выражена тенденция в изменении возраста полового созревания только у эстуарной микижи. С 1995 по 2007 гг. произошло некоторое увеличение возраста полового созревания: если в 1995–2001 гг. модальным возрастным классом были шестилетние особи (возрастной класс 5+), то, начиная с 2002 г., большая часть рыб стала созревать на 1 год позже – в возрасте 6+ лет (рис. 107 А). При этом средневзвешенный возраст в выборках микижи разных лет оставался более или менее сходным из-за небольшого снижения доли поздносозревающих рыб.

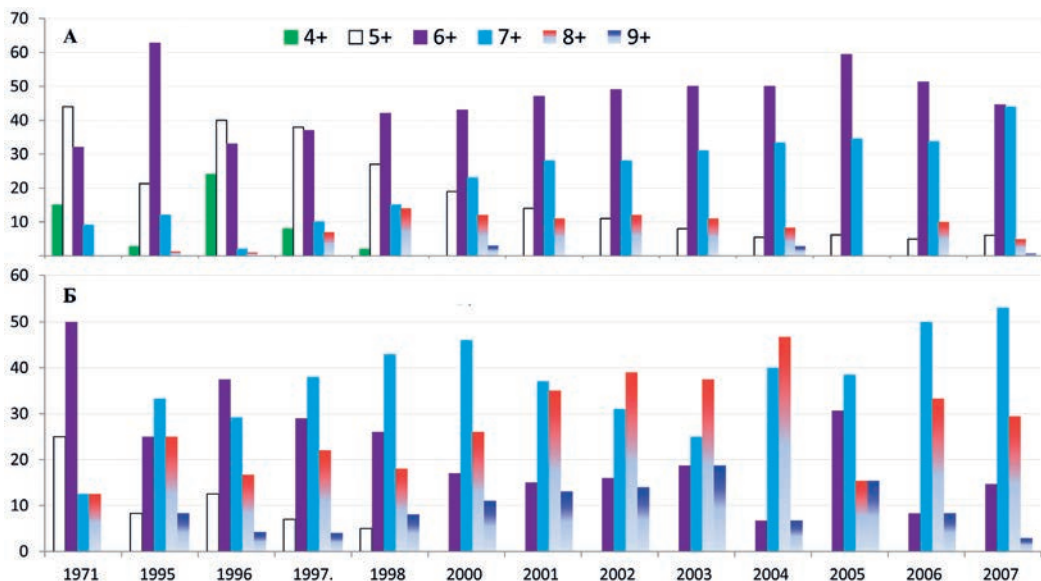


Рис. 105. Изменения возрастного состава впервые созревающих рыб среди типично проходной (А) и проходной–Б (Б) микижи реки Утхолок в разные годы. По оси ординат – возраст, лет; по оси абсцисс – годы.

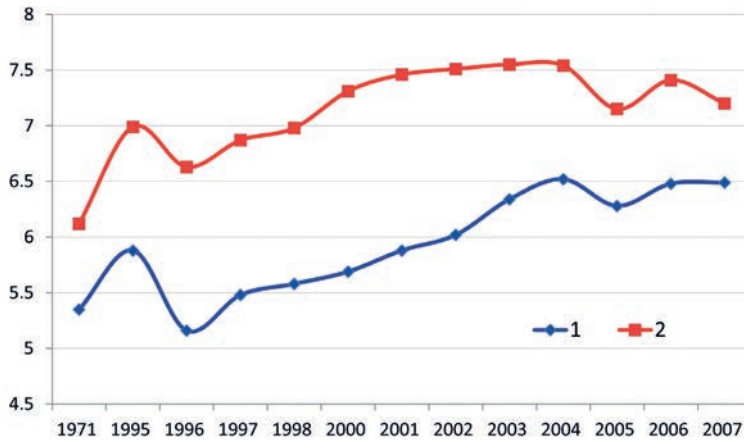


Рис. 106. Изменения средневзвешенного возраста полового созревания типично проходной (1) и проходной-Б (2) микижи реки Утхолок в течение периода наблюдений. По оси ординат – возраст, лет; по оси абсцисс – годы.

Для речной эстуарной и речной микижи заметных тенденций в изменении возраста полового созревания не выявлено. Речные эстуарные рыбы в период наблюдений созревали в возрасте 5+–8+ лет, и во все годы модальным возрастным классом впервые созревающих особей были семилетки (6+). В то же время доля рыб впервые участвующих в нересте в ином возрасте, в отдельные годы колебалась (рис. 107 Б). Так, в 2006 г. существенная часть рыб (33.4%) впервые размножалась в возрасте 5+ лет, в следующем, 2007 г., доля шестилеток была минимальной (4.5%), а доля девятилеток (8+) – наоборот, максимальной (22.2%) за все годы наблюдений.

Речная микижа, реализующая свой жизненный цикл в пресных водах, созревает в более позднем возрасте по сравнению с рыбами всех других типов жизненной стратегии. В выборке 1971 г. подавляющее большинство речных рыб созревало в возрасте 6+ лет или 7+ лет (их суммарная доля составила более 70%), однако, начиная с 1995 г., большинство речной микижи приходило на первый нерест на 1–2 года позже, в возрасте 7+ лет и 8+ лет (рис. 107 В). Начиная с 1995 г., наблюдается закономерное увеличение доли рыб-восьмилеток среди впервые нерестующей речной микижи. Некоторое изменение возрастного состава у впервые нерестующих рыб произошло в 2006 г. – выросла доля семилеток, однако в 2007 г. на первый нерест вновь пришли старшевозрастные рыбы, и общая тенденция в сторону позднего созревания сохранилась (рис. 108).

В то же время полученные данные ещё не дают оснований констатировать какие-либо существенные сдвиги в возрасте полового созревания эстуарных, речных эстуарных и речных рыб. По сравнению с типично проходными и проходными-Б рыбами группировки микижи, нагуливающиеся в пресных и солоноватых водах, сохраняют большую стабильность и менее подвержены межгодовым изменениям.

Изменения повторности нереста. Соотношение впервые и повторно нерестующих рыб за 36-летний период наблюдений претерпело значительные изменения. В 1971 г. подавляющее большинство типично проходной микижи (73%) размножалось один раз в жизни, максимальное число нерестов – не более трёх (рис. 109). В период с 1995 по

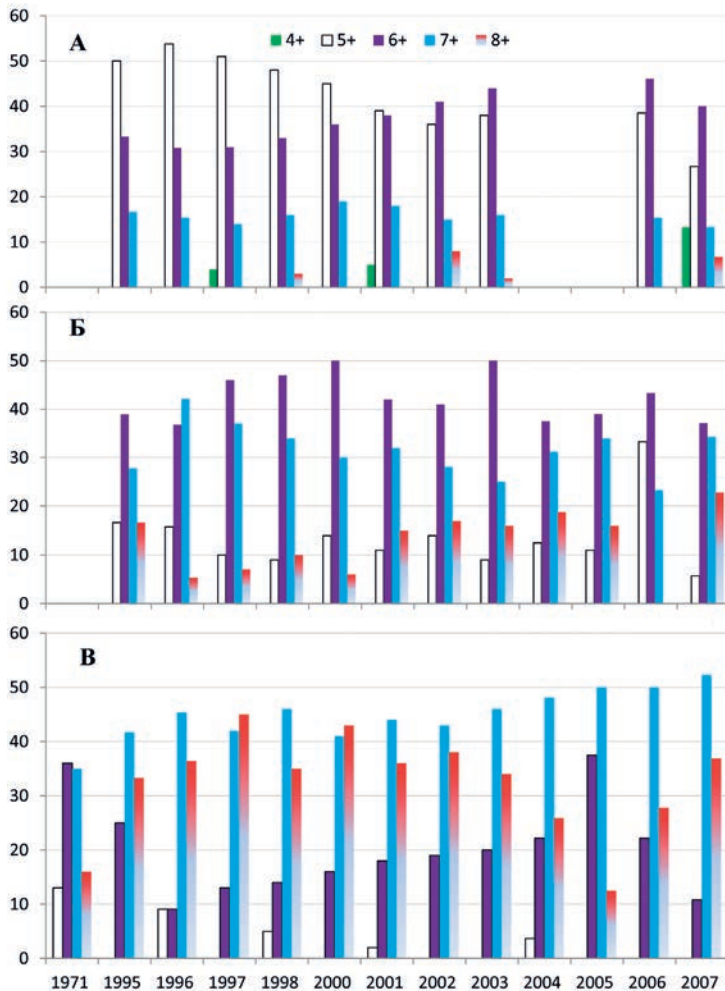


Рис. 107. Изменения возрастного состава впервые созревающих рыб среди эстуарной (А), речной эстуарной (Б) и речной (В) микижи реки Утхолок в разные годы. По оси ординат – доля (%), по оси абсцисс – годы.

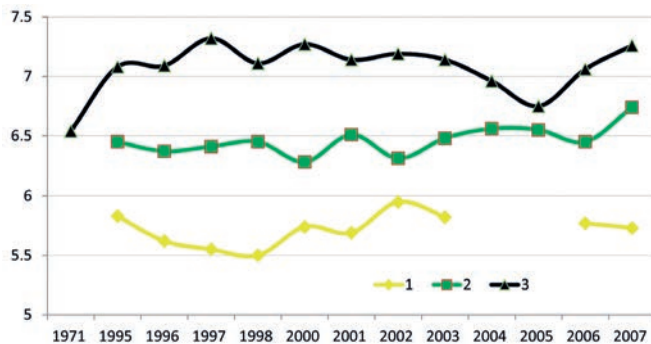


Рис. 108. Изменения средневзвешенного возраста полового созревания эстуарной (1), речной эстуарной (2) и речной (3) микижи реки Утхолок за период наблюдений. По оси ординат – возраст, лет; по оси абсцисс – годы.

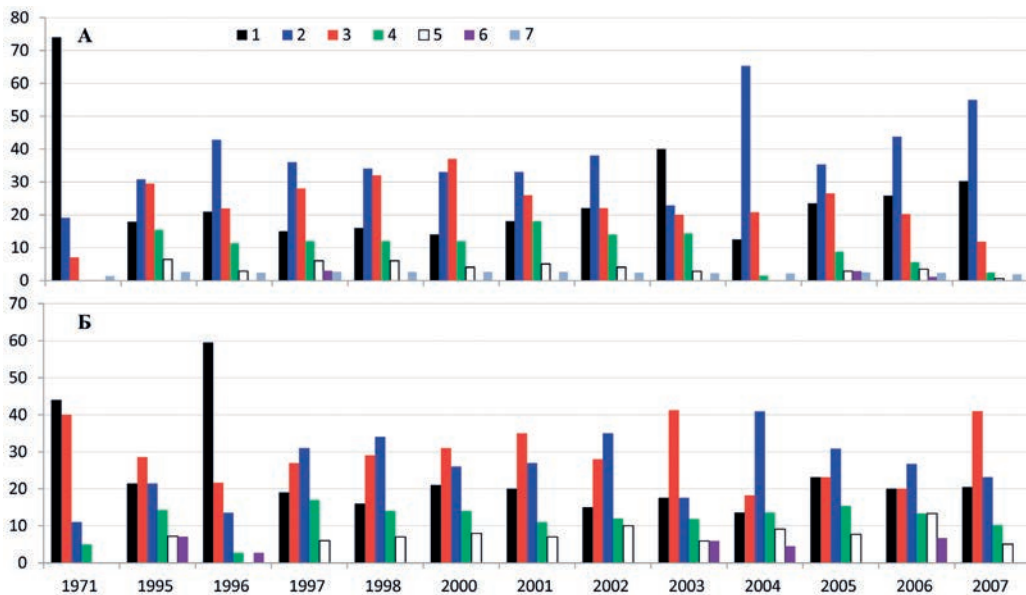


Рис. 109. Повторность нереста у типично проходной (А) и проходной–Б (Б) микижи реки Утхолок в разные годы. По оси ординат – доля (%), по оси абсцисс – годы.

2002 г. картина принципиально изменилась: впервые нерестующие рыбы стали составлять меньшую часть группировки типично проходных рыб: в разные годы – менее 20%. Большая часть типично проходной микижи стала размножаться 2–3 раза в жизни, отмечали особей, которые размножались 4–6 раз в жизни. Произошло существенное изменение репродуктивной стратегии – воспроизводство популяции стало поддерживаться за счёт повторно нерестующих особей. В 2003 г. среди производителей, как и в 1971 г., наибольшую долю составили впервые нерестующие рыбы. Но, начиная с 2004 г., соотношение рыб вновь поменялось: повторно нерестующие особи доминировали, хотя с 2004 по 2007 г. доля впервые нерестующих особей типично проходной микижи закономерно увеличивалась. В результате, начиная с 2000-х годов отмечена тенденция к уменьшению доли повторно нерестующих рыб, средневзвешенное число нерестов в 2007 г. стало составлять менее 2 (рис. 110).

Сходные изменения произошли и с микижей проходного–Б типа жизненной стратегии. С 1971 по 1995 г. в группировке стали преобладать повторно нерестующие рыбы, и заметную долю стали составлять рыбы, нерестящиеся 5 и 6 раз в жизни. Их не было обнаружено в 70-е годы XX века (рис. 109). Средневзвешенное число нерестов увеличилось с 1.2 в 1971 г. до 2.3–2.5 в 1995–2006 г. (рис. 110).

Оценить колебания повторности нереста у эстуарных, речных эстуарных и речных рыб довольно трудно, так как на чешуе этих рыб посленерестовые метки часто не образуются. Обычно среди таких рыб преобладают впервые нерестующие особи, а максимальное число нерестов не превышает четырёх. В наименьшей степени повторность нереста выражена у рыб с речным типом жизненной стратегии.

Таким образом, за весь период наблюдений с 1971 по 2007 г. в параметрах структуры популяции микижи в р. Утхолок произошли изменения. Под изменениями мы подразумеваем:

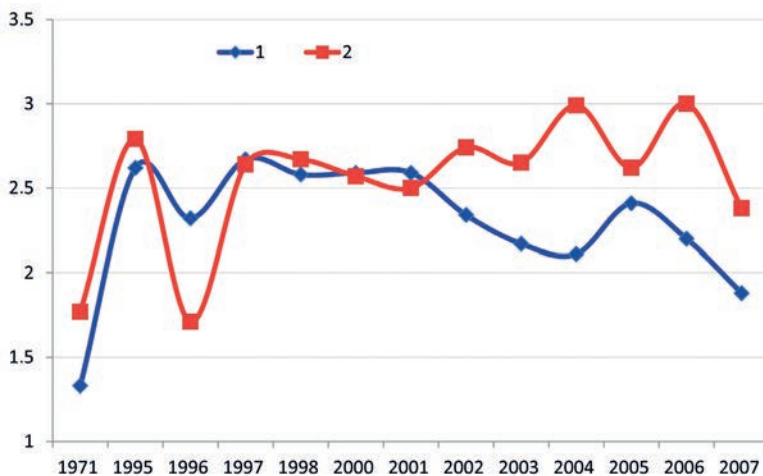


Рис. 110. Средневзвешенное число нерестов у типично проходной (1) и проходной-Б (2) микижи реки Утхолок в разные годы. По оси ординат – число нерестов, по оси абсцисс – годы.

– закономерное уменьшение доли рыб с типично проходным и проходным-Б типами жизненной стратегии и увеличение доли рыб, ассоциированных с пресными водами – речных и речных эстуарных;

– увеличение продолжительности пресноводной и морской фаз жизненного цикла рыб с мигрантным типом жизненной стратегии;

– увеличение возраста полового созревания типично проходных, проходных-Б, эстуарных и речных рыб;

– увеличение доли повторно нерестующей микижи среди типично проходного и проходного-Б типов жизненной стратегии.

В целом, облик популяции микижи р. Утхолок к концу XX века изменился. В 70-е годы существование популяции обеспечивалось за счёт воспроизводства рано созревающих и однократно нерестующих относительно некрупных рыб с типично проходным типом жизненной стратегии. Значение группировок, тесно связанных с пресными водами, было невелико, более того, в тот период среди речных рыб были отмечены только самцы (Савваитова и др., 1973; Максимов, 1974; Павлов и др., 2001; Савваитова и др., 2003). Начиная с 90-х годов XX века, структура нерестовой части популяции стала более диверсифицированной – при том, что увеличилась доля речных рыб и среди них многочисленными стали самки. Существенную долю стали составлять речные эстуарные и эстуарные рыбы, которые отсутствовали в 70-е годы. В то же время рыбы с типично проходным и проходным-Б типами жизненной стратегии сохранили своё значение в воспроизводстве за счёт изменения качественного состава производителей. С конца XX – начала XXI века они стали более крупными, а увеличение средних размеров (и, соответственно, популяционной плодовитости) произошло за счёт более позднего полового созревания, увеличения продолжительности жизни и резкого возрастания доли повторно нерестующих рыб.

В 2006 и 2007 гг. по ряду параметров структуры популяции микижи (продолжительность пресноводной и морской фаз жизненного цикла, соотношение впервые и повторно нерестующих рыб) отмечена тенденция к возврату в состояние, характерное

для 70-х годов XX века. Однако ни по одному из этих параметров в «исходное» состояние популяция микижи р. Утхолок не вернулась, а сама тенденция носила краткосрочный характер. Истинные причины выявленных изменений остаются не до конца ясными, и для их установления требуются дополнительные исследования. В частности, сложно выделить те факторы внешней среды, которые оказывают наиболее существенное воздействие на популяцию микижи. С одной стороны, увеличение доли особей, созревающих в пресных водах и совершающих короткие миграции в зоне солоноватых вод континентального стока, должно указывать на общее улучшение условий нагула в пределах речной системы и её эстуарной зоны. В то же время наблюдается значительное увеличение продолжительности пресноводной фазы жизненного цикла рыб у типично проходного и проходного–Б типов жизненной стратегии, что свидетельствует об ухудшении условий обитания молоди в первые годы жизни в реке.

До настоящего времени остается открытым вопрос о том, насколько обратимы выявленные межгодовые краткосрочные и долгосрочные изменения и возможен ли вообще возврат популяции к состоянию 70-х годов XX века, когда уровень антропогенного воздействия на экосистему и локальную популяцию микижи р. Утхолок был минимален.

3.2.3. Семейство Gasterosteidae

3.2.3.1. Трёхиглая колюшка

Фенетическое разнообразие. В р. Утхолок трёхиглая колюшка (рис. 111) представлена резидентной речной и анадромной (проходной) формами (Пичугин и др., 2008 б).

Резидентная речная форма (рис. 112). Длина зрелых особей (SL) – 44.0–85.0 мм, масса – 1.12–9.43 г (табл. 38). Диагноз: DIII 10–12, AI 7–9, C 12, sp.br. 16–21, vert. 29–32, боковых пластин (щитков) 29–33.

Речные особи имеют буро-зелёную окраску, тёмные пятна и короткие вертикальные полосы на боках тела и хвостовом стебле. Третья спинная колючка значительно короче первой. Для этой формы свойствен половой диморфизм. По сравнению с одномерными самцами у самок речной формы короче голова, рыло, заглазничное расстояние, ниже хвостовой стебель и длиннее брюшные колючки.

Речные особи трёхиглой колюшки постоянно обитают в среднем течении р. Утхолок и низовьях его основных притоков. Отличительной особенностью местообитаний речной формы является слабая проточность, обеспечивающая оптимальный кислородный режим, заиленный грунт и заросли высшей водной растительности. Колюшки весьма чувствительны к падению уровня воды и поэтому не встречаются в затопляемых дождевыми паводками низинах или непроточных старицах. Вне периода размножения

Таблица 38. Длина и масса тела производителей речной трёхиглой колюшки р. Утхолок по данным 2005 и 2006 гг.

Показатели	Производители речной формы			
	самцы (n=33)		самки (n=62)	
	lim	M±m	lim	M±m
Длина, мм	44.0–73.0	56.1±1.4	40.0–85.0	58.0±1.1
Масса, г	1.48–6.51	3.10±0.25	1.12–9.43	3.97±0.24



Рис. 111. Анадромные производители трёхиглой колюшки в эстуарии реки Утхолок. 13.07.2005 г.

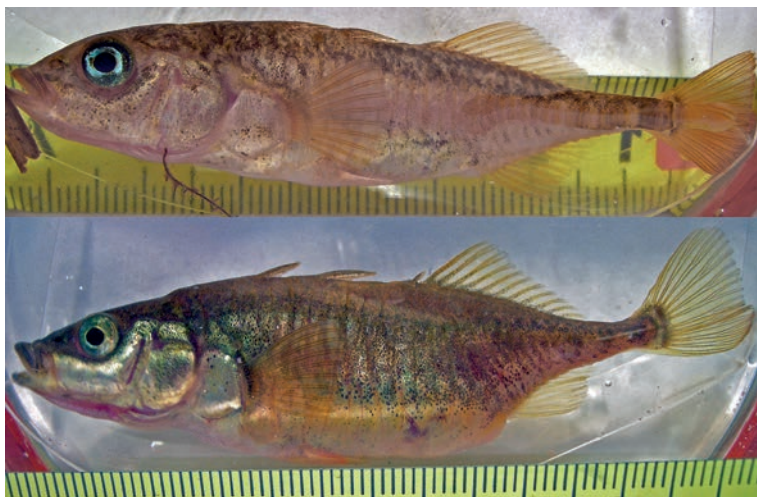


Рис. 112. Зрелые самец (сверху) и самка (снизу) резидентной речной формы трёхиглой колюшки из реки Утхолок.

они избегают прогреваемых солнцем участков реки с температурой воды 18–21 °С. Обычно более крупные особи (более 45 мм) держатся на открытых местах, где питаются преимущественно бокоплавами, личинками ручейников, брюхоногими моллюсками и другими беспозвоночными. В общих с трёхиглой колюшкой биотопах всегда присутствует молодь кижуча. Процесс питания производителей речной формы носит непрерывный характер, поэтому даже у нерестующих самок желудок содержит свежезаглоченную пищу. Масса пищевого комка из желудка производителей составляет 1.1–4.9%



Рис. 113. Типичное местообитание и нерестилище резидентных трёхиглых колюшек в среднем течении р. Утхолок.

(в среднем 3.1%) массы тела. Неполовозрелые особи предпочитают держаться зарослей травы, где питаются мелкими ракообразными (преимущественно Ostracoda), личинками хирономид и других мелких насекомых.

Относительная численность низкая, т.к. резидентные особи были отмечены в биотопах, занимающих в реке сравнительно небольшую площадь. Распределение особей в исследованных участках было неравномерным. Наибольшая численность (5–7 рыб на 1 м²) отмечена в слабопроточных закосьях, где поток фильтруется через галечниковые косы и имеется водная растительность (рис. 113). Биотопы с низким содержанием кислорода (заливы, пересыхающие протоки) трёхиглыми колюшками не посещаются, т.е. этот вид в большей части водоёма занимает общие с молодью лососёвых рыб участки.

Возраст и рост. Речные колюшки в Утхолоке живут 5–6, редко 7 лет. Первое годовое кольцо широкое и состоит из нескольких зон, свидетельствующих о периодических изменениях темпа роста отолита. Второе и последующие годовые кольца однородные и узкие.

Самки достигают больших, чем самцы, размеров и возраста. При массовом измерении длины речных особей выделяются пики, соответствующие возрастным группам. Например, в июле 2005 г. длина годовиков была 20–24 мм, двухгодовиков – 41–48 мм, трёхгодовиков – 48–57 мм, четырёхгодовиков – 59–63 мм, пятигодовиков – 64–68 мм. Однако в следующем году условия зимовки были более суровыми, и размерно-возрастной состав колюшек в тех же местах сбора материала изменился. Так, в июле 2006 г. годовики были 22–26 мм, двухгодовики – 27–31 мм, четырёхгодовики – 41–59 мм, пятигодовики – 56–61 мм. Некоторое несоответствие между размерами особей одного возрастного класса в смежные годы (четырёхгодовики 2006 г. в среднем равны по длине трёхгодовикам 2005 г., а пятигодовики 2006 г. – четырёхгодовикам 2005 г.) заставляет предположить, что самые быстрорастущие особи в голодную

зиму либо погибли, либо скатились в море. Зрелые самки значительно варьируют по длине. Самая мелкая зрелая самка имела длину 40 мм и массу 1.08 г, а самец – 44 мм и 1.48 г соответственно.

Воспроизводство. Половой зрелости особи речной формы достигают в возрасте 2–4 года. Брачная окраска самок однотонная, светло-коричневая, наиболее выражена у крупных особей (рис. 114 Б). У самцов бледно-голубые глаза и брюшко, розовые брюшные плавники, красновато-коричневые голова и бока на тела (рис. 115). Брачная окраска самцов речной формы сходна с таковой проходных самцов, но менее яркая.

В гонадах речных самок развивается две–три размерные генерации ооцитов, вымётываемых в данном году, а также генерация мелких ооцитов, которая созреет в следующем году. Диаметр вымётываемых яиц 1.6–1.7 мм; диаметр ооцитов второй размерной генерации составляет 40–66% от диаметра ооцитов первой. Число ооцитов в первой генерации – 74–370 (в среднем 171.6 ± 11.3 , $n = 31$). Средняя абсолютная плодовитость 497.6 икринок. Масса гонад речных самок (коэффициент зрелости) в течение нереста варьирует в пределах 10.1–34.0% массы тела.

Речные особи в 2005 г. нерестились совместно с проходными с последней декады мая до первой декады августа на всех обнаруженных нами небольших по площади (4–12 м²) нерестилищах. Все нерестовые участки представляют собой заросли или отдельные кочки высшей водной растительности с рыхлым заиленным грунтом на глубинах от нескольких сантиметров до 1 м. Температура воды на нерестилищах повышалась с 8–9 °С в начале нереста до 18–21 °С в конце. В 2006 г. сроки нереста речной и проходной форм были различными. Нерест речных особей начался 10–11 июня при температуре воды 9–10 °С за две недели до подхода к нерестилищам проходных производителей, и закончился после ската в море последних отнерестившихся проходных колюшек. Температура воды на нерестилищах в течение всего периода размножения не поднималась выше 14 °С. На нерестилищах, расположенных в среднем течении р. - Утхолок, производители проходной формы в 2006 г. встречены лишь единично, так как основная их часть направлялась в более тёплый (примерно на 0.2–0.8 °С) приток Калкавеем, где нерест двух форм проходил совместно.

Погибающих после нереста производителей речной формы мы не обнаружили. Не исключено, что посленерестовая гибель особей старших возрастных групп происходит в осенний или даже зимний период.

Проходная форма. Длина зрелых особей (SL) – 50–100 мм, масса – 2.6–16.0 г (табл. 39). Диагноз: DIII 10–13, AI 8–10, C 12, sp.br. 19–25, vert. 30–33, боковых пластин (щитков) 32–35 (Пичугин и др., 2008 б).

Таблица 39. Длина и масса тела проходной трехиглой колюшки в выборках из р. Утхолок (2005 г. – над чертой, 2006 г. – под чертой)

Показатели	Самцы (n=67/110)		Самки (n=170/186)	
	lim	M± m	lim	M±m
Длина, мм	<u>54–97</u> 50–91	<u>81.6±0.5</u> 80.6±0.5	<u>72–100</u> 55–100	<u>87.1±0.4</u> 85.6±0.4
Масса, г	<u>3.4–12.0</u> 2.6–12.3	<u>8.50±0.14</u> 8.14±0.16	<u>4.2–16.0</u> 2.1–15.5	<u>9.80±0.17</u> 9.45±0.15

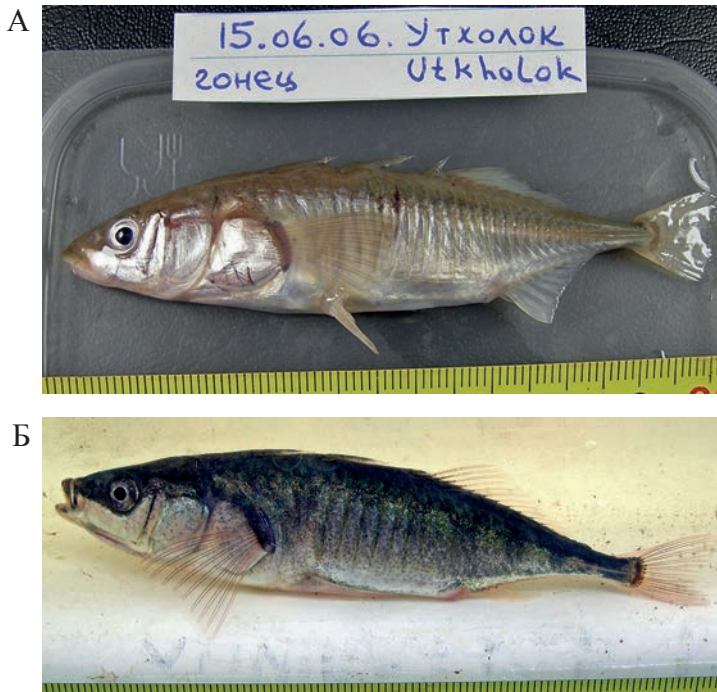


Рис. 114. Проходная трёхиглая колюшка (самки). А – вскоре после захода из моря, Б – в брачном наряде.

Производители трёхиглой колюшки проходной формы р. Утхолок при заходе в пресную воду сохраняют серебристую пелагическую окраску без признаков брачного наряда (рис. 114 А).

Кроме окраски, проходные колюшки отличаются от речных крупными размерами, меньшей длиной головы и диаметром глаза, низким телом и длинными спинными и брюшными колючками, большим числом позвонков, боковых пластин и жаберных тычинок.

У трёхиглой колюшки выражен половой диморфизм: самки отличаются от одноразмерных самцов меньшими длиной головы и диаметром глаза.

Возраст. В выборке анадромных производителей 2005 г. обнаружены особи в возрасте 3–5 лет. В массовых пробах возраст 29% рыб был 3 года, 62% – 4 года, 9% – 5 лет. В 2006 г. соотношение тех же возрастных групп составило 26, 72 и 2%. Отолиты про-



Рис. 115. Самец проходной трёхиглой колюшки в брачном наряде.

ходных особей были двух типов: первый – только с широкими «морскими» кольцами, второй – после широкого кольца первого года, имел одно или несколько узких «речных» внутренних колец и единственное наружное «морское» кольцо (рис. 116). Мы предполагаем, что особи с отолитами первого типа скатились в море в возрасте одного месяца и совершали анадромную миграцию для нереста. Второго типа – скатились в море после двух и более лет, проведенных в реке и, возможно, участвовавших в нересте в качестве резидентных речных производителей, т.е. в течение жизненного цикла сменили стратегию с резидентной на проходную.

Воспроизводство. Анадромные самки р. Утхолок, как и речные, имеют 2–3 размерных генерации ооцитов в гонадах, выметываемых в данном году. Число яиц в первой генерации – 356–714 (в среднем – 478.3). Средняя плодовитость – 1051.6 икринок. Коэффициент зрелости у самок в среднем составил 16%. Общее количество выметанных проходными самками в 2005 г. икринок составило по нашим расчётам около 25 млн. шт. (Пичугин и др., 2008 б).

Сроки миграции и нереста. В 2005 г. анадромные производители впервые обнаружены в р. Утхолок 26–27 мая при температуре воды 11–12 °С. Нерестовый ход продолжался непрерывно в течение июня – июля. Начало нереста наблюдали в первой декаде июня, а окончание – в конце июля, когда температура воды на нерестилищах достигла 21 °С.

В 2006 г. первые анадромные производители в р. Утхолок были отловлены 15 июня при температуре воды 8 °С. Нерест начался в третьей декаде месяца при температуре воды на нерестилище 13–14 °С и закончился уже к 10–12 июля. Окончание нереста было, по-видимому, преждевременным, так как из-за плохого физиологического состояния самки смогли выметать лишь первую размерную генерацию яиц. Остальные ооциты у скатывающихся в море самок были в состоянии резорбции (рис. 117).

Соотношение полов в начале анадромной миграции близко к 1:1, в конце хода преобладают самки – 68%.

Закончившие нерест особи либо погибают (старшая возрастная группа самок и большая часть самцов), либо в короткие сроки скатываются в море. Такие особи в низовьях р. Утхолок и её эстуарии не питаются (Пустовит, Пичугин, 2006).

Соотношение полов в начале анадромной миграции близко 1:1, в конце хода преобладают самки – 68%.

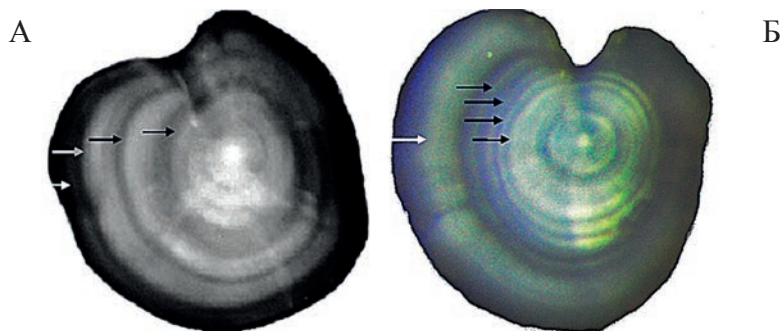


Рис. 116. Отолиты проходных трёхиглых колюшек. А – четыре морских кольца; Б – четыре внутренних «речных» и одно наружное «морское» кольцо.



Рис. 117. Гонады в состоянии резорбции у скатывающейся в море самки трёхиглой колюшки.

Скат молоди. В начале августа 2005 и 2006 гг. в притоке Калкавеем впервые наблюдали массовый скат молоди в возрасте около 1 месяца (Павлов и др., 2006). В 2005 г. скат был интенсивным и длился около 20 суток. Он происходил только в тёмное время суток. Большая часть покатной молоди имела серебристую окраску и мигрировала в море. Остающиеся в реке покатники имели пятнистую буро-зелёную окраску. В августе 2005 г. длина серебристых покатников ($n=81$) составила 18.5–25.0 (в среднем 22.1) мм, масса – 0.07–0.19 (в среднем 0.13) г; общее число покатников было оценено в 1.5 млн. особей (Пичугин и др., 2006 а). В 2006 г. скат проходил со второй декады августа, численность покатников была невелика. Длина серебристых покатников ($n=18$) составила 16.0–22.1 (в среднем 19.4) мм, масса – 0.04–0.12 (в среднем 0.08) г, т.е. ниже показателей 2005 г. (рис. 118–119).

Несмотря на различия в линейных размерах, морфологическое развитие, оцененное по степени развития скелета, у серебристых покатников было сходным в оба года наблюдений. У них заложилась большая часть боковых пластин или, по крайней мере,



Рис. 118. Покатники трёхиглой колюшки из массового ската.

самые крупные пластины в середине тела, образующие с восходящим отростком тазовой кости жёсткую структуру (рис. 120).

Особенности размножения проходных колюшек из р. Утхолок определяются, с одной стороны, значительным ежегодным варьированием гидрологических параметров реки (скорость течения и температура), с другой – физиологическим состоянием производителей, которое формируется в море. Анадромные особи колюшек (как и анадромные лососи) для достижения нерестовых участков и успешного воспроизводства должны иметь энергетические запасы, необходимые для дозревания половых продуктов, преодоления течения реки и приобретения брачного наряда, так как после захода в пресную воду они прекращают питаться (Пичугин и др., 2006 а; Пустовит, Пичугин, 2006). Эти запасы распределяются в полости тела в виде жировых отложений и в мышцах.

В 2005 г. численность производителей была высокой. Среди зашедших в Утхолок самок 39.3% имели длину более 90 мм. Коэффициент зрелости широко варьировал, а жирность в эстуарии составляла 2 и 3 балла (по шкале Лебедева). В 20 км выше по реке (вблизи нерестовых участков) у большей части самок жировые запасы отсутствовали, они были израсходованы на развитие брачного наряда и созревание ооцитов первой генерации. После откладки этой генерации яиц самки перешли к активному питанию преимущественно крупными бокоплавами, составлявшими до 100% пищевого комка. Масса свежезаглоченной пищи из желудка проходных самок в промежутках между актами нереста составляла 0.9–5.4% (в среднем 3.0%) массы тела. Были выметаны все



Рис. 119. Покатник трёхиглой колюшки.



Рис. 120. Покатные особи трёхиглой колюшки с прокрашенными костными элементами скелета.

последовательно созревшие порции икры. Выживаемость завершивших нерест самок была высокой. В желудках, скатывающихся в море производителей и откармливающих после откладки очередной порции яиц самок, оплодотворённая икра своего вида отмечена единично. Если предположить, что производители поедают из гнёзд лишь яйца, в которых погибли эмбрионы, то доля оплодотворённой икры и выживаемость эмбрионов были близки к 100%.

В 2006 г. производители вошли в эстуарий либо без жировых запасов, либо имели 1 балл жирности. Преобладали мелкие самки. У части самок отмечены аномальные ооциты или массовая резорбция последних, т. е. процесс оогенеза был нарушен уже во время морской миграции. Около 40% особей, зашедших в реку, начали питание в пресной воде до начала нереста. Все просмотренные нами самки, скатывающиеся в море и пойманные в эстуарии, выметали лишь первую генерацию икры. Остальные ооциты были в состоянии резорбции. Таким образом, рабочая плодовитость самок по сравнению с 2005 г. упала в 2–3 раза. В желудках каждого второго скатывающегося производителя (и самцов, и самок) обнаружены десятки икринок своего вида с зародышами (рис. 121).

Неизвестно, была ли развивающаяся икра живой или мёртвой в момент заглатывания её производителем. Скатывающихся в море живых самцов – производителей в 2006 г. было значительно больше, чем в 2005 г. Они, по-видимому, оставили свои гнёзда после гибели кладок.



Рис. 121. Икра трёхиглой колюшки в желудках производителей трёхиглой колюшки.



Рис. 122. Из погибшего после нереста производителя трёхиглой колюшки бокоплавами съедены все мягкие ткани.

После окончания нереста в течение 1–2 недель погибают все анадромные особи старшего возраста. Их тела полностью выедаются бокоплавами (рис. 122).

Наши исследования биологии и оценка динамики численности трёхиглых колюшек из популяции реки Утхолок позволили сделать несколько оригинальных выводов:

– Выяснено, что проходные колюшки после захода в пресную воду прекращают питаться. Мы связываем это с перестройкой осморегуляторной системы, хотя наши наблюдения и противоречат данным литературы, утверждающим, что совершенство осморегуляторных механизмов трёхиглых колюшек позволяет им сохранять пищевую активность при смене солёности среды (Зюганов, 1989). Если бы осморегуляторные механизмы колюшек фенотипа *trachurus* действительно были столь совершенны, вряд ли произошло и устойчиво поддерживалось разделение популяции на речную и проходную формы.

– Популяция трёхиглой колюшки является полным аналогом популяций лососевых рыб, которые собирают биогены в море, приносят их в реку, где производители после нереста в значительной части погибают и обеспечивают пищей своё потомство.

В 2005 г. у проходной формы зафиксирована вспышка численности. Число анадромных особей было сопоставимо с расчетной численностью всей молоди лососевых в возрасте 1–2 года, питающейся в реке (кижуч, сима, микижа, кунджа, мальма), для которой близкие по размерам самки трёхиглых колюшек на участках совместного пребывания составляют значительную пищевую конкуренцию, имея широкий спектр пищевых объектов (Pavlov et al., 2005; наши данные). Численность их потомства оценена в 1.5 млн. особей, что почти в два раза превышает суммарное расчетное количество скатившихся в том же году сеголетков кеты и горбуши (наши данные). Растет ли численность трёхиглых колюшек в бассейне Охотского моря или наблюдается ее флуктуация, свойственная короткоцикловым видам рыб, связанная с климатическими условиями? Вопрос важный, т.к. известно, что трёхиглые колюшки являются антагонистами некоторых видов лососей (Крохин, 1970). В 80-е годы прошлого века около 500 млн. шт. проходных трёхиглых колюшек оккупировали нижнее течение реки Камчатки, используя для воспроизводства обширные нерестилища затопленных пойменных низин (Максимов, Долгов, 1983). Столь же высокую численность этой популяции наблюдали и через 10 лет. К этому времени сформировалась группировка хищной мальмы, питающейся колюшками (Савваитова и др., 1992). Известна колонизация проходной колюшкой горного вулканического озера Красивое на о. Итуруп (южные Курильские о-ва) примерно в те же годы, в результате которой образовалась многочисленная резидентная озерная форма (Пичугин и др., 2003). Можно предполагать, что потомство проходной трёхиглой колюшки, малоуязвимое для хищников, имеет высокие потенции к поддержанию уже достигнутой численности популяции и периодическим вспышкам при совпадении благоприятных гидрологических условий в Утхолоке и достаточной кормовой базы в морском прибрежье.

3.2.3.2. Многоиглые колюшки

В реке Утхолок многоиглые колюшки представлены двумя близкими видами: девятииглой колюшкой *Pungitius pungitius* и китайской или амурской колюшкой *P. sinensis* (рис. 123) (Пичугин, 2014).



Рис. 123. Многоиглые колюшки реки Утхолок: А – китайская колюшка, Б – девятииглая колюшка.

Девятииглая колюшка характеризуется небольшим количеством костных пластин (щитков) в передней части тела и коротким рядом пластин на хвостовом стебле, китайская колюшка имеет полный ряд боковых пластин (Зюганов, 1991) и иногда рассматривается в ранге южного подвида девятииглой колюшки – *P. p. sinensis* (Берг, 1949; Никольский, 1956; Wootton, 1998) или её многощитковой формой. При симпатрии двух видов в водоёмах Камчатки наблюдается гибридизация с появлением особей с пропусками в сплошном ряду боковых костных пластин. Однако полного слияния при симпатрии ни в одном из исследованных водоёмов не обнаружено, а при низкой температуре среды в период размножения сроки и/или места нереста *P. pungitius* и *P. sinensis* разобщены, и ареалы этих несомненных видов различны (Зюганов, 1991; Долганов, Кравченко, 2011; Пичугин, 2014). Отсутствие репродуктивной изоляции и различные взаимоотношения между локальными популяциями на ареале привели к объединению некоторыми авторами многоиглых колюшек в ранге комплексного вида *P. pungitius complex* (Нельсон, 2009).

Морфология. Девятииглая колюшка в р. Утхолок имеет от 2 до 8 боковых пластин в передней части тела и 9–20 пластин в хвостовом стебле. Единично обнаружены особи без пластин в передней части тела и малым их числом в хвостовом стебле. Число спинных колючек варьирует от 9 до 12. Преобладают особи с 10 и 11 колючками. Напротив, все выборки китайской колюшки отличаются малыми значениями средних значений числа колючек. Длинная последняя колючка (длина предпоследней колючки составляет 50–88% длины последней), которая обычно характерна для малькового периода развития колюшек (Зюганов, 1991), сохраняется у большинства взрослых самок (реже самцов) *P. pungitius* и *P. sinensis* из рек охотоморского побережья.

Выборки девятииглой колюшки и китайской колюшки из р. Утхолок различаются, кроме видового признака «число боковых пластин» ($CD=1.94$), средними значениями числа колючек ($t_{st}=8.3$, $p<0.0001$).

Распределение многоиглых колюшек в речном континууме р. Утхолок мозаично, как и во многих реках западного побережья со сложной геоморфологией⁵. Девятииглая колюшка встречается от самых верховьев, но в весьма ограниченном числе биотопов, которые можно выделить в горно-тундровых реках западной Камчатки:

а) под нависающими береговыми дернинами в спрямлённых участках русла (волновая и ламинарная часть плёса), в зоне слабых турбулентных потоков. Обычно в верховьях реки или её полугорных притоков, часто с коричневой тундровой водой. В таких биотопах особи других видов отсутствуют;

⁵ Для типизации геоморфологического описания водоёма использовали классификацию Павлова с соавторами (2009).

б) за поворотами русла ниже галечниковых кос, на участках с высшей водной растительностью и слабо заиленным дном. В таких биотопах массово встречаются также молодь и производители трёхиглой колюшки, сеголетки кеты и молодь кижуча;

с) в речных култуках, где нет течения, но сохраняется постоянная связь с основным руслом, дно заилено, имеется высшая водная растительность (рис. 124). В таких биотопах всегда встречаются также молодь и производители трёхиглой колюшки, сеголетки кеты и молодь кижуча;

д) в орто- и парафлювиальных ключах совместно с многочисленной молодью лососёвых рыб;

е) в пойменных озёрах совместно с малоротой корюшкой *Hypomesus olidus*;

ф) в предэстуарии реки, транзитной для проходных рыб зоне, где прилив создаёт подпор пресной воды и обратное течение, дно образовано песчано-илистыми отложениями, низкие берега заросли злаками и осоками (Пустовит, Пичугин, 2006);

г) на плёсах со скоростью течения 0.5–0.6 м/с, где молодь многоиглых колюшек часто встречается в смешанных стаях с молодью лососей сходного размера;

h) многочисленных временных паводковых тундровых притоках с медленным течением и коричневой водой, которые формируются после снежных зим.

Особи китайской колюшки привязаны к прибрежной зоне среднего и нижнего течения реки на её тундровом участке и низовьям крупных притоков. Они многочисленны в биотопах б, с, е и ф. Типичным биотопом h, занимаемым исключительно китайской колюшкой, являются многочисленные временные паводковые тундровые притоки с относительно медленным течением и коричневой водой, которые формируются после снежных зим. Эти притоки весной и в начале лета представляют собой врезанные в торфяник каналы с чёрным заиленным дном, берега которых состоят из подмытых пластов дёрна с прошлогодней растительностью (рис. 125).

В период низкой численности (2006 г.) в р. Утхолок представители двух видов многоиглых колюшек занимали разные биотопы и их нерестилища преимущественно были



Рис. 124. Нерестилище девятииглой колюшки в речном култуке Утхолока.



Рис. 125. Типичный биотоп h – нерестилище китайской колюшки в низовьях р. Утхолок.

разобщены. В период высокой численности (2005 г.) при летнем повышении температуры китайская колюшка интенсивно расселялась из самых тёплых равнинных тундровых участков вверх по основному руслу и притокам, занимая биотопы b и c среднего течения, где нерестилища девятииглой и китайской колюшек перекрывались.

Девятииглая колюшка

Длина (SL) – 31.0–66.0 мм (n>60). Диагноз: DIX–XII 8–12, AI 8–11, C 12, sp.br. 10–14, боковых пластин (щитков) 9–21.

Фенетическое разнообразие. Девятииглая колюшка представлена резидентными речной и озёрной формами. Также в 2005 г. в эстуарии Утхолока при промежуточной солёности (начало отлива) были обнаружены две неполовозрелые особи серебристой окраски, по-видимому, скатывающиеся в море. В 2006 г. особи подобной окраски в эстуарии реки не отмечены. Таким образом, потенциальные физиологические способности к переходу в морскую среду у особей популяции девятииглой колюшки из р. Утхолок имеются, но доля таких особей очень мала и особенности их жизненного цикла не известны.

Окраска девятииглой колюшки в различных биотопах различается. В биотопах типов a, c и h с коричневой водой особи золотисто-коричневые, с мелкими чёрными пятнами на боках и оранжево-коричневыми плавниками, на других участках – серо-зелёной окраски с чёрными пятнами, часть которых группируется в овальные полосы, напоминающие мальковые пятна («parr marks») молоди лососёвых (рис. 123 Б, 126).



Рис. 126. Самец девятииглой колюшки с белыми брюшными колючками (чёрная стрелка) и слабым белым «зеркальцем» на нижней челюсти (белая стрелка).

У девятииглой колюшки из верховьев горных притоков окраска контрастнее, с тёмной, почти чёрной спинкой, красно-коричневыми плавниками и красноватыми глазами. Хорошо выраженная угольно-чёрная брачная окраска (рис. 127) самцов (Зюганов, 1991) бледнеет, превращаясь в серую, в течение нескольких минут после поимки. Брюшные колючки у части самцов, даже при максимальной выраженности брачного наряда, чёрные, у другой части самцов белая окраска брюшных колючек хорошо выражена (рис. 126⁶). У части самцов имеется белое пигментное «зеркальце» симметричное на двух сторонах нижней челюсти.

Длина и масса тела девятииглой колюшки в р. Утхолок приведены в таблице 40.

Возраст. Предельный возраст девятииглой колюшки в р. Утхолок – 4+ года. Отолиты имеют очень широкое и сложно составленное кольцо первого года жизни, которое выявляется при сопоставлении отолитов осенних сеголетков и самых мелких весенних годовиков. Такая структура первого годового кольца, по-видимому, отражает весьма изменчивые условия роста молодых особей. Второе и третье годовые кольца имеют более простую структуру. Четвёртое кольцо различимо слабо.

Нерестовое стадо девятииглой колюшки в р. Утхолок в 2005–2006 гг. состояло из особей в возрасте 2+–4+ лет. Среди двухлеток (1+) половой зрелости достигла только небольшая часть самых быстрорастущих (или самых старших, родившихся из кладок первой размерной генерации икры) особей с длиной тела (*SL*) 37–38 мм.

Возрастной состав локальных группировок девятииглой колюшки определяется особенностями биотопов. В заросших высшей водной растительностью мелководьях

Таблица 40. Длина и масса тела девятииглой колюшки

Признак	Самцы (n=17)	Самки (n=22)
	lim / M±m	lim / M±m
Длина, мм	37–64 / 52.1±1.8	37–66 / 50.8±1.7
Масса, г	0.84–2.50 / 1.61±0.17	1.18–3.12 / 1.72±0.17



Рис. 127. Самец китайской колюшки в брачном наряде. Стрелкой указана чёрная брюшная колючка.

⁶ Приведено фото самца китайской колюшки за неимением аналогичного снимка девятииглой колюшки. Не исключено, что самцы с чёрными брюшными колючками, морфологически сходные с девятииглой колюшкой, являются гибридами с проявлением этого признака китайской колюшки, для самцов которой такая окраска колючки – норма (см. ниже).

наибольшую численность имеют молодые неполовозрелые колюшки в возрасте 0+–1+ лет. Их плотность достигает нескольких десятков особей на 1 м². Крупные особи преобладают на слабопроточных участках. В биотопах типа а небольшие стаи состоят из всех возрастных групп.

Размножение. У девятииглой колюшки из р. Утхолок насчитывали 3–4 размерных генерации ооцитов. Каждая особь в течение одного сезона выметывала три генерации, а четвертая генерация определяла плодовитость следующего сезона и отмечена даже у большей части самок в возрасте 4+ лет, которые, таким образом, потенциально могли бы созреть и на следующий год.

Полный цикл нереста самки включает откладывание в течение короткого времени одной или нескольких порций яиц первой размерной генерации; нагул, необходимый для роста и созревания следующей генерации яиц, продолжительность которого зависит от имеющихся жировых запасов, плотности кормовых организмов вблизи нерестилища и температуры воды; откладывание одной или несколькими порциями второй генерации яиц, нагул и третий период откладки икры и нагул. Продолжительность нереста каждой самки девятииглой колюшки в условиях низкой температуры среды, по видимому, может растягиваться до 1.5 месяцев, но обычно при быстром прогреве воды протекает с ускорением. Для гнёзд в биотопах типа б избираются самые прогреваемые слабо проточные участки глубиной не более 30 см. Так, на нерестилище в биотопе типа б 16 июня 2006 г. около разных гнёзд девятииглой колюшки температура воды варьировала от 12 до 14 °С, а на основном потоке – 8 °С. В июле эта разница может увеличиваться. В первой размерной генерации самок *P. pungitius* содержалось 40–146 (в среднем – 84) ооцитов. Средняя индивидуальная плодовитость составила около 250 яиц (n=12). Крупные самки (SL 62–68 мм, n=5) вымётывают более 400 яиц. Диаметр зрелых янтарно-желтого цвета ооцитов – 1.4–1.8 (чаще – 1.6–1.7) мм.

Сроки нереста. Начало нереста девятииглой колюшки в 2005 г. пришлось на вторую половину мая при температуре воды около 4–6 °С, а в 2006 г. – на начало июня при 12–14 °С. В начале июня 2005 г. нерест в низовьях реки уже закончился, а в верховьях продолжался до середины июля. Последние выбитые погибающие самки отмечены 20 июля. В 2006 г. в середине июня у части самок ооциты первой генерации имели небольшой диаметр, свидетельствующий о задержке начала нереста. Последние погибающие производители были отмечены в первой декаде июля. Можно предполагать, что причиной задержки начала нереста в этом году стала низкая кормовая обеспеченность производителей после массовой вспышки численности всех видов колюшек в 2005 г. Расселение молоди двух видов колюшек – девятииглой и китайской с нерестилищ низовьев реки в 2005 г. наблюдали в течение последней декады июля – первой половины августа.

Посленерестовая гибель производителей девятииглой колюшки в р. Утхолок в 2005 г. была высокой как среди старых, так и среди впервые нерестующих рыб, что, вероятно, объясняется высокой численностью ихтиофауны и, соответственно, недостатком кормовых ресурсов. Часть мёртвых производителей обнаружена на нерестилищах среди гнёзд. Ослабленных и погибающих особей постоянно обнаруживали в уловах. В 2006 г. после нереста погибли в основном самые крупные особи. Значительная часть мелких производителей в возрасте 2+–3+ лет выжила.

Массового ската сеголетков девятииглой колюшки вниз по течению в летние месяцы 2005–2006 гг. не отмечено. Однако небольшое число сеголетков постоянно выявля-

ли среди покатной молоди других видов в течение полутора летних месяцев наблюдений и очевидно, что перемещение молоди как вниз, так и вверх по течению происходит постоянно и определяется динамикой локальной численности кормовых объектов.

Распределение и локализация нерестилищ. Отдельные гнёзда обнаружены в биотопах типа а, б, с и е от самых верховьев реки и её притоков до предэстуарной зоны.

Относительная численность. В р. Утхолок девятииглая колюшка относительно малочисленный вид. Колебания численности незначительны. Основным лимитирующим фактором является доступность кормового зообентоса, общего с таковым многочисленной молоди лососёвых рыб. Ранняя молодь девятииглой колюшки выходит из конкурентных отношений с сеголетками кеты и кижуча, питаясь растительной пищей (синезелёные и зелёные водоросли), а крупные особи частично переходят на питание бокоплавами (сем. Amphipoda).

Китайская колюшка

Длина тела (*SL*) – 26.0–68.0 мм ($n > 70$). Диагноз: DVIII–X 9–12, AI 8–11, C 12, sp.br. 10–14, боковых пластин (щитков) 30–35 (Пичугин, 2014).

Фенетическое разнообразие. Представлена резидентной речной и резидентной озёрной формами.

Окраска. У особей китайской колюшки окраска чаще пёстрая, с хаотичным расположением чёрных и бурых пятен и мелкими зёрнами оранжевого пигмента, однако не редки особи с чёткими поперечными полосами на теле и хвостовом стебле (рис. 128–129). Брюшные колючки у самцов чёрные, а не белые, как это описано для китайских колюшек из других частей ареала (Атлас пресноводных рыб России, 2002).

Длина и масса тела китайской колюшки в выборке из р. Утхолок приведены в таблице 41.

Соотношение полов. Среди крупных особей значительно (более 90%) преобладают самки.

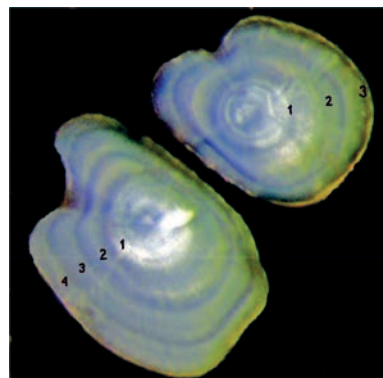
Возраст. Предельный возраст китайской колюшки в р. Утхолок составил 4+ лет. Отолиты по форме не отличаются от таковых девятииглой, но годовые кольца выражены более чётко.

Размножение. Как и в гонадах самок девятииглой колюшки, у самок китайской имеется 3–4 размерных генерации яиц, из которых четвертая определяет плодовитость следующего сезона. Нерест китайской колюшки начинается при более высокой температуре, чем у девятииглой, и поэтому сдвинут на более поздний срок. В одной размерной генерации у особей китайской колюшки р. Утхолок в возрасте 3–4 года отмечали 68–140 (в среднем – 106, $n = 19$) ооцитов. Средняя индивидуальная плодовитость – около 320 яиц.

Сроки нереста. Производители китайской колюшки в 2005 г. начали нерест в самом конце мая – начале июня, когда температура воды на нерестилищах достигла 9–14 °С, а

Таблица 41. Длина и масса тела зрелых особей китайской колюшки из реки Утхолок

Признак	Самцы (n=50)	Самки (n=74)
	lim / M±m	lim / M±m
Длина, мм	34–65 / 50.3±1.0	33–68 / 54.2±0.9
Масса, г	0.38–1.95 / 1.26±0.07	0.80–3.73 / 1.87±0.16



Б

Рис. 128. А. Разнообразие окраски китайской колюшки (над линейкой – обычная, под линейкой – брачная). Б. Отолиты китайской колюшки (SL 40 и 59 мм).

закончили к концу месяца при температуре 16–18 °С. Расселение молоди с нерестилищ низовьев реки в 2005 г. наблюдали в течение последней декады июля – первой половины августа. Молодь китайской колюшки была достоверно мельче молоди девятииглой колюшки (Пичугин и др., 2006 а; Пичугин и др., 2008 б, Пичугин, 2014). Начало нереста китайской колюшки в 2006 г. не было зафиксировано, в середине июля нерест уже закончился.



Рис. 129. Погибающий посленерестовый самец китайской колюшки, прижизненная окраска.

Распределение и локализация нерестилиц. Китайская колюшка имеет широкое распространение в относительно тёплых тундровых притоках и многочисленных тундровых озёрах в низовьях р. Утхолок. Большое нерестилище обнаружено во временном тундровом притоке в нижней части основного русла Утхолока выше эстуария (рис. 124). Зрелых производителей отлавливали в затоках с илистым дном и высшей водной растительностью (биотопы b и c) нижнего и среднего течений основного русла Утхолока.

Относительная численность. Китайская колюшка – многочисленный вид, но численность его из года в год варьирует в широком диапазоне и зависит от сезонного гидрологического режима и кормовой базы. Лимитирующим фактором в камчатских водах является низкая температура воды в период размножения, определяющая сроки и локализацию нереста. При раннем прогреве нерестовых участков выше 14–15 °С численность резко возрастает. В низовьях реки в 2005 г. китайская колюшка – относительно многочисленный вид. На численность новых поколений многоиглых колюшек большое воздействие оказывают дождевые паводки, весьма значительные в горно-тундровых реках. В биотопах типа b, имеющих наибольшую площадь нерестилиц многоиглых колюшек в среднем и нижнем течении р. Утхолок, в 2006 г. наблюдали высокую плотность гнёзд, полностью уничтоженных в последней декаде июня единственным значительным дождевым паводковым потоком, затопившим все галечниковые косы.

Гибриды китайской и девятииглой колюшек

Длина тела (SL) – 23.0–68.0 мм (n=14). Диагноз: DIX–X 9–12, AI 8–10, C 12, sp.br. 11–14, боковых пластин (щитков) 21–30.

Фенетическое разнообразие. Гибридные особи по пропорциям тела и окраске отличаются от особей девятииглой колюшки, но не отличаются от особей китайской, что, возможно, объясняется их локализацией в биотопах, предпочитаемых этим видом. На распределении по меристическим признакам число колючек / число боковых пластин гибридные особи занимают промежуточное положение. Гибридные особи обнаружены преимущественно в стаях китайской колюшки в нижнем, реже среднем, течении реки. Отличаются от последних пропущенными и неравномерно развитыми пластинами в боковом ряду, что хорошо выявляется при ализариновом окрашивании (рис. 130). Доля гибридных особей в отдельных выборках достигала 6%, однако не исключено, что часть гибридов имеет фенетическое состояние одного из родительских видов и не выявляется в смешанной пробе (Зюганов, 1991; Пичугин, 2006 а). В 2005 г. по нашим наблюдениям сроки нереста китайской и девятииглой колюшек значительно перекрывались и на нерестилищах в биотопах b и c имела место массовая гибридизация.

Возраст. В р. Утхолок обнаружены гибридные особи в возрасте 2+, 3+ и 4+ лет. Соответственно, гибридизация двух видов с различной частотой происходит ежегодно. Отолиты гибридов по форме не отличаются от таковых *P. sinensis*, годовые кольца выявлены очень чётко.

Гибридные самки имеют нормально развитые гонады и участвуют в нересте, вымётывая три генерации яиц (рис. 131). Половозрелые гибридные самцы в наших сборах не обнаружены. Судьба последующих поколений от гибридных производителей не известна.



Рис. 130. Зрелая гибридная самка SL 45 мм (ализариновое окрашивание), 06.06.2006 г. (А); фрагмент тела гибридной особи с пропуском и неравномерно развитыми боковыми пластинами (Б).

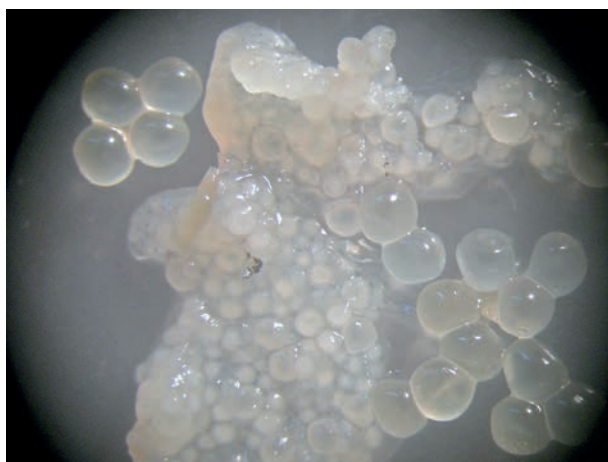


Рис. 131. Гонада гибридной самки от 06.06.2006 г. Ооциты первой генерации овулировали. Видны созревающие ооциты второй генерации и разноразмерные ооциты последующих генераций.

Два вида многоиглых колюшек реки Утхолок составляют весьма динамичную систему, которая в зависимости от гидрологических условий (водности и температуры) отдельных лет может испытывать значительные флюктуации численности и расселяться по бассейну от предэстуария до самых верховьев горно-тундровых притоков. При оптимальных условиях колюшки достигают высокой численности, вступают в массовую гибридизацию и оказывают значительную нагрузку на кормовую базу реки, составляя конкуренцию ранней молоди лососей, особенно личинкам кеты, сеголеткам и двухлеткам кижуча, мальмы и кунджи. Способность останавливать рост при исчерпании кормовой базы и служить промежуточным хозяином многочисленных видов паразитов делает этих рыб серьезным конкурентом молоди лососевых.

3.2.4. Семейство Osmeridae

3.2.4.1. Малоротая корюшка

Малоротая корюшка – единственный преимущественно пресноводный наиболее холодноводный вид рода *Hypomesus* в северных пресных водах охотоморского бассейна

на (Черешнев, 2008). В бассейне р. Утхолок малоротые корюшки населяют пойменные тундровые озёра, где достигают высокой численности. Однако, в русло р. Утхолок корюшки выходят очень редко: в периоды высокого паводка, в основном, для размножения ранней весной. И в другое время встретить малоротую корюшку в русле почти невозможно, так как озёра не имеют связи с рекой. Это некрупные рыбы, которые в условиях мелких тундровых озёр питаются преимущественно зообентосом и имеют на всем ареале сходные размеры производителей 11–13 см. На охотоморском побережье Камчатки единственные исследования особенностей биологии вида проведены Васильцом с соавторами (2010).

3.2.5. Виды эстуарного комплекса

Эстуарий – весьма своеобразная переходная зона между рекой и морем, характеризующаяся очень динамично меняющимися условиями среды. Суточные колебания солёности, температуры, мутности, содержания кислорода и других параметров здесь могут достигать значительных величин. Особенности среды обитания обусловили формирование своеобразной ихтиофауны в эстуариях рек, которая представлена как морскими, так и пресноводными видами, устойчивыми к перепадам солёности (Пустовит, Пичугин, 2006).

В эстуарии р. Утхолок нами выделены три зоны:

– *предэстуарий* – участок реки, где прилив создает подпор пресной воды и возникает обратное течение, при этом солёность не меняется, вода остаётся пресной. Дно образовано наносными грунтами (ил, песок). Подпор морской воды в р. Утхолок отмечается в 25 км от устья;

– *собственно эстуарий* – участок, характеризующийся периодическими значительными изменениями солёности, температуры, уровня воды, скорости течения и других показателей в зависимости от фазы приливов и отливов. Солёность в течение суток меняется от 0 до 30‰. Ложе эстуария р. Утхолок имеет длину около 3 км и ширину около 500 м. В отлив единый водоем распадается на ряд протоков и заливов. Дно образовано галькой и илом;

– так называемое «*горло*», через которое Утхолок соединяется с морем. Большую часть суток скорость течения в этом участке высокая. Ширина горла – около 30 м, длина – около 200 м. Вода практически не опресняется, оставаясь даже во время отлива слабо солёной – 3–5‰. Дно сложено морской галькой и крупным булыжником.

Во время речных паводков продолжительность «пресного» периода в эстуарии возрастает, а во время высоких сизигийных приливов – сокращается. Температура летом варьирует между более тёплой речной и холодной морской водами. Например, в августе 2005 г. пределы изменений в течение суток составили 14–20 °С.

Облов эстуария показал, что локализация, время пребывания, пищевая активность и перемещения в нём молоди и взрослых рыб существенно меняются в разные фазы прилива и отлива.

Условно можно выделить:

– постоянных обитателей, живущих в этой зоне реки и ближайшем морском побережье;

– «временных» (по классификации Максименкова, 1998), заходящих в эстуарий для размножения, питания или случайно;

– мигрантов – рыб, которые проходят через эстуарий во время нагульных или нерестовых миграций, не задерживаясь на длительное время.

Постоянные обитатели эстуария. Звездчатая *Platichthys stellatus* (рис. 132) и полярная *Liopsetta glacialis* (рис. 133) камбалы. Молодые особи двух видов постоянно находятся в эстуарии. Взрослые рыбы совершают локальные миграции, привязанные к ритмике приливов и отливов. Они входят в эстуарий во время прилива, следуя за кормовыми объектами, а во время отлива выходят в море. В июле – августе молодые камбалы совершают протяжённые миграции из эстуария в предэстуарную зону и выше по реке. Звёздчатая камбала поднимается в реку на 40–50 км от устья, а её ранняя молодёжь встречается в 25 км от устья (Кириллов и др., 2010). Последняя, по-видимому, заносится в реку пассивно, под воздействием приливных течений (рис. 134).

Керчак-яок (*Muchocephalus jaok*) (рис. 135). Небольшая часть особей этого вида, в том числе довольно крупных, постоянно обитает в эстуарии. Крупные особи – хищники, питающиеся преимущественно мелкими камбалами. Во время прилива численность керчака возрастает и он вместе с камбалами становится доминирующим видом в неводных уловах.

Дальневосточная навага, вахня *Eleginus gracilis* (рис. 136). Взрослые особи входят в эстуарий в конце отлива, опережая прилив и достигая пресной воды, а в высокой



Рис. 132. Звездчатая камбала.



Рис. 133. Полярная камбала.

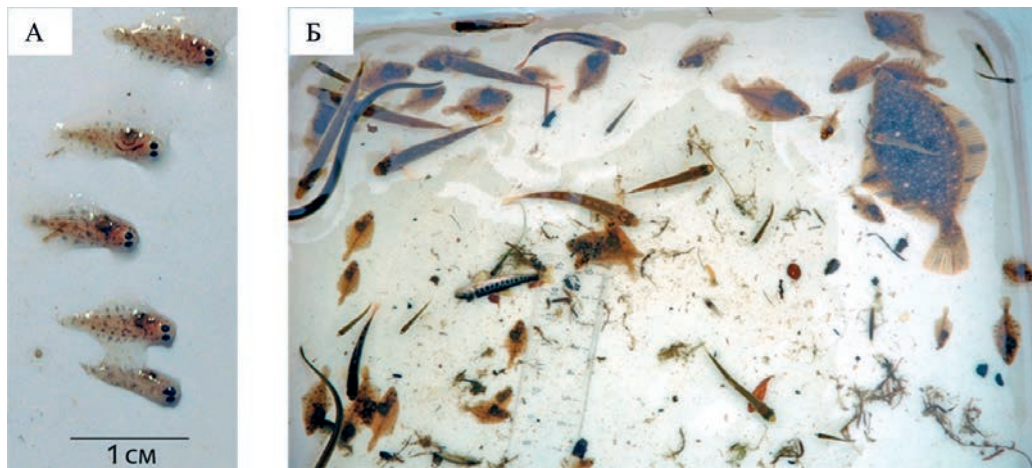


Рис. 134. А – сеголетки звёздчатой камбалы *Platichthys stellatus* реки Утхолок (25 км от устья). 27.07.2006 г. Б – разновозрастная молодь звёздчатой камбалы и других видов рыб и рыбообразных, отловленная на участке реки Утхолок, подверженном влиянию подпора приливов (25 км от устья), 10.08.2007 г.



Рис. 135. Керчак-яок.



Рис. 136. Дальневосточная навага.

точке прилива выходят в море. При обследовании содержимого желудков были обнаружены только морские виды беспозвоночных, не встреченные в эстуарии. По-видимому, перемещения взрослой наваги не являются кормовой миграцией, а, возможно, способом избавления от многочисленных паразитов.

Кунджа *Salvelinus leucomaenis*. Скатывающиеся в море смолты и тысячники кунджи встречаются в эстуарии постоянно с июня до первой половины августа. Но физиологическое состояние этих особей и направление перемещений в течение лета изменяется. Покидая пресную воду реки и проходя осморегуляторную перестройку, молодь кунджи длительное время не питается, имеет сжатый толстостенный пустой желудок и полностью утрачивает жировые запасы. Такие рыбы скатываются в море, где переходят на активное питание морскими бокоплавами, креветками и мелкой рыбой. В дальнейшем (чаще с середины июля) эта молодь периодически возвращается в эстуарий с приливом, имея «морскую» пищу в кишечниках. Взрослая кунджа – активный прибрежный хищник, который входит по приливу в эстуарий вслед за кормовыми объектами (навага, корюшки, креветки). В самом эстуарии рыбы питаются, а по отливу снова уходят в море. Анадромные производители кунджи заходят в эстуарий со слабыми зачатками жёлтой брачной окраски (рис. 137).

К посетителям эстуария р. Утхолок можно отнести морскую малоротую *Hypomesus japonicus* и зубатую *Osmerus mordax dentex* корюшек, мойву *Mallotus villosus catervarius*, восточную бельдюгу *Zoarces elongatus*. Здесь также единично отмечена морская личичка (рис. 138) – один из представителей сем. Agonidae (вид не определен). Малоротая корюшка весной поднимается в реку до 40 км от устья. Единичные поимки её в мальковые ловушки в низовье р. Калкавеем зарегистрированы в 2004 и 2005 гг.

К мигрантам можно отнести все виды тихоокеанских лососей, гольцов, микижу, проходную трёхиглую колюшку и тихоокеанскую миногу. Через эстуарий р. Утхолок мигрируют семь восемь лососёвых рыб: горбуша, кета, кижуч, сима, нерка, микижа, мальма и кунджа. Горбуша и кета – самые многочисленные виды. Первый проходит эстуарий в июле, предпочитая прилив и двигаясь в средней части русла. Некоторое время отстаивается в предэстуарии. Его молодь скатывается в море в июне – начале июля, не задерживаясь в эстуарии. Кета в р. Утхолок представлена тремя сезонными расами, нерестовый ход которых разобщён во времени. В эстуарий входит небольшими группами с последней декады мая и до июля. Скат смолтов кеты также растянут во времени с конца июня до конца августа. Они могут на несколько дней задерживаться в предэстуарной зоне, медленно «сплавляясь» вниз по течению. Кижуч, сима и мальма всех размерно-возрастных групп (производители и смолты) также проходят через эстуарий, не питаясь и не задерживаясь. Завершение смолтификации происходит в предэстуарной зоне. Среди пойманных в эстуарии смол-



Рис. 137. Анадромная кунджа с зачатками брачной окраски в эстуарии.



Рис. 138. Морская лисичка (сем. Agonidae).

тов кижуча и мальмы, высока доля рыб раненных хищниками и миногами или больных. Здоровые сильные смолты, как правило, мигрируют в середине русла.

Камчатская микижа в эстуарии р. Утхолок представлена типично анадромным и анадромным–Б фенотипами. В реку входит с конца сентября по ноябрь. Во время миграции не питается, в эстуарии не задерживается, а сразу начинает подниматься в реку на зимовку. Микижу эстуарного и речного эстуарного фенотипов нам не удалось обнаружить ни в эстуарии, ни в предэстуарной зоне, тогда как на выше расположенных участках реки такие особи присутствуют.

Смолты микижи появляются в эстуарии с середины июля или несколько позже. Эти особи в предэстуарии не питаются, проходя осморегуляторную акклимацию. В августе в эстуарии единично встречаются и питающиеся смолты. Не исключено, что они, как и кунджа, заходят уже из моря. В июле 2006 г. в эстуарии впервые были обнаружены производители микижи, которые после нереста восстанавливали серебристую пелагическую окраску и, по-видимому, избавлялись от речных эктопаразитов. Для отставания производители выбирали относительно глубокую яму (1.5–2 м в отлив) со слабым течением, сбоку от основного русла.

Проходная трёхиглая колюшка в 2005 г. имела очень высокую численность в эстуарии в период анадромной миграции в течение июня – середины июля. Часть производителей, выжившая после нереста, скатывалась в море в течение августа, постоянно встречаясь в эстуарии. Смолты проходной формы в первой декаде августа массово мигрировали в море в возрасте не более 1 месяца от вылупления. Нагул отнерестившихся в реке производителей в эстуарии не отмечен.

Анадромная форма тихоокеанской миноги во время нерестовой миграции так же не питается. Скатывающаяся в море многочисленная молодь этого вида, как и смолты лососей, быстро минует эстуарий. Однако в прибрежной морской зоне выступает как активный хищник, убивающий или сильно травмирующий свою добычу (смолтов микижи, кижуча, симы, кунджи и мальмы).

Можно сделать вывод, что эстуарий Утхолока пригоден для постоянного обитания лишь трёх видов рыб: двух видов камбал и керчака-яока. Остальные виды рыб могут заходить в эстуарий лишь в определённое время и в определённом физиологическом состоянии. Основным препятствием, по-видимому, служит переменная солёность, изменяющаяся в слишком широком диапазоне, в сочетании с перепадом температуры. К

таким резким изменениям, по-видимому, не готова даже проходная трёхиглая колюшка, которая оценивается некоторыми авторами, как одна из самых эвригалинных рыб мировой фауны (Хлебович, 1968).

4. ПРОСТРАНСТВЕННО–ВРЕМЕННЫЕ ГРУППИРОВКИ МОЛОДИ. ПЛОТНОСТЬ МОЛОДИ РЫБ В РЕЧНОМ КОНТИНУУМЕ РЕКИ УТХОЛОК

В пределах исследованной части речного континуума р. Утхолок выявлено девять типов пространственно-временных группировок рыб, приуроченных к определённым местообитаниям (рис. 139, табл. 42):

1. горных истоков;
2. горных притоков;
3. кислых ручьёв;
4. горно-тундровых притоков;
5. придаточной системы поймы реки;
6. тундровых притоков;
7. основного русла тундровой реки;
8. нижнего течения основного русла;
9. эстуария.

Горные истоки используются двумя видами – мальмой и кунджей. Здесь нерестятся производители и нагуливается молодь. Эти участки являются местообитанием карликовых и речных самцов. Осенью в горные истоки поднимаются единичные особи молоди микижи.

В состав группировки *горных притоков* входят четыре вида – мальма, сима, кунджа и кижуч, которые используют их в качестве нерестово-выростных угодий. Эти участки являются постоянным местообитанием карликовых самцов кунджи и сими, речных самцов мальмы.

В *кислых ручьях* отмечено семь видов рыб – горбуша, сима, кижуч, микижа, мальма, кунджа и девятииглая колюшка. Здесь нерестятся горбуша и кижуч, нагуливается молодь сими, кижуча, микижи, мальмы и кунджи.

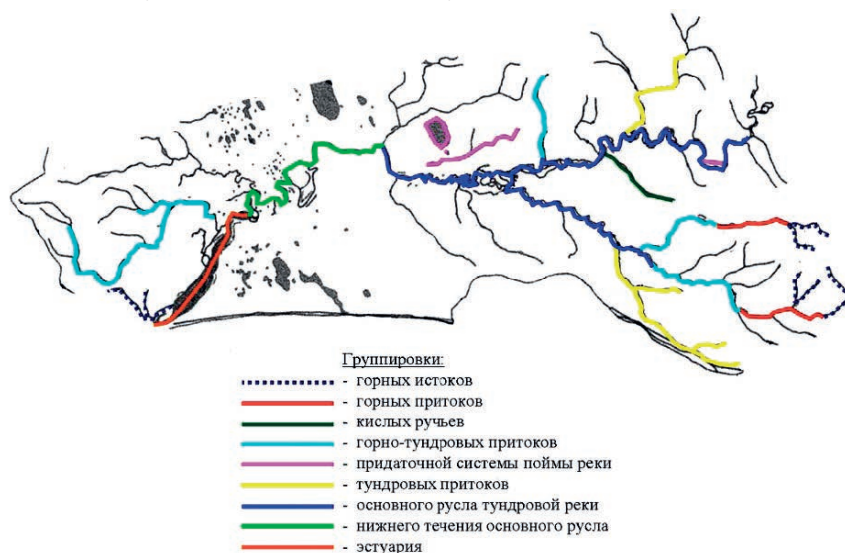


Рис. 139. Локализация пространственно-временных группировок рыб в пределах исследованной части речного континуума р. Утхолок.

Таблица 42. Характеристика пространственно-временных группировок рыб и типов местообитаний в пределах речного континуума в бассейне реки Утхолок в летне-осенний период

Местообитание	Виды (общее число)	Доминирующий вид(ы)	Использование местообитания	Характер местообитаний
Горные истоки	Мальма, кунджа (2)	Мальма, кунджа	Нерест, нагул молоди, местообитание карликовых самцов мальмы и кунджи	Горные ручьи, стекающие «ступенями», под которыми имеются небольшие ямки глубиной до 50 см, грунт – крупные камни и галька
Горные притоки	Мальма, сима, кунджа, кижуч (4)	Мальма	Нерест мальмы, кунджи, симы и кижуча. Нагул молоди. Местообитание карликовых самцов мальмы и симы	Глубина 10–15 см, есть небольшие плёсы, укрытия под берегами. Дно – крупные валуны, камни, галька, песок
Кислые ручьи	Горбуша, сима, кижуч, микижа, мальма, кунджа, девятииглая колюшка (7)	Кижуч	Нерест горбуши и кижуча. Нагул молоди	Узкие и сравнительно глубокие ручьи в среднем течении, прорезающие тундру, с очень тёмной, почти чёрной водой, дно каменисто-песчаное и торфяное, вода кислая
Горно-тундровые притоки	Мальма, кунджа, горбуша, кета, кижуч, сима, микижа, девятииглая колюшка и минога (9)	Мальма, кунджа	Нерест мальмы, кунджи, горбуши, кеты, кижуча и миноги. Нагул и местообитание молоди	Глубина средняя – 20–30 см, на ямах до 1 м. Дно каменисто-песчаное
Придаточная система поймы реки	Мальма, кунджа, кижуч, трёхиглая, китайская и девятииглая колюшки, кета, горбуша, минога, малоротая корюшка (10)	Кижуч, мальма, китайская колюшка	Нерест, нагул молоди лососей и колюшек, местообитание карликовых самцов мальмы	Тундровые озёра, имеющие временную или постоянную связь с руслом, ключи, протоки, старицы
Тундровые притоки	Горбуша, кета, кижуч, сима, мальма, кунджа, микижа, трёхиглая, китайская и девятииглая колюшки, минога (11)	Кета, кижуч	Нерест горбуши, кеты, миноги и микижи. Постоянное местообитание девятииглых колюшек. Нагул молоди	Тундровые речки и ручьи среднего течения с коричневой водой, относительно высокой температурой; грунт – галька с песком; длинные плёсы чередуются с длинными перекатами
Основное русло тундровой реки	Кета, горбуша, кижуч, сима, микижа, кунджа, мальма, китайская, девяти- и трёхиглая колюшки, минога, нерка, чавыча, малоротая корюшка, звёздчатая камбала (15)	Кижуч, кета, трёхиглая колюшка, многоиглые колюшки, минога	Нерест, нагул молоди (кета, микижа, кижуч, кунджа, нерка, минога, чавыча, китайская, девяти- и трёхиглая колюшки); нерест (горбуша); нагул молоди и речных самцов мальмы. Зимовка, нерест, нагул взрослых речных особей и молоди (микижа)	Река протекает единым руслом по тундре, длинные плёсы чередуются с глубокими ямами (до 3–4 м); многочисленные косы и карманы за ними, подмытые нависающие берега. Уклон ложа небольшой, скорость течения около 1 м/сек, вода в паводок – мутная, в межень – прозрачная, грунт – булыжник, галька, песок

Нижнее течение основной реки	Кета, горбуша, минога, микижа, кижуч, кунджа, мальма, сима, нерка, чавыча, китайская, девяти- и трёхиглая колюшки, малоротая корюшка, звёздчатая камбала (15)	Кета, кижуч, трёхиглая и китайская колюшки	Транзит для проходных, нагул для хищников, нерестилище и нагул для колюшек. Завершение процесса смолтификации у некоторых видов (микижа, кижуч, сима)	Глубокие плёсы чередующиеся перекатами, дно – песок, ил, галька. Смена скорости и направления течения под влиянием приливов и отливов
Эстуарий	Кета, горбуша, кижуч, сима, нерка, микижа, кунджа, мальма, девяти- и трёхиглая колюшки, минога, малоротая корюшка, зубатая корюшка, мойва, керчак-яок, полярная и звёздчатая камбалы, бельдюга, морская лисичка, навага (20)	Кунджа, полярная и звёздчатая камбалы	Нерестилище мойвы, корюшек, полярной и звёздчатой камбал, нагул у кунджи, полярной и звёздчатой камбал, транзит у остальных видов	Затапливается во время прилива, во время отлива представляет собой множество протоков и заливов. Ежедневно меняются солёность, температура, направление и скорость течения

Горно-тундровые притоки представлены девятью видами рыб: мальма, кунджа, горбуша, кета, кижуч, сима, микижа, девятииглая колюшка и минога. Здесь нерестятся мальма, кунджа, горбуша, кета, кижуч, девятииглая колюшка и минога. Молодь этих видов (кроме горбуши и кеты) использует участки для нагула.

Для группировки *придаточной системы поймы реки* характерны десять видов: мальма, кунджа, кижуч, трёхиглая, китайская и девятииглая колюшки, кета, горбуша, минога, малоротая корюшка. Придаточная система реки, особенно в участках среднего и нижнего течения, является местом массового нереста кеты, кижуча и горбуши. В небольших водоёмах придаточной системы (узкие протоки, затоны и др.) сосредоточены основные места нагула молоди кижуча. В более крупных боковых протоках расположены участки нагула молоди мальмы. В тундровых озёрах, имеющих временную или постоянную связь с руслом, култуках и старицах отмечаются многоиглые колюшки и малоротая корюшка, мальма и кижуч. В придаточной системе происходит формирование численности поколений самых массовых видов.

В *тундровых притоках* отмечены одиннадцать видов: горбуша, кета, кижуч, сима, мальма, кунджа, микижа, трёхиглая, китайская и девятииглая колюшки, минога. Здесь нагуливается молодь этих видов (кроме горбуши и кеты); нерестятся горбуша, кета, минога и микижа. Кроме того, в них постоянно обитает девятииглая колюшка, а в годы высокой численности – китайская колюшка.

Для группировки *основного русла* р. Утхолок характерно пятнадцать видов: кета, горбуша, кижуч, сима, микижа, кунджа, мальма, китайская, девятииглая и трёхиглая колюшки, минога, нерка, чавыча, малоротая корюшка и звёздчатая камбала. Крупные анадромные производители микижи широко используют для зимовки все биотопы – глубокие ямы в нижнем и среднем течении; молодь и взрослые резидентные особи

используют основное русло для нереста и нагула. Мальма, кижуч, кунджа, сима, многоиглые и трёхиглые колюшки используют основное русло и притоки для нереста и нагула молоди, горбуша и кета – для нереста. Нерка и чавыча редки, в бассейне р. Утхолок отмечены единично.

Нижнее течение основного русла представляет собой транзитную зону для проходных видов, нагульную для хищников, является нерестовым и нагульным угодьем для колюшек. Здесь происходит завершение процесса смолтификации у некоторых видов (микижа, кижуч, сима) и нагуливаются китайские колюшки.

В *эстуарии* отмечаются двадцать видов рыб и рыбообразных (как проходных, так и морских): кета, горбуша, кижуч, сима, нерка, микижа, кунджа, мальма, девяти- и трёхиглая колюшки, минога, морская малоротая корюшка, зубатая корюшка, мойва, керчак-яок, полярная и звездчатая камбалы, бельдюга, морская лисичка и навага. Здесь располагаются нерестилища мойвы, проходит нагул кунджи, осуществляются транзит или периодические заходы остальных видов.

Структура пространственно-временных группировок рыб и особенности биоразнообразия в речном континууме р. Утхолок находятся в тесной зависимости от характера и мозаики распределения местообитаний. В связи с этим, континуальный характер распределения сообществ рыб может нарушаться, сохраняя при этом относительную стабильность в определённые отрезки времени.

Видовое разнообразие и плотность рыбного населения молоди

Для исследования видового разнообразия и плотности рыбного населения молоди в системе р. Утхолок в летнюю межень выбраны:

- основное русло (среднее течение) – четыре точки – в 33, 38, 44 и 70 км от устья.
- два парафлювиальных родника – в 38 и 42 км от устья;
- приток 1-го порядка – р. Калкавеем в 3, 18, 23 и 27 км от его устья;
- приток 2-го порядка – р. Мысмонт, впадающая в Калкавеем в 11 км от устья последнего в 1.5, 5.5, 10 и 12 км от устья;
- приток 1-го порядка – руч. Орлиный, впадающий в эстуарий.

Ввиду труднодоступности верховий в качестве модельных объектов исследований выбраны левые притоки р. Утхолок – реки Калкавеем и Мысмонт. Они берут начало в горах (имеют горные истоки), в р. Калкавеем проходит нерест всех видов лососёвых рыб. Река Мысмонт моделирует горный приток. Правый приток р. Утхолок – руч. Орлиный населён только мальмой, тихоокеанские лососи в него не заходят.

По направлению от устья к верховьям видовое разнообразие снижается (рис. 140, 141): в 33 км от устья р. Утхолок отмечается семь видов рыб, в 70 км – только четыре вида. В парафлювиальных родниках от устья до их верховий число видов также снижается с 5–6 до 1–2. Изменяется соотношение видов и плотность рыбного населения в разных участках речной системы. В основном русле реки в 30–40 км от устья доминируют кижуч (до 56% от общего числа рыб) и минога (до 40%), доля микижи составляет около 15%. В 70 км от устья картина резко меняется – доля микижи 63% (на период исследований, преимущественно, сеголетки), численность кижуча и миноги резко сокращается. Наибольшая плотность молоди рыб отмечается в 44 км от устья реки, в среднем её течении – 4.13 экз./м².

В парафлювиальных родниках картина сходная – доминирующим видом является кижуч (60–70%). Микижа в родниках отсутствует. Плотность рыбного населения в сложно устроенном роднике с множеством заливов, ответвлений и проток – 3.5 экз./м². В



Рис. 140. Изменение видового разнообразия рыб и рыбообразных на протяжении речного континуума (от устья к верховьям) в реке Утхолок и притоках разного порядка.

относительно «простом» роднике, представляющем собой яму, соединённую с основным руслом неразветвлённым каналом, плотность – 0.26 экз./м².

В руч. Орлиный обитает только мальма. Плотность её молоди составляет 2.92 экз./м² (рис. 141). Помимо молоди, ручей населяют карликовые самцы мальмы.

По мере продвижения вверх по р. Калкавеем видовое разнообразие снижается, а плотность рыбного населения повышается. Нижнее его течение представлено практически теми же видами, что и среднее течение Утхолока. Доля микижи составляет 30%, также велика доля молоди кунджи. Здесь расположены нерестилища микижи. В среднем течении р. Калкавеем появляется молодь симы и увеличивается доля кунджи и мальмы. Мальма и кунджа – доминирующие виды в верхнем течении. В истоках реки Калкавеем обитает только кунджа (молодь и карликовые самцы) (рис. 141).

В р. Мысмонт состав рыбного населения также беднеет от устья к верховьям, где отмечены только молодь и карликовые самцы мальмы. Плотность рыбного населения наибольшая в среднем течении – около 4 экз./м². В верховьях и низовье плотность не превышает 1 экз./м². В среднем течении р. Мысмонт встречаются пескоройки тихоокеанской миноги довольно крупных размеров (рис. 141).

Основное русло реки и её притоки в летнюю межень являются важными выростными угодьями для молоди многих видов рыб, в т. ч. и краснокнижной микижи, парафлювиальные родники – хорошими убежищами и кормовыми участками для молоди кижуча, а также нерестово-выростными угодьями для колюшек. Верховья реки и гор-

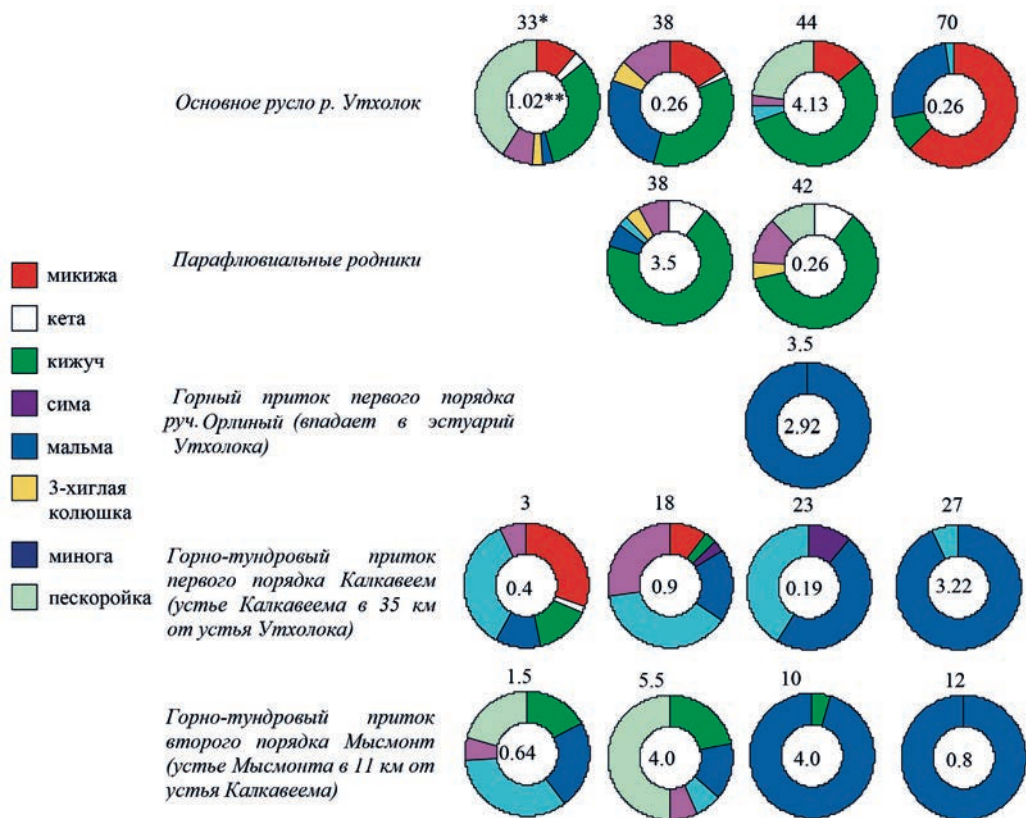


Рис. 141. Видовой состав рыб и рыбообразных на различных участках р. Утхолок и в её притоках. * Расстояние от устья реки, км; ** Плотность рыб и рыбообразных, экз./м².

ные ручьи, впадающие в эстуарий, служат местами нереста и обитания молоди и карликовых самцов мальмы. В типично горных притоках происходит развитие и нагул молоди кижуча, мальмы и кунджи, а также развитие пескороек тихоокеанской миноги. Участки верхнего течения рек являются также нерестово-выростными угодьями симы, кунджи и мальмы и местообитанием их карликовых самцов.

Материалы по видовому составу и плотности молоди рыб и рыбообразных в разных участках системы р. Утхолок наглядно демонстрируют, что эти показатели подвержены значительной изменчивости. Для нагула молоди тихоокеанских лососей с длительной пресноводной фазой жизненного цикла первостепенную роль играют водоёмы придаточной системы. Основное русло используется для нагула в меньшей степени, и представляет собой главным образом транзитную зону, обеспечивающую быстрое перераспределение молоди при изменении гидрологического режима в реке.

Видовое разнообразие и значительные показатели плотности молоди лососёвых рыб в бассейне р. Утхолок определяются высоким уровнем гетерогенности среды обитания. Любой участок реки, взаимодействуя с соседними, представляет собой открытую систему, в которой происходит постоянное перераспределение молоди по речным биотопам.

Основными причинами перераспределения молоди являются её видовые особенности и изменения условий среды. Уровень воды – важнейший фактор, от которого зависит возможность освоения молодью потенциальных нагульных территорий. Именно он определяет доступную для нагула площадь и создаёт постоянно меняющуюся мозаику биотопов для молоди рыб в речной системе.

Видовой состав, распределение и плотность молоди лососёвых рыб являются результатом стохастических процессов; пространственно-временная группировка крайне неустойчива и легко изменяется под влиянием внешних факторов. В этой связи, молодь разных видов лососёвых рыб, следует рассматривать как единую интегрированную, чрезвычайно динамичную, непрерывную систему, зоной обитания которой является весь бассейн реки. Любые действия, приводящие к упрощению структурно-функциональной организации экосистемы лососёвой реки, неизбежно приведут к снижению биологического разнообразия и уменьшению её продуктивности.

5. ЭКСПЕРТНАЯ ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ БИОРАЗНООБРАЗИЯ РЫБ И РЫБООБРАЗНЫХ В БАССЕЙНЕ РЕКИ УТХОЛОК

Хотя по отдельным видам тихоокеанских лососей Камчатки и сопредельных территорий литература многочисленна, состав и структура биоразнообразия лососёвых рыб, их динамика во времени и пространстве стали предметом детального анализа относительно недавно. Одним из первых в нашей стране концепцию биологической структуры в лососёвых реках стал разрабатывать В.Я. Леванидов. В 1981 г. вышел его труд «Экосистемы лососёвых рек Дальнего Востока», в котором он особое внимание уделил необходимости детального анализа связей между всеми биокомпонентами экосистемы. Позднее Богатов (1994) развил эти представления в монографии «Экология речных сообществ Российского Дальнего Востока», где на примере беспозвоночных представил картину формирования биоразнообразия в речном континууме.

По сравнению с фауной беспозвоночных, структура ихтиоценов лососёвых рек Дальнего Востока изучена недостаточно. В настоящее время опубликовано небольшое количество результатов исследований, среди которых работы Гриценко (1969), Кольцова (1995), Живоглядова (2004) по сообществам малых лососёвых рек Сахалина, Семенченко (2001) по сообществам рыб рек Приморья, Павлова с соавторами (2009) и Есина с соавторами (2009), посвященные анализу разнообразия лососёвых рыб отдельных речных систем на западной Камчатке. Лососёвых из бассейна р. Утхолок детально не исследовали. Имеются лишь некоторые неопубликованные и архивные данные экспедиций КамчатНИРО и Севострыбвода, а также данные КамчатНИРО по авиаучётам производителей лососей, заходящих на нерест, и о нерестовом фонде.

Из всех видов лососевых, населяющих реку Утхолок, лучше исследована внутривидовая структура и биология микижи, проходная форма которой внесена в Красную книгу России. Изучение популяций микижи из реки Утхолок с перерывами проводится с 1970 г. прошлого столетия. Материалы, представленные в литературе и архивные данные (Отчёт МГУ–ИПЭЭ по проекту ПРООН/ГЭФ... Утхолок, 2007; Отчёт МГУ–ИПЭЭ по проекту ПРООН/ГЭФ... Коль и Кехта, 2007), показывают, что между внутривидовым разнообразием микижи и параметрами окружающей среды существует тесная связь, что даёт основания для использования её как ключевого вида-индикатора при изучении механизмов формирования биоразнообразия (Савваитова, Кузицин, 1998; Павлов и др., 1999, 2001, 2007, 2008; Савваитова и др., 2002, 2003; Кузицин, 2010). У микижи по структуре чешуи выявлены типы жизненной стратегии, демонстрирующие все стадии перехода от типично проходных рыб до резидентных речных. Их встречаемость и распространение напрямую связаны с конкретными особенностями экосистем (Павлов и др., 2001; McPhee et al., 2014; Kendall et al., 2014). В последние годы детально исследована структура локальных популяций микижи из разных рек западной Камчатки, в том числе реки Утхолок: тип жизненной стратегии, сроки хода и нереста, возрастной состав, продолжительность жизни в реке и в море, возраст полового созревания, повторность нереста, размерно-весовые показатели, рост (Савваитова и др., 1997, 1998, 1999, 2003; Кузицин и др., 1999; Savvaitova et al., 1999; Павлов и др., 1999, 2001).

В р. Утхолок отмечены долгосрочные (1971–2007 гг.), а в ряде рек западной Камчатки, включая Утхолок, выявлены краткосрочные (2–3-х летние) изменения в структуре популяции микижи (Савваитова и др., 2003; Кузицин и др. 2013). В последние

годы наблюдается возрастание продолжительности речного и морского периодов жизни, возраста полового созревания и встречаемости повторно нерестующих особей. Показано, что изменения в структуре популяций ключевого вида-индикатора имеют колебательную природу (Павлов и др., 2001; Кузищин, 2010).

В рамках проекта SaRON в реках Коль и Утхолок начаты работы по изучению биологических особенностей молоди лососёвых, в первую очередь микижи: их покатной миграции, распределению и оценке численности (Кузищин и др., 2001, 2002; Pavlov et al., 2005; Информационный итоговый отчет, 2005; Итоговый отчет, 2006).

Проблема лососёвого разнообразия в целом и его формирования в продольном речном континууме в реках Коль и Утхолок исследована в 2002–2008 гг. Получены первые материалы, разработаны подходы к изучению, дана сравнительная оценка, а предварительные результаты работ по бассейну р. Коль частично опубликованы (Павлов и др., 2009; Груздева и др., 2011 а, б, 2014; Груздева, Кузищин, 2014). Установлено, что видовое разнообразие лососёвых в проектных зонах сходно, в реках встречаются все известные на Камчатке виды этих рыб. Высокое разнообразие местообитаний способствует формированию разнообразных агрегаций рыб. Показана важная роль притоков и водоёмов придаточной системы рек в сохранении биоразнообразия лососёвых (Павлов и др., 2009; Информационный итоговый отчет, 2005; Итоговый отчет, 2006, 2007). Данные по разнообразию сообществ рыб и структурно-функциональной организации экосистемы р. Утхолок ранее опубликованы не были. Вместе с тем, этот речной бассейн имеет особое значение как типичная на западной Камчатке горно-тундровая экосистема, в которой воспроизводится уникальная проходная форма камчаткой микижи, занесённая в Красную книгу РФ.

5.1. ПОДХОДЫ К ОЦЕНКЕ СОСТОЯНИЯ И МОНИТОРИНГУ БИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ЛОСОСЁВЫХ И СРЕДЫ ИХ ОБИТАНИЯ

Сохранение биоразнообразия и устойчивое использование лососёвых в экосистеме р. Утхолок возможны только в рамках популяционно-видового и экосистемного подходов (Павлов и др., 1994).

Основными направлениями работы в рамках этих подходов являются:

- оценка современного состояния биоразнообразия и экосистемы р. Утхолок;
- оценка различий современного состояния биоразнообразия экосистемы по сравнению с исторической точкой отсчёта;
- выявление нарушений (узких мест) в функционировании экосистемы лососёвой реки на проектной территории;
- определение и выявление основных угроз для биоразнообразия и использования лососёвых в настоящем и будущем;
- оценка эффективности усилий по сохранению биоразнообразия и экосистемы лососёвой реки;
- разработка плана сохранения и использования биоразнообразия лососёвых.

Как показано выше, в реке лососи используют разнообразные местообитания для нереста и нагула молоди, а продуктивные эстуарии и морские зоны – для роста скатившейся молоди и нагула взрослых рыб. Поэтому при планировании работ по сохранению биоразнообразия и мониторингу необходимо учитывать все компоненты и про-

Таблица 43. Ключевые процессы в экосистеме лососёвой реки

Экологические категории	Описание процессов
Доступность мест обитания, используемых лососями для миграции, нереста и нагула	Проходимость рек в результате динамики русловых процессов, образования и разрушения завалов, заломов и искусственных преград
Гидрологический режим	Паводковый режим, индуцирующий изменения в пойме, создающий условия для реализации разных типов жизненной стратегии у рыб
Поступление в реки питательных веществ из поймы	Компоненты и процессы в экосистеме лососёвой реки от верховьев до эстуария. Осадконакопление, эрозия берегов, накопление в русле древесного материала, потоки питательных веществ с мест затоплений
Биота	Продуктивность, разнообразие, численность, плотность, распределение отдельных видов и сообществ рыб, насекомых, млекопитающих, птиц, растений
Динамика температуры	Температурные условия, влияющие на сроки реализации стадий жизненного цикла и выживаемость популяций
Режим речного эстуария при смене среды обитания	Процессы адаптации к изменениям солёности и образа жизни

цессы, протекающие в экосистемах лососёвых рек. Ключевые процессы, которые могут служить индикаторами состояния экосистемы, представлены в таблице 43.

С целью сохранения лососёвого биоразнообразия на проектных территориях должен осуществляться **мониторинг** для получения:

- информации о состоянии и структуре речных бассейнов, процессов, происходящих в речном континууме и их динамики с помощью спутников и аэрофотосъёмки;
- данных о видовом и внутривидовом разнообразии, распределении, численности лососёвых; типах их местообитаний; температурном и паводковом режимах; их изменениях по сезонам и годам в пределах бассейна одной реки и разных рек путём сбора материала в полевых условиях;
- данных, устанавливающих связь между структурой биоразнообразия и характером местообитаний в речном континууме.

В качестве **экологических индикаторов** оценки состояния биоразнообразия и экосистем лососёвых рек могут быть использованы следующие показатели:

1. Геоморфология бассейна реки:
 - сложность русла (количество боковых протоков, разветвлений и соединений протоков и основного русла, наличие орто- и парафлювиальных родников, стариц, притоков);
 - площадь поймы по данным аэрофотосъёмки (отношение площади поймы к площади бассейна).
2. Проходимость (доступность) речного коридора для лососей:
 - дамбы, завалы, заломы, непреодолимые физические барьеры искусственного и естественного происхождения.
3. Гидрологический режим:
 - водность реки, частота и мощность паводков, длительность периодов летней и зимней межени, обсыхание участков речной системы;
 - забор воды на промышленные и сельскохозяйственные нужды.

4. Поступление в реки питательных веществ (помимо биогенов морского происхождения, привносимых тихоокеанскими лососями и другими видами) и факторы, влияющие на состояние экосистем (осадконакопление, затопление берегов, бонитет околородной древесной растительности):

– антропогенная активность (плотность дорог, использование земель, степень развития сукцессии древесной растительности в пойме реки, эрозия берегов, забор воды на разные цели);

– влияние морских приливов (расстояние и площадь реки, на которую воздействует прилив, концентрация хлорофилла).

5. Температурный режим:

– пространственная динамика температуры (продольная, в сегментах основного русла и поперечная в биотопах разного типа);

– временная, в течение года;

– межгодовая.

6. Биоразнообразие рыб и рыбообразных:

– изобилие видов (число видов в бассейне);

– экзотические виды (в том числе интродуцированные);

– жизненные стратегии (число вариаций) у одного вида и у разных видов;

– число субпопуляций, выделенных на основе генетического анализа;

– число нерестовых ходов лососей (по времени захода в реки);

– число уникальных рыбных сообществ в речном бассейне.

7. Численность:

– плотность видов лососёвых рыб на квадратный метр (отражает продуктивность и жизнеспособность экосистемы);

– плотность нерестовых бугров видов лососей на квадратный километр.

8. Распределение:

– продольное распределение видов в речном континууме;

– расположение нерестилиц (нерестовый ареал лососей).

Мониторинг на проектных территориях необходимо проводить по единой схеме, по одним и тем же показателям на основе общих подходов и методов, изложенных в протоколе. Экологическим индикаторам, по которым проводится оценка состояния биоразнообразия и экосистемы может быть присвоен соответствующий рейтинг (табл. 44).

При проведении мониторинга для каждого из перечисленных экологических индикаторов необходимо согласно Протоколу разработать схему сбора соответствующей информации, обозначить показатели, места, время и периодичность сбора материала. На проектных территориях в предполагаемом заказнике на р. Утхолок, который будет использоваться в качестве модельного для сохранения и управления лососями, мониторинг должен осуществляться по расширенной программе, для других лососёвых рек необходимо разработать более простую схему мониторинга.

Таблица 44. Рейтинг индикаторов

Рейтинг	Описание
Очень хороший	Экологически система не повреждена, полностью функционирует, для сохранения требуется немного усилий
Хороший	Функционирует в пределах ряда вариаций
Слабый	Экологическая функция ослаблена, находится за пределами ряда вариаций, требуется вмешательство

Таблица 45. Оценка биоразнообразия лососёвых в реке Утхолок в годы исследований

	2003–04 гг.	2005 г.	2006 г.	2007 г.
Индикатор 1. Видовое разнообразие лососёвых	Значения в год отсчёта Г орбуша, кета, нерка, клжуч, чавыча (редко), сига, микижа, мальма, кунджа (информация КамчатНИРО, Севвострыбвода)	Очень хорошее (66–100% исторического). Все виды, по сравнению с исторической точкой отсчёта, кроме чавычи, присутствуют	Очень хорошее (66–100% исторического), все виды, кроме чавычи	Очень хорошее (66–100% исторического), все виды, кроме чавычи
Индикатор 2. Внутривидовое разнообразие лососёвых	Все виды имеют проходные формы. Промысловые тихоокеанские лососи имеют сезонные расы	Очень хорошее (66–100% исторического). Внутривидовая структура сохраняется. Отмечены пресноводные карликовые самцы у мальмы; речные самцы у мальмы и кунджи. У микижи преобладает проходная жизненная стратегия	Очень хорошее (66–100% исторического). Внутривидовая структура сохраняется. Отмечены речная и карликовая самки у мальмы	Очень хорошее (66–100% исторического). Внутривидовая структура сохраняется. Отмечены карликовые самцы у кунджи
Индикатор 3. Распределение взрослых и молодые разных видов лососёвых	Исторический ряд не определён	Очень хорошее (66–100%), вероятно, в границах исторического ряда. Лососёвые используют всю площадь речной системы для нереста и нагула молоди, особенно водоёмы придаточной системы (верховья, среднее и ниже течение реки)	Очень хорошее (66–100%)	Очень хорошее (66–100%)
Индикатор 4. Площадь охраняемых местобитаний лососёвых, га	ООП отсутствует	Материал для обоснования создания ООП на р. Утхолок с акцентом на сохранение вида Красной книги РФ – микижи	Материал для обоснования создания ООП на р. Утхолок с акцентом на сохранение вида Красной книги РФ – микижи	Материал для обоснования создания ООП на р. Утхолок с акцентом на сохранение вида Красной книги РФ – микижи
Индикатор 5. Биомасса насекомых	Не определяли	Детально не определяли	Детально не определяли	Детально не определяли
Индикатор 6. Численность производителей лососей	Фондовые материалы КамчатНИРО и Севвострыбвода	Хорошая; численность производителей большинства видов 66–100% от исторического уровня. Колеблется по годам	Удовлетворительная; численность производителей большинства видов была низкой – не более 66% от исторического уровня. Хорошая Колеблется по годам	Удовлетворительная; численность производителей горбуши была низкой – не более 66% от исторического уровня. Хорошая численность производителей других видов. 66–100% колеблется по годам

Таблица 45. Оценка биоразнообразия лососёвых в реке Утхолок в годы исследований (продолжение)

Индикатор	Значения в год отсчёта	2003–04 гг.	2005 г.	2006 г.	2007 г.
Индикатор 7. Площадь и расположение нерестилищ	База данных КамчатНИРО по нерестовому фонду сезонных рас пяти видов тихоокеанских лососей на основании аэрофотосъёмки	Будут определены в ходе дальнейших исследований. Заполняемость высокая. Непосредственные наблюдения за нерестом в основном русле и притоках, картирование	Будут определены в ходе дальнейших исследований. Заполняемость высокая. Непосредственные наблюдения за нерестом в основном русле и притоках, картирование	Будут определены в ходе дальнейших исследований. Заполняемость высокая. Непосредственные наблюдения за нерестом в основном русле и притоках, картирование	Будут определены в ходе дальнейших исследований. Заполняемость высокая. Непосредственные наблюдения за нерестом в основном русле и притоках, картирование
Индикатор 8. Места нагула молоди	Не определяли	Плотность высокая. Сбор информации по распределению и плотности молоди в местобитаниях разного типа	Плотность высокая. Вероятно, это составляет 90–100% от исторической точки отсчёта	Плотность высокая. От 1.5–2 экз./м2 в основном русле реки до 17 экз./м2 в притоках осенью. Вероятно, это составляет 90–100% от исторической точки отсчёта	Плотность высокая. От 1.5–2 экз./м2 в основном русле реки до 17 экз./м2 в притоках осенью. Вероятно, это составляет 90–100% от исторической точки отсчёта
Индикатор 9. Непрерывность путей миграции	Не определяли	Для производителей преграды отсутствуют, молодь задерживается в отшнуровавшихся затоках, старицах и укрытиях	На приемлемом уровне (0–10%). Для производителей преграды отсутствуют, молодь задерживается в затоках, старицах и в укрытиях	На приемлемом уровне (0–10%). Для производителей преграды отсутствуют, молодь задерживается в затоках, старицах и в укрытиях	На приемлемом уровне (0–10%). Для производителей преграды отсутствуют, молодь задерживается в затоках, старицах и в укрытиях
Индикатор 10. Наличие завалов	Не определяли	Заломы и завалы, частично преграждающие русло реки – в среднем и верхнем течении, на участках, где русло делится на несколько проток и сильно меандрирует. Непреодолимых для миграции молоди или взрослых рыб участков нет	Заломов и завалов мало, места расположения почти не меняются (располагаются на одних и тех же участках реки)	Заломов и завалов мало, места расположения почти не меняются (располагаются на одних и тех же участках реки)	Заломов и завалов мало, места расположения почти не меняются (располагаются на одних и тех же участках реки). Образовались новые
Индикатор 11. Плотность дорог в пределах водного бассейна	Не определяли	Наезженные вездеходные дороги между ближайшими населёнными пунктами, многочисленные старые колёны по тундре и вдоль линии связи	По сравнению с предыдущим годом, появились новые колёны в пойме	По сравнению с предыдущим годом, появились новые колёны в пойме	По сравнению с предыдущим годом, появились новые колёны в пойме

Таблица 45. Оценка биоразнообразия лососёвых в годы исследований (окончание)

Индикатор	Значения в год отсчёта	2003–04 гг.	2005 г.	2006 г.	2007 г.
Индикатор 7. Площадь и расположение нерестилищ	База данных КамчатНИРО по нерестовому фонду сезонных рас пяти видов тихоокеанских лососей на основании аэрофотосъёмки	Будут определены в ходе дальнейших исследований. Непосредственные наблюдения за нерестом в основном русле и притоках, картирование	Будут определены в ходе дальнейших исследований. Заполняемость высокая. Непосредственные наблюдения за нерестом в основном русле и притоках, картирование	Будут определены в ходе дальнейших исследований. Заполняемость высокая. Непосредственные наблюдения за нерестом в основном русле и притоках, картирование	Будут определены в ходе дальнейших исследований. Заполняемость высокая. Непосредственные наблюдения за нерестом в основном русле и притоках, картирование
Индикатор 8. Места нагула молоди	Не определяли	Плотность высокая. Сбор информации по распределению и плотности молоди в местообитаниях разного типа	Плотность высокая. Вероятно, это составляет 90–100% от исторической точки отсчёта	Плотность высокая. От 1,5–2 экз./м ² в основном русле реки до 17 экз./м ² в притоках осенью. Вероятно, это составляет 90–100% от исторической точки отсчёта	Плотность высокая. От 1,5–2 экз./м ² в основном русле реки до 17 экз./м ² в притоках осенью. Вероятно, это составляет 90–100% от исторической точки отсчёта
Индикатор 9. Непрерывность путей миграции	Не определяли	Для производителей прергады отсутствуют, молодь задерживается в отшнуровавшихся затоках, старицах и укрытиях	На приемлемом уровне (0–10%). Для производителей прергады отсутствуют, молодь задерживается в затоках, старицах и в укрытиях	На приемлемом уровне (0–10%). Для производителей прергады отсутствуют, молодь задерживается в затоках, старицах и в укрытиях	На приемлемом уровне (0–10%). Для производителей прергады отсутствуют, молодь задерживается в затоках, старицах и в укрытиях
Индикатор 10. Наличие завалов	Не определяли	Заломы и завалы, частично преграждающие русло реки – в среднем и верхнем течении, на участках, где русло делится на несколько протоков и сильно меандрирует. Непреодолимых для миграции молоди или взрослых рыб участков нет	Заломы и завалов мало, места расположения почти не меняются (располагаются на одних и тех же участках реки)	Заломы и завалов мало, места расположения почти не меняются (располагаются на одних и тех же участках реки)	Заломы и завалов мало, места расположения почти не меняются (располагаются на одних и тех же участках реки). Образовались новые
Индикатор 11. Плотность дорог в пределах водного бассейна	Не определяли	Наезженные вездеходные дороги между ближайшими населёнными пунктами, многочисленные старые колеи по тундре и вдоль линии связи	По сравнению с предыдущим годом, появились новые колеи в пойме	По сравнению с предыдущим годом, появились новые колеи в пойме	По сравнению с предыдущим годом, появились новые колеи в пойме

5.2. СТЕПЕНЬ ИЗУЧЕННОСТИ БИОРАЗНООБРАЗИЯ РЫБ В РЕКЕ УТХОЛОК

Впервые проведена экспертная оценка состояния биоразнообразия лососёвых бассейна р. Утхолок в историческом аспекте и в годы исследований (2003–2007 гг.). Оценку состояния биоразнообразия осуществляли с помощью индикаторов, разработанных и предложенных по результатам полевых исследований. Впоследствии выбранные индикаторы использовали при проведении мониторинга и определении устойчивости (здоровья) экосистемы.

Количественная оценка состояния дана по рейтинговой шкале:

«Очень хорошо» – экологически желательный статус, специальных мер по сохранению не требуется.

«Хорошо» – статус в рамках приемлемого ряда, требуются некоторые меры по сохранению.

«Удовлетворительно» – статус за пределами допустимых вариаций, требуется вмешательство.

«Неудовлетворительно» – статус за пределами допустимых вариаций, восстановление невозможно или затруднено.

Данные рейтинговой оценки даны в таблице 45. Установлено, что состояние биоразнообразия лососёвых соответствует оценке «ХОРОШО» по рейтинговой шкале.

5.3 КАТЕГОРИИ ВИДОВ

Категории видов лососёвых рыб реки Утхолок по численности и значению для промысла отражены в табл. 46.

К особо ценным видам, как объект сохранения глобального мирового генофонда, относится проходная микижа (камчатская сёмга), включённая в Красную книгу РФ.

Таблица 46. Категории видов лососёвых рыб реки Утхолок

Категория Вид		0	1	2	3	4	5	6	7
		Массовые	Многочисленные	Редкие	Внесённые в Красную книгу	Находящиеся под угрозой исчезновения	Исчезнувшие	Промысловые	Объекты спортивного рыболовства
Микижа	анадромная	-	+	-	+	-	-	-	-
	резидентная	-	-	+	-	-	-	-	+
Горбуша		+	-	-	-	-	-	-	+?
Кета		+	-	-	-	-	-	-	+?
Кижуч		-	+	-	-	-	-	-	+
Сима		-	-	+	-	-	-	-	+?
Нерка		-	-	+	-	-	-	-	+?
Чавыча (?)		-	-	++	-	-	-	-	+
Мальма		-	+	-	-	-	-	-	+
Кунджа		-	+	-	-	-	-	-	+

5.4 ВНУТРИВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ

В р. Утхолок представлены 15 видов рыб, девять из которых относятся к лососёвым. Численность этих видов различна: кета, горбуша, кижуч, мальма и кунджа – массовые виды, сима – относительно немногочисленный вид, нерка встречается единично, чавыча – крайне редкий вид (известно о единственной находке снётки чавычи), проходная микижа – также относительно многочисленна. В целом ихтиофауна отличается видовой бедностью (табл. 47).

Большинство видов рыб в бассейне р. Утхолок имеет сложную внутривидовую структуру, представленную разными типами жизненной стратегии, в которой преобладает анадромная (табл. 47). Чисто пресноводные виды, за исключением китайской колюшки, отсутствуют. Малоротая корюшка в реке представлена проходными рыбами, жилые населяют исключительно пойменные озёра. У многих видов, наряду с анадромными самками и самцами, встречаются резидентные самцы (речные и карликовые).

У микижи р. Утхолок анадромная стратегия (типично проходная, проходная–Б, эстуарная, речная эстуарная и полуфунтовики, которые для проходных–Б, эстуарных и речных эстуарных анадромных рыб являются промежуточной стадией) существенно преобладает над резидентной стратегией.

Карликовые самцы обнаружены у микижи, симы, мальмы и кунджи, речные самцы – у мальмы и кунджи. Среди речной мальмы редко, но встречаются самки. У кеты обнаружены три сезонные расы: весенняя, летняя и осенняя, преобладает летняя раса.

Таким образом, разнообразие у большинства видов рыб определяется сложной внутривидовой структурой, присутствием особей с разными типами жизненной стратегии и сезонных рас. Внутривидовое разнообразие зависит от характера речной системы. Река Утхолок отличается относительно простой и стабильной структурой русла, небольшим количеством притоков и местообитаний, пригодных для нагула молоди. В

Таблица 47. Внутривидовая структура рыб и рыбообразных в р. Утхолок

Вид	Типы жизненной стратегии						Сезонные расы и группировки, дифференцированные по типу нерестилищ
	Мигрантные				Резидентные		
	Типично проходные	Проходные–Б	Эстуарные и речные эстуарные	Полуфунтовики и тысячники	Речные	Карликовые самцы	
Микижа	+	+	+	+	+	+	+?
Горбуша	+	-	-	-	-	-	-
Кета	+	-	-	-	-	-	+
Кижуч	+	-	-	-	-	-	-
Сима	+	-	-	-	-	+	-
Нерка	+	-	-	-	-	-	-
Чавыча	+	-	-	-	-	-	-
Мальма	+	+	-	+	+	+	+
Кунджа	+	+	+	+	-	+	-
Минога	+	-	-	-	+	-	-

связи с этим продуктивность реки недостаточна для того, чтобы обеспечить созревание рыб в реке без выхода в море, следствием чего является наличие (а подчас, преобладание) анадромной жизненной стратегии у многих видов.

5.5. ВИДЫ – ИНДИКАТОРЫ СОСТОЯНИЯ ЭКОСИСТЕМЫ

Ключевые виды-индикаторы состояния экосистем выделены по следующим причинам:

- виды обладают сложной структурой (наличие особей с анадромной и резидентной жизненной стратегией, сезонных рас);
- их внутривидовая структура отражает сложные биофизические процессы в речных экосистемах;
- значимость ключевых видов-индикаторов возрастает, если они включены в Красную книгу РФ (проходная форма микижи) или имеют высокую численность, а также имеют важное промысловое значение.

В качестве ключевых видов-индикаторов р. Утхолок предлагаются: микижа, горбуша, кета, трёхиглая колюшка.

Микижа р. Утхолок демонстрирует все известные типы жизненной стратегии: мигрантные (типично проходная, проходная-Б, эстуарная, речная эстуарная) и резидентная (Павлов и др., 2001).

Горбуша – многочисленный анадромный вид с короткими пресноводным и морским периодами жизненного цикла. Численность поколений чётных и нечётных лет может значительно отличаться. Потенциальный объект промысла.

Кета – многочисленный анадромный вид с коротким пресноводным периодом, не имеющий, как и горбуша, вариаций жизненных стратегий, представлен тремя сезонными расами (ранняя летняя, поздняя летняя и осенняя, преобладает поздняя летняя раса), отличающимися сроками хода из моря в реку на нерест и расположением нерестиц. Ранняя летняя и осенняя расы весьма малочисленны, поздняя летняя раса – потенциальный объект промысла.

Трёхиглая колюшка – короткоцикловый вид, имеющий динамично связанные анадромный и резидентный компоненты, быстро меняющуюся в зависимости от абиотических условий и кормовой базы реки и моря численность и создающий существенную конкуренцию по питанию речной и морской молоди кеты, горбуши, кижуча, микижи, мальмы и кунджи.

6. ИСТОЧНИКИ АНТРОПОГЕННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ, УГРОЗЫ И РИСКИ ДЛЯ ВИДОВ РЫБ И МЕСТ ИХ ОБИТАНИЯ

В бассейне р. Утхолок отсутствуют населённые пункты и разрабатываемые месторождения полезных ископаемых. В 50–60-е годы XX века на р. Утхолок располагалось одноименное национальное село, однако оно было закрыто ещё в начале 70-х годов прошлого века. Вплоть до начала XXI века в бассейне р. Утхолок и на водоразделе между реками Утхолок и Квачина располагались пастбища северных оленей, численность табунов достигала 4–5 тыс. животных. В настоящее время численность поголовья северных оленей в Тигильском районе резко сократилась, и до 2007 г. водораздел не использовался для выпаса. В 2007 г. поголовье оленей начали восстанавливать, и выпас был возобновлён. Поголовье стада составляло около 1–1.5 тыс. голов. В целом по проектной территории Утхолок степень антропогенного воздействия не столь высока в силу её удалённости от областных и районных центров и отсутствия качественных дорог, как на реках Коль и Кехта, экосистемы этих рек по-прежнему сохраняют первозданный вид.

С 1994 по 2007 гг. на р. Утхолок ежегодно, в осеннее время, проводили комплексную экспедицию МГУ–ИПЭЭ РАН по изучению вида Красной книги РФ – камчатской микижи. В составе экспедиции были рыболовы–спортсмены – сборщики научного материала. Основной метод ловли – нахлыстовыми удочками по принципу «поймай-и-отпусти», объект лова – проходная камчатская микижа в соответствии с разрешениями МПР РФ. Благодаря рыболовам–любителям, все эти годы удавалось собирать репрезентативный материал по виду Красной книги РФ без нанесения ему ущерба. Смертность от травм и стресса при ловле на искусственную мушку, по данным литературы, составляет не более 3–5%. Таким образом, опыт работы экспедиции МГУ–ИПЭЭ РАН может рассматриваться как вполне успешная модель экотуризма, вовлекающая рыболовов–спортсменов в научные исследования.

Основной угрозой популяции микижи реки Утхолок является браконьерский промысел (табл. 48), объект которого – краснокнижная проходная микижа в период осеннего захода в реки и на зимовальных ямах в период ледостава; а также кижуч во время осеннего нерестового хода. В осеннее время бригады браконьеров, в основном, из посёлков Ковран, Усть-Хайрюзово и Тигиль на джипах, грузовиках и вездеходах, либо, поздней осенью, на снегоходах достигают реки и проводят вылов и массовую заготовку краснокнижного вида. Лов проводится в эстуарии реки (ставными сетями). Но особенно активно осуществляется добыча проходной микижи (семги) в период ледостава, в самом конце октября – начале ноября. В этот период проходная микижа концентрируется на ямах в нижнем и среднем течении рек, её добывают методом «смыкания плёса» – когда или плёс, или яма перегораживаются внизу крупноячеистой сетью, а затем неводом сверху вся рыба сгоняется в сеть. При этом одновременно вылавливается вся рыба на плёсе (в отдельных ямах может быть выловлено до 200 рыб). Ввиду того, что количество зимовальных ям на реках ограничено, а численность проходной микижи в них велика, данный способ наносит огромный вред стаду и ставит под угрозу само его существование в реке. Вылов кижуча ориентирован на добычу икры, что приводит к снижению численности потомства (табл. 48).

Ввиду труднодоступности и отдалённости рек от населённых пунктов число браконьеров на р. Утхолок, по сравнению с р. Коль, не столь велико. В период хода проход-

Таблица 48. Антропогенное воздействие на экосистему р. Утхолок

Угрозы	Локализация угроз	Объекты	Интенсивность воздействия	Предполагаемый ущерб	Основные опасности
Браконьерство	Нижнее течение и устье реки	Проходная микижа – вид Красной книги РФ	Лов производится заезжими командами из Усть-Хайрюзово или Тигиля. Основные методы: сетной лов в период захода проходной микижи в реки (до 500 кг или 80–100 экз. за одну ночь постановки сетей). Неводной лов проходной микижи на местах её зимовки (ямы в нижнем течении реки) в предзимний период (до 2 тонн за несколько часов лова 1 бригадой)	Изъятие до 30% нерестового стада	Значительное сокращение численности производителей, уничтожение самок
Механическое разрушение поймы вездеходами	Отдельные участки реки в среднем и нижнем течении	Нерестилища микижи и т/о лососей, места обитания молоди лососей	Постоянная в течение летне-осеннего сезона	Участки переправ через реку, всего не менее 7 участков. Площадь воздействия – до 6 га в каждой	Изменения конфигурации русла и/или водоёмов придаточной системы, разрушение нерестилищ, прямая гибель отложенной икры, уничтожение деревьев и почвенного покрова, уничтожение мест обитания молоди

ной микижи в реки браконьеров сдерживало присутствие экспедиции МГУ–ИПЭЭ РАН–WSC–FLBS и инспекторов рыбоохраны на лагерьях.

Однако, как в 2005 г., так и в 2006 г. мы неоднократно обнаруживали присутствие браконьеров в низовьях Утхолока в период осеннего захода микижи в реку. Сети (до восьми штук) браконьерами ставятся так, чтобы перегородить всё сечение реки либо эстуария, не давая рыбам ни единого шанса пройти мимо. Почти в каждой сети регистрировали особой краснокнижной проходной микижи (рис. 142).

Связь между угрозами, причинами и ключевыми экологическими параметрами экосистемы р. Утхолок показана на блок-схеме (рис. 143). В целом для бассейна р. Утхолок степень антропогенного воздействия не столь высока, как в реках Коль и Кехта.

Основную угрозу экосистеме реки представляет браконьерство. Однако уровень его воздействия на популяции лососей в р. Утхолок можно оценить как умеренный, а распространение этой угрозы как умеренно локализованное.



Рис. 142. Краснокнижная проходная микижа в браконьерской сети. Эстуарий реки Утхолок, 13 октября 2006 г.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сохранение и устойчивое использование биологических ресурсов экосистем лососёвых водоёмов невозможно без комплексного и разностороннего их изучения. Это необходимо для более глубокого понимания многообразия происходящих природных процессов, механизмов формирования высокой продуктивности стад диких лососей, а также поиска способов компенсации негативного воздействия на эти экосистемы.

Концепция комплексного подхода к изучению экосистем лососёвых водоёмов впервые начала реализовываться именно на Камчатке в 30-40-е годы прошлого века. Были организованы многолетние круглогодичные гидрологические, гидробиологические и ихтиологические мониторинговые наблюдения на стационарных пунктах оз. Курильского и Дальнего (Крохин, Крогиус, 1937, Крогиус и др., 1969, 1987). На Курильском озере эти наблюдения продолжают и в настоящее время (Бугаев и др., 2009; Бугаев, 2011).

Однако, ясное понимание необходимости разностороннего изучения акваторий лососёвых водоёмов и их продукционных характеристик (как в России, так и за рубежом) пришло только в последние десятилетия (Бугаев, 2011). В отношении изучения структурно-функциональной организации экосистем многих лососёвых рек в настоящее время происходит накопление базовых сведений.

В результате многолетних фундаментальных исследований проведённых нами на р. Утхолок, материалы которых представлены в данной работе, показано, что экосис-

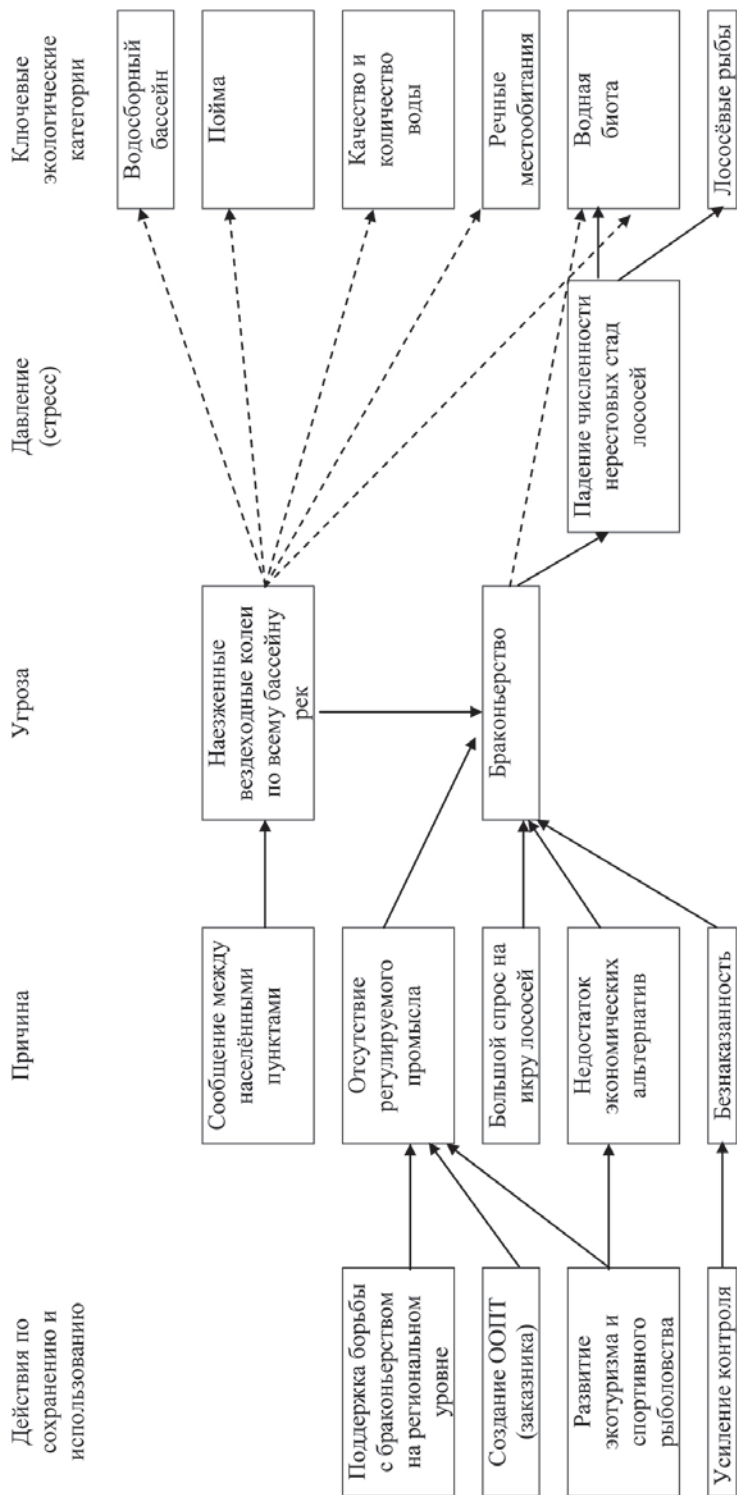


Рис. 143. Предварительная блок-схема, демонстрирующая связь между угрозами, базовыми причинами и ключевыми экологическими параметрами экосистемы реки Утхолок

тема этой реки характеризуется высоким межвидовым и внутривидовым разнообразием ихтиофауны. В ней обитает одна из крупнейших популяций микижи – объекта Красной книги России. Уникальность данной экосистемы состоит и в том, что она почти не подвержена антропогенному воздействию.

Полученные сведения дают основания рассматривать бассейн р. Утхолок как исключительно ценный природный объект – эталонную экосистему лососёвой реки, требующей сохранения в своём неизменном виде. Такая задача глобальна по своему масштабу и требует объединённых усилий научных, природоохранных и рыбопромышленных организаций.

В последнее десятилетие был предпринят ряд попыток придания бассейну реки Утхолок статуса особо охраняемой природной территории. В целях сохранения естественной природной экосистемы, имеющей большое значение для сохранения генетического разнообразия популяций лососевых рыб, водоплавающих птиц, других объектов животного и растительного мира и среды их обитания, был предложен вариант создания заказника «Река Утхолок». В рамках проекта ПРООН/ГЭФ «Сохранение биоразнообразия лососевых Камчатки и их устойчивое использование» в 2008–2009 гг. были подготовлены материалы, обосновывающие придание территории в бассейне реки Утхолок правового статуса государственного природного заказника регионального значения. Материалы были существенно доработаны в 2010 году Камчатским филиалом Тихоокеанского института географии ДВО РАН при поддержке «Центра дикого лосося».

Образование заказника в установленном порядке было согласовано с Управлением Росприроднадзора по Камчатскому краю, Управлением по недропользованию по Камчатскому краю, Управлением Россельхознадзора по Камчатскому краю и Главным управлением МЧС России по Камчатскому краю. Однако, с учетом утвержденной в 2010 году Правительством Камчатского края стратегии социально-экономического развития края на долгосрочную перспективу, создание заказника «Река Утхолок» не получило поддержки.

В декабре 2009 г. и в апреле 2010 г. ИПЭЭ РАН и ВНИРО при поддержке «Центра дикого лосося» были проведены два научно-практических совещания по созданию лососевых рыбохозяйственных заповедных зон (РХЗЗ) на Дальнем Востоке России. В результате работы совещаний их участниками были составлены перечни рек для начального этапа организации системы РХЗЗ в регионах Дальнего Востока России. Река Утхолок была включена в этот список в качестве РХЗЗ III типа, предполагающего сохранение генофонда лососей (Шевляков, Коваль, 2010). Режим РХЗЗ III типа предусматривает: предотвращение нарушений экосистем лососевых рек и их бассейнов, а также местообитаний отдельных видов; отсутствие лососёвых рыболовных заводов; усиленные меры борьбы с незаконным промыслом; регулирование и ограничение промысла (Глубоковский и др., 2010).

В настоящее время следует уделить внимание продолжению работ по организации и созданию на р. Утхолок РХЗЗ III типа. При этом, прежде всего, необходимо усилить борьбу с браконьерством. Особое внимание следует уделять участкам среднего и нижнего течения реки. Именно на этих участках происходит нерестовая миграция проходных лососёвых рыб, а в осеннее и зимнее время – концентрация производителей проходной микижи для зимовки на ямах. В связи с этим, необходимо создать систему эффективного патрулирования речного бассейна, включая мобильный рыбоохранный

инспекционный отряд, состоящий из инспектора и сотрудников правоохранительных органов. Также представляется целесообразным обустройство в устье реки стационарного природоохранного поста с возможностью мобильных инспекционных рейдов по бассейну Утхолока.

Необходимо введение ограничений или запрета на различные виды хозяйственной и иной деятельности, противоречащие концепции РХЗЗ III типа, препятствующие сохранению, воспроизводству и использованию ценных видов водных биологических ресурсов.

В части рыбохозяйственной деятельности кроме охраны бассейна реки от браконьерства следует ввести регулирование промысла как в реке, так и в прибрежной морской зоне по срокам и орудиям лова, запрет на строительство лососевых рыбоводных заводов, регулирование спортивного и любительского рыболовства.

В то же время успешное решение задачи эффективного управления экосистемами лососёвых рек невозможно без проведения комплексного научного мониторинга. С этой целью необходимо создание на р. Утхолок биостанции по аналогии с таковой в лососёвом заказнике «Река Коль».

Таким образом, накопленные на настоящий момент знания дают основания рассматривать бассейн р. Утхолок как уникальный природный объект, эталонную экосистему лососёвой реки. Придание этой территории статуса государственного природного заказника регионального значения или РХЗЗ III типа позволит решить задачу сохранения биоразнообразия на популяционном, видовом и экосистемном уровнях.

ЛИТЕРАТУРА

- Атлас пресноводных рыб России: В двух томах. 2002 // Под ред. Ю.С. Решетникова. М.: Наука. Т.2, 251 с.
- Берг Л.С. 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Часть 2. Серия: Определители по фауне СССР. № 29. М.-Л.: АН СССР, С. 467–926.
- Бирман И.Б. 1985. Морской период жизни и вопросы динамики стада тихоокеанских лососей. М.: Агропромиздат, 208 с.
- Богатов В.В. 1994. Экология речных сообществ российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 218 с.
- Бугаев В.Ф. 2011. Азиатская нерка–2 (биологическая структура и динамика численности локальных стад в конце XX – начале XXI вв.). Петропавловск-Камчатский: «Камчатпресс», 380 с.
- Бугаев В.Ф., Маслов А.В., Дубынин В.А. 2009. Озерновская нерка (биология, численность, промысел). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 156 с.
- Василец П.М., Максименков В.В., Травина Т.Н., Травин С.А. 2000. О биологии малоротой корюшки *Hypomesus olidus* в водах Камчатки // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и с.-з. части Тихого океана. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. Вып. 5. С. 94–100.
- Виленская Н.И., Маркевич Н.Б. 2000. Влияние термических условий на возраст, выживание и размер эмбрионов и молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и нерки *Oncorhynchus nerka* в условиях эксперимента // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и с.-з. части Тихого океана. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. Вып.5. С. 124–132.
- Глубоковский М.К., Павлов Д.С., Леман В.Н., Букварева Е.Н., Шевляков Е.А., Кучерявый А.В. 2010. Методические рекомендации по организации РХЗЗ на примере лососевых рыб Дальнего Востока России // Лососевые рыбохозяйственные заповедные зоны на Дальнем Востоке России (под ред. Д.С. Павлова, М.К. Глубоковского). М.: ВНИРО. С. 98–122.
- Государственный водный реестр РФ (по состоянию на 19.09.2012) – <http://www.webcitation.org/6AnUajVzT>.
- Гриценко О. Ф. 1969. О карликовых самцах кунджи *Salvelinus leucomaenis* (Pallas) // Вопр. ихтиологии. Т. 9. Вып. 6. С. 1132–1975.
- Гриценко О.Ф. 2002. Проходные рыбы острова Сахалин. М.: ВНИРО, 248 с.
- Груздева М.А. 2010. Нерестовое поведение горбуши и кеты в бассейне реки Утхолок (западная Камчатка) в годы высокой численности видов // Матер. докладов IV Всероссийской конф. с международным участием «Поведение рыб». Борок, 2010. М.: АКВАРОС. С. 57–60.
- Груздева М.А., Кузицин К.В. 2014. Предпочитаемые станции молоди лососевых рыб в русле реки Коль (западная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей Матер. XV межд. науч. конф. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 255–258.
- Груздева М.А., Кузицин К.В., Малютина А.М. 2011 а. Видовой состав и распределение молоди лососевых рыб и рыбообразных в продольном континууме основного русла реки Коль (западная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Матер. XII межд. науч. конф. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 215–218.
- Груздева М.А., Кузицин К.В., Малютина А.М. 2011 б. О значении придаточной системы лососевой реки как нагульного пространства для молоди лососевых рыб // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Матер. XII межд. науч. конф. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 94–97.

- Груздева М.А., Кузицин К.В., Малютина А.М. 2014. Особенности распределения молоди лососёвых рыб в мозаике речных местообитаний в период летнего нагула: к вопросу о динамике группировок // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Матер. XV между. науч. конф. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 259–263.
- Долганов В.Н., Кравченко А.Ю. 2011. О филогенетических отношениях колюшек рода *Pungitius* Дальнего Востока // Известия ТИНРО. Т. 167. С. 120–127.
- Есин Е.В. 2015. Ручьевая мальма *Salvelinus malma* полуострова Камчатка // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 2. С. 224–239.
- Есин Е.В., Чебанова В.В., Леман В.Н. 2009. Экосистема малой лососевой реки западной Камчатки (среда обитания, донное население и ихтиофауна). М.: КМК, 171 с.
- Живоглядов А.А. 2004. Структура и механизмы функционирования сообществ рыб малых нерестовых рек острова Сахалин. М.: ВНИРО, 127 с.
- Заварина Л.О. 2007. Кета (*Oncorhynchus keta*) северо-восточного побережья Камчатки (на примере р. Хайлюля) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и с.-з. части Тихого океана. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. Вып. 9. С. 96–121.
- Зиммерман К.Е., Кузицин К.В., Груздева М.А., Павлов Д.С., Стэнфорд Д.А., Савваитова К.А. Опыт определения жизненной стратегии микижи *Parasalmo mykiss* (Walbaum) (Salmonidae, Salmoniformes) Камчатки на основании анализа соотношения Sr/Ca в отолитах // Докл. акад. наук. Т. 389. № 2. С. 274–278.
- Зюганов В.В. 1991. Семейство колюшковых (Gasterosteidae) мировой фауны // Фауна СССР. Нов. сер. № 137. Рыбы. Т. 5. Вып. 1, 261 с.
- Информационный итоговый отчет кафедры ихтиологии МГУ за 2004 г. по проектным территориям «Коль/Кехта» и «Утхолок/Квачина». 2005. М.: МГУ, 125 с.
- Итоговый отчет Кафедры ихтиологии МГУ и ИПЭЭ РАН за 2005 г. по проектным территориям «Коль/Кехта» и «Утхолок/Квачина». 2006. М.: МГУ, 173 с.
- Итоговый отчет Кафедры ихтиологии МГУ и ИПЭЭ РАН за 2006 г. по проектным территориям «Коль/Кехта» и «Утхолок/Квачина». 2007. М.: МГУ, 227 с.
- Кириллов П.И., Кириллова Е.А., Кучерявый А.В. 2010. Распространение молоди звёздчатой камбалы *Platichthys stellatus* в реке Утхолок (северо-западная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Матер. XI международной научной конф., посвященной 100-летию со дня рождения выдающихся российских ихтиологов А.П. Андрияшева и А.Я. Таранца. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 262–265.
- Кириллов П.И., Кириллова Е.А., Павлов Д.С. 2007. Некоторые особенности биологии ранней молоди микижи *Parasalmo mykiss* в р. Утхолок (Северо-Западная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Матер. VIII междунар. науч. конф. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 51–55.
- Кириллова Е.А., Кириллов П.И. 2006. Некоторые особенности питания молоди кижуча и микижи в период их покатной миграции // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Матер. VII международной научной конф. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 73–77.
- Кловач Н.В. 2003. Экологические последствия крупномасштабного разведения кеты. М.: ВНИРО. Бюллетень журнала «Вопросы рыболовства», 163 с.
- Кольцов Д.В. Средаобразующая деятельность проходных рыб в период нереста (на примере р. Даги, северо-восточный Сахалин) // Вопр. ихтиологии. 1995. Т. 15. Вып. 1. С. 75–78
- Конвенция о биологическом разнообразии. 1993: http://www.un.org/ru/documents/decl_conv/conventions/biodiv.shtml; http://www.un.org/ru/documents/decl_conv/conventions/pdf/biodiv.pdf.

- Красная книга Российской Федерации (животные). 2001. М.: АСТ, Астрель, 860 с.
- Красная книга РСФСР: Животные. М.: Росагропромиздат. 1983, 454 с.
- Крашенинников. С.П. Описание земли Камчатки М.: Эксмо. 2010, 480. с.
- Крогиус Ф.В., Крохин Е.М., Менишуткин В.В. 1969. Сообщество пелагических рыб оз. Дальнего. Л.: Наука, 88 с.
- Крогиус Ф.В., Крохин Е.М., Менишуткин В.В. 1987. Тихоокеанский лосось (нерка) в экосистеме оз. Дальнего (Камчатка). Л.: Наука, 200 с.
- Крохин Е.М. 1970. Оценка биомассы и численности трехиглой колюшки в оз. Дальнем на основании потребления корма рыбами-планктофагами // Вопр. ихтиологии. Т. 10. Вып. 4. С. 637–642.
- Крохин Е.М., Крогиус Ф.В. 1937. Очерк Курильского озера и биологии красной (*Oncorhynchus nerka* Walb.) в его бассейне // Тр. Тихоокеанского комитета. Т. IV. М.; Л.: АН СССР. С. 3–165.
- Кузицин К.В. 2010. Формирование и адаптивное значение внутривидового экологического разнообразия у лососёвых рыб (семейство Salmonidae). Автореферат дисс. ... доктора биологических наук. М.: МГУ, 49 с.
- Кузицин К.В., Груздева М.А., Павлов Д.С. 2013. Основные результаты долговременного мониторинга популяции проходной микижи *Parasalmo mykiss* (Walbaum) из реки Квачина (северо-западная Камчатка) // Тезисы докладов XIV междунауч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 86–90.
- Кузицин К.В., Мальцев А.Ю., Груздева М.А., Савваитова К.А., Павлов Д.С. 2007. Симпатричные сезонные расы микижи *Parasalmo mykiss* (Walb.) на Камчатке // Матер. VIII междунауч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 56–59.
- Кузицин К.В., Павлов Д.С., Савваитова К.А., Груздева М.А., Пустовит О.П. 2001. Покатная миграция молоди проходной камчатской микижи *Parasalmo mykiss* в реках западной Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 2. С. 220–231.
- Кузицин К.В., Пустовит О.П., Павлов Д.С., Савваитова К.А. 2002. Морфобиологические особенности покатной молоди микижи *Parasalmo mykiss* из некоторых рек западной Камчатки в связи со смолтификацией // Вопр. ихтиологии. Т. 42. № 6. С. 751–762.
- Кузицин К.В., Савваитова К.А., Груздева М.А. 1999. Структура чешуи как критерий дифференциации локальных популяций микижи *Parasalmo mykiss* из рек Западной Камчатки и Северной Америки // Вопр. ихтиологии. Т. 39. № 6. С. 809–818.
- Кучерявый А.В., Савваитова К.А., Павлов Д.С. и др. 2007. Вариации жизненной стратегии тихоокеанской миноги *Lethenteron camtschaticum* реки Утхолок (западная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 1. С. 42–57.
- Лакин И.Ф. 1990. Биометрия. М.: Высшая школа, 252 с.
- Леванидов В.Я. 1981. Экосистемы лососёвых рек Дальнего Востока // Беспозвоночные животные в экосистемах лососёвых рек Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 3–21.
- Леман В.Н., Есин Е.В. 2008. Иллюстрированный определитель лососеобразных рыб Камчатки. М.: ВНИРО, 100 с.
- Леман В.Н., Седова М.А., Есин Е.В. 2006. Изолированная популяция карликовой мальмы *Salvelinus malma* в бассейне р. Ича // Матер. VII международной научной конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 90–93.
- Лососевые рыбохозяйственные заповедные зоны на Дальнем Востоке России. 2010. М.: ВНИРО, 141 с.

- Максименков В.В. 1998. Пищевые отношения молоди рыб в эстуариях рек и побережье Карагинского залива Берингова моря // Исслед. биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа. Вып. 4. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. С. 64–69.
- Максимов В.А. 1974. Экология внутривидовых форм камчатской микижи (*Salmo mykiss* Walbaum) и перспективы ее хозяйственного использования. Дисс. ... кандидата биол. наук. М.: МГУ, 164 с.
- Максимов В.А., Долгов В.А. 1983. Вспышка численности трехиглой колюшки на Камчатке // Рыбн. хоз-во. № 1. С. 37–38.
- Мэггаран Э. 1992. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 161 с.
- Нельсон Д.С. 2009. Рыбы мировой фауны. М.: Книжн. дом Либроком, 880 с.
- Никольский Г.В. 1956. Некоторые данные о морском периоде жизни тихоокеанской миноги *Lampetra japonica* (Martens) // Зоол. ж. Т. 35. № 4. С. 588–591.
- Одум Ю. Основы экологии. 1975. М.: Мир, 740 с.
- Отчёт МГУ-ИПЭЭ РАН по проекту ПРООН/ГЭФ «Сохранение биоразнообразия лососевых Камчатки и их устойчивое использование». 2007. Современное состояние биоразнообразия лососевых рыб и среды их обитания в бассейне рек Коль и Кехта. М.: МГУ, 81 с.
- Отчёт МГУ-ИПЭЭ РАН по проекту ПРООН/ГЭФ «Сохранение биоразнообразия лососевых Камчатки и их устойчивое использование». 2007. Современное состояние биоразнообразия лососевых рыб и среды их обитания в бассейне реки Утхолок. М.: МГУ, 34 с.
- Павлов Д.А. 1989. Лососевые (биология развития и воспроизводство). М.: МГУ. 214 с.
- Павлов Д.С., Кириллова Е.А., Кириллов П.И. 2010. Покатная миграция молоди лососевых рыб в р. Утхолок и её притоках (северо-западная Камчатка). Сообщение 1. Покатная миграция молоди первого года жизни // Известия ТИНРО. Т. 163. С. 3–44.
- Павлов Д.С., Кириллова Е.А., Кириллов П.И. 2011. Покатная миграция молоди лососевых рыб в р. Утхолок и её притоках (северо-западная Камчатка). Сообщение 2. Покатная миграция молоди второго и последующих лет жизни // Известия ТИНРО. Т. 164. С. 27–73.
- Павлов Д.С., Кириллова Е.А., Кириллов П.И., Груздева М.А., Стэнфорд Дж.А. 2006. Покатная миграция молоди лососевых рыб и круглоротых в бассейне реки Утхолок // Матер. VII межд. науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 112–115.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А. 2010. Внутривидовая структура у рыб: к проблеме соотношения анадромии и резидентности у лососёвых рыб (Salmonidae) // Актуальные проблемы современной ихтиологии. Сборник статей. М.: КМК. С. 33–62.
- Павлов 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. акад. наук. Т. 367. № 5. С. 709–713.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузицин К.В., Букварёва Е.Н., Веричева П.Е., Звягинцев В.Б., Максимов С.В., Ожеро З. 2007. Стратегия сохранения камчатской микижи. М.: ИПЭЭ РАН, 32 с.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузицин К.В., Груздева М.А., Павлов С.Д., Медников Б.М., Максимов С.В. 2001. Тихоокеанские благородные лососи и форели Азии. М.: Научный мир, 200 с.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузицин К.В., Груздева М.А., Мальцев А.Ю., Стэнфорд Д.А. 2008. Разнообразие жизненных стратегий и структура популяций камчатской микижи *Parasalmo mykiss* (Walb.) в экосистемах малых лососёвых рек разного типа // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 1. С. 42–49.

- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузицин К.В., Груздева М.А., Стэнфорд Д.А. 2009. Состояние и мониторинг биоразнообразия лососёвых рыб и среды их обитания на Камчатке. М.: КМК. 156 с.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Соколов Л.И., Алексеев С.С. 1994. Редкие и исчезающие животные. Рыбы. М.: Высш. шк. 334 с.
- Пичугин М.Ю. 2009. Морфологическая характеристика личинок микижи (*Parasalmo mykiss*) в период первичного расселения (река Утхолок) // Матер. X междунауч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 113–115.
- Пичугин М.Ю. 2010. Особенности развития скелетных элементов личинок нерки в течение летнего ската в р. Утхолок (северо-западная Камчатка) // Матер. XI междунауч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 294–297.
- Пичугин М.Ю. 2013. Изменчивость остеогенеза личинок камчатской мальмы в зависимости от абиотических условий нативных нерестилищ // Матер. XIV междунауч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 100–104.
- Пичугин М.Ю. 2014. Морфологические и биологические особенности двух видов девятииглых колюшек (род *Pungitius*, *Gasterosteiformes*) из водоёмов западной Камчатки. // Вопр. ихтиологии. Т. 54. № 1. С. 9–24.
- Пичугин М.Ю. 2015. Особенности роста и развития скелета ранней молоди северной мальмы *Salvelinus malma malma* из рек Западной Камчатки в связи с температурным режимом нерестилищ // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 4. С. 435–452.
- Пичугин М.Ю., Кириллова Е.А., Кириллов П.И. 2008 а. Особенности нерестовых участков кунджи и описание ее личинок из рек западной Камчатки // Матер. IX междунауч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 103–106.
- Пичугин М.Ю., Павлов Д.С., Савваитова К.А. 2008 б. Жизненный цикл и структура популяций трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (сем. Gasterosteidae) в реках северо-западной Камчатки (на примере реки Утхолок) // Вопр. ихтиологии. Т. 49. № 2. С. 211–220.
- Пичугин М.Ю., Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кириллов П.И., Кириллова Е.А. 2006 а. Вспышка численности проходных трехиглых колюшек в р. Утхолок // Матер. VII междунауч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 131–134.
- Пичугин М.Ю., Пустовит О.П., Кириллов П.И., Кириллова Е.А. 2006 б. Особенности структуры популяций и жизненного цикла гольцов р. *Salvelinus* горно-тундровой р. Утхолок // Матер. VII междунауч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 135–139.
- Пичугин М.Ю., Сидоров Л.К., Гриценко О.Ф. 2003. Биологические и морфологические особенности трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* Курильских островов // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 2. С. 169–177.
- Пичугин М.Ю., Сидоров Л.К., Гриценко О.Ф. 2006 в. Новые данные о кундже *Salvelinus leucomaenis* и взаимоотношениях гольцов *Salvelinus* в пресных водах южных Курильских островов // Вопр. Ихтиологии. Т. 46. № 3. С. 356–369.
- Плохинский Н.А. 1970. Биометрия. М.: Высшая школа, 234 с.
- Пустовит О.П., Пичугин М.Ю. 2006. Некоторые особенности динамики рыбного населения в эстуарии р. Утхолок. Матер. VII междунауч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей», Петропавловск-Камчатский. С. 294–297.

- Ресурсы поверхностных вод СССР. 1973. Т. 20. Камчатка. Л.: Гидрометеиздат, 368 с.
- Савваитова К.А., Груздева М.А., Кузицин К.В., Павлов Д.С., Стэнфорд Д.А., Соколов С.Г., Эллис Б.К. 2005. «Полуфунтовики» микижи *Parasalmo mykiss* – особый элемент структуры вида. К проблеме формирования разнообразия типов жизненной стратегии // Вопр. ихтиологии. Т. 45. № 6. С. 806–815.
- Савваитова К.А., Кузицин К.В. 1998. Тенденции в изменении морфометрических показателей проходной формы микижи *Salmo mykiss* из рек Северо-Западной Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 38. № 2. С. 218–230.
- Савваитова К.А., Кузицин К.В., Пробстел Д.С. 1998. Ряды форм форелей рода *Salmo* западной Камчатки. К проблеме фенетического разнообразия группы // Вопр. ихтиологии. Т. 38. №3. С. 338–346.
- Савваитова К.А., Кузицин К.В., Груздева М.А., Павлов Д.С., Стэнфорд Д.А., Эллис Б.К. 2003. Долгосрочные и краткосрочные изменения структуры популяций камчатской микижи *Parasalmo mykiss* из рек западной Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 6. С. 789–800.
- Савваитова К.А., Кузицин К.В., Максимов С.В., Павлов С.Д. 1997. Популяционная структура микижи реки Утхолок (Западная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 37. № 2. С. 179–188.
- Савваитова К.А., Кузицин К.В., Павлов Д.С. 1999. Структура популяций микижи *Parasalmo mykiss* из рек северо-западной Камчатки и Северной Америки // Вопр. ихтиологии. Т. 39. № 4. С. 501–513.
- Савваитова К.А., Кузицин К.В., Пичугин М.Ю., Груздева М.А., Павлов Д.С. 2007. Систематика и биология кунджи *Salvelinus leucomaenis* // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 1. С. 58–71.
- Савваитова К.А., Максимов В.А., Мина М.В., Новиков Г.Г., Кохменко Л.В., Мацук В.Е. 1973. Камчатские благородные лососи (систематика, экология, перспективы использования как объекта форелеводства и акклиматизации). Воронеж.: Воронеж. гос. ун-т, 120 с.
- Савваитова К.А., Пичугин М.Ю., Груздева М.А., Максимов В.А. 1992. К проблеме формирования у пресноводных гольцов рода *Salvelinus* из бассейна р. Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 32. Вып. 6. С. 33–40.
- Савваитова К.А., Тутунов М.А., Кузицин К.В., Павлов Д.С. 2002. Изменения структуры популяции камчатской микижи *Parasalmo mykiss* из реки Утхолок на фоне колебаний ее численности // Вопр. ихтиологии. Т. 42. № 2. С. 184–188.
- Семенченко А.Ю. 2001. Фауна и структура рыбных сообществ в ритрали рек Приморья // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Владивосток: Дальнаука. Вып. 1. С. 217–228.
- Семко Р.С., Троицкий М.В. 1971. Камчатский голец и основы правил рыболовства // Петропавловск-Камчатский: Камчатрыбвод, 32 с.
- Скопец М.Б. 1990. Спортивное рыболовство на северо-востоке СССР. Магадан: Магаданское книжн. изд-во, 110 с.
- Хлебович В.В., 1968. Осмотическая регуляция трёхиглой колюшки – *Gasterosteus aculeatus* L. в воде различной солёности // Зоол. журн. Т. 47. № 4. С. 591–594.
- Черешнев И.А. 2008. Пресноводные рыбы Чукотки. Магадан: СВНЦ ДВО РАН. 324 с.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. 2002. Лососевидные рыбы северо-востока России. Владивосток: Дальнаука, 496 с.
- Шевляков Е.А., Коваль О.О. 2010. Перспективы создания лососевых рыбохозяйственных зон на Камчатке // Лососевые рыбохозяйственные заповедные зоны на Дальнем Востоке России (под ред. Д.С. Павлова, М.К. Глубоковского). М.: ВНИРО. С. 69–77.
- Balon E.K. 1985. Early life histories of fishes: new developmental, ecological and evolutionary perspectives. Dordrecht: Dr. W. Junk Publ, 280 p.

- Behnke R.J.* 1992. Native trout of Western North America. Amer. Fish. Soc. Monogr. 6. Bethesda, Maryland. 275 p.
- Busby P.J., Johnson O.W., Wainwright T.C., Waknitz F.W., Waples R.S.* 1993. Status review for Oregon's Illinois River winter steelhead. U.S. Dept. of Commerce. NOAA Tech. Memo. NMFS–NWFSC–10, 85 p.
- Kendall N.W., McMillan J.R., Sloat M.R., Buehrens T.W., Quinn T.P., Pess G.R., Kuzishchin K.V., McClure M.N., Zabel R.W.* 2015. Anadromy and residency in steelhead and rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*: a review of the processes and patterns // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 72(3). P. 319–342.
- McPhee M.V., Whited D.C., Kuzishchin K.V., Stanford J.A.* 2014. The effects of riverine physical complexity on anadromy and genetic diversity in steelhead or rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* around the Pacific Rim // *J. Fish Biol.* V. 85. N 1. P. 132–150.
- Pavlov D.S., Kuzishchin K.V., Kirillov P.I., Gruzdeva M.A., Maslova E.A., Maltsev A.Y., Stanford J.A., Savvaitova K.A., Ellis B.K.* 2005. Downstream migration of juveniles of Kamchatka mykiss *Parasalmo mykiss* from tributaries of the Utkholok and Kol rivers (Western Kamchatka) // *J. Ichthyol.* V. 45. Suppl. 2. P. S185–S198.
- Proebstel D.S., Savvaitova K.A., Kuzishchin K.V.* 1997. Native trout of Kamchatka: a glimpse into the past of North America // *Wild Trout VI.* Montana St. Univ. Bozeman. P. 77–85.
- Quinn T.P.* 2005. *The Behavior and Ecology of Pacific Salmon and Trout.* University of Washington Press. Seattle, 378 p.
- Sandercock F.K.* 1991. Life history of coho salmon // *Pacific Salmon Life Histories.* Ed. C. Groot & L. Margolis. Vancouver. Canada. P. 394–445.
- Savvaitova K.A., Kuzishchin K.V., Maximov S.V.* 1999. Kamchatka steelhead: population trends and life history. “Towards Sustainable Fisheries” Br. Columbia. Canada. P. 23–30.
- Stanford J.A., Lorang M.S., Hauer F.R.* 2005. The shifting habitat mosaic of river ecosystems // *Verh. Internat. Verein. Limnol.* V. 29. P. 123–136.
- Wootton R.J.* 1998. *Ecology of teleost fishes.* Kluwer Academic Publisher, London. Fish and Fisheries series. V. 24, 386 p.

ПРИЛОЖЕНИЕ

1. ПРОТОКОЛЫ СБОРА МАТЕРИАЛОВ ПО АБИОТИЧЕСКИМ УСЛОВИЯМ ОБИТАНИЯ

Инвентаризация и мониторинг должны проводиться стандартными методами в соответствии с разработанными протоколами. Число обследуемых участков речной системы и объём собираемых проб определяется исходя из конкретных задач мониторинга и указывается в соответствующем протоколе. Все пробы собираются с обязательной привязкой к географическим координатам (GIS-формат). Сбор материалов по абиотическим условиям необходим для отслеживания изменений строения речной системы, доступности отдельных участков для проходных рыб, количества пригодных местобитаний для размножения лососёвых рыб и обитания их молоди.

1.1. Протокол описания русловых процессов

Проводить наблюдения дважды в год: в период весеннего и осеннего паводков, а также летом в случаях паводков, сопоставимых по мощности с весенним или осенним; в межень – параллельно с выполнением других задач, отмечая только крупные изменения.

Необходимые инструменты и оборудование: моторная лодка, прибор-навигатор (GPS), цифровой фотоаппарат.

– Во время межени определить длину и примерную конфигурацию основного русла реки, позволяющего эффективно передвигаться на моторной лодке. Записать след движения лодки по прибору-навигатору GPS.

– Отметить в полевом дневнике все крупные заломы, завалы, глубокие ямы, крупные деревья и крупные куски берега, лежащие в русле. Определить координаты таких мест, сделать фотографии.

– После окончания паводка попытаться проехать на моторной лодке по прежнему пути; в полевом дневнике отметить, изменилось ли положение прежних заломов, завалов, ям. В случае разрушения прежних завалов, заломов, ям и появления новых отметить все изменения, определить координаты, сделать фотографии. Отмечать участки берега, сильно разрушенные паводком, и места, где в русло упало много деревьев. В том случае, если движение по прежнему пути невозможно, отметить заблокированные или изменившиеся участки, проложить новый след. Отмечать появление новых проток, пересыхание прежних, появление новых крупных участков аллювиальных наносов.

– Следить за положением и конфигурацией устья реки. Определить его координаты до и после паводка. Сделать фотографии устья с 2–3 точек.

– Используя программу “MapSource” или аналогичную, перегрузить из прибора-навигатора вновь полученную после каждого паводка электронную карту в виде отдельного файла. Зарегистрировать файл в электронной базе данных. Файлы хранить в отдельной папке-директории.

1.2. Протокол сбора данных по гидрологическому и гидрохимическому режиму водной системы

Сбор данных проводить в течение всего безледного периода в одной точке на основном русле, в районе базового лагеря. Расход воды измерять: один раз в неделю в период

межени и один раз в день в периоды паводков. Измерять уровень воды, температуру, pH, электропроводность, содержание кислорода в воде и мутность один раз в день.

Необходимые инструменты и оборудование: моторная лодка, измерительная линейка, установленная в реке, акустический доплеровский прибор-измеритель скорости течения ADV FlowTracker или ADP; электронный прибор-измеритель гидрохимических параметров (YSI-566, Oakton DT-10 или аналогичные), прибор-мутномер (нефелометр) Nephelometr NF-2300 или аналогичный. Перед использованием приборов изучить инструкции и провести калибровку датчиков (если это предусмотрено инструкцией).

– Проводить измерения температуры, электропроводности, pH, содержания растворённого кислорода в воде с помощью прибора-измерителя и определять мутность воды с помощью мутномера ежедневно в одно и то же время, в одной и той же точке, показатели записывать с точностью, предусмотренной конструкцией прибора.

– Расход воды, когда возможен переход реки вброд, определять ручным прибором ADV FlowTracker в поперечном створе реки.

– Все полученные результаты измерений гидрохимических параметров заносить в полевые дневники и электронную базу данных (таблица в формате Excel).

– Используя программу “FlowTracker”, перегрузить из прибора ADV FlowTracker файлы с результатами определения расхода воды. Зарегистрировать файлы в электронной базе данных. Файлы хранить в отдельной папке-директории.

1.3. Протокол сбора данных по температуре в речной системе

Помимо ежедневных измерений температуры в одной точке («базовый лагерь») изучить динамику температурного режима в течение круглого года в разных участках основного русла и в разных участках придаточной системы (притоки, пара- и ортофлювиальные родники). Сбор таких данных производится в автоматическом режиме с помощью записывающих датчиков. Установка и/или выемка датчиков производится один раз в год, в одни и те же сроки.

Необходимые инструменты и оборудование: моторная лодка, термодатчики Vemco Logger MT-8bit, считывающее устройство Vemco Reading Plate.

– В речной системе выбрать места, представляющие интерес с точки зрения изучения динамики температуры: основное русло в нижнем, среднем и верхнем течении, тундровые притоки, горные притоки, пара- и ортофлювиальные родники в нижнем, среднем и верхнем течении, нерестилища разных видов лососей в основном русле, притоках и водоёмах придаточной системы. Число мест ограничено только наличием достаточного количества датчиков, желательны в 35–40 точках.

– Определить географические координаты избранных мест, сделать их описание и 1–2 фотографии каждого места.

– На базовом лагере предварительно установить термограф Vemco Logger MT-8bit с периодичностью записи 1 час 10 мин или 1 час 15 мин. Срок его действия – до 420 суток. Поместить термограф внутрь куска трубы 0.5” или 1”, закрепить тросом из нержавеющей стали, длина троса должна быть избыточной, чтобы закрепить датчик на прочных надводных предметах (дерево, камень и т.д.).

– Установить термограф в выбранном месте. Записать конкретное время постановки термографа. Сделать фотографии места установки. Необходимо учитывать, что место крепления термографа должно быть защищено от воздействия льда, вандализма и иных неблагоприятных факторов.

- По истечении года, достать датчик из водоёма, с помощью программы Minilog перегрузить файл с результатами измерений температуры. Зарегистрировать файлы в электронной базе данных. Файлы хранить в отдельной папке-директории.

1.4. Протокол сбора гидрометеорологических данных

Сбор данных по температуре воздуха, направлению и силе ветра, солнечной радиации, осадкам (кроме зимнего периода) производится в автоматическом режиме с помощью автоматической метеостанции. Перезагрузку данных производить один раз в год, в одни и те же сроки. Кроме того, в полевом дневнике отмечать основные события (таяние снега, начало распускания листьев на деревьях, появление первых цветов, начало захода лососей, массовый ход лососей, листопад и т.д.). Наблюдения проводить в течение всего сезона или всего года, в зависимости от присутствия оператора.

Необходимое оборудование: автоматическая метеостанция CRX-10P или аналогичная.

- Установить режим работы метеостанции с периодичностью записи один раз в час. Объём встроенной памяти метеостанции достаточен для работы в таком режиме не менее года.

- По истечении года, соединив компьютер с терминалом метеостанции, с помощью программы PC208W Datalogger Support Software перегрузить файл с результатами. Зарегистрировать файлы в электронной базе данных. Файлы хранить в отдельной папке-директории.

1.5. Протокол сбора проб воды

Сборы проб воды необходимы для определения количества биогенов морского происхождения, привносимых в реку тихоокеанскими лососьями. Пробы собирать в течение всего безлёдного периода в одной точке основного русла, в районе базового лагеря, периодичность сбора - один раз в неделю. Пробы воды состоят из а) проб на общее содержание органических веществ и углерода в воде и б) фильтрованных проб для анализа растворенных азота, фосфора и углерода. Пробы для определения содержания углерода собираются в тefлоновые пробирки, для всех других видов анализа – в стандартные пластиковые пробирки.

Необходимое оборудование: пластиковые пробирки объёмом 5–10 мл, медицинские шприцы объём 10 см³, фильтровальная насадка на шприц, сменные целлюлозные и микропористые силикатные фильтрующие элементы, сосуд с жидким азотом, 10% соляная кислота.

- Шприцом набрать непосредственно из реки не менее 10 см³ воды, наполнить одну пластиковую пробирку.

- Установить целлюлозный фильтрующий элемент в фильтровальную насадку. Набрать в шприц 10% раствор соляной кислоты, присоединить насадку на шприц, промыть насадку вместе с фильтром раствором соляной кислоты. После этого промыть шприц и насадку дважды дистиллированной водой. Снять насадку, набрать в шприц воду из реки, присоединить насадку, наполнить следующую пластиковую пробирку.

- Повторить операцию, но с микропористым силикатным фильтром, наполнить одну тefлоновую пробирку.

- Заморозить все три пробирки в жидком азоте.

2. ПРОТОКОЛЫ СБОРА ИХТИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОБ

2.1. Протокол сбора данных о времени хода лососёвых в реки из моря

Сбор данных проводится в течение всего сезона открытой воды.

Необходимое оборудование: моторная лодка, закидной невод длиной 50–80 м, размер ячеи – 30 × 30 мм, высота стены – не менее 2 м.

– Выбрать участок реки в её нижнем течении, желательно в непосредственной близости от базового лагеря – плёс с более или менее спокойным течением и проточной ямой с замедленным или водоворотным течением. Описать участок (длина, ширина и глубина) и его структуру (характер берегов – обрывистые или пологие), определить скорость течения, определить географические координаты участка – его начало и конец, сделать фотографии.

– Проводить контрольные ловы не чаще одного раза в 3–4 дня, но не реже, чем один раз в семь дней. Облов желательно проводить примерно в одно и то же время суток.

– Определить видовой состав рыб в улове, просчитать улов отдельно по видам и по полам (для тихоокеанских лососей и половозрелой микижи), обратить внимание на степень развития брачного наряда (серебристые, брачный наряд частично развит, брачный наряд хорошо развит). Все операции с рыбой проводить в воде, рыбу на берег не вынимать, после проведения подсчёта выпускать обратно в реку.

– Данные облова записать в полевой дневник и в электронную базу данных – таблиц в формате Excel.

2.2. Протокол сбора проб по покатной миграции молоди

Данные собираются для определения сроков ската и оценки численности покатной молоди, соотношения видов весной и в первой половине лета. В условиях реки Утхолок изучение покатной миграции проводить на одном из тундровых притоков нижнего или среднего течения реки, где возможно применение мерёж.

Необходимое оборудование: моторная лодка, мерёжа, размах крыльев 16–22 м, высота крыльев 2 м, ловушка длиной 5 м и диаметром 1 м. На крыльях размер ячеи – 10 × 10 мм, в ловушке – 8 × 8 мм; пластмассовые вёдра и иные ёмкости для помещения покатной молоди, микрокомпрессоры.

– Выбрать подходящее место для постановки ловушки: в самом нижнем течении притока, желательно на выровненном плёсе с небольшим перепадом ложа. Ширина выбранного участка должна быть не менее чем в 1.5 раза меньше, чем размах крыльев мерёжи. Поставить мерёжу, чтобы перекрыть сечение притока. Описать место, определить глубину, ширину участка, сделать серию цифровых фотографий, определить географические координаты по GPS. При возможности установить мерёжу на постоянной основе, то есть не снимать её до окончания покатной миграции. Если это невозможно, то работы проводить методом «суточных станций», когда мерёжа устанавливается один раз в 2–3 дня и проверяется через каждый час или каждые два часа в зависимости от обстоятельств. Если мерёжа установлена на постоянной основе, то проверять её два раза в день (утром и вечером).

– В улове просчитывать: общее число особей каждого вида; отдельно число смолотов и пестряток по каждому виду; после подсчёта осторожно выпустить молодь ниже по течению от ловушки.

– Использовать ихтиопланктонные конические сети для исследования миграции сеголетков рыб и рыбообразных. Забрасывать сеть при десятиминутной экспозиции через один час каждые 2–3 дня.

– Измерять гидрохимические параметры, мутность воды, уровень и расход воды в притоке ежедневно, пока проводятся работы по покатной миграции.

– Данные облова записать в полевой дневник и в электронную базу данных – таблица в формате Excel.

2.3. Протокол изучения мест и условий нереста

Данные собираются для определения мест нереста отдельных видов, создания кадастра нерестового фонда лососёвых в речном бассейне, оценке изменений площадей нерестилищ в отдельные годы, начиная со второй половины лета до ледостава. Поиск нерестилищ проводится посредством визуальных наблюдений с берега, лодки, или подводных наблюдений в основном русле, боковых протоках и крупных орто- и парафлювиальных родниках. Локализацию нерестилищ определять по скоплениям нерестящихся производителей и перерытому грунту.

– Найдя нерестилище, определить координаты места (GPS), составить схему нерестилища, определить его площадь, длину, ширину и глубину. Нанести на схему расположение нерестовых бугров. В конце нереста, после ухода производителей, просчитать все нерестовые бугры, измерить размеры бугров (желательно всех).

– Измерять гидрохимические параметры, мутность воды в начале, середине и конце нереста; измерить скорость течения над буграми.

– Определить с помощью пьезометра характер взаимодействия руслового и подруслового потоков (даунвеллинг, нейтраль, апвеллинг).

– Сделать фотографии нерестилищ и фотографии отдельных бугров с помощью подводной камеры, приложив к ним линейку; сделать фотографии нерестящихся производителей.

– Установить термограф на 1–2 крупных нерестилищах каждого вида, установить термографы для записи данных через один час.

– Для массовых видов тихоокеанских лососей (горбуша, кета, кижуч), а также для чавычи провести гранулометрический анализ нерестового субстрата с 1–2 нерестилищ каждого вида. На нерестилище один раз в год исследовать не менее пяти, но не более десяти бугров. Для микижи исследовать гранулометрический состав грунта после выхода личинок из бугра в конце июля – начале августа. Объём одной пробы – не менее 25–30 кг из каждого бугра, пробы брать большой совковой лопатой. Собранные пробы разобрать на фракции в базовом лагере. Разделить пробу грунта на следующие фракции: песок (размер частиц менее 0.3 см), гравий (0.3–3.0 см), крупный гравий (3.0–5.0 см), галька (5.0–10.0 см), мелкий камень (более 10.0 см). Использовать для разделения прочные сети с разноразмерной ячейей. Взвесить полученные фракции на электронных весах. Сделать фотографии всех фракций.

– При мониторинге на протяжении всего периода наблюдений в отдельные годы оценивать изменения параметров массовых нерестилищ лососей в связи с динамикой русловых процессов: оценивать изменения площади и изменения гранулометрического состава нерестилищ лососей. Отмечать случаи исчезновения нерестилищ из-за изменения геоморфологии русла или придаточной системы, а также случаи появления новых нерестилищ.

2.4. Протоколы сбора проб для оценки изменений структуры популяций лососей

Сбор проб для оценки основных параметров структуры популяций лососёвых рыб: фенетического разнообразия стад (наличие особей с разной жизненной стратегией, сезонных и экологических форм), размерных и весовых показателей, возрастного и полового состава, роста, плодовитости, возраста полового созревания и повторности нереста (для микижи и гольцов).

Основной метод – биологический анализ производителей. Исходя из задач мониторинга, сбор большинства проб может проводиться без умерщвления рыб по принципу «поймай–отпусти». В некоторых случаях пробы собираются с глубокой препаровкой рыб, в этом случае пробы берутся от умерщвлённых рыб. Для оценки размерно-весовых показателей рыб, плодовитости самок объём каждой дискретной выборки (одного вида в начале, середине и конце хода), с учётом изменчивости изучаемых признаков, должен составлять 20–30 экземпляров (Плохинский, 1971; Лакин, 1990). Сбор проб проводится в течение всего безлётного периода, а, по возможности, и зимой.

2.4.1. Протокол сбора данных по динамике размерно-весового и возрастного состава половозрелых рыб в течение анадромной миграции

Пробы собирать во время контрольных неводных обловов. Пробы собираются по принципу «поймай–отпусти». Не реже чем один раз в семь дней брать пробу из улова; объём выборки – 10–15 экз. самцов и 10–15 экз. самок каждого вида. Все операции с рыбой проводятся предельно осторожно, с целью минимизировать травматизм рыб, поскольку рыбы после процедуры измерений выпускаются обратно в водоём.

Необходимое оборудование: измерительная лента, чешуйные книжки, цифровой фотоаппарат.

– Осторожно поддерживая рыбу, измерить длину тела до развилки на хвостовом плавнике, длину тела до конца чешуйного покрова и наибольший обхват перед спинным плавником. Для самцов горбуши в брачном наряде вместо обхвата измерять наибольшую высоту тела.

– Взять пробу чешуи из первых четырех рядов выше боковой линии на участке между спинным и жировым плавниками, всего не менее десяти чешуй. Чешуи поместить в конверт или на страницу чешуйной книжки с идентификационными обозначениями (номер, место и дата вылова, длина, обхват, масса, пол, стадия зрелости гонад).

– Осмотреть рыбу со всех сторон, отметить степень развития брачного наряда, наличие свежих или старых ран, в том числе нанесённых миногами, по возможности – идентифицировать источник ранения (тюлень, хищная рыба, медведь и т.д.). В случае необычных ран или артефактов сделать фотографию.

– Для микижи – рыбу пометить метками: если особь длиной более 300 мм, то использовать пластиковую подвесную метку, ввести её при помощи пистолета для мечения под спинной плавник, записать номер метки на конверт с чешуей. В случае если длина особи менее 300 мм, то использовать пассивные интегративные метки (PIT-tags), вводимые с помощью специального шприца в брюшную полость или в толщу мускулатуры на спине рыбы под спинным плавником. Затем при помощи сканера определить индивидуальный номер метки, записать номер на конверт с чешуёй. В случае мечения рыбы PIT-меткой необходимо удалить часть жирового плавника или весь жировой плавник.

– Если помеченная рыба будет поймана вторично, то: определить номер метки визуально (в случае пластиковой метки) или сканером (в случае РИТ-метки), повторить операции измерения.

– Внести полученные данные в базу данных – таблица в формате Excel. В каждом последующем случае база данных дополняется, новый файл не создается.

2.4.2. Протокол проведения полного биологического анализа взрослых рыб и взятия проб по плодовитости

Пробы собирать во время контрольных неводных обловов. Рыба, предназначенная для анализа, изымается и препарируется. Пробы на полный биологический анализ собираются трижды в сезон: в начале хода, середине хода (во время пика миграции) и в конце хода. Суммарный объём выборки определяется полученными разрешениями, но выделенная квота разделяется на три равные части. Желательный объём каждой выборки на полный биологический анализ – не менее 25 экз.

Необходимое оборудование: измерительная доска, измерительная лента, весы до 15 кг с погрешностью 1 г, весы 0–200 г или 0–400 г, с погрешностью 0.1 г, чешуйные книжки, цифровой фотоаппарат.

– Измерить длину тела до развилки на хвостовом плавнике, длину тела до конца чешуйного покрова, длину тушки от заднего края жаберной крышки до конца чешуйного покрова, обхват тела впереди спинного плавника.

– Измерить полную массу тела, массу порки, массу гонад у самцов и самок.

– Определить пол и стадию зрелости гонад, визуально определить цвет мышц.

– У тихоокеанских лососей и микижи взять пробу чешуи (не менее 20 штук) из первых четырех рядов над боковой линией на участке между спинным и жировым плавниками. Пробы чешуи помещать в конверт или на страницу чешуйной книжки, где указывается номер особи, место её поимки, дата, длина тела, обхват и масса тела, пол и стадия зрелости гонад.

– У микижи, мальмы и кунджи извлечь отоциты, промокнуть их на фильтровальной бумаге, поместить в пластиковую пробирку или на страницу чешуйной книжки.

– Осмотреть рыбу со всех сторон, отметить степень развития брачного наряда, наличие свежих или старых ран, в том числе нанесённых миногами, по возможности:

– идентифицировать источник ранения (тюлень, хищная рыба, медведь и т.д.). В случае необычных ран или артефактов сделать фотографию.

– Для микижи и гольцов осмотреть желудок, если в нём имеется пища, то вскрыть желудок и дать описание состава пищевого комка по крупным группам (рыба, ручейники, икра и т.д.).

– Для самок на III–IV или IV стадиях зрелости определить массу гонад на электронных весах с точностью до 0.1 г; вырезать кусок гонады из средней части, взять навеску около 20 г с точностью до 0.1 г; поместить навеску в 4% раствор формальдегида; пересчитать икру в навеске и путем расчёта пропорции определить индивидуальную плодовитость.

– Внести полученные данные в базу данных – таблица в формате Excel. Использовать сквозную нумерацию вместе с теми особями, которые изучаются по принципу «поймай–отпусти». В каждом последующем случае база данных дополняется, новый файл не создается. Данные по плодовитости также вносятся в единый файл как дополнительные ячейки.

2.4.3. Протокол сбора данных по динамике размерно-весового и возрастного состава покатной молоди лососёвых рыб в течение покатной миграции

Для изучения покатной миграции сеголеток тихоокеанских лососей, микижи, трёх- и девятиглай коллюшки и пескороек использовать ихтиопланктонную конусную сеть. Лов должен носить пассивный характер – конусную сеть устанавливать на стрежне рек. При изучении суточной динамики ската отлов проводить в режиме суточных станций, отбирая пробы каждые два часа (по чётным часам). Для уточнения сезонной динамики миграции один раз в 2–3 дня проводить отбор проб (ночные съёмки) в сумеречное и ночное (тёмное) время суток. По мере удлинения сумеречно-ночного периода, продлевать ночные съёмки: раньше брать первую пробу, позже – последнюю.

Экспозицию сети на течении выбирать в зависимости от скорости течения и мутности воды в реке – она должна составлять 5–30 минут.

Интенсивность ската сеголеток оценивать по концентрации покатников (экз./100 м³), для расчета которой измерять скорость течения во входном отверстии конусной сети, вычислять объём воды, профильтрованной через сеть за время экспозиции. При расчете общего количества сеголеток, скатившихся в период массовой миграции, использовать среднюю концентрацию покатников и средний расход воды в реке.

Для изучения покатной миграции молоди рыб в возрасте одного года и старше пробы собирать во время проверки мерёж. Пробы собираются по принципу «поймай–отпусти». Не реже чем один раз в семь дней брать пробу из улова; объём выборки – по 20–25 экз. смолтов и пестряток каждого вида. Если количество покатной молоди какого-то вида менее чем 20 экз., то собрать пробы от всех рыб. Все операции с рыбой проводятся предельно осторожно, с целью минимизировать травматизм рыб; рыбы после процедуры измерений выпускаются обратно в водоём.

Необходимое оборудование: измерительная линейка, электронные весы 0–200 г с погрешностью 0.1 г, пластиковые вёдра и ёмкости для молоди, микрокомпрессоры, чешуйные книжки, гвоздичное масло, цифровой фотоаппарат.

– Выбрать из улова по 20–25 пестряток и смолтов, для смолтов определить степень развития смолтификационных преобразований (светлая пестрятка, серебристая пестрятка, серебрянка), записать стадию на конверте или листке чешуйной книжки.

– Поместить отобранных рыб в ёмкость с коллоидным раствором гвоздичного масла (концентрация 2–3 капли на 2 л воды), подождать 1–2 минуты, пока рыбы не впадут в оцепенение. Не увеличивать концентрацию масла!

– Измерить длину тела до развилки на хвостовом плавнике, измерить массу.

– Взять пробу чешуи из первых четырех рядов выше боковой линии на участке между спинным и жировым плавниками, всего не менее десяти чешуй. Чешуи поместить в конверт или на страницу чешуйной книжки с идентификационными обозначениями (номер, место и дата вылова, длина, обхват, масса, пол, стадия зрелости гонад).

– После проведения измерений немедленно поместить рыбу в ёмкость с чистой речной водой. Через 3–5 минут рыбы выйдут из состояния оцепенения, активных рыб выпустить в реку.

– Для пестряток и смолтов микижи – рыбу пометить метками: использовать пассивные интегративные метки (PIT-tags), вводимые с помощью специального шприца в брюшную полость. Затем при помощи сканера определить индивидуальный номер метки, записать номер на конверт с чешуёй. Удалить часть или весь жировой плавник.

– Внести полученные данные в базу данных – таблица в формате Excel. Использовать сквозную нумерацию вместе со всеми взрослыми особями. Строго следовать принципу «один номер используется только для одной рыбы». В каждом последующем случае база данных дополняется, новый файл не создаётся. Данные по степени развития смолтификационных изменений вносятся как дополнительные ячейки.

При анализе полученных данных покатная миграция сеголеток и молоди старших возрастных групп рассматриваются отдельно, т.к. методика их лова кардинально отличается.

3. ПРОТОКОЛЫ ОЦЕНКИ ЧИСЛЕННОСТИ И БИОМАССЫ РЫБНОГО НАСЕЛЕНИЯ

3.1. Протокол оценки численности проходных взрослых рыб

Оценка численности проходных тихоокеанских лососей во время хода на нерест из моря в реку осуществляется двумя способами: прямыми наблюдениями – просчётом мигрирующих рыб за единицу времени в определённом месте и экспертным заключением (единично, мало, много).

3.2. Протокол учёта численности производителей тихоокеанских лососей на контрольных нерестилищах

Необходимое оборудование: моторная лодка, измерительная лента, металлическая линейка, цифровой фотоаппарат, акустический прибор-измеритель скорости течения ADP FlowTracker и ADP.

– Предварительно определить локализацию нерестилищ в речной системе, выделить наиболее типичные для каждого вида нерестовые участки. Для каждого вида желательно иметь не менее одной типичной нерестовой площадки или участка притока, протоки 2-го порядка, где нерест происходил бы ежегодно. Определить координаты участков (GPS), сделать серию фотографий.

– Определить площадь каждой нерестовой площадки, измерить длину, ширину, глубину, составить схему. Сделать серию фотографий грунта с приложенной линейкой.

– В течение нереста регулярно просчитывать производителей лососей (отдельно самцов и самок) и число нерестовых бугров на контрольной нерестовой площадке. Периодичность учёта зависит от продолжительности нереста.

– Определить скорости течения в разных точках контрольной площадки (над буграми и вне бугров) с помощью ручного акустического прибора ADV FlowTracker. В случае нереста отдельных видов (чавыча, летняя ранняя кета) в глубоких участках русла использовать акустическую систему ADP: провести серию профилей, с захватом участка выше и ниже по течению от мест расположения бугров.

3.3. Протокол оценки плотности молоди

Необходимое оборудование: измерительная лента, акустический прибор-измеритель скорости течения ADP FlowTracker, измерительная линейка, электронные весы 0-200 г с погрешностью 0.1 г, пластиковые вёдра и ёмкости для молоди, микрокомпрессоры, чешуйные книжки, гвоздичное масло, цифровой фотоаппарат.

– Выбрать биотопы, наиболее характерные для водной системы: основное русло в верхнем, среднем и нижнем течении, пара- и ортофлювиальные родники, притоки. Конкретные участки определяются по прибытии на место.

– После завершения лова в отгороженном участке просчитать всю рыбу отдельно по видам и по размерно-возрастным классам. Всю рыбу выпустить вне пределов отгороженного участка. Если лов идёт в основном русле, то рыбу выпустить ниже точки начала лова. Сделать описание каждого биотопа (местоположение, географические координаты, длина, ширина, глубина участка, характер берегов и т.д.). Сделать серию цифровых фотографий биотопов.

– Проводить трёхкратный облов электроловом для оценки численности молоди на участке. Группа исследователей должна состоять не менее чем из трех человек (один оператор электролова, одинловец, один наблюдатель и ответственный за сохранение рыбы в живом виде).

– Перегородить мальковыми неводками участок биотопа (если это ручей или узкий приток), таким образом, чтобы отгороженный участок имел в длину не более 100 м. В случае лова в основном русле его не перегораживать, сосредоточить лов только в прибрежной, мелководной зоне.

– Сделать первый проход электроловом, тщательно обловить все участки, выловить всю шокированную рыбу.

– Электролов проводить таким образом, чтобы в пробе было не менее 400–500 рыб, обработать весь улов (длина и масса). Выбрать площадку, где проводился облов электроловом так, чтобы длина береговой линии составила не менее 50–100 погонных метров. В случае если численность рыб велика, электролов проводить на участке меньшей длины, однако не менее чем 25 м по береговой линии. Во всех случаях использовать заградительные сети, кроме участков основного русла (прибрежного мелководья).

– При мониторинге по сокращённой схеме проводится однократный облов электроловом во время летней межени (август) во всех местообитаниях.

– При мониторинге по полномасштабной программе проводится трёхкратный облов электроловом трижды в сезон во всех местообитаниях. Время проведения облова: первый раз ранней весной, до захода проходных лососей; второй раз во время летней межени, в момент максимальной интенсивности анадромной миграции массовых видов (горбуши и кеты); третий раз в середине осени, после окончания нереста и массовой гибели горбуши и кеты, после осеннего паводка.

3.4. Протокол количественного учёта покатной молоди

В реке Утхолок учёт покатной молоди проводить в притоке Калкавеем и по возможности в одной из проток реки Утхолок. Отлов сеголетков проводится конусной сетью. Отлов молоди (покатников в возрасте одного года и старше) проводится мальковыми ловушками - мерёжами.

Интенсивность покатной миграции сеголетков оценивать по концентрации покатников в определённом объёме воды (экз./100 м³). Для её расчета измерять скорость течения во входном отверстии конусной сети и в реке на месте постановки сети. Итоговая формула расчёта концентрации рыб (C) в потоке воды:

$$C = \frac{100 \cdot n}{V \cdot k_f}, \text{ где}$$

n – число рыб, попавших в ихтиопланктонную сеть за время экспозиции [экз.];

V – объём воды, профильтрованный через сеть за время экспозиции [м³],

$V = t \cdot v_{out} \cdot S$;

k_f – коэффициент фильтрации ихтиопланктонной сети, $k_f = \frac{v_{out}}{v_{in}}$;

t – экспозиция ихтиопланктонной сети [сек]

v_{out} – скорость течения на месте постановки ихтиопланктонной сети [м/сек];

v_{in} – скорость течения в устье ихтиопланктонной сети, [м/сек].

Для расчета общего количества сеголеток (N_{fry}), скатившихся за период исследований, использовать среднюю их концентрацию и средний расход воды в реке. Рассчитать число сеголеток, прошедшее через сечение русла реки за каждый час, когда брались пробы. Число рыб, скатившееся за ночную (суточную) съёмку получить суммированием количества рыб за все часы в данной ночной (суточной) съёмке. Число рыб за те сутки, когда проводились ночные съёмки, считать равным рассчитанному количеству за данную ночную съёмку, т.к. скат сеголеток проходит в сумеречно-ночной период и практически отсутствует в светлое время суток. Число скатившихся сеголеток за те сутки, когда ночные (суточные) съёмки не проводились, принимать равным среднему количеству между двумя смежными ночными съёмками.

$$N_{fry} = \sum N_i^+ + N_j^-, \text{ где}$$

N_i^+ – число рыб за сутки, когда проводились ночные съёмки или за суточную съёмку.

$$N_i^+ = \sum N_s = \sum C \cdot 0.01 \cdot D \cdot 3600, \text{ где}$$

N_s – число покатников за час, когда бралась проба;

C – концентрация покатников в объёме воды (100м^3), умножается на 0.01 чтобы получить концентрацию покатников в 1 м^3 ;

D – расход воды в реке [$\text{м}^3/\text{сек}$];

3600 – число секунд в одном часе;

$$N_j^- = \text{число рыб за сутки, когда ночные не проводились, } N_j^- = \frac{N_i^+ + N_{i+1}^+}{2}.$$

В течение всего периода работ одновременно с постановкой ихтиопланктонных конусных сетей проводить измерения температуры и уровня воды, а также замеры скорости течения и расхода воды в районе установки ихтиопланктонных сетей с помощью прибора ADV Flow Tracker.

Интенсивность покатной миграции молоди рыб в возрасте одного года и старше оценивать по количеству рыб, попавших в мерёжу за определённый отрезок времени: за один час при суточной станции, или за 12 часов при «нормальном» режиме.

Расчёт общего количества скатившихся за весь период исследований рыб (N) производится по формуле:

$$N = \sum (K_i \times T_i),$$

где K_i – число рыб за сутки; $K_i = K_n \times d$; K_n – число рыб, пойманных за ночь; d – доля ночных рыб в суточном улове; T_i – время для суточной $T_i = t_1 + t_2$; t_1 – S времени от предыдущей суточной до i -той; t_2 – S времени от i -той суточной до следующей.

Для расчёта количества рыб, скатившихся до первой суточной и после последней, вводятся т.н. условные суточные (x) – до первой ночной станции и после последней. Доля рыб в ночной съёмке условной суточной принята равной средней доле рыб за ночные часы в трёх реальных проведённых суточных. Количество рыб за ночную часть условной суточной принято равным количеству рыб в смежную реальную ночную съёмку. При расчёте общего количества покатников учитывается, что облавливаются только

протока, полученные при расчёте числа умножались на коэффициент, соответствующий соотношению водности в русле и протоке.

Интенсивность ската сеголетков оценивается по концентрации покатников (экз./100 м³), для расчёта которой измеряют скорость течения во входном отверстии конусной сети, вычисляя объём воды, профильтрованной через сеть за время экспозиции. При расчёте общего количества сеголетков, скатившихся в период массовой миграции, используют среднюю концентрацию покатников и средний расход воды в реке.

При анализе полученных данных, покатная миграция сеголетков и молоди старших возрастных групп рассматриваются отдельно, т.к. методика их лова кардинально отличается. На графиках сезонной динамики покатной миграции сеголетков указываются данные только для периода минимальной освещённости.

4. ОСНОВНЫЕ МЕТОДЫ КАМЕРАЛЬНОЙ ОБРАБОТКИ ПОЛЕВЫХ МАТЕРИАЛОВ

Обработка данных *по гидрологии* (водность, скорость течения, расход воды) проводится с помощью компьютерной программы FlowTracker, соотнесение точек сбора материала и их привязка к местности – с помощью ПСП GPS MapSource.

Для анализа *возраста, роста и жизненной стратегии* особей используется только чешуя с неразрушенным центром, отбирается не менее трёх пригодных чешуй от одной особи. С помощью гидравлического прессы Carver (давление 200 Па при t=85 °С) получают отпечатки чешуи на акрилацетатных пластинках; при помощи системы цифровой обработки изображения (image-capture system, микроскоп Leica DMLS с набором объективов кратностью от X5, цифровая камера Canon X500-D) с отпечатков – электронное изображение чешуи в виде файла в формате TIFF. Дальнейшая обработка чешуи проводится с помощью ПСП Biomedics ImageProPlus 5.1. Полученные снимки архивируются в единой базе данных отдельно по речным бассейнам.

Расчет *плотности и биомассы молоди* проводится по методу Зиппина (Zippin, 1956), при трёхкратном облове электроловом, и по методу Митро и Зэйла (Mitro, Zale, 2000), если был выполнен только один проход.

Статистическая обработка материала включает унивариантные методы математического анализа (Плохинский, 1970; Лакин, 1990).

5. ОПИСАНИЕ И МОНИТОРИНГ БИОРАЗНООБРАЗИЯ РЫБНОГО НАСЕЛЕНИЯ, БОГАТСТВА, РАВНОМЕРНОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ И ОБИЛИЯ, СРАВНЕНИЕ ВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ

Объекты мониторинга биоразнообразия: «группировка» или «сообщество» – любая совокупность популяций или видов, населяющих определённую территорию или биотоп, обладающая функциональным единством, с характерной структурой трофических связей (Одум, 1975), а точнее пространственно-временная группировка представляющая ежегодно или посезонно образуемые сообщества рыб, объединённые общностью акватории местообитания (нагула, зимовки).

Видовой состав рыб определяется с помощью определителей и аннотированных списков:

Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод и сопредельных стран. М.-Л.: АН СССР. Т 1, 466 с.

- Таранец А.Я. 1937. Краткий определитель рыб Советского Дальнего Востока и прилежащих вод. Известия ТИНРО. Т. 11, 200 с.
- Шейко Б.А. 2000. Рыбообразные и рыбы // Б.А. Шейко, В.В. Федоров // Каталог позвоночных Камчатки и сопредельных морских акваторий. Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор. С. 7–69.
- Бугаев В.Ф. 2007. Рыбы бассейна реки Камчатки (численность, промысел, проблемы). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 192 с.
- Атлас пресноводных рыб России: В 2 томах. Под ред. Ю.С. Решетникова. М.: Наука. 2002. 379 с.

Показатели видового разнообразия можно разделить на три основные категории. Первая – индексы видового богатства и разнообразия мест обитания. По существу это число видов в выборке. Вторая – модели видового обилия, описывающие распределение обилий видов от ситуаций с высокой выровненностью до тех случаев, когда численность видов неодинакова. Разнообразие сообществ может быть охарактеризовано моделью, которая лучше всего описывает наблюдаемое распределение обилия видов. Третья группа – индексы, основанные на относительном обилии видов, объединяющие видовое богатство и выровненность в единую величину. Наиболее популярны индексы видового богатства Шеннона и Симпсона.

В качестве показателей биоразнообразия пространственно-временных сообществ ихтиоценозов используются:

индекс доминирования $D = \sum (n_i / N)$;

индекс общего видового разнообразия Шеннона $H = - \sum n_i / N \log_2 (n_i / N)$; показатель выровненности по Пиелу $\Sigma = H / \log_2 S$; показатель видового богатства $d = S / V N$.

Меры разнообразия полезны, но не самоценны. Каждая из них имеет свои достоинства и недостатки (Мэгарран, 1992). Единодушие в их оценке отсутствует. Однако они показывают, что в биотопах, испытывающих стрессовое воздействие, происходит отклонение от лог-нормального распределения обилий видов в сторону увеличения доминирования и снижения видового богатства. Хотя специалисты при выборе ориентиров для охраны концентрируют внимание почти исключительно на видовом богатстве, опыт показывает, что важно принимать во внимание информацию о характере распределения обилий видов, при этом необходимо иметь в виду, что не всегда увеличение биоразнообразия свидетельствует о повышении экологического качества среды (Мэгарран, 1992).

6. СТАНДАРТИЗАЦИЯ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ ПОЛУЧЕННЫХ ДАННЫХ СТРУКТУРА БАЗЫ ДАННЫХ

Электронная база данных составляется как стандартная страница в формате ПСП Excel, страница структурирована по колонкам (переменные) и строкам (наблюдения). Для каждого вида проб формируется отдельный файл-таблица с собственным набором переменных. Формы (примеры) листов базы данных приведены в таблицах V.B.1-V.B.5.

Следует использовать стандартные форматы программы Excel для обозначения даты и времени события (день/месяц/год; время – 24-часовой формат, часы: минуты: секунды). Для обозначения географических координат использовать прямоугольную проекцию (система UTM, квадрат: восточная координата: северная координата). Для обозначения вида использовать его латинское название, для обозначения пробы – шифр, включающий:

1) код вида – обозначение в виде двух заглавных латинских букв (МУ – микижа, НУ – горбуша; КЕ – кета; СО – кижуч, ТW – чавыча, НЕ – нерка, МА – сима; DV – мальма; KZ – кунджа, GA – трехиглая колюшка, PP – девятииглая и амурская колюшки, LJ – тихоокеанская минога);

2) год сбора пробы: использовать две последние цифры, например, пробы от 2007 года обозначаются как «07»;

3) через косую черту – порядковый номер данной пробы;

4) обозначения места поимки – в виде двух заглавных латинских букв – код реки (UT – река Утхолок), далее, в качестве дополнительной информации в квадратных скобках может быть приведён код притока или иного места (например, родник) заглавными латинскими буквами (например, [КО] – приток реки Утхолок – река Калкавеем). Таким образом, индивидуальный номер пробы выглядит как буквенно-цифровое обозначение: МУ06/0017UT[КО] – это означает, что микижа поймана в 2006 году, номер пробы – 17, она поймана в бассейне реки Утхолок, в притоке – реке Калкавеем.

В отдельной ячейке дать краткую характеристику пробе (от взрослой особи, от молодки и др.). Указать способ поимки и имя (имена) коллекторов. Ввести данные по длине и обхвату тела, массе (если измерялась масса), полу, степени развития брачного наряда, указать наличие травм, ранений, артефактов. Использовать только метрическую систему, длины указывать в миллиметрах, массу – в граммах. В случае прикрепления метки к рыбе указать номер и тип метки.

В ячейке «комментарии» в привести дополнительную информацию (если таковая имеется), которая не вошла в другие ячейки.

Результаты наблюдений по уровню 1 заносятся в полевой журнал и электронную базу данных. Ежемесячно составляется краткий отчёт, в котором основное внимание следует обратить на изменения исследуемых параметров. Отчёт предоставляется дирекции заказчика.

Отчёты по разным уровням мониторинга предоставляются для одобрения научно-му совету заказчика и администрации заказчика, после чего передаются в администрацию Камчатского края для принятия управленческих решений.

7. ИЛЛЮСТРАЦИИ



Полевой лагерь на реке Утхолок.



Метеостанция у полевого лагеря на реке Утхолок.



Измерение скорости течения прибором ADV FlowTracker.



Постановка конусной сети в сумеречное время.



Постановка конусной сети в ночное время.



Установка мережи на реке Калкавеем.



Проверка мережи.



Электролов в прибрежном мелководье реки Утхолок.



Электролов в р. Водоросль – притоке реки Утхолок.



Взятие бентосных проб в верховьях реки Калкавеем – притоке реки Утхолок.



М.А. Груздева и Е.А. Кириллова с обнаруженной предличинкой микижи. Калкавеем. 2004 г.



Е.А. Кириллова. 2007 г. Измерение и мечение анадромной микижи.



Д.С. Павлов. 2006 г. Выпуск анадромной микижи, помеченной подвешной меткой.

Fish Log Entry

Date (month/day): 10/09/05 Time (hh:mm 24 hr.): 14:45 Study Area: Estuary (ES)

Site: 57 374822 6401720 Krasnyy Plovsnik Skotape: Sun

Water Color: Sample Depth (m) below surface: 1

Value	Instrument	Calibration
Temperature -5 ... 25 °C: 12	YSI 85 Temperature UTK01	
Conductivity (fresh water) 10 ... 300 µS/cm: 64	YSI 85 Conductivity (fresh) UTK01	
Conductivity (salt water) 1000 ... 5500 µS/cm:	YSI 85 Conductivity (saline) UTK01	
DO2 0 ... 15 mg/L: 8.49	YSI 85 DO2 UTK01	
% Sat DO2 0 ... 120 %:	YSI 85 DO2 % Sat UTK01	
pH 1 ... 14 pH units: 7.06	Oakton PC 10 pH UTK01	
Turbidity 0 ... 1000 NTU:	Hach 2100P Turbidimeter UTK01	
Salinity 0 ... 80 ppt:	YSI 85 Salinity UTK01	
Staff Gauge -10 ... 30 meters:		
Velocity 0 ... 450 cm/s:		

Comments:

Researcher: UT UT science team

Fish Log Entry

Collection Date (month/day): 10/09/05 Study Area: Main Camp (MC) Pit or Spaghetti Tag Number:

Site: 57 387602 6374418 main camp Tissue Color:

Skotape: main channel, shallow shoreline Length (mm): 793

Species: MY Steelhead-rainbow Girth (mm): 415

Fish Eggs Stomach Weight (g): 5416

Field Label: MY05-564UT(MC) Sex: Female

Field Label Notes: Gonad Stage: 0

Sample Description:

Comments:

Method of Capture: ball net

Researcher: PK Pavel Rylkov

Примеры занесения полученных результатов в общую базу данных.

АВТОРЫ



Павлов Дмитрий Сергеевич

Академик Российской академии наук, научный руководитель Института проблем экологии и эволюции РАН имени А.Н. Северцова, заведующий кафедрой ихтиологии МГУ имени М.В. Ломоносова.

Область научных интересов: общая биология, экология, охрана живой природы, поведение и миграции рыб.

Автор ряда общих теоретических положений и стратегических принципов по охране живой природы. Автор/соавтор более 600 научных работ, включая 35 монографических изданий, в том числе: «Редкие и исчезающие животные. Рыбы» (1994), «Тихоокеанские благородные лососи и форели Азии» (2001), «Стратегия сохранения камчатской микижи» (2007), «Состояние и мониторинг биоразнообразия лососевых рыб и среды их обитания на Камчатке (на примере территории заказника «Река Коль»)» (2009), «Миграции рыб и их обеспечение при зарегулировании и изъятии стока рек». (2014).



Кириллов Павел Иванович

Кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Института проблем экологии и эволюции РАН имени А.Н. Северцова.

Область научных интересов: поведение и миграции рыб, экология, питание и пищевые взаимоотношения гидробионтов.

Автор более 60 научных публикаций. Основные труды: «Питание и поведение личинок плотвы *Rutilus rutilus* в период покатной миграции» (2002), «Patterns and Some Mechanisms of Downstream Migration of Juvenile Salmonids (with Reference to the Utkholok and Kalkaveyem Rivers in Northwestern Kamchatka)» (2008), «Покатная миграция молоди лососевых рыб в р. Утхолок и её притоках (северо-западная Камчатка). Сообщения 1 и 2» (2010–2011).



Кириллова Елизавета Алексеевна

Кандидат биологических наук, научный сотрудник Института проблем экологии и эволюции РАН имени А.Н. Северцова.

Область научных интересов: экология рыб, структура вида, структура популяции, миграции рыб, пищеборонительное поведение.

Автор более 50 научных работ. Основные труды: «Липидный статус и характер питания двухлеток микижи *Parasalmo mykiss* и кижуча *Oncorhynchus kisutch* в осенний период» (2010), «Покатная миграция молоди лососевых рыб в р. Утхолок и её притоках (северо-западная Камчатка). Сообщения 1 и 2» (2010–2011), «Морфоэкологические показатели и питание ранней молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* в период покатной миграции» (2012), «Common Behavioral Adaptations in Lamprey and Salmonids» (2016).



Кузицин Кирилл Васильевич

Доктор биологических наук, профессор кафедры ихтиологии МГУ имени М.В. Ломоносова.

Область научных интересов: систематика и экология рыб, структура вида, структура популяций, жизненная стратегия, структурно-функциональная организация водных экосистем.

Автор более 100 научных публикаций. Основные труды: «Тихоокеанские благородные лососи и форели Азии» (2001), «Водные биологические ресурсы северных Курильских островов» (2001), «Стратегия сохранения камчатской микижи» (2007), «Состояние и мониторинг биоразнообразия лососевых рыб и среды их обитания на Камчатке (на примере территории заказника «Река Коль»)» (2009), «Рыбы Курильских островов» (2012).



Груздева Марина Александровна

Кандидат биологических наук, старший научный сотрудник кафедры ихтиологии МГУ имени М.В. Ломоносова.

Область научных интересов: систематика, экология, структура вида и структура популяций рыб, жизненная стратегия, сохранение биоразнообразия лососёвых рыб.

Автор более 70 научных трудов. Основные труды: «Разнообразие рыб Таймыра» (1999), «Тихоокеанские благородные лососи и форели Азии» (2001), «Водные биологические ресурсы северных Курильских островов» (2001), «Состояние и мониторинг биоразнообразия лососевых рыб и среды их обитания на Камчатке (на примере территории заказника «Река Коль»)» (2009), «Рыбы Курильских островов» (2012).



Кучерявый Александр Васильевич

Кандидат биологических наук, научный сотрудник Института проблем экологии и эволюции РАН имени А.Н. Северцова.

Область научных интересов: эволюция и экология круглоротых, меж- и внутривидовое разнообразие и структура популяций миног.

Автор более 20 научных работ. Основные труды: «Downstream Migration in Ammocoetes of the Arctic Lamprey in some Kamchatka Rivers» (2011), «Структура сообщества миног Камчатки» (2014), «Nucleotide sequence diversity of the mitochondrial cytochrome oxidase subunit I (COI) gene of the Arctic lamprey (*Lethenteron camtschaticum*) in the Eurasian part of the range» (2015), «The need for a new taxonomy for lampreys» (2016).



Пичугин Михаил Юрьевич

Кандидат биологических наук, старший научный сотрудник кафедры ихтиологии МГУ имени М.В. Ломоносова.

Область научных интересов: экология рыб, структура вида, формирование, размножение и ранний онтогенез, биоразнообразие.

Автор более 80 научных трудов. Соавтор монографий «Разнообразие рыб Таймыра» (1999) и «Рыбы Курильских островов» (2012).

Научное издание

**Павлов Д.С., Кириллов П.И., Кириллова Е.А., Кузицин К.В.,
Груздева М.А., Кучерявый А.В., Пичугин М.Ю.**

**СОСТОЯНИЕ И МОНИТОРИНГ БИОРАЗНООБРАЗИЯ РЫБ, РЫБООБРАЗНЫХ
И СРЕДЫ ИХ ОБИТАНИЯ В БАССЕЙНЕ РЕКИ УТХОЛОК**

М.: Товарищество научных изданий КМК, 2016. 198 с.

Отпечатано в ООО “Галлея-Принт”

Заказ №746. Тираж 200 экз.



В настоящей книге представлена оценка современного состояния биоразнообразия рыб и рыбообразных в условиях почти не нарушенной антропогенным воздействием экосистемы — реке Утхолок (северо-западная Камчатка). Результаты работы могут служить точкой отсчёта при последующем мониторинге рыб, рыбообразных и среды их обитания в бассейне исследованной реки. Подходы и методы, а также характеристики первозданной экосистемы лососевой реки могут быть использованы при оценке состояния и организации мониторинга на других лососевых водоёмах.

