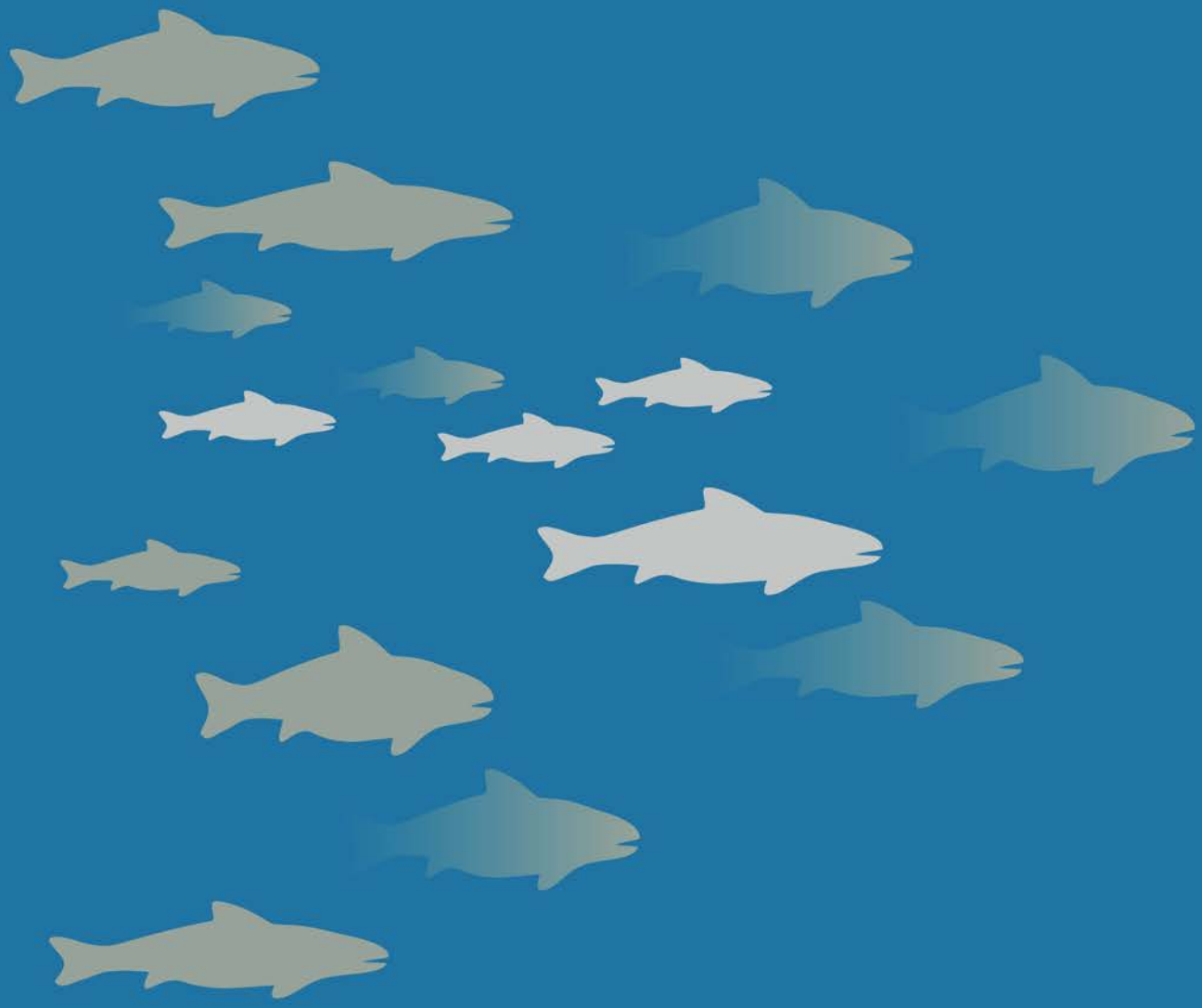
ISSN 2072-8212
ВЫПУСК 72
2024

ИССЛЕДОВАНИЯ ВОДНЫХ БИОЛОГИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ КАМЧАТКИ И СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ТИХОГО ОКЕАНА



Всероссийский
научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии

ISSN 2072-8212

Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии

Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography

ИССЛЕДОВАНИЯ ВОДНЫХ БИОЛОГИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ КАМЧАТКИ И СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ТИХОГО ОКЕАНА

Научный рецензируемый журнал

Выпуск 72
2024

THE RESEARCHES OF THE AQUATIC BIOLOGICAL RESOURCES OF KAMCHATKA AND THE NORTH-WEST PART OF THE PACIFIC OCEAN

Scientific peer-reviewed journal

Volume 72
2024

Главный редактор: д.б.н. А.В. Бугаев, зам. руководителя Камчатского филиала ВНИРО («КамчатНИРО») (Петропавловск-Камчатский, Россия)
Ответственный секретарь: М.В. Варкентин, зав. издательством Камчатского филиала ВНИРО («КамчатНИРО») (Петропавловск-Камчатский, Россия)

Редакционная коллегия:

д.б.н. А.М. Орлов, главный научный сотрудник Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН (Москва, Россия),
д.б.н. Т.И. Булгакова, главный научный сотрудник, ФГБНУ «ВНИРО» (Москва, Россия),
д.б.н. А.М. Токранов, главный научный сотрудник КФ ТИГ ДВО РАН (Петропавловск-Камчатский, Россия),
д.б.н. В.И. Карпенко, профессор кафедры КамчатГТУ (Петропавловск-Камчатский, Россия),
д.б.н. А.М. Бурдин, старший научный сотрудник КФ ТИГ ДВО РАН (Петропавловск-Камчатский, Россия),
д.б.н. П.А. Балыкин, главный научный сотрудник ЮНЦ РАН (Ростов-на-Дону, Россия),
д.б.н. А.М. Каев, главный научный сотрудник Сахалинского филиала ВНИРО («СахНИРО») (Южно-Сахалинск, Россия),
д.б.н. Т.А. Клочкова, профессор кафедры КамчатГТУ (Петропавловск-Камчатский, Россия),
д.т.н. О.М. Лапшин, ООО «АКВАРОС» (Москва, Россия),
д.б.н. О.А. Юнев, ведущий научный сотрудник ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН» (Севастополь, Россия),
к.б.н. Е.А. Шевляков, зав. отделом Тихоокеанского филиала ВНИРО («ТИНРО») (Владивосток, Россия),
к.б.н. С.Л. Рудакова, зам. начальника отдела ФГБНУ «ВНИРО» (Москва, Россия),
к.т.н. М.Н. Коваленко, советник Камчатского филиала ВНИРО («КамчатНИРО») (Петропавловск-Камчатский, Россия),
к.б.н. Н.Ю. Шпигальская, руководитель Камчатского филиала ВНИРО («КамчатНИРО») (Петропавловск-Камчатский, Россия),
к.б.н. М.В. Коваль, вед. научный сотрудник Камчатского филиала ВНИРО («КамчатНИРО») (Петропавловск-Камчатский, Россия),
к.б.н. Е.В. Лепская, зав. лабораторией Камчатского филиала ВНИРО («КамчатНИРО») (Петропавловск-Камчатский, Россия),
к.б.н. А.И. Варкентин, зам. руководителя Камчатского филиала ВНИРО («КамчатНИРО») (Петропавловск-Камчатский, Россия),
к.б.н. С.И. Корнев, зав. лабораторией Камчатского филиала ВНИРО («КамчатНИРО») (Петропавловск-Камчатский, Россия),
к.физ.-мат.н. И.М. Белкин, Университет Род-Айленда (США).

Авторы выражают глубокую признательность рецензентам.
Их конструктивные замечания в значительной мере способствовали повышению качества публикаций.
The authors are deeply grateful to anonymous reviewers
for their constructive comments that have improved greatly the article quality.

УДК 639.2.053.7(268.4)

Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Научный рецензируемый журнал. Вып. 72. 2024. 236 с.

Объектами исследований являются морские анадромные и пресноводные рыбы, промысловые беспозвоночные, морские млекопитающие, а также условия обитания видов. Рассматриваются проблемы структуры сообществ, дифференциации популяций, ихтиологии, экологии, трофологии, физиологии, гидробиологии, паразитологии, гидрологии и гидрохимии, рыбного хозяйства и экономики. Включенные в журнал работы будут интересны ихтиологам, гидробиологам, экологам, паразитологам, студентам биологических факультетов вузов, работникам рыбохозяйственных организаций, а также всем, кто связан с освоением, охраной и воспроизводством биологических ресурсов северо-западной части Тихого океана.

The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean. Scientific peer-reviewed journal. Vol. 72. 2024. 236 p.

The objects of the researches made include marine, anadromous and freshwater fish species, commercial invertebrates, marine mammals and the habitats. The issues analyzed concern the structure of the communities, the differentiation of the populations, fish biology, ecology, trophology, physiology, hydrobiology, parasitology, hydrology and hydrochemistry fisheries and economics have analyzed. The articles selected in this collection are expected to be interesting for a wide circle of fish biologists, hydrobiologists, ecologists, students of high school and many other people working in the fishery institutions, i.e. to everyone whose activity might be connected to the exploration, protection and sustainable management of the aquatic biological resources in the north-west part of the Pacific Ocean.

© КамчатНИРО, 2024

ПРЕДИСЛОВИЕ

Исследования эстуариев в разных регионах Земли представляют огромный интерес как из-за значительного биоразнообразия растительного и животного мира, так и решающего значения в жизни и формировании численности отдельных видов, экосистем и их роли в жизни человека. В связи со значительной трудностью изучения эстуариев, а также опасностями для исследователей при выполнении полевых работ в устьях рек, крайне редко в разных районах они производятся комплексно и с исследованием экосистем целых крупных регионов. Примером завершения такого довольно тщательного и всестороннего изучения эстуариев Камчатки является представленная автором обобщающая статья.

Еще одним из преимуществ настоящей работы является то, что автором, с участием лишь небольшой группы ученых, выполнены исследования в одном из важнейших регионов мирового рыболовства — территории и акватории Камчатского края. Причем затронуты как объекты, играющие главное значение в формировании запасов рыб этого региона, так и сопутствующие виды, формирующие ихтиоценозы эстуариев. В работе детально описаны также процессы формирования гидрологического режима эстуариев, дана критическая оценка их типизации, применительно именно к этому региону, обоснованы признаки и условия существования биологических сообществ, рассмотрены особенности их формирования, начиная от растительного и водорослевого пояса до состава и численности большинства представителей животного мира, так или иначе обуславливающих биоразнообразие эстуариев. При этом автором тщательно разобраны и аргументированно выделены ключевые экологические факторы формирования ихтиофауны эстуариев Камчатки разного типа. Дана характеристика биологического разнообразия и экологических особенностей разных видов рыб, кратко описано их промысловое значение.

Все четыре основных раздела статьи логично связаны между собой в соответствии с целью и задачами исследования, полно насыщены фактическими данными, их критическим анализом, детальной ревизией достижений других исследователей во всех регионах Земли, выражением и обоснованием собственных взглядов на рассматриваемые проблемы, что вызывает огромное уважение к автору, как выдающемуся самобытному исследователю. По широте, глубине и полученным результатам проведенных исследований настоящая работа может встать в ряд наиболее значительных и весомых исследований эстуариев в мировой истории, чаще всего выполненных большими группами ученых. Тем более что в настоящее время это важное направление биологии и экологии является самостоятельным научным разделом, который выделен даже в издание специальных журналов и крупных научных обобщений.

Работа насыщена фактическими данными в виде таблиц и рисунков, написана понятным и четким языком, легко читается и представляет собой ценную и многогранную книгу.

Данная публикация может представлять значительный интерес для специалистов различного биологического, экологического и природоохранного профиля, а также широкого круга читателей, интересующихся природой Земли и происходящими процессами, так как очень качественно оформлена и содержит многостороннюю интересную научную и познавательную информацию. Кроме того, автором удачно выделены и определены перспективные направления будущих исследований как в исследованном регионе, так и в других районах, что позволяет считать ее перспективной и востребованной на долгие годы.

В.И. Карпенко,
научный редактор, профессор, доктор биологических наук,
профессор кафедры «Водные биоресурсы, рыболовство и аквакультура»
КамчатГТУ (Петропавловск-Камчатский)

FOREWORD

Studies of estuaries in different regions of the Earth are of great interest, both because of the significant biodiversity of flora and fauna and the crucial importance in the life and population size of individual species, ecosystems and their role in human life. Due to the considerable difficulty of studying estuaries, as well as the dangers to researchers when carrying out fieldwork in estuaries, it is extremely rare for fieldwork in different areas to be carried out comprehensively and with the study of the ecosystems of entire large regions. An example of the completion of such a rather thorough and comprehensive study of Kamchatka estuaries is the synthesis paper presented by the author.

Another advantage of this work is that the author, with the participation of only a small group of scientists, carried out research in one of the most important regions of world fisheries – the territory and water area of Kamchatka Krai. Moreover, the objects affected are both those that play the main role in the formation of fish stocks in this region and associated species that form estuarine ichthyocenoses. The work also describes in detail the processes of formation of the hydrological regime of estuaries, gives a critical assessment of their typification as applied to this region, substantiates the signs and conditions of existence of biological communities, considers the features of their formation, ranging from the vegetation and algae belt to the composition and number of most of the representatives of the animal kingdom, in one way or another determining the biodiversity of estuaries. At the same time, the author carefully analysed and argued the key ecological factors of ichthyofauna formation in Kamchatka estuaries of different types. The biodiversity and ecological features of different fish species are characterised and their commercial importance is briefly described.

All 4 main chapters of the paper are logically connected with each other in accordance with the purpose and objectives of the study, fully saturated with factual data, their critical analysis, detailed revision of the achievements of other researchers in all regions of the Earth, expression and justification of their own views on the problems under consideration, which causes great respect for the author as an outstanding original researcher. In terms of the breadth this research undertaken, the present work can rank among the most significant and weighty studies of estuaries in world history, most often carried out by large groups of scientists. All the more so that at present this important direction of biology and ecology is an independent scientific section, which is even allocated to the publication of special scientific journals and monographs.

The publication is rich in factual data in the form of tables and figures, written in clear and precise language, easy to read and is a valuable and multifaceted book.

This publication may be of considerable interest to specialists of various biological, ecological and environmental profiles, as well as to a wide range of readers interested in the nature of the earth and the ongoing processes, as it is very well designed and contains multifaceted interesting scientific and informative information. In addition, the author has successfully highlighted and identified promising areas for future research both in the studied region and in other areas, which allows to consider it promising and in demand for many years to come.

V.I. Karpenko,
Scientific Editor, Professor,
D. Sc. (Biology), Prof. of the Department of aquatic bioresources,
fisheries and aquaculture of Kamchatka State Technical University
(Petropavlovsk-Kamchatsky)

СОДЕРЖАНИЕ

Выпуск 72, 2024

Обзорная статья

Коваль Максим Владимирович. Эстуарная ихтиофауна Камчатки:
условия формирования, видовое разнообразие и экологическая характеристика 9

ВВЕДЕНИЕ 10

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА 12
Орудия и методы контрольного лова рыб 14
Методы сбора и анализа биологических материалов 19
Сбор опросных сведений и промысловых данных 23
Исследования среды обитания рыб 23
Характеристика прочих материалов 23

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ 27

РЫБЫ В ЭСТУАРИЯХ: ОСНОВНЫЕ ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ПОЛОЖЕНИЯ И КОНЦЕПТУАЛЬНЫЕ ПОДХОДЫ К ИЗУЧЕНИЮ 27
Определение понятий «эстуарий» и «устьевая область реки» 27
Состояние изученности ихтиофауны эстуариев 31
Условия формирования сообществ рыб в эстуариях 34
Классификация жизненных стратегий эстуарных рыб 36
Проблема зависимости рыб от эстуариев 39
КЛЮЧЕВЫЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ ФОРМИРОВАНИЯ ЭСТУАРНОЙ ИХТИОФАУНЫ КАМЧАТКИ 40
Физико-географические условия 42
Речная сеть 44
Прибрежная зона моря 49
Морфологическое строение и гидрологический режим эстуариев 57
Русловые эстуарии 61
Лагунные эстуарии 66
Морские эстуарии 68
Прилегающие морские участки 70
Гидролого-экологические условия 83
Пресноводная зона 83
Эстуарная зона 88
Морская зона 90
БИОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РЫБ КАМЧАТСКИХ ЭСТУАРИЕВ 98
Региональные особенности ихтиофауны и состав эстуарных ихтиоценов 98
Видовое разнообразие рыб в эстуариях различных гидролого-морфологических типов . 107
Состав и структура эстуарной ихтиофауны 109
Виды рыб, доминирующие в эстуариях 115
Экологические группировки эстуарных рыб 117
КРАТКИЕ ВИДОВЫЕ ОЧЕРКИ 121
1. Тихоокеанская минога *Lethenteron camtschaticum* (Tilesius, 1811) 123
2. Тихоокеанская сельдь *Clupea pallasii* Valenciennes, 1847 124
3. Серебряный карась *Carassius gibelio* (Bloch, 1782) 125
4. Амурский сазан *Cyprinus rubrofuscus* Lacepède, 1803 126
5. Речной гольян *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1758) 127
6. Обыкновенная щука *Esox lucius* Linnaeus, 1758 128
7. Сиг-пыжьян *Coregonus pidschian* (Gmelin, 1789) 129
8. Чир *Coregonus nasus* (Pallas, 1776) 130

9. Пенжинский омуль *Coregonus subautumnalis* Kaganowsky, 1932 131
10. Сибирская ряпушка *Coregonus sardinella* Valenciennes, 1848 132
11. Обыкновенный валек *Prosopium cylindraceum* (Pennant, 1784) 133
12. Камчатский хариус *Thymallus mertensii* Valenciennes, 1848 134
13. Горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) 135
14. Кета *Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792) 136
15. Нерка *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792) 137
16. Кижуч *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum, 1792) 138
17. Чавыча *Oncorhynchus tschawytscha* (Walbaum, 1792) 139
18. Сима *Oncorhynchus masou* (Brevoort, 1856) 140
19. Камчатская семга *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) 141
20. Мальма *Salvelinus malma* (Walbaum, 1792) 142
21. Кунджа *Salvelinus leucomaenis* (Pallas, 1814) 143
22. Голец Леванидова *Salvelinus levanidovi* Chereshnev, Skopetz et Gudkov, 1989 144
23. Малоротая корюшка *Hypomesus olidus* (Pallas, 1814) 145
24. Морская малоротая корюшка *Hypomesus japonicus* (Brevoort, 1856) 146
25. Тихоокеанская мойва *Mallotus catervarius* (Pennant, 1784) 147
26. Зубатая корюшка *Osmerus dentex* Steindachner et Kner, 1870 148
27. Налим *Lota lota* Hubbs, Schultz, 1941 149
28. Дальневосточная навага *Eleginus gracilis* (Tilesius, 1810) 150
29. Тихоокеанская треска *Gadus macrocephalus* Tilesius, 1810 151
30. Тихоокеанский минтай *Gadus chalcogrammus* Pallas, 1814 152
31. Белокорый палтус *Hippoglossus stenolepis* Schmidt, 1904 153
32. Желтоперая камбала *Limanda aspera* (Pallas, 1814) 154
33. Полярная камбала *Liopsetta glacialis* (Pallas, 1776) 155
34. Звездчатая камбала *Platichthys stellatus* (Pallas, 1788) 156
35. Четырехбугорчатая камбала *Pleuronectes quadrituberculatus* (Pallas, 1814) 157
36. Трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758 158
37. Девятииглая колюшка *Pungitius pungitius* (Linnaeus, 1758) 159
38. Амурская колюшка *Pungitius sinensis* (Guichenot, 1869) 160
39. Зайцеголовый терпуг *Hexagrammos lagocephalus* (Pallas, 1810) 161
40. Бурый терпуг *Hexagrammos octogrammus* (Pallas, 1814) 162
41. Пятнистый терпуг *Hexagrammos stelleri* Tilesius, 1810 163
42. Пестроногий подкаменщик *Cottus poecilopus* Heckel, 1837 164
43. Плоскоголовая широколобка *Megalocottus platycephalus* (Pallas, 1814) 165
44. Седловидный бычок *Microcottus sellaris* (Gilbert, 1896) 166
45. Керчак-яок *Myoxocephalus jaok* (Cuvier, 1829) 167
46. Многоиглый керчак *Myoxocephalus polyacanthocephalus* (Pallas, 1814) 168
47. Мраморный керчак *Myoxocephalus stelleri* (Tilesius, 1811) 169
48. Усатый бычок *Blepsias cirrhosus* (Pallas, 1814) 170
49. Двенадцатигранная лисичка *Occella dodecaedron* (Tilesius, 1813) 171
50. Игловидная лисичка *Pallasina aix* Starks, 1896 172
51. Рыба-лягушка *Aptocyclus ventricosus* (Pallas, 1769) 173
52. Трехзубый липарис *Liparis callyodon* (Pallas, 1814) 174
53. Восточная бельдюга *Zoarces elongatus* Kner, 1868 175
54. Морской петушок *Alectrias alectrolophus* (Pallas, 1814 176
55. Пятнистый стихей *Stichaeus punctatus* (Fabricius, 1780) 177
56. Колючий люмпен *Acantholumpenus mackayi* (Gilbert, 1896) 178
57. Стреловидный люмпен *Lumpenus sagitta* Wilimovsky, 1956 179
58. Глазчатый опистоцентр *Opisthocentrus ocellatus* (Tilesius, 1811) 180
59. Длиннобрюхий маслюк *Rhodymenichthys dolichogaster* (Pallas, 1814) 181
60. Обыкновенный волосозуб *Trichodon trichodon* (Tilesius, 1813) 182
61. Тихоокеанская песчанка *Ammodytes hexapterus* (Pallas, 1814) 183

ЗАКЛЮЧЕНИЕ 187

СПИСОК ИСТОЧНИКОВ 189

CONTENTS

Volume 72, 2024

Review article

Koval Maxim Vladimirovich. Estuarine ichthyofauna of Kamchatka: formation conditions, species diversity and ecological characterisation 9

INTRODUCTION 10

MATERIAL AND METHODS 12
- Gears and methods of control fishing 14
- Methods of collection and analysis of biological materials 19
- Survey and fisheries data collection 23
- Fish habitat studies 23
- Characteristic of other data 23

RESULTS AND DISCUSSION 27

FISHES IN ESTUARIES: MAIN THEORETICAL FRAMEWORK AND CONCEPTUAL APPROACHES TO STUDY 27
- Definition of «estuary» and «river mouth area» 27
- Status of estuarine ichthyofauna studies 31
- Conditions for the formation of fish communities in estuaries 34
- Classification of life strategies of estuarine fishes 36
- The problem of fish dependence on estuaries 39

KEY ECOLOGICAL FACTORS IN THE FORMATION OF ESTUARINE ICHTHYOFAUNA OF KAMCHATKA 40
- Physico-geographical conditions 42
  - Hydrographic network 44
  - Coastal marine zone 49
- Morphological structure and hydrological regime of estuaries 57
  - Channel estuaries 61
  - Lagoon estuaries 66
  - Marine estuaries 68
  - Adjacent marine areas 70
- Hydrological and environmental conditions 83
  - Freshwater zone 83
  - Estuarine zone 88
  - Marine zone 90

BIODIVERSITY AND ECOLOGICAL CHARACTERISTIC OF FISH IN KAMCHATKA ESTUARIES 98
- Regional peculiarities of ichthyofauna and composition of estuarine ichthyocenoses 98
- Fish species diversity in estuaries of different hydrological and morphological types 107
- Composition and structure of estuarine ichthyofauna 109
- Fish species dominant in estuaries 115
- Ecological guilds of estuarine fishes 117

SHORT FISH SPECIES PROFILES 121
1. Arctic lamprey *Lethenteron camtschaticum* (Tilesius, 1811) 123
2. Pacific herring *Clupea pallasii* Valenciennes, 1847 124
3. German carp *Carassius gibelio* (Bloch, 1782) 125
4. Amur carp *Cyprinus rubrofuscus* Lacepède, 1803 126
5. Eurasian minnow *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1758) 127
6. Northern pike *Esox lucius* Linnaeus, 1758 128
7. Humpback whitefish *Coregonus pidschian* (Gmelin, 1789) 129
8. Broad whitefish *Coregonus nasus* (Pallas, 1776) 130

9. Penzina cisco *Coregonus subautumnalis* Kaganowsky, 1932 131
10. Least cisco *Coregonus sardinella* Valenciennes, 1848 132
11. Round whitefish *Prosopium cylindraceum* (Pennant, 1784) 133
12. Kamchatka grayling *Thymallus mertensii* Valenciennes, 1848 134
13. Pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) 135
14. Chum salmon *Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792) 136
15. Sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792) 137
16. Coho salmon *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum, 1792) 138
17. Chinook salmon *Oncorhynchus tschawytscha* (Walbaum, 1792) 139
18. Masu salmon *Oncorhynchus masou* (Brevoort, 1856) 140
19. Rainbow trout *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) 141
20. Dolly Varden *Salvelinus malma* (Walbaum, 1792) 142
21. Whitespotted char *Salvelinus leucomaenis* (Pallas, 1814) 143
22. Yellow-mouth char *Salvelinus levanidovi* Chereshnev, Skopetz et Gudkov, 1989 144
23. Pond smelt *Hypomesus olidus* (Pallas, 1814) 145
24. Shishamo smelt *Hypomesus japonicus* (Brevoort, 1856) 146
25. Pacific capelin *Mallotus catervarius* (Pennant, 1784) 147
26. Arctic smelt *Osmerus dentex* Steindachner et Kner, 1870 148
27. Eastern burbot *Lota lota* Hubbs, Schultz, 1941 149
28. Saffron cod *Eleginus gracilis* (Tilesius, 1810) 150
29. Pacific cod *Gadus macrocephalus* Tilesius, 1810 151
30. Walleye pollock *Gadus chalcogrammus* Pallas, 1814 152
31. Pacific halibut *Hippoglossus stenolepis* Schmidt, 1904 153
32. Yellowfin sole *Limanda aspera* (Pallas, 1814) 154
33. Arctic flounder *Liopsetta glacialis* (Pallas, 1776) 155
34. Starry flounder *Platichthys stellatus* (Pallas, 1788) 156
35. Alaska plaice *Pleuronectes quadrituberculatus* (Pallas, 1814) 157
36. Threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758 158
37. Ninespine stickleback *Pungitius pungitius* (Linnaeus, 1758) 159
38. Amur stickleback *Pungitius sinensis* (Guichenot, 1869) 160
39. Rock greenling *Hexagrammos lagocephalus* (Pallas, 1810) 161
40. Masked greenling *Hexagrammos octogrammus* (Pallas, 1814) 162
41. Whitespotted greenling *Hexagrammos stelleri* Tilesius, 1810 163
42. Alpine bullhead *Cottus poecilopus* Heckel, 1837 164
43. Belligerent sculpin *Megalocottus platycephalus* (Pallas, 1814) 165
44. Brightbelly sculpin *Microcottus sellaris* (Gilbert, 1896) 166
45. Plain sculpin *Myoxocephalus jaok* (Cuvier, 1829) 167
46. Great sculpin *Myoxocephalus polyacanthocephalus* (Pallas, 1814) 168
47. Frog sculpin *Myoxocephalus stelleri* (Tilesius, 1811) 169
48. Silverspotted sculpin *Blepsias cirrhosus* (Pallas, 1814) 170
49. Bering poacher *Occella dodecaedron* (Tilesius, 1813) 171
50. Northern tubenose poacher *Pallasina aix* Starks, 1896 172
51. Smooth lumpsucker *Aptocyclus ventricosus* (Pallas, 1769) 173
52. Spotted snailfish *Liparis callyodon* (Pallas, 1814) 174
53. Notched-fin eelpout *Zoarces elongatus* Kner, 1868 175
54. Stone cockcscomb *Alectrias alectrolophus* (Pallas, 1814 176
55. Arctic shanny *Stichaeus punctatus* (Fabricius, 1780) 177
56. Blackline prickleback *Acantholumpenus mackayi* (Gilbert, 1896) 178
57. Snake prickleback *Lumpenus sagitta* Wilimovsky, 1956 179
58. Ocellated blenny *Opisthocentrus ocellatus* (Tilesius, 1811) 180
59. Stippled gunnel *Rhodymenichthys dolichogaster* (Pallas, 1814) 181
60. Pacific sandfish *Throat Trichodon trichodon* (Tilesius, 1813) 182
61. Pacific sand lance *Ammodytes hexapterus* (Pallas, 1814) 183

CONCLUSION 187

REFERENCES 189

Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2024. Вып. 72. С. 9–235.
The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean. 2024. Vol. 72. P. 9–235.
ISSN 2072-8212 (print), ISSN 2782-6236 (online)

Обзорная статья / Review article
УДК 574.58:591.524.1:556:551.468.6(292.518)
doi:10.15853/2072-8212.2024.72.9-235
EDN: AMHUAK



ЭСТУАРНАЯ ИХТИОФАУНА КАМЧАТКИ: УСЛОВИЯ ФОРМИРОВАНИЯ, ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Коваль Максим Владимирович

Камчатский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (КамчатНИРО), Петропавловск-Камчатский, Россия, godzira@inbox.ru

Аннотация. По материалам собственных полевых исследований, выполненных в 2010–2022 гг., а также в результате анализа всей доступной информации (литературной, архивной, опросной, промысловой и т. п.) впервые описан видовой состав ихтиофауны эстуариев Камчатского края в региональном масштабе. Выявлены специфические особенности условий формирования эстуарной ихтиофауны региона. Указаны виды рыб, доминирующие по численности в камчатских эстуариях. Выделены основные экологические группировки эстуарных рыб. Установлено, что к эстуарной ихтиофауне Камчатки можно отнести 1 вид круглоротых и 60 видов рыб, принадлежащих к 44 родам и 23 семействам. Все эти виды являются, в той или иной степени, эвригалинными и поэтому могут использовать отдельные камчатские эстуарии в качестве местообитаний на разных этапах жизненного цикла. Основу видового разнообразия ихтиофауны эстуариев Камчатки формируют морские рыбы (как минимум 34 вида), вторыми по значимости являются анадромные виды (1 вид круглоротых и 14 видов рыб), минимальный вклад принадлежит пресноводным жилым рыбам (13 видов), которые встречаются только в эстуариях некоторых рек. Рыбы, которых можно отнести к экологической группировке «собственно эстуарных» (т. е. таких, полный жизненный цикл которых проходит в эстуариях), на Камчатке, по всей видимости, отсутствуют. Максимальное видовое богатство сообществ рыб наблюдается в крупных камчатских эстуариях, которые в значительной степени открыты со стороны моря, или в речных бассейнах которых имеется разнообразная пресноводная ихтиофауна. Условия среды в таких эстуариях более благоприятны для проникновения и обитания морских видов рыб (главным образом, прибрежного ихтиоцена). В то же время все проходные или некоторые пресноводные эвригалинные виды также могут использовать эти же эстуарии в качестве временных местообитаний на отдельных этапах жизненного цикла. Видовое разнообразие рыб существенно выше в эстуариях восточного побережья Камчатки, что объясняется более мягкими климатическими условиями этого района (по сравнению с охотоморским побережьем), а также большим типологическим разнообразием эстуариев. В отдельном разделе обобщена имеющаяся информация по биологии и экологии всех видов рыбообразных и рыб камчатских эстуариев, которая представлена в виде кратких видовых очерков (включая: внешний облик на отдельных этапах жизненного цикла; ключевые морфологические признаки; предельные размеры и возраст; распространение по территории края; специфику мест обитания, образа жизни и миграций; особенности размножения и развития; пищевые предпочтения; численность в регионе, промысловое или хозяйственное значение).

Ключевые слова: эстуарий, устьевая область реки, местообитание, ихтиоцен, жизненная стратегия, экологическая группировка, Камчатский край

Благодарности: Результаты исследований, изложенные в настоящей работе, во многом опираются на труды многих предшественников. Выражаю глубокую благодарность всем трудившимся в прошлые годы и работающим в настоящее время камчатским ученым, а также инженерно-техническому персоналу КамчатНИРО (в прошлом КоТИНРО), ВНИРО, Камчатрыбвода, КФ ТИГ ДВО РАН и других научных организаций, которые в течение многих лет принимали участие в изучении ихтиофауны Камчатки. Персонально выражаю искреннюю признательность моему коллеге и товарищу к. г. н. Сергею Львовичу Горину, с которым мы в течение многих лет проводим совместные комплексные исследования эстуариев Камчатки. Необходимо подчеркнуть, что без этих исследований было бы невозможно выполнить данную работу. Отдельная благодарность сотрудникам различных научных организаций, которые в отдельные годы принимали участие в проведении полевых работ: студентам Д.А. Никулину, М.Н. Штремель, А.А. Сазонову, П.Н. Терскому, А.Н. Василенко, А.А. Калугину, А.В. Северину; научным сотрудникам к. г. н. Ф.А. Романенко, к. г. н. О.А. Шиловцевой, Д.М. Глазову, к. г. н. Д.В. Корзинину, к. б. н. Т.С. Шулежко, О.Б. Тепнину, В.В. Коломейцеву; инженерам С.И. Субботину, К.А. Козлову, Р.С. Галямову, А.П. Лозовому, А.В. Кожевникову. Персонально также выражаю благодарность своим научным рецензентам: д. б. н. А.М. Токранову; д. б. н., проф. В.И. Карпенко; д. б. н. Ю.П. Дьякову; к. б. н. В.В. Волобуеву; д. б. н. Н.В. Колпакову; за ряд полезных замечаний и рекомендаций по структуре и содержанию работы.

Финансирование работы. Исследование не имело спонсорской поддержки.

Для цитирования: Коваль М.В. Эстуарная ихтиофауна Камчатки: условия формирования, видовое разнообразие и экологическая характеристика // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2024. № 72. С. 9–235. EDN: AMHUAK. doi:10.15853/2072-8212.2024.72.9-235

© Коваль М.В.

ESTUARINE ICHTHYOFAUNA OF KAMCHATKA: FORMATION CONDITIONS, SPECIES DIVERSITY AND ECOLOGICAL CHARACTERIZATION

Maksim V. Koval

Kamchatka Branch Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (KamchatNIRO), Petropavlovsk-Kamchatsky, Russia, godzira@inbox.ru

Abstract. Species composition of the estuarine ichthyofauna is described for the first time on a regional scale for Kamchatka Territory based on the materials of author's field studies carried out in 2010–2022, as well as on the analysis of all available information (literature, archival, survey, fishery, etc.). Specific features of the conditions of formation of estuarine ichthyofauna of the region are revealed. Fish species dominating in abundance in Kamchatka estuaries are indicated. The main ecological groups (guilds) of estuarine fishes are outlined. It was found that 1 species of cyclostomes and 60 species of fishes belonging to 44 genera and 23 families can be attributed to the estuarine ichthyofauna of Kamchatka. All these species are, to varying degrees, euryhaline and therefore may utilize individual Kamchatka estuaries as habitats at various stages of the life cycle. The basis of species diversity of the ichthyofauna of Kamchatka estuaries is formed by marine fishes (at least 34 species), the second in importance are anadromous species (1 species of cyclostomes and 14 species of fishes), the minimum contribution belongs to freshwater resident fishes (13 species), which are found only in estuaries of some rivers of the region. Fish that can be referred to the ecological group of "solely estuarine" (i. e., those whose full life cycle takes place in estuaries) are probably absent in Kamchatka. The maximum species diversity of fish communutues is observed either in big Kamchatka estuaries that are largely open to the sea or in river basins with a diverse freshwater ichthyofauna. Environmental conditions in such estuaries are more favorable for the migrations and habitat of marine fish species (mainly coastal ichthyocene). At the same time, all anadromous or some freshwater euryhaline species may also use these same estuaries as temporary habitats at certain stages of the life cycle. Fish species diversity is significantly higher in the estuaries of the eastern coast of Kamchatka, which is explained by the milder climatic conditions of this area (compared to the coast of the Sea of Okhotsk), as well as by the greater typological diversity of estuaries. A separate section summarizes the currently available information on the biology and ecology of all species of fishes and fish of Kamchatka estuaries, which is presented in the form of brief species sketches (including, external view at individual stages of the life cycle; key morphological characters; maximum size and age; distribution over the territory of the region; habitat specifics, lifestyle and migrations; peculiarities of reproduction and development; feeding preferences; abundance in the region, commercial or economic importance).

Keywords: estuary, river mouth area, habitat, ichthyocene, life strategy, ecological groups, Kamchatka Territory

Acknowledgements: The results of the studies presented in this paper are largely based on the works of many predecessors. I express my deep gratitude to all the Kamchatka scientists who worked in the past years and are currently working, as well as to the engineering and technical staff of KamchatNIRO (formerly KoTINRO), VNIRO, Kamchatrybvod, KF TIG FEB RAS and other scientific organizations, who for many years participated in the study of ichthyofauna of Kamchatka. Personally, I express my sincere gratitude to my colleague and comrade Ph. D. Sergey Gorin, with whom we have been conducting joint complex studies of Kamchatka estuaries for many years. It should be emphasized that without these studies it would have been impossible to carry out this work. Special thanks to the staff of various scientific organizations, who in some years participated in the fieldwork: students D. Nikulin, M. Shtremel, A. Sazonov, P. Tersky, A. Vasilenko, A. Kalugin, A. Severin; research workers Ph. D. F. Romanenko, Ph. D. O. Shilovtseva; D. Glazov, Ph. D. D. Korzinin, Ph. D. T. Shulezhko, O. Tepnin, V. Kolomeitsev; engineers S. Subbotin, K. Kozlov, R. Galyamov, A. Lozovoy, A. Kozhevnikov. I also express my personal gratitude to my scientific reviewers: D. Sc. A. Tokranov; D. Sc., Prof. V. Karpenko; D. Sc. Y. Dyakov; D. Sc. V. Volobuev; D. Sc. N. Kolpakov; for a number of useful comments and recommendations on the structure and content of the work.

Funding. The study was not sponsored.

For citation: Koval M.V. Estuarine ichthyofauna of Kamchatka: formation conditions, species diversity and ecological characterization // The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the northwest part of the Pacific Ocean. 2024. Vol. 72. P. 9–235. (In Russ.) EDN: AMHUAK. doi:10.15853/2072-8212.2024.72.9-235

Камчатка — обширный и малонаселенный регион, расположенный на северо-востоке Азии. Географически, а также в рамках изучения различных научных проблем (в том числе рыбохозяйственных) Камчатку исторически принято рассматривать в пределах территории Камчатского края, которая включает п-ов Камчатка, прилегающую часть материка, а также несколько небольших и крупных островов (о. Карагинский и Командорские острова) (Слюнин, 1900; Прозоров, 1902; Куренцов, 1963; Куренков, 1984; Моисеев и др., 2003; Антонов, 2011).

На западе Камчатский край омывается Охотским морем, на востоке — Беринговым морем и Тихим океаном; имеет протяженное побережье длиной ≈4500 км и охватывает несколько климатических зон субарктического и умеренного поясов (Кондратюк, 1974; Шкаберда, 2014). Здесь встречаются гористые и равнинные территории, многочисленные заливы

и выровненные морские берега, протекает множество рек с различным гидрологическим режимом (Ресурсы.., 1973; Опасные.., 2014). Величина приливов изменяется от 1,5–2,0 м на восточном побережье Камчатки до 13–14 м в вершине Пенжинской губы Охотского моря (Мороз, Богданов, 2007). Благодаря таким природным условиям, а также большой протяженности береговой линии в этом регионе встречается множество приливных эстуариев разнообразных типов (Горин, 2012; Горин, Коваль, 2015а).

Ихтиофауна Камчатки также весьма богата и своеобразна. Внутренние водоемы Камчатского края являются одним из крупнейших мировых центров видового разнообразия и естественного воспроизводства лососевых рыб (Куренков, 1984; Павлов и др., 2001, 2009; Атлас-определитель.., 2015; Есин, Маркевич, 2017). В прибрежных водах Камчатки обитает большое количество морских рыб, а камчатский шельф — один из самых продуктивных районов Мирового океана, в пределах которого ежегодно добывается от 1,5 до 2 млн т рыбы и других биоресурсов (это примерно 30–40% их суммарной годовой добычи в Российской Федерации) (Моисеев, 1989; Балыкин, 2006; Антонов, 2011). Поэтому рыбные ресурсы всегда были основой экономики Камчатского края (Слюнин, 1900; Прозоров, 1902; Полутов, 1960; Моисеев и др., 2003; Богданов и др., 2005; Социально-экономический.., 2021). Среди них важнейшими объектами рыболовства в регионе сейчас являются массовые морские промысловые рыбы (тресковые, камбалы, палтусы, сельди, терпуги, морские окуни и др.), а также ценные виды анадромных рыб (тихоокеанские лососи, гольцы, корюшки) (Балыкин, 2006; Антонов, 2011). Так, например, ежегодный суммарный объем добычи морских промысловых рыб в Камчатском крае в последние годы колебался на уровне ≈1,3–1,5 млн т (70–90% общего вылова в регионе) (Дьяков и др., 2012; Варкентин и др., 2016; Дьяков, Бугаев, 2023), а анадромных рыб — от ≈0,14 до ≈0,50 млн т (10–30%) (Лососи–2021, 2020; Бугаев и др., 2023а, б).

Ихтиологические и рыбохозяйственные исследования на Камчатке имеют многовековую историю (Крашенинников, 1755, 1786; Тилезиус, 1812; Севастьянов, 1819, 1821; Литке, 1834; Гребницкий, 1897; Шмидт, 1904; Солдатов, Линдберг, 1930; Попов, 1934; Кагановский, 1938; Токранов, 2004а; Steller, 1753, 1774; Pallas, 1787, 1811; Tilesius, 1810, 1811; Langsdorff, 1812; Beechey, 1839; Kittlitz, 1858; Stejneger, 1896; Jordan, Gilbert, 1899; Rendahl, 1931; и др.), а их результаты сейчас являются научной основой для рационального хозяйственного освоения богатейших рыбных ресурсов этого региона (Богданов и др., 2005; Антонов, 2011). Вместе с тем эти исследования традиционно были направлены на изучение главным образом ихтиофауны внутренних водоемов Камчатского края (Остроумов, 1962; Куренков, 1965, 1984; Черешнев, 1996а, 1998), а также прилегающих морских акваторий (Солдатов, Линдберг, 1930; Таранец, 1937; Шмидт, 1950; Расс, 1955; Полутов, 1960; Полутов и др., 1966; Токранов и др., 2005; Токранов, 2009; Дьяков, 2011; Шунтов, 2022), включая прибрежную зону моря (Виноградов, 1947; Литораль.., 1978; Матюшин, 1982; Токранов и др., 1996; Кусакин и др., 1997; Карпенко, 1998; Кафанов и др., 2004; Максименков, 2007; Коваль, 2007; Коваль и др., 2010а, б; Коваль, Морозова, 2013; Токранов, 2020а, б; Koval et al., 2011). Благодаря этому сейчас достаточно хорошо известны видовой состав, а также основные черты биологии и экологии пресноводных и морских рыб Камчатки (Борец, 2000; Каталог.., 2000; Фадеев, 2005; Тупоногов, Кодолов, 2014; Атлас-определитель.., 2015; Шунтов, 2022).

В отличие от пресноводной и морской ихтиофауны, о рыбном населении эстуариев Камчатского края до сих пор информации было мало. В то же время известно, что в жизненном цикле многих рыб эстуарии играют огромную роль (Blaber, 1997, 2000; Able, Fahay, 1998, 2010; Whitfield, 1998, 2019; Fishes.., 2002; Potter et al., 2015; Fish.., 2022). Прежде всего, они важны для анадромных видов рыб, для которых эти водные объекты являются транзитными водоемами на пути их миграций из рек в море и обратно (Карпенко, 1998; Гриценко, 2002; Максименков, 2007; Levings, 2016; Whitfield, 2020; Whitfield et al., 2022a, 2023a). Для некоторых пресноводных и морских рыб эстуарии также являются очень важными местами миграций, нагула или размножения (Максименков, 2007; Fishes.., 2002; Elliott et al., 2007). Для населения прибрежных районов рыбные запасы и рыболовство в эстуариях всегда имели важнейшее значение как источник доступной пищи или существенный экономический ресурс (Estuarine Ecology, 2012; Fish.., 2022). Так, например, основной промысел ценнейших видов анадромных рыб (в том числе и на Камчатке) традиционно сосредоточен в нижнем течении рек, в эстуариях и в прибрежной зоне моря (Коваль, Горин, 2021а; Коваль и др., 2023; Thorstad et al., 2008; Koval, Gorin, 2021).

Следует отметить, что слабая изученность эстуариев и эстуарной ихтиофауны Камчатки обусловлена двумя главными обстоятельствами: во-первых, малой заселенностью и труднодоступностью большинства районов Камчатского края (особенно северной, материковой его части); во-вторых — сложностью проведения полевых исследований в тяжелых навигационных условиях приливных устьев рек (постоянные изменения уровня воды, обширные мелководья и приливные осушки, сильные реверсивные течения и топкие грунты, сложные ледовые условия в зимний период и т. п.). В результате за все время рыбохозяйственных исследований на Камчатке специальными ихтиологическими наблюдениями были охвачены лишь некоторые, относительно легкодоступные эстуарии этого региона: например, Авачинская губа (Гребницкий, 1880; Попов, 1935; Виноградов, 1949а, б; Матюшин, 1982, 1989; Василец и др., 1998; Транбенкова, 1999; Токранов и др., 2000; Максименков, 2007; Токранов, Шейко, 2002, 2015; Токранов, Мурашева, 2017, 2018а, б, 2021; Саушкина, 2019; Popov, 1933); эстуарии рек Большая (Базаркин и др., 1991; Токранов, 1994; Токранов, Максименков, 1994; Максименков, 2007) и Камчатка (Токранов, Бугаев, 2001; Бугаев и др., 2007; Маркевич, Панфилова, 2014), отдельные эстуарии рек Северо-Восточной Камчатки (Карпенко, 1998; Василец и др., 1999; Максименков и др., 2000; Максименков, 2007), а также некоторые другие водные объекты (Спасский, 1940; Сарычев, Сарычева, 1982; 1983а; Науменко и др., 1986; Карпенко, 1998; Максименков, 2007; Павлов и др., 2009, 2015, 2016; Карпенко и др., 2016). Несмотря на то, что в процессе указанных исследований были получены детальные данные о составе рыбного населения (а также о биологии и экологии многих видов рыб) в отдельных эстуариях Камчатки, вместе с тем эти наблюдения были локальными и не рассматривали эстуарную ихтиофауну в региональном масштабе. Поэтому к настоящему моменту отсутствуют какие-либо обобщающие работы по этой теме. Хотя известно, что оценка состава ихтиофауны, а также изучение межвидовых связей рыб в отдельных местах обитания является первостепенной задачей ихтиологических и рыбохозяйственных исследований, необходимых для разработки основ управления рыбными ресурсами любого промыслового региона (Дрягин, 1962; Правдин, 1966; Никольский, 1974а, б). Особенно это становится актуально в условиях неуклонного увеличения антропогенного воздействия на водные экосистемы (например, загрязения или разрушения среды обитания, вселения чужеродных видов) (Lepage et al., 2022; Moyle, Stompe, 2022), а также глобальных климатических изменений, влияние которых на состояние популяций рыб и рыбных ресурсов уже становится заметным в различных регионах мира (Gillanders et al., 2022; Whitfield et al., 2023a).

Исходя из вышеизложенного, основная цель настоящего исследования: на основании результатов собственных полевых наблюдений, а также анализа всей доступной информации оценить видовое разнообразие эстуарной ихтиофауны Камчатки в масштабе всего региона. Чтобы достичь поставленной цели, потребовалось решить ряд важных научных задач: 1) выяснить специфику условий среды обитания и формирования сообществ рыб в эстуариях Камчатки; 2) определить видовой состав и основные экологические особенности рыб, обитающих в камчатских эстуариях; 3) обобщить имеющуюся информацию о распространении, основных чертах биологии и экологии всех видов рыбообразных и рыб, которых можно отнести к эстуарной ихтиофауне этого региона.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Основными материалами для настоящей работы послужили результаты собственных полевых исследований ихтиофауны, выполненных в рамках комплексных экспедиционных работ по изучению эстуариев Камчатки с 2010 по 2022 г. (Горин, Коваль, 2015а, б; Коваль, Горин, 2016; Коваль и др., 2023). За указанный период организовано 18 экспедиций в различные районы Камчатского края, в результате которых прямыми наблюдениями (с той или иной степенью детализации) охвачено 15 водных объектов различных гидролого-морфологических типов в отдельные сезоны года (рис. 1; табл. 1).

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

Экспедиционные работы во всех эстуариях включали: изучение морфологического строения и гидрологического режима водных объектов; ихтиологические исследования (контрольный лов рыб, анализ состава уловов и сбор биологических материалов из уловов, гидроакустические наблюдения, сбор промысловой статистики); сопутствующие экологические исследо-

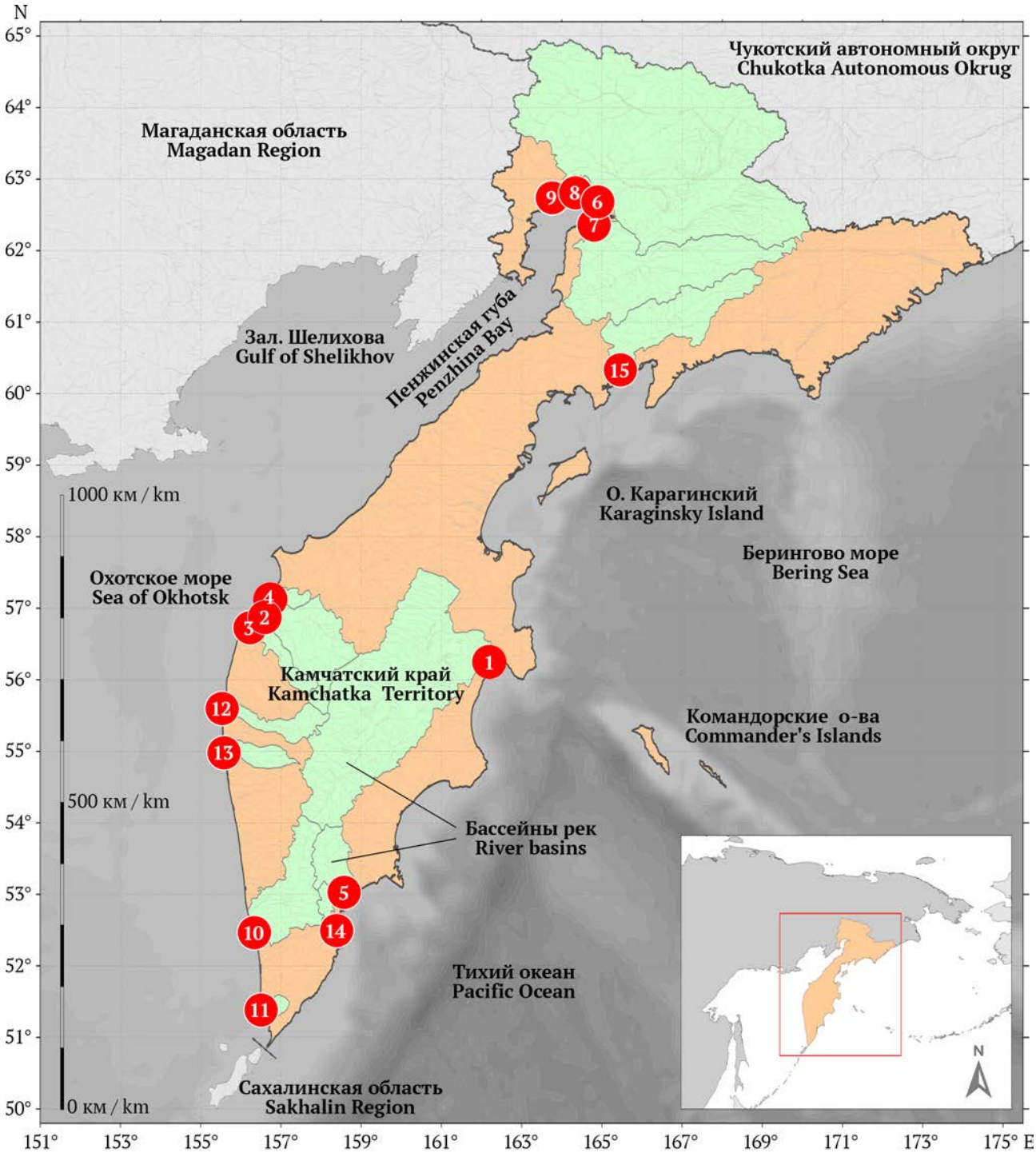


Рис. 1. Расположение эстуариев Камчатского края, охваченных собственными исследованиями в 2010–2022 гг. (1 — р. Камчатка, 2010, 2018–2020; 2 — р. Хайрюзова, 2012–2013; 3 — р. Белоголовая, 2012–2013; 4 — р. Ковран, 2012; 5 — Авачинская губа, 2013, 2016; 6 — р. Пенжина, 2014–2016; 7 — р. Таловка, 2014–2015; 8 — р. Шестакова, 2015; 9 — р. Микина, 2015; 10 — р. Большая, 2016; 11 — р. Озерная, 2017, 2019; 12 — р. Ича, 2018; 13 — р. Крутогорова, 2018; 14 — бух. Вилючинская, 2019; 15 — р. Вывенка, 2021–2022; номера на рисунке соответствуют номерам водных объектов в таблице 1)
Fig. 1. Location of Kamchatka Territory estuaries covered by our own research in 2010–2022 (1 – Kamchatka R., 2010, 2018–2020; 2 – Khairyuzova R., 2012–2013; 3 – Belogolovaya R., 2012–2013; 4 – Kovran R., 2012; 5 – Avacha Bay, 2013, 2016; 6 – Penzhina R., 2014–2016; 7 – Talovka R., 2014–2015; 8 – Shestakova R., 2015; 9 – Mikina R., 2015; 10 – Bolshaya R., 2016; 11 – Ozernaya R., 2017, 2019; 12 – Icha R., 2018; 13 – Krutogorova R., 2018; 14 – Vilyuchinskaya Bay, 2019; 15 – Vyvenka R., 2021–2022; the numbers in the figure correspond to the numbers of water objects in Table 1)

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

Полевые работы в эстуариях и в нижнем течении рек (а также отдельные съемки на устьевом взморье) в период открытой воды выполняли на надувных лодках с подвесными моторами. В период ледостава работали на снегоходах. Основная часть наблюдений в прибрежной зоне моря проведена на надувных лодках, а также с борта неспециализированных маломерных судов морского класса (рыболовных, транспортных, морских буксиров, прогулочных катеров).

Все исследования выполнены в основном стандартными методами, принятыми в соответствующих разделах географических и биологических наук (гидрология суши, океанология, промысловая гидроакустика, гидробиология, ихтиология, трофология, физиология животных, паразитология, экология). Для инструментальных измерений в течение всего периода экспедиционных работ была использована обширная приборная база как российского, так и зарубежного производства (включая новейшие приборы и технологии). Исходя из основных задач, поставленных в рамках данной работы, ниже будет представлено описание только тех материалов и методов, которые имеют прямое отношение к предмету нашего исследования.

Орудия и методы контрольного лова рыб. Для отлова рыб в экспедициях применяли разнообразные активные (бим-трал, закидной невод) и пассивные (ставные жаберные сети, удебные снасти, вентеря) орудия лова. В период открытой воды использовали трал, невод и сети. Во время ледостава (когда не было возможности использовать активные орудия), рыб ловили удочками или вентерями, иногда сетями (табл. 1).

Контрольный лов рыб выполняли как в режиме ихтиологических съемок, так и в виде суточных станций или единичных обловов (рис. 2, 3). Схему станций для съемок разрабатывали исходя из результатов рекогносцировочных гидролого-морфологических работ. При этом учитывали морфологическое строение и гидрологические особенности, характерные для каждого водного объекта. В частности, контрольный лов, по возможности, должен был охватывать все участки эстуариев — от их верхней («пресноводной») до нижней («морской») границы. Если была возможность, обловы рыб проводили также в нижнем течении главных рек (или основных их притоков), в пойменных водоемах, а также на прилегающих участках прибрежной зоны моря (рис. 2, 3). Время проведения съемок

Таблица 1. Сроки и общее количество контрольных обловов, выполненных различными орудиями лова в эстуариях Камчатского края в 2010–2022 гг. (включая прилегающую прибрежную зону)
Table 1. Dates and total number of control catches by different fishing gears in the estuaries of Kamchatka Territory in 2010–2022 (including the adjacent coastal zone)

№	Водный объект Estuary	Год Year	Сроки Dates	ТР	НВ	ЖС	УД	ВН	СУТ
1	Камчатка / Kamchatka R.	2010	02.07–15.08	36	9	2	–	–	–
2	Хайрюзова / Khairyuzova R.	2012	14.07–04.08	21	17	12	–	–	1
		2013*	15.03–10.04	–	–	1	11	10	–
3	Белоголовая / Belogolovaya R.	2012	07.07–03.08	19	13	–	–	–	1
4	Ковран / Kovran R.	2012	01.08–02.08	1	8	–	–	–	–
5	Авачинская губа / Avacha Bay	2013	24.08–25.08	10	–	–	2	–	–
		2016	27.07–28.07	–	6	–	5	–	–
6	Пенжина / Penzhina R.	2014	01.07–05.09	49	32	76	–	–	2
		2015	28.06–16.08	51	82	31	–	–	4
		2016*	07.03–13.04	–	–	–	5	2	–
7	Таловка / Talovka R.	2014	08.08–25.08	22	11	–	–	–	–
		2015	15.07–12.08	17	26	1	–	–	–
8	Шестакова / Shestakova R.	2015	29.07–30.07	–	6	2	–	–	–
9	Микина / Mikina R.	2015	30.07–01.08	–	5	2	–	–	–
10	Большая / Bolshaya R.	2016	10.06–05.07	48	61	–	–	–	2
11	Озерная / Ozernaya R.	2017	16.06–25.07	20	24	–	–	–	–
		2019*	21.03–31.03	–	–	–	5	–	–
12	Ича / Icha R.	2018	24.06–29.06	–	20	–	–	–	–
13	Крутогорова / Krutogorova R.	2018	06.07–09.07	6	17	–	–	–	–
14	Бух. Вилючинская / Vilyuchinskaya Bay	2019	15.06–22.06	–	12	5	–	–	–
15	Вывенка / Vyvenka R.	2021	06.07–17.07	–	32	–	–	–	–
		2022	26.06–20.07	30	20	–	–	–	–
Всего, 2010–2022 гг. / In the total for 2010–2022			903	330	401	132	28	12	10

Примечания: ТР — траловые станции; НВ — неводной лов; ЖС — постановки жаберных сетей; УД — удебный лов; ВН — постановка вентерей; СУТ — суточные ихтиологические станции; * — работы, выполненные в период ледостава.
Notes: ТР – trawl stations; НВ – seine fishing; ЖС – setting gillnets; УД – rode fishing; ВН – setting fixed traps; СУТ – diurnal ichthyological stations; * – catches obtained during the ice season.

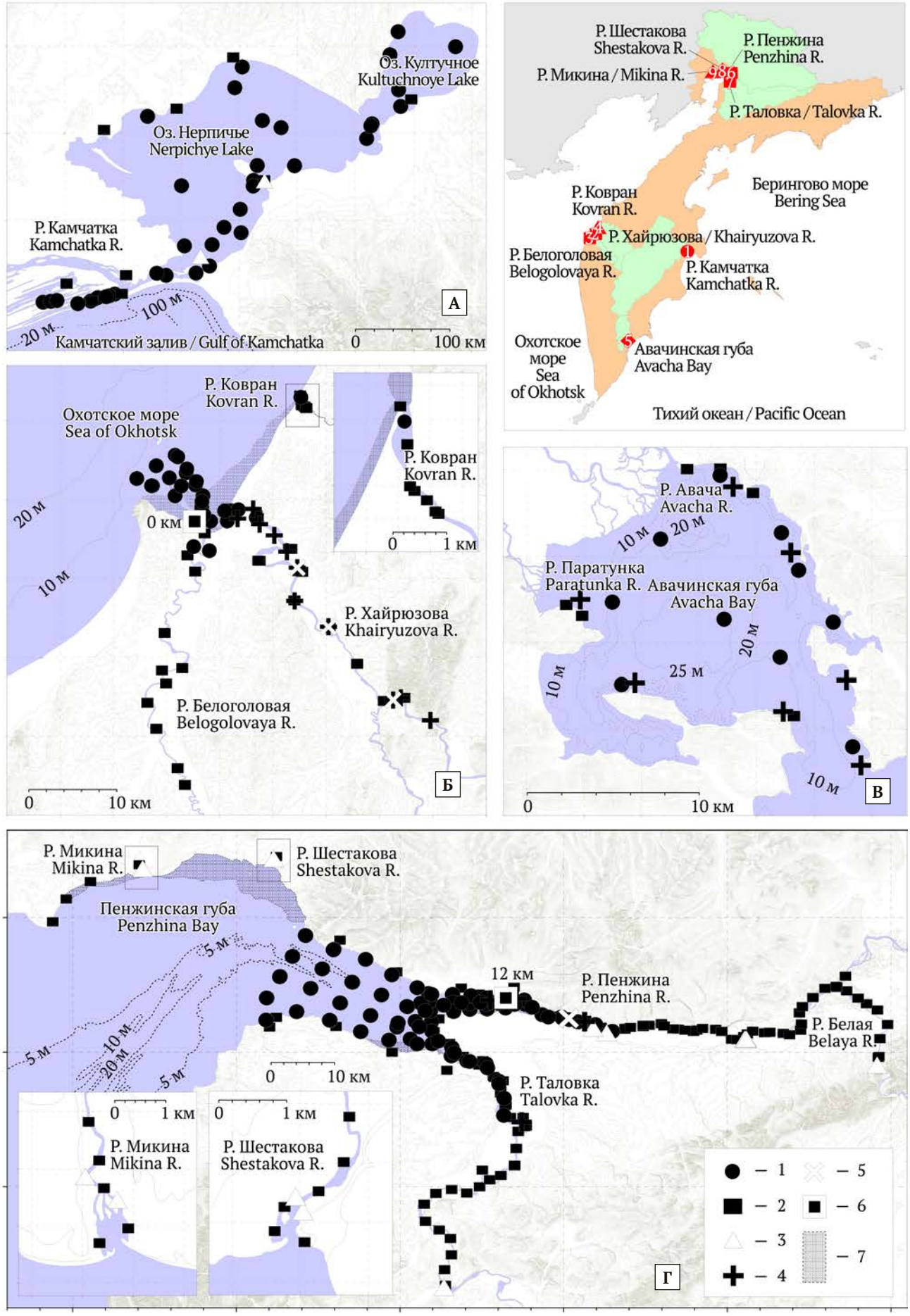


Рис. 2. Схема расположения станций контрольного лова в отдельных эстуариях Камчатского края в 2010–2016 гг. (сроки работ указаны в табл. 1; А — р. Камчатка; Б — рр. Хайрюзова, Белоголовая, Ковран; В — Авачинская губа; Г — рр. Пенжина, Таловка, Шестакова, Микина). Условные обозначения в легенде: 1 — траловые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

Fig. 2. Schematic location of the control fishing stations in some Kamchatka Territory estuaries in 2010–2016 (the dates of the works are given in Table 1; А – Kamchatka R.; Б – Khairyuzova, Belogolovaya, Kovran rivers, В – Avacha Bay; Г – Penzhina, Talovka, Shestakova, Mikina rivers). Symbols in the legend: 1 – trawl stations; 2 – seine fishing; 3 – netting sites; 4 – rode fishing; 5 – fyke netting sites; 6 – diurnal stations; 7 – tidal flats

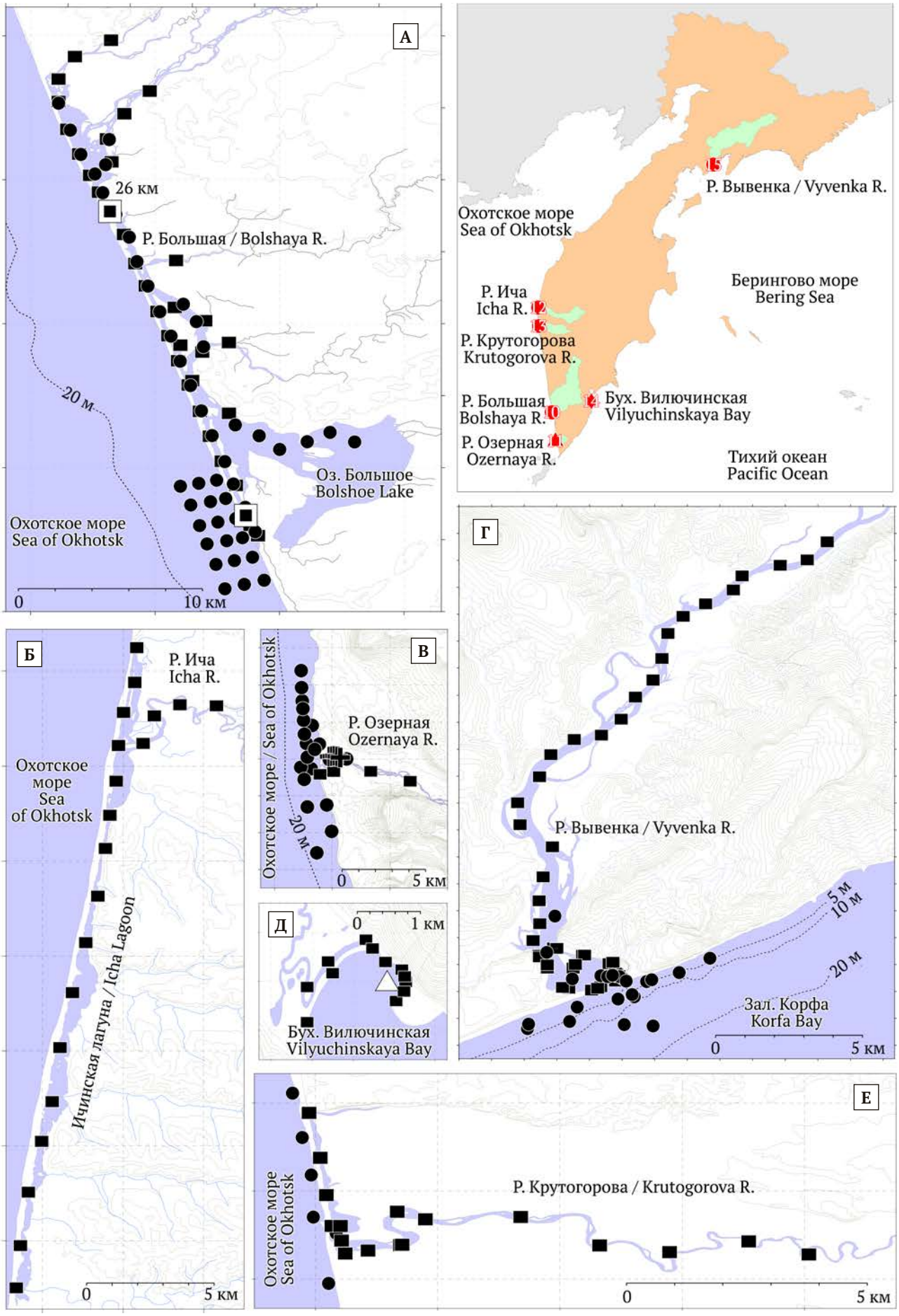


Рис. 3. Схема расположения станций контрольного лова в отдельных эстуариях Камчатского края в 2016–2022 гг. (сроки работ указаны в таблице 1; А — р. Большая; Б — р. Ича; В — р. Озерная; Г — р. Вывенка; Д — бух. Вилючинская; Е — р. Крутогорова; условные обозначения те же, что и на рис. 2)
Fig. 3. Schematic location of the control fishing stations in some Kamchatka Territory estuaries in 2016–2022 (dates of the works are given in Table 1; А – Bolshaya R.; Б – Icha R.; В – Ozernaya R.; Г – Vyvenka R.; Д – Vilyuchinskaya Bay; Е – Krutogorova R.; symbols are the same as in Fig. 2)

обычно старались приурочить к приливу или отливу. Основными активными орудиями лова в период работ были трал и невод.

Для отлова рыб в пелагиали применяли бим-трал (8,2×2,0 м) (рис. 4), который был разработан в лаборатории промышленного рыбо-

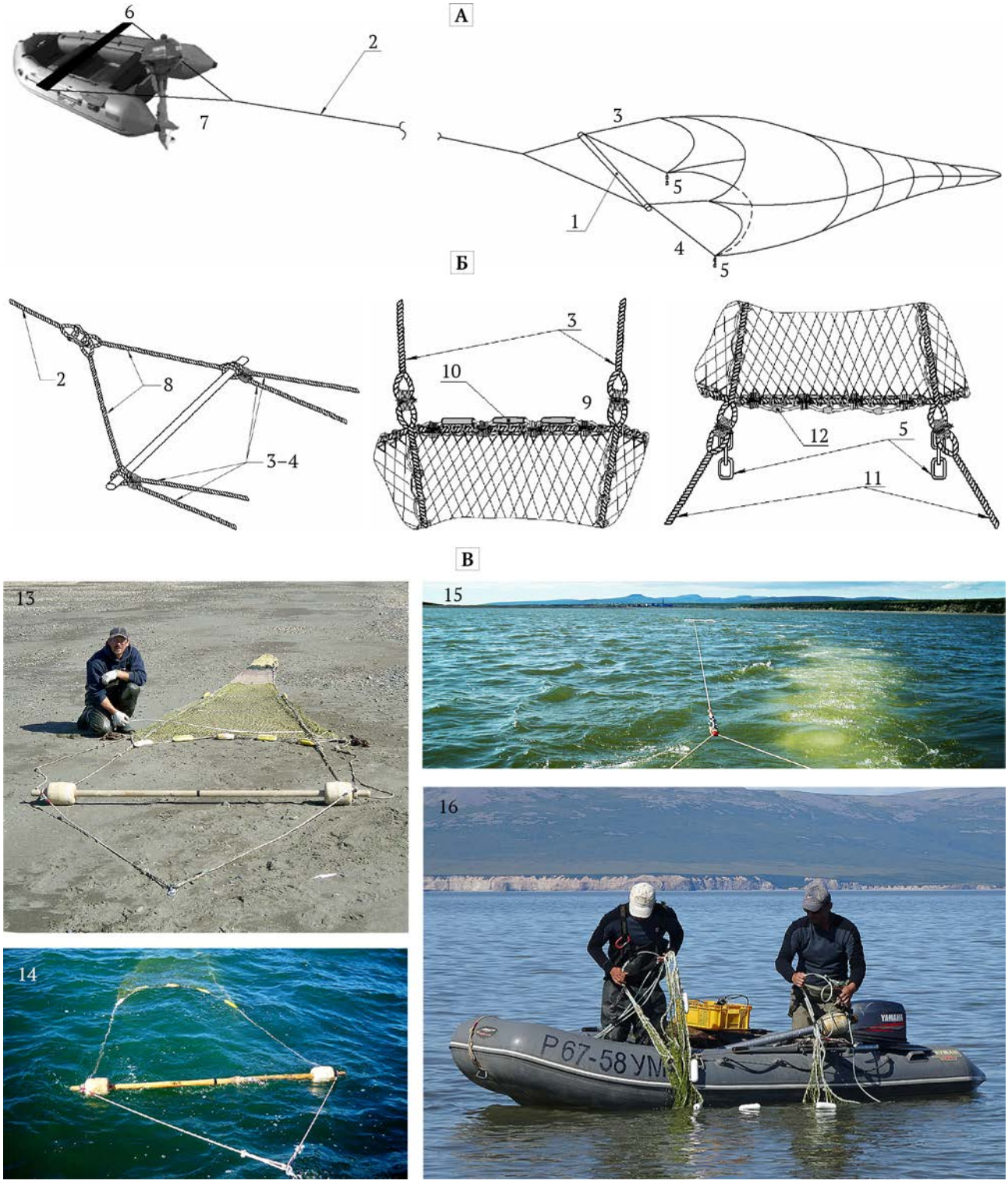


Рис. 4. Бим-трал 8,2×2,0 м для контрольного лова молоди рыб в пелагиали (А — схема траловой системы. Б — основные элементы оснастки трала: 1 — бим; 2 — ваер; 3 — верхний кабель; 4 — нижний кабель; 5 — груз–углубитель; 6 — буксировочная доска; 7 — буксировочные оттяжки; 8 — уздечки; 9 — верхняя подбора; 10 — наплава; 11 — нижняя подбора; 12 — грузила. В — примеры работы с тралом: 13 — р. Камчатка, июль 2010 г.; 14 — прибрежные воды Охотского моря в районе устья р. Хайрюзова, август 2012 г.; 15 — устьевая область р. Пенжины, август 2014 г.; 16 — Пенжинская губа, август 2015 г.)
Fig. 4. Beam-trawl 8.2×2.0 m for the control fishing of juvenile fish in the pelagial (А – scheme of the trawl system. Б – basic elements of the trawl equipment: 1 – beam; 2 – wire; 3 – headrope; 4 – footrope; 5 – wire load; 6 – trawl door; 7 – towing sweeps; 8 – bridles; 9 – top panel; 10 – floats; 11 – bottom panel; 12 – sinkers. В – examples of the work with the trawl: 13 – Kamchatka R., July 2010; 14 – coastal waters of the Sea of Okhotsk near the Khairyuzova R. mouth, August 2012; 15 – mouth of Penzhina R., August 2014; 14 – coastal waters of the Sea of Okhotsk near the Penzhina R. mouth, August 2014; 16 – Penzhina Bay, August 2015)

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

На начальном этапе работ экспериментально было установлено, что оптимальная скорость тралений на контрольных станциях должна составлять 3,0–4,0 узла (≈1,5–2,0 м/с) (Коваль и др., 2010а, в). При такой скорости буксировки бим и верхняя подбора трала всегда находятся на поверхности воды, а его горизонтальное раскрытие (независимо от глубины в месте лова) остается неизменным, поскольку определяется длиной бима. Вертикальное раскрытие трала уменьшается в соответствии с глубиной в месте траления. На небольших глубинах нижняя подбора трала лишь слегка касается грунта, поэтому вероятность повреждения самого трала (а также грунта) в месте траления минимальна. Впоследствии при работе во всех водных объектах старались придерживаться указанных оптимальных характеристик тралений. Продолжительность лова на станциях составляла, как правило, 15–30 мин. Траловые съемки проводили в основном в дневное время, что было связано с техническими сложностями работы в ночные часы в условиях мелководий и сильных течений, которые характерны для устьевых областей рек Камчатки. На суточных станциях траления вели круглосуточно.

Для лова рыб на литорали эстуариев и в нижнем течении рек (существенно реже — в прибрежной зоне моря) использовали закидной невод 8,0×2,6 м (рис. 5), который был спроектирован на базе стандартной конструкции закидного равнокрылого безмотенного невода 12,0×3,0 м (пр. Н3.006, лаб. промрыболовства КамчатНИРО; Коваленко и др., 2008). Ячея в крыльях этого невода составляет 10 мм, а в сливной части — 4 мм (рис. 5). Следует отметить, что невод пр. Н3.006 ранее был рекомендован как одно из наиболее эффективных орудий лова рыб на литорали водоемов, поскольку из-за небольших размеров он обеспечивает высокую скорость замета и выборки (Карпенко и др., 1997). Заметы неводом проводили как в светлое, так и в темное время суток, с моторной лодки или пешком вдоль берега. Длина замета (по берегу) составляла по большей части 30–60 м, а вертикальная зона облова была ограничена, как правило, горизонтом от уреза воды до глубины 1,3–1,5 м.

В качестве дополнительных орудий контрольного лова рыб были использованы жаберные сети, удочки и вентеря, обловы которыми проводили в различных частях водоемов (рис. 2, 3). Сетями и удочками ловили главным образом крупных рыб с размерами тела, превышающими 10–15 см. Длина жаберных сетей варьировала от 30 до 50 м, высота стенки — от 1,0 до 2,0 м, шаг ячеи составлял 20, 25, 40, 50 и 55 мм. Постановку сетей выполняли в основном от берега (согласно схеме, представленной на рис. 6), реже — в отрытой части водоемов. Ставили сети преимущественно в вечернее время, выборку проводили в утренние часы, поэтому их застой обычно варьировал от 8 до 12 ч. Для удебного лова рыб в период ледостава (табл. 1) использовали рыболовные удочки с различной оснасткой и наживкой, в зависимости от основного объекта, на которого был нацелен лов (лососи, гольцы, корюшки, камбалы, навага и др.). Для вентерных постановок в бассейне р. Хайрюзова в марте–апреле 2013 г. (рис. 2, табл. 1) использовали ставные ловушки (верши) заводского производства диаметром 60 см, длиной 110 см и ячеей 10 мм (рис. 6). Средний застой ловушек колебался от 1 до 2 сут. В бассейне р. Пенжины в марте–апреле 2016 г. (табл. 1, рис. 2) для лова рыб применяли самодельные ставные вентеря, которые используются местными жителями при потребительском промысле зубастой корюшки в устьевой области реки (рис. 6). Размеры рамы этих вентерей составляли 1,5×1,5 м, ячея сетного мешка — 15–20 мм.

В таблицах 1 и 2 представлены сроки работ и перечислено количество контрольных обловов (табл. 1), а также указаны общее количество и размерные характеристики различных видов круглоротых и рыб, выловленных в эстуариях Камчатского края в 2010–2022 гг. (табл. 2). Как следует из этих таблиц, за весь период исследований было выполнено порядка 900 контрольных обловов и выловлено

≈126 тыс. экз. рыб различного размера, относящихся к 49 видам (1 вид круглоротых и 48 видов рыб).

Все видовые названия, а также названия семейств рыб, используемые в тексте и таблицах, обновлены в соответствии с принятой сейчас международной номенклатурой (если было использвано иное название, в каждом отдельном случае это специально оговорено в разделе «Краткие видовые очерки»). Основными источниками латинских названий послужили последние издания: электронный «Каталог рыб Эшмайера» (Fricke, Eschmeyer, 2024), каталог «Список пресноводных рыб» (Van Der Laan, 2023), а также интернет-ресурс www.fishbase.org.

Методы сбора и анализа биологических материалов. Уловы с каждой контрольной станции разбирали по видам, просчитывали и взвешивали. Затем проводили биологический анализ всех видов рыб и беспозвоночных из уловов (рис. 7). У неполовозрелых и мелкоразмерных особей рыб (длиной <100–150 мм), численность которых в улове составляла менее 100 экз., измеряли индивидуальную длину и массу тела с точностью до 1 мм и 0,01 г. Если численность

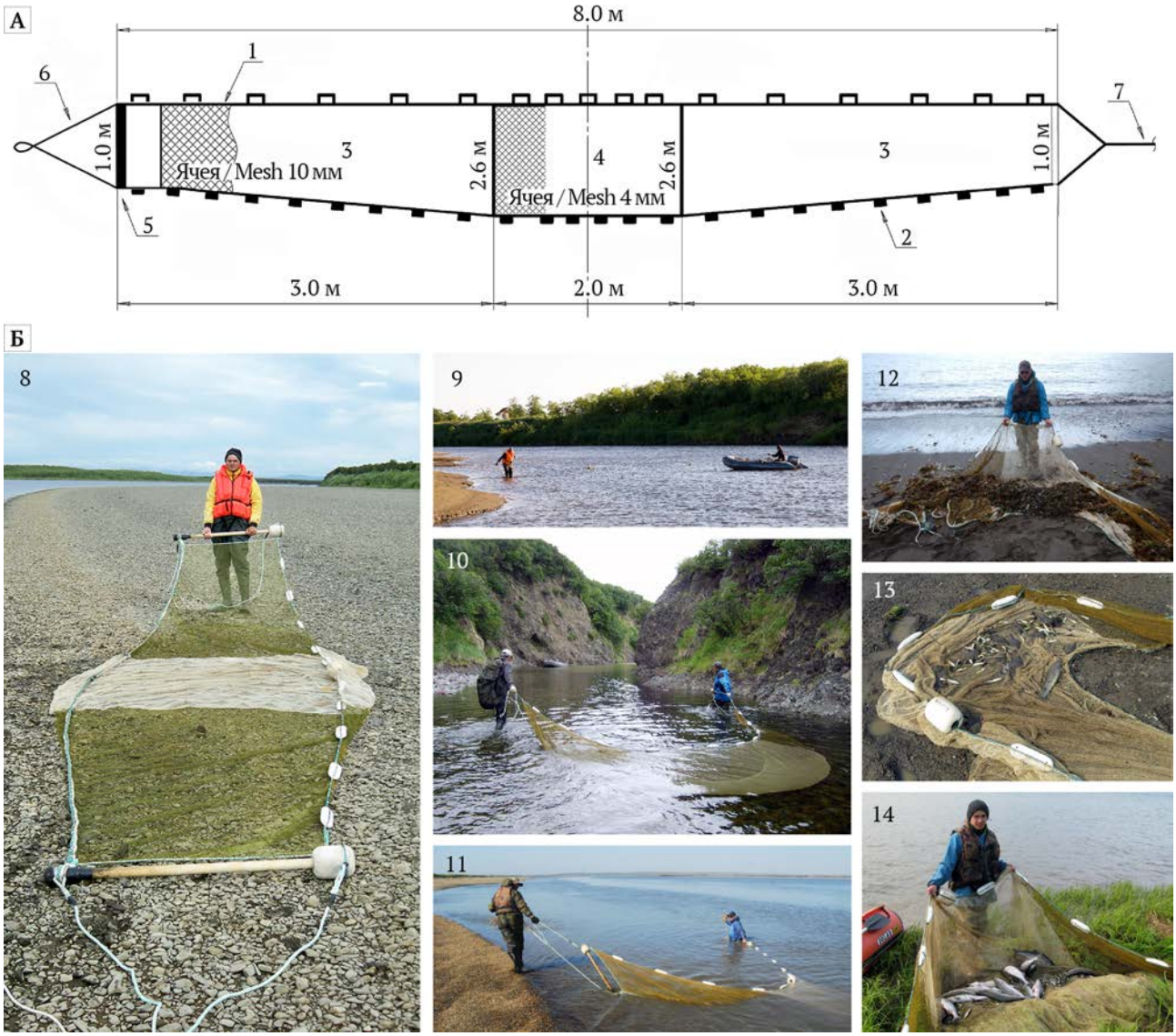


Рис. 5. Закидной невод 8,0×2,6 м для контрольного лова рыб на литорали (А — сборочный чертеж с основными элементами невода: 1 — верхняя подбора с наплавами; 2 — нижняя подбора с грузами; 3 — крылья; 4 — сливная часть; 5 — кляч; 6 — уздечка; 7 — урез. Б — примеры работы с неводом: 8 — р. Таловка, август 2014 г.; 9 — р. Белоголовая, июль 2012 г., 10 — р. Ловаты, северная часть Пенжинской губы, июль 2015 г.; 11 — устье р. Ича, июнь, 2018 г.; 12 — бух. Вилючинская, июнь 2019 г.: 13–14 — р. Вывенка, июль 2021 и 2022 г.)
Fig. 5. Beach seine 8.0×2.6 m for the control fishing on the littoral (A – assembly drawing with the main elements of the seine: 1 – headrope with floats; 2 – footrope with weights; 3 – wings; 4 – drainage part; 5 – lead end; 6 – bridle; 7 – warp. Б – examples of the work with the seine: 8 – Talovka R., August 2014; 9 – Belogolovaya R., July 2012, 10 – Lovaty R., northern part of Penzhina Bay, July 2015; 11 – the Icha R. mouth, June, 2018; 12 – Vilyuchinskaya Bay, June, 2019; 13–14 – Vyvenka R., July, 2021 and 2022)

вида в улове превышала 100 экз., тогда индивидуальные размерно-массовые показатели определяли у 50–100 экз. особей. Крупных рыб (размером >150–200 мм) подвергали полному биологическому анализу (ПБА) по общепринятым методикам (Правдин, 1966).



Рис. 6. Примеры сетного (1–4), удебного (5–7) и вентерного (8–10) лова в отдельных эстуариях Камчатки в 2010–2016 гг. (1 — схема установки сетей от берега; 2 — р. Камчатка, оз. Нерпичье, июль 2010 г.; 3 — р. Белая, левый приток р. Пенжины, июль 2015 г.; 4 — р. Шестакова, август 2015 г.; 5–9 — р. Хайрюзова, март–апрель 2013 г.; 10 — р. Пенжина, март 2016 г.)
Fig. 6. Examples of net (1–4), rode (5–7) and fyke net (8–10) fishing in some Kamchatka estuaries in 2010–2016 (1 – scheme of netting from the shore; 2 – Kamchatka R., Nerpichye Lake, July 2010; 3 – Belaya R., left tributary of Penzhina R., July 2015; 4 – Shestakova R., August 2015; 5–9 – Khairyuzova R., March–April 2013; 10 – Penzhina R., March 2016)

Таблица 2. Встречаемость и размерные характеристики различных видов круглоротых и рыб (экз.) в контрольных уловах, выполненных в эстуариях Камчатского края в 2010–2022 гг.
Table 2. Occurrence and size characteristics of different species of cyclostomes and fishes (number) in control catches made in estuaries of Kamchatka Territory in 2010–2022

№	Вид / Species	Водный объект / Estuary																Всего Total	Длина тела рыб в уловах, мм Fish body length in the catches, mm		
		КА	ХР	БГ	КВ	АГ	ПЖ	ТЛ	ШЕ	МИ	ПГ	БО	ОЗ	ИЧ	КР	БВ	ВВ		Min–Max	$\bar{X}$	s_x
1	*Lethenteron camtschaticum*	–	–	4	1	–	3	1	–	–	–	5	–	1	–	–	3	*18*	52–218	134,4	43,6
2	*Clupea pallasii*	239	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	6	–	*246*	98–205	181,4	37,8
3	*Carassius gibelio*	12	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	*12*	160–350	215,0	5,4
4	*Phoxinus phoxinus*	–	–	–	–	–	6112	3387	–	–	–	–	–	–	–	–	–	*9499*	19–81	40,9	9,4
5	*Esox lucius*	–	–	–	–	–	79	25	–	–	–	–	–	–	–	–	–	*104*	104–970	479,9	119,2
6	*Coregonus pidschian*	–	–	–	–	–	186	76	–	–	–	–	–	–	–	–	–	*262*	31–430	152,4	105,2
7	*Coregonus nasus*	–	–	–	–	–	1	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	*2*	57–57	57,0	–
8	*Coregonus subautumnalis*	–	–	–	–	–	396	158	–	–	–	–	–	–	–	–	–	*554*	23–192	50,2	17,0
9	*Coregonus sardinella*	–	–	–	–	–	131	112	–	–	2	–	–	–	–	–	–	*245*	27–360	50,5	31,1
10	*Prosopium cylindraceum*	–	–	–	–	–	769	384	–	–	–	–	–	–	–	–	49	*1202*	25–435	121,4	85,8
11	*Thymallus mertensii*	–	–	–	–	–	1135	696	4	2	–	–	–	–	–	–	48	*1885*	26–415	118,2	86,9
12	*Oncorhynchus gorbuscha*	–	152	–	1	–	11	14	15	1	–	2	4	1	3	13	165	*382*	20–590	137,3	195,5
13	*Oncorhynchus keta*	9	484	94	123	15	1255	57	3	12	93	570	8170	130	417	370	447	*12249*	25–700	97,3	149,6
14	*Oncorhynchus nerka*	14	106	1	–	–	–	–	–	–	–	59	213	1	16	2	8	*420*	28–680	177,4	208,9
15	*Oncorhynchus kisutch*	22	57	28	5	3	1	–	–	–	–	562	87	430	28	3	74	*1300*	25–146	78,4	30,5
16	*Oncorhynchus tschawytscha*	1	9	3	–	–	–	–	–	–	–	26	–	3	1	1	14	*58*	32–128	83,9	21,0
17	*Oncorhynchus masou*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	30	–	–	–	–	–	*30*	62–129	87,1	21,6
18	*Parasalmo mykiss*	–	75	12	35	–	–	–	–	–	–	–	–	2	7	–	–	*131*	44–375	148,4	120,0
19	*Salvelinus malma*	107	301	322	827	4	44	5	33	8	2	351	71	1	1	122	29	*2228*	25–610	154,1	53,8
20	*Salvelinus leucomaenis*	157	9	5	23	1	21	14	1	–	–	54	–	41	1	7	1	*335*	77–710	235,2	138,5
21	*Salvelinus levanidovi*	–	–	–	–	–	3	1	–	3	–	–	–	–	–	–	–	*7*	505–535	523,3	16,1
22	*Hypomesus olidus*	614	372	187	7	35	2165	679	13	16	1465	412	–	110	3	2	1	*6081*	17–172	68,6	29,1
23	*Hypomesus japonicus*	–	–	–	–	2	–	–	–	–	–	–	–	5	–	–	–	*7*	86–104	94,8	7,2
24	*Mallotus catervarius*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	12	–	–	–	13	–	*25*	130–160	149,8	8,0
25	*Osmerus dentex*	806	1219	901	22	77	3224	1098	2	16	2126	22	–	49	10	17	12	*9601*	20–310	110,4	71,3
26	*Osmeridae gen.* sp. (молодь)	–	45	17	10	–	112	52	–	–	24	–	–	–	–	–	–	*260*	25–43	32,5	4,9
27	*Lota lota*	–	–	–	–	–	30	32	–	–	–	–	–	–	–	–	–	*62*	115–665	274,4	155,3
28	*Eleginus gracilis*	75	23	11	2	22	836	523	–	–	1146	1	–	35	–	13	66	*2753*	21–442	90,7	96,3
29	*Gadus macrocephalus*	–	–	–	–	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	*2*	113–138	126,0	17,7
30	*Gadus chalcogrammus*	–	–	–	–	13	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	*13*	45–67	53,0	5,7
31	*Hippoglossus stenolepis*	–	–	–	–	12	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	*12*	259–351	290,0	28,0
32	*Limanda aspera*	–	3	–	–	5	7	53	–	–	412	–	–	–	–	–	–	*480*	28–262	90,5	76,7
33	*Liopsetta glacialis*	–	25	34	51	–	–	–	–	–	–	1	–	13	2	7	10	*143*	30–292	151,7	44,1
34	*Platichthys stellatus*	389	331	152	339	82	–	–	–	–	–	1522	22	397	258	5	728	*4225*	25–354	112,0	49,4
35	*Gasterosteus aculeatus*	1893	260	173	246	14	6	4	–	–	1	40902	11	76	7	53	11999	*55645*	23–103	83,6	13,8
36	*Pungitius pungitius*	218	554	534	308	26	1128	2867	1	10	1501	6357	–	385	3	–	10	*13902*	20–85	47,2	13,1
37	*Hexagrammos lagocephalus*	–	–	–	–	7	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	*7*	162–270	230,0	33,1
38	*Hexagrammos octogrammus*	–	–	–	–	3	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	*3*	117–135	126,0	9,0
39	*Hexagrammos stelleri*	–	2	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2	*5*	55–91	71,8	16,7
40	*Cottus poecilopus*	–	–	–	–	–	565	251	–	28	–	–	–	–	–	–	63	*907*	10–117	48,1	14,4
41	*Megalocottus platycephalus*	–	5	5	4	3	227	66	–	–	37	15	–	24	19	3	10	*418*	20–357	95,3	69,0
42	*Microcottus sellaris*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	4	–	*4*	21–27	24,0	2,4
43	*M. polyacanthocephalus*	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	*1*	25–25	25,0	–
44	*Occella dodecaedron*	–	–	1	–	–	–	–	–	–	44	–	–	–	–	–	–	*45*	36–118	44,0	15,1
45	*Zoarces elongatus*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	3	–	–	–	–	–	–	*3*	185–200	190,0	8,7
46	*Alectrias alectrolophus*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	5	–	*5*	88–101	91,0	7,6
47	*Stichaeus punctatus*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2	–	*2*	85–133	109,0	33,9
48	*Acantholumpenus mackayi*	–	5	3	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	*8*	80–160	126,6	22,3
49	*Trichodon trichodon*	–	–	–	–	3	–	–	–	–	–	–	–	–	–	8	–	*11*	125–148	136,8	6,4
50	*Ammodytes hexapterus*	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	*1*	71–71	71,0	–
Всего (In total) /Ср.(Aver.)		4556	4037	2487	2004	332	18447	10556	72	96	6857	50903	8578	1704	776	656	13739	125800	10–970	136,2	49,8
Количество контрольных обловов (number of control fisheries) / Измеренных рыб (measured fishes)		47	72	32	9	23	228	38	8	7	139	109	49	20	23	17	82	903		25794	

Условные обозначения: КА — р. Камчатка; ХР — р. Хайрюзова; БГ — р. Белоголовая; КВ — р. Ковран; АГ — Авачинская губа; ПЖ — р. Пенжина; ТЛ — р. Таловка; ШЕ — р. Шестакова; МИ — р. Микина; ПГ — Пенжинская губа; БО — р. Большая; ОЗ — р. Озерная; ИЧ — р. Ича; КР — р. Крутогорова; БВ — бух. Вилючинская; ВВ — р. Вывенка; Min–Max — минимальное и максимальное значение; $\bar{X}$ — среднее; s_x — стандартное отклонение.
Notes: КА –Kamchatka R; ХР – Khairyuzova R.; БГ – Belogolovaya R.; КВ – Kovran R.; АГ – Avacha Bay; ПЖ – Penzhina R.; ТЛ – Talovka R.; ШЕ – Shestakova R.; МИ – Mikina R.; ПГ – Penzhina Bay; БО – Bolshaya R.; ОЗ – Ozernaya R.; ИЧ – Icha R.; КР – Krutogorova R.; БВ – Vilyuchinskaya Bay; ВВ – Vyvenka R.; Min–Max – minimum and maximum values; $\bar{X}$ – average; s_x – standard deviation.

В процессе биологического анализа отбирали также желудки для определения состава пищи рыб. Каждая проба на питание обычно включала 5–10 экз. (иногда меньшее или большее количество) (рис. 7). Основная часть трофологических проб была обработана непосред-



Рис. 7. Примеры контрольных уловов (1–3) и сбора ихтиологических материалов (4–12) во время экспедиционных работ в эстуариях Камчатки в 2010–2022 гг. (1 — улов бим-трала, р. Камчатка, оз. Нерпичье, июль 2010 г.; 2 — уловы закидного невода, р. Ича, июнь, 2018 г.; 3 — удебные уловы, р. Пенжина, апрель 2016 г.; 4 — обработка уловов траловых и неводных съемок, р. Пенжина, июль 2015 г.; 5 — биологический анализ взрослых рыб из сетных уловов, р. Шестакова, август 2015 г.; 6–7 — биологический анализ молоди рыб, р. Пенжина, июль 2015 г.; 8–9 — биологический анализ и отбор биохимических и генетических проб, р. Пенжина, август 2014 г.; 10 — анализ содержимого желудков рыб, р. Таловка, июль 2015 г.; 11–12 — обработка проб на питание, р. Вывенка, июль 2022 г.)
Fig. 7. Examples of control catches (1–3) and sampling ichthyological materials (4–12) in the course of expedition studies in Kamchatka estuaries in 2010–2022 (1 – the beam-trawl catches, Kamchatka R., Nerpichye Lake, July 2010; 2 – the beach seine catches, Icha R., June, 2018; 3 – the rode catches, Penzhina R., April, 2016; 4 – processing of the trawl and seine survey catches, Penzhina R., July, 2015; 5 – biological analysis of adult fish from the net catches, Shestakova R. mouth, August, 2015; 6–7 – biological analysis of juvenile fish, Penzhina R., July 2015; 8–9 – biological analysis and biochemical and genetic sampling, Penzhina R., August 2014; 10 – analysis of fish stomach contents, Talovka R., July 2015; 11–12 – processing of stomach samples, Vyvenka R., July 2022)

ственно в полевых условиях на свежем материале классическим количественно-весовым методом (Руководство.., 1961; Методическое пособие.., 1974).

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

В результате за весь период исследований было проанализировано 13 экз. круглоротых 1 вида и 25 781 экз. рыб 48 видов. В том числе промеры со взвешиванием выполнены у 20 262 экз.; полному биологическому анализу подвергнуты 5532 экз.; содержимое желудков проанализировано у 8621 экз.; возраст определен у 3924 экз; генетический анализ выполнен у 612 экз.; паразитофауна исследована у 333 экз.; биохимический и изотопный состав мышечной ткани определен у 441 и 30 экз. рыб соответственно.

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

Исследования среды обитания рыб. Основные материалы для оценки условий среды обитания рыб получены в наших экспедициях в результате гидролого-морфологических исследований, выполненных под руководством ведущего научного сотрудника лаборатории лососевых рыб ВНИРО канд. геогр. наук С.Л. Горина. Кроме того, при проведении ихтиологических работ выполняли также собственные географические наблюдения. Так, все контрольные обловы рыб на ихтиологических станциях сопровождали общим описанием характерных условий в месте лова (состояние погоды, особенности морфологии и рельефа берегов, глубины, прозрачность воды, типы грунтов, характер водной растительности, наличие речных заломов или других убежищ, толщина льда и т. п.). На каждой станции контрольного лова выполняли также инструментальные измерения основных гидрологических параметров водной среды: давление (глубина), температура, электропроводность (соленость), водородный показатель pH, содержание растворенного кислорода, мутность, освещенность, концентрация хлорофилла-α. Для этого использовали различные мультипараметрические гидрологические зонды: AAQ-RINKO (JFE Advantech Ltd., Япония), HORIBA U-52G (Horiba Ltd., Япония), CastAway-CTD (YSI Inc., США), Minisonde 4a (Hydrolab Inc., США) (рис. 8).

Характеристика прочих материалов. Помимо полевых материалов, полученных в экспедициях в 2010–2022 гг., в настоящей работе также использованы и другие, доступные в настоящий момент источники информации. Ссылки на эти источники приведены по мере необходимости. Здесь же следует остановиться только на тех материалах и методах их анализа, которые, на наш взгляд, требуют особых замечаний или разъяснений.

Раздел «Физико-географические условия» выполнен в основном по литературным или архивным данным. Подраздел «Речная сеть» основан главным образом на материалах многолетних наблюдений Камчатского Управления гидрометслужбы (УГМС) на специализированных «речных» гидрологических постах. Схемы расположения вышеуказанных постов по территории Камчатского края, а также часть данных о гидрологическом режиме рек Камчатки (с начала наблюдений до 1988 г.) опубликованы в справочных изданиях Гидрометслужбы СССР (Ресурсы.., 1973; Многолетние.., 1987) и в гидрологических ежегодниках за 1981–1988 гг. Первичная информация по отдельным постам (после 1989 г.) была предоставлена непосредственно Камчатским УГМС. Результаты «речных»

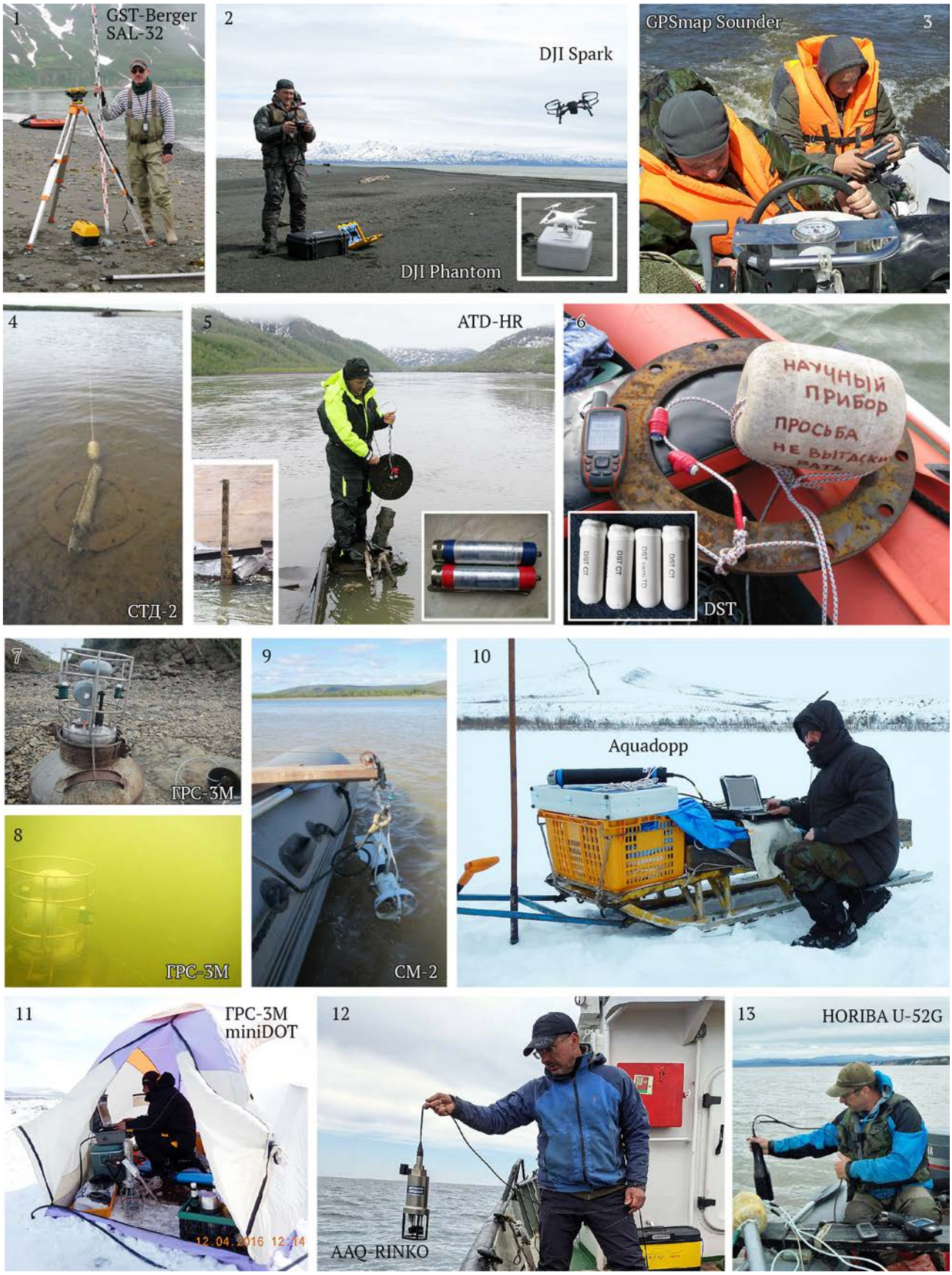


Рис. 8. Примеры оборудования и полевых гидролого-морфологических работ в эстуариях Камчатки в 2010–2022 гг. (1 — картографические работы, бух. Вилючинская, июнь 2019 г.; 2 — аэровизуальные наблюдения, р. Камчатка, июнь 2020 г.; 3 — промеры глубин, р. Хайрюзова, июль 2012 г.; установка автономных гидрологических постов: 4 — р. Пенжина, июль 2014 г.; 5 — р. Камчатка, июнь 2019 г.; 6 — р. Вывенка, июль 2021 г.; измерения скорости течений и расходов воды: 7–9 — р. Пенжина, июль 2015 г.; 10 — р. Пенжина, ►

гидрологических наблюдений последнего времени (начиная с 2008 г.) размещены в автоматизированной информационной системе государственного мониторинга водных объектов (АИС ГМВО, https://gmvo.skniivh.ru). Данные в этой системе размещаются с запаздыванием на два года, а сведения о температуре воды в ней отсутствуют. Для характеристики сезонных изменений температуры и солености воды в прибрежной зоне Камчатки использованы сведения из Водного кадастра, где содержится информация УГМС по «морским постам» (Ежегодные.., 2018а, б). Все гидрологические расчеты водного режима рек (включая среднегодовые расходы воды), а также предвычисленных приливных колебаний уровня воды выполнены С.Л. Гориным по стандартным методикам (Горин, 2013а; Горин и др., 2015; Горин, Коваль, 2019а).

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

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

В разделе «Региональные особенности ихтиофауны и состав эстуарных ихтиоценов» кроме собственных и опубликованных данных использованы также архивные материалы КамчатНИРО, полученные в результате многолетнего изучения раннего морского периода жизни тихоокеанских лососей в эстуариях и прибрежной зоне Корфо-Карагинского района Берингова моря в 1974–1993 гг. Основные итоги этих исследований обобщены в монографии В.И. Карпенко (1998). За время этих работ, в частности, были получены материалы по видовому составу ихтиофауны эстуариев 23 рек, расположенных на побережье Камчатки, и трех рек на о. Карагинском (рис. 9). Эти данные также обобщенно представлены в нескольких публикациях (Василец и др., 1999; Максименков и др., 2000; Максименков, 2007). Кроме того, все первичные материалы, полученные в этих экспедициях, были любезно предоставлены нам В.И. Карпенко, В.В. Максименковым и П.М. Васильцом и также задействованы в работе [Следует отметить, что во время этих экспедиций контрольные обловы рыб в отдельных эстуариях проводили лишь от случая к случаю и зачастую без учета локальных гидролого-морфологических условий в момент лова (прежде всего, фазы прилива). Поэтому в контексте нашего исследования указанные материалы очень сложно интерпретировать, и мы будем их рассматривать интегрированно для всего этого района и за весь период исследований].

В разделе «Краткие видовые очерки», кроме собственных данных и опубликованной информации, в качестве очень важного дополнительного источника информации о распространении отдельных видов пресноводных и проходных рыб по территории Камчатского края были использованы многочисленные архивные данные. Большая часть из них получена еще в советский период (в 1950–1980-е гг.) сотрудниками Камчатрыбвода и КамчатНИРО. В эти годы в бассейнах практически всех крупных рек Камчатки специалистами указанных организаций было проведено множество масштабных комплексных экспедиций, основная цель которых заключалась в рыбохозяйственном обследовании региона. Следует подчеркнуть, что только отдельные результаты этих экспедиций опубликованы, а основные их итоги до сих пор недоступны большинству специалистов, поскольку были представлены только в ведомственных научных отчетах (Разу-

◄ апрель 2016 г.; 11 — суточная гидрологическая станция, р. Пенжина, апрель 2016 г.; гидрологические съемки: 12 — зал. Корфа, июнь 2019 г.; 13 — Пенжинская губа, июль 2015 г.)
Fig. 8. Examples of equipment and field morphological and hydrological investigations in Kamchatka estuaries in 2010–2022 (1 – cartography observations, Vilyuchinskaya Bay, June 2019; 2 – aerial observations, Kamchatka R., June 2020; 3 – depth measurements, Khairyuzova R., July 2012; installation of autonomous hydrological posts: 4 – Penzhina R., July 2014; 5 – Kamchatka R., June 2019; 6 – Vyvenka R., July 2021; current velocity and water discharge measurements: 7–9 – Penzhina R., July 2015; 10 – Penzhina R., April 2016; 11 – diurnal hydrological station, Penzhina R., April 2016; hydrological surveys: 12 – Korfa Gulf, June 2019; 13 – Penzhina Bay, July 2015)

мовский, 1928; Семко, 1936; Спасский, 1940; Отчет.., 1949, 1950, 1954а, б, 1955а, б, в, 1959, 1960а, б, 1964, 1967, 1968, 1969, 1970а, б, 1972а, б, 1973, 1974, 1976, 1978, 1980, 1981, 1984, 1987; Царик и др., 1975; Войтович, 1981; Войтович В.В., Войтович Н.В., 1981; Челноков, 1990, 1992; Упрямов, 1991, 1992; Челноков и др., 1991). В настоящее время большинство оригиналов перечисленных отчетов можно найти в Государственном архиве Камчатского края (КГКУ), некоторые из них сохранились в архиве Камчатского УГМС.

Состояние ресурсов отдельных видов промысловых рыб оценено главным образом на основании многолетних статистических данных КамчатНИРО, Камчатрыбвода и Северо-Восточного территориального управления Федерального агентства по рыболовству (СВТУ) о состоянии запасов и вылове промысловых ви-

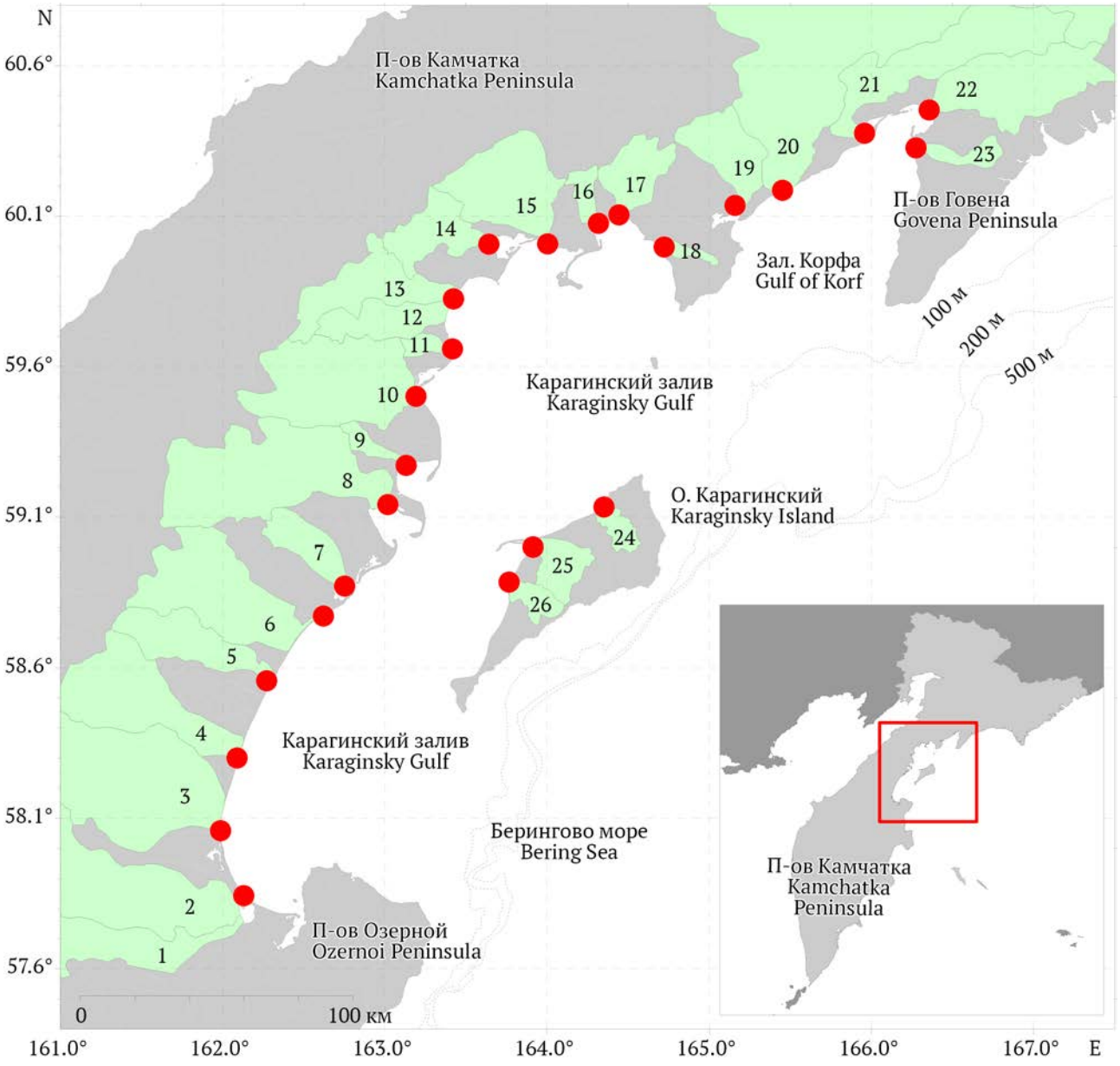


Рис. 9. Эстуарии рек Северо-Восточной Камчатки, исследованные в 1974–1993 гг. 1 — Ука; 2 — Начики; 3 — Хайлюля; 4 — Русакова; 5 — Ивашка; 6 — Дранка; 7 — Макаровка; 8 — Карага; 9 — Оссора; 10 — Тымлат; 11 — Вытвирваям; 12 — Кичига; 13 — Белая; 14 — Валоваям; 15 — Анапка; 16 — Игунаваям; 17 — Альховаям; 18 — Лапареламваям; 19 — Лигинмываям; 20 — Вывенка; 21 — Авъенваям; 22 — Култушная; 23 — Евьваям; 24 — Маркеловская; 25 — Мамикинваям; 26 — Гнунваям
Fig. 9. Estuaries of the rivers of North-Eastern Kamchatka examined in 1974–1993. 1 – Uka; 2 – Nachiki; 3 – Hailulya; 4 – Rusakova; 5 – Ivashka; 6 – Dranka; 7 – Makarovka; 8 – Karaga; 9 – Ossora; 10 – Tymlat; 11 – Vytvirvayam; 12 – Kichiga; 13 – Belaya; 14 – Valovayam; 15 – Anapka; 16 – Igunavayam; 17 – Alkhovayam; 18 – Laparelamvayam; 19 – Liginmyvayam; 20 – Vyvenka; 21 – Avjenvayam; 22 – Kultushnaya; 23 – Evyvayam; 24 – Markelovskaya; 25 – Mamikinvayam; 26 – Gnunvayam

дов рыб в Камчатском крае (Лососи–2021, 2020; Состояние.., 2020).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Рыбы в эстуариях: основные теоретические положения и концептуальные подходы к изучению

Результаты наших экспедиционных исследований позволяют выполнить комплексную оценку условий среды обитания рыб в эстуариях Камчатского края, а также выяснить состав ихтиофауны и основные черты экологии рыб в эстуариях этого региона. Однако чтобы решить эти задачи, необходимо рассмотреть ряд вопросов теоретического плана, с учетом имеющегося сейчас отечественного и мирового опыта в изучении экологии эстуарных экосистем, включая эстуарные сообщества рыб. Поэтому ниже представлен краткий обзор основных теоретических предпосылок нашего исследования, включая определение ключевых понятий и терминов, использованных в работе. В том числе приведен краткий обзор отечественной и зарубежной литературы и рассмотрено современное состояние изученности темы исследований, а также выполнена классификация и типизация изучаемых природных объектов и явлений и представлены наиболее важные современные результаты и концепции по проблеме. На основании критического анализа указанной информации выявлены отдельные неточности в терминологии и предложены собственные поправки к некоторым теоретическим положениям, концепциям и понятиям.

Определение понятий «эстуарий» и «устьевая область реки»

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

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

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

Из представленных определений становится понятно, что дать эстуарию одно «базовое» научное описание трудно, поскольку это очень сложный природный объект. Причем данные описания отражают исключительно физико-географические или гидролого-морфологические характеристики этих водных объектов (рис. 10). По мнению Дж. Дэя и др. (Day et al., 1989; Estuarine Ecology, 2012), это обусловлено тем, что первыми определили и классифицировали эстуарии геологи и физические океанографы, поскольку во многих отношениях наиболее характерными чертами этих водных объектов являются именно их физические и геоморфологические свойства. Однако по мере развития научных представлений об эстуариях число таких определений все возрастало, и в настоящее время в мировой литературе насчитывается несколько десятков дефиниций понятия «эстуарий» [Например, в работе Perillo (1995) говорится о существовании 41 определения эстуариев]. Впрочем, большинство таких дефиниций чаще всего основаны на том научном подходе, который используют специалисты различных областей знаний, исходя из задач собственных исследований (физика, химия, география, биология, экология и т. п.) (Elliott, McLusky, 2002; Estuarine Ecology, 2012).

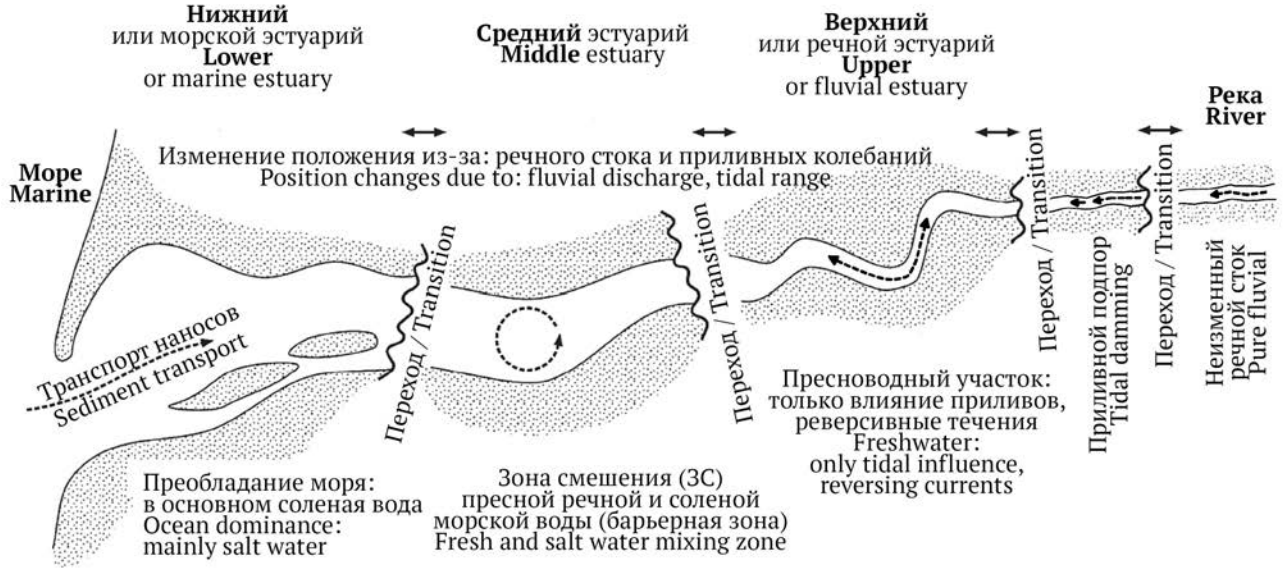


Рис. 10. Схематическая гидролого-морфологическая структура «стандартного» эстуария. Границы отдельных областей могут меняться в зависимости от изменения величины речного стока и приливных колебаний уровня (по данным из Perillo, 1995; Perillo et al., 1999; Syvitski et al., 2005; рис. модифицирован на основании иллюстраций из Perillo, Piccolo, 2011; Wolanski, Elliott, 2011)
Fig. 10. Schematic hydrological and morphological structure of a "standard" estuary. Boundaries between reaches may change in position depending on river discharge and tidal range (based on Perillo, 1995; Perillo et al., 1999; Syvitski et al., 2005; figure modification based on illustrations from Perillo, Piccolo, 2011; Wolanski, Elliott, 2011)

История развития представлений об эстуариях, а также проблемы их определения и районирования детально были рассмотрены во множестве отечественных и зарубежных публикаций (Хлебович, 1986; Сафьянов, 1987; Михайлов, 1997; Михайлов, Горин, 2012; Колпаков, 2018; Perillo, 1995; Elliott, McLusky, 2002; Wolanski, Elliott, 2016; и др.). В частности, в российской работе (Михайлов, Горин, 2012) было показано, что учение о районах активного взаимодействия речных и морских вод начало развиваться в мировой гидрологической науке с середины XX века (Самойлов, 1952; Полонский и др., 1992). Впоследствии за рубежом это учение оформилось в концепцию «эстуария», а в России — в концепцию «устьевой области реки» (Михайлов, 1998). В целом эти подходы дополняют друг друга, но в некоторых частных случаях между ними существуют противоречия (Михайлов, Горин, 2012). В указанной статье на основе известной дефиниции Д. Притчарда (Pritchard, 1967) были предложены новые определения эстуария и устьевой области реки, а также новые гидролого-морфологические схемы районирования этих водных объектов, которые бы учитывали концепции эстуария и эстуарных процессов, широко распространенные в зарубежной научной среде, и отечественное учение об устьевых областях рек и устьевых процессах (Михайлов, Горин, 2012). Следует подчеркнуть, что эти определения базируются в том числе и на результатах многолетних исследований эстуариев и устьевых областей рек на территории Камчатского края (Горин, 2009, 2012). Именно на их основе была впоследствии выполнена гидролого-морфологическая типизация эстуариев этого региона (см. ниже).

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

Из представленного определения ясно, что эстуарий — это природная система, в которой очень сильно влияние извне, прежде всего, со стороны реки и моря (рис. 11). Поэтому чтобы понимать процессы, происходящие в эстуарии, необходимо хорошо представлять себе «жизнь» сопряженных с ним участков реки и моря. Эта мысль лежит в основе концепции устьевой области реки и устьевых процессов, разработанной в нашей стране [Впервые словосочетание «устьевая область реки», по-видимому, появилось в трудах российского гидролога В.Н. Лебедева, который изучал устье р. Камчатки в начале XX в. (Лебедев, 1919). Используя это словосочетание, он хотел подчеркнуть специфичность гидрологических и мор-

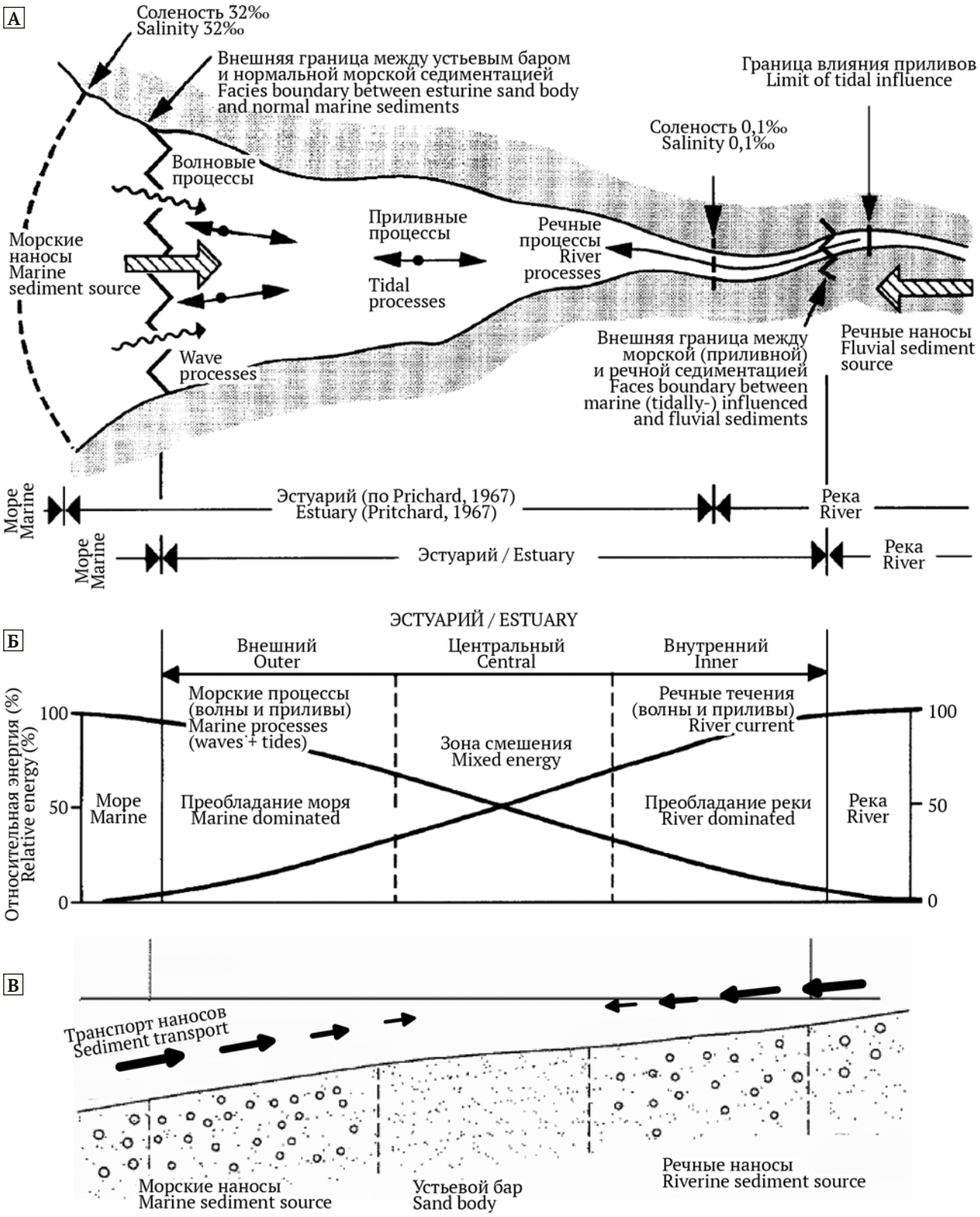


Рис. 11. Схематическое изображение основных гидролого-морфологических устьевых процессов, действующих в типичных эстуариях (А), результирующая трехсторонняя зональность границ (Б), а также обобщенная схема переноса донного материала (В). Внутренняя «речная» граница эстуария в соответствии с представленной схемой почти всегда проходит на суше от значения солености 0,1‰, однако внешняя «морская» граница может проходить как по суше (как показано на этом рисунке), так и по морю до значений солености воды до ≈32‰ (по данным Dalrymple et al., 1992)

Fig. 11. Schematic representation of the main hydrologic-morphological processes in typical estuaries (A), generalized three-dimensional boundaries (Б) and scheme of bottom material movement (B). According to the presented scheme, the inner "river" boundary of estuary is almost invariably on land at salinity 0,1‰, while the outer "marine" boundary can be either on land (as shown in this figure) or offshore at salinities <≈32‰ (based on Dalrymple et al., 1992)

фологических условий в устье этой реки, которые, как он справедливо считал, связаны с «совместным действием реки и моря» (цит. по Михайлов, Горин, 2012). Таким образом, наблюдения, полученные на Камчатке, сыграли весьма важную роль в становлении гидрологии как отдельной науки в нашей стране (Самойлов, 1952; Полонский и др., 1991; Михайлов, 1998)].

Суть этой концепции выражается в следующем (по Михайлов, Горин, 2012). *Устьевая область реки* (сокращенно УОР, синоним — устье реки) — это особый географический объект, охватывающий район впадения реки в приемный водоем (океан, море, озеро), сформировавшийся, существующий и развивающийся благодаря устьевым процессам: динамическому взаимодействию, смешению и внутримассовой трансформации водных масс реки и приемного водоема, отложению и переотложению речных и морских (озерных) наносов. Устьевая область реки может включать в себя до четырех частей: устьевой участок реки (нижний отрезок реки, подверженный воздействию приливов и/или нагонов), эстуарий, дельту, а также устьевую зону приемного водоема (часть приемного водоема, в пределах которой существенно влияние речного стока) (рис. 12). УОР характеризуется специфичностью морфологического строения, гидрологического режима и, как следствие, состава и структуры населяющих ее сообществ живых организмов. УОР представляет собой гидрологический, морфологический, седиментологический, геохимический и биологический барьер между рекой и приемным водоемом.

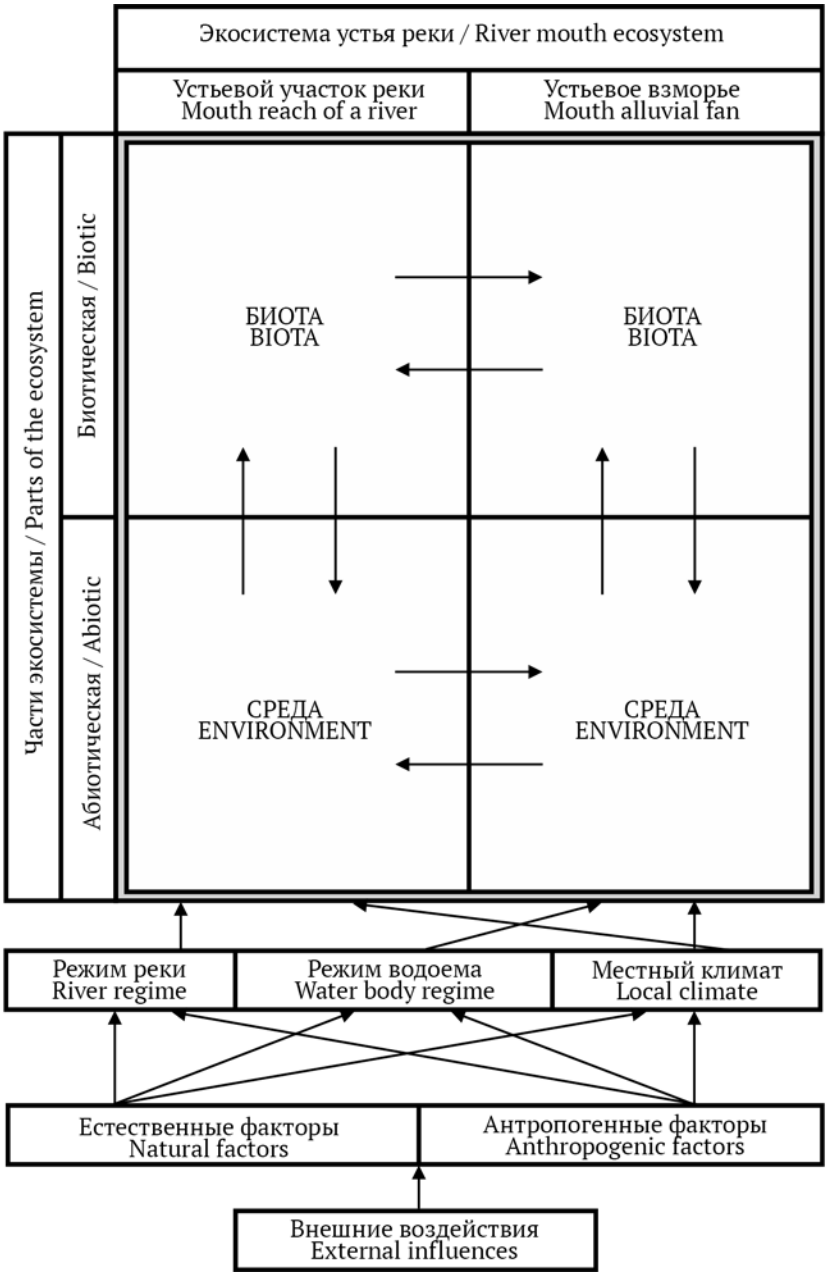


Рис. 12. Схема структуры экосистемы устьевой области реки (Михайлов, 1998)
Fig. 12. Schematic structure of the river mouth area ecosystem (Михайлов, 1998)

Таким образом, с точки зрения физической географии, эстуарии и устьевые области рек — это очень сложные и динамичные природные объекты, которые находятся под воздействием целого комплекса разнообразных факторов как природного, так и антропогенного происхождения. Они представляют собой открытые системы, а их функционирование определяется как внутренними специфическими устьевыми процессами, так и условиями на внешних границах («входах») системы: речными факторами на верхней (речной) границе эстуария (прежде всего стоком воды, наносов, растворенных веществ, тепла) и морскими факторами на нижней (морской) его границе (уровенем моря, течениями, волнением, соленостью воды и др.). Через эти границы на эстуарии передаются все естественные и антропогенные изменения в речном бассейне или в прибрежной зоне моря (Михайлов, 1998; Wolanski, Elliott, 2016; Dalrymple et al., 1992) (рис. 12).

Если рассматривать эстуарии с точки зрения экологии, то эти водные объекты следует считать не только переходными зонами между пресноводными и морскими сообществами (т. е. экотонами) (Attrill, Rundle, 2002) (рис. 13), но и отдельными самостоятельными биотопами, в которых могут формироваться собственные экосистемы, обладающие уникальными свойствами (Одум, 1975, 1986; Whitfield, Elliott, 2011; Estuarine Ecology, 2012; Whitfield, 2021). Так, например, в зоне смешения пресной и морской воды создается особая химическая среда, которая не похожа на ту, что наблюдается в прилегающих морских или речных системах и представлена в основном постоянно меняющимся режимом солености (Аладин, 1988). В этом солевом градиенте («эстуарном барьере») способны постоянно существовать только отдельные, в высшей степени адаптированные сообщества солоноватоводных гидробионтов, которых и следует считать представителями собственно эстуарной флоры и фауны (Хлебович, 1962, 1965, 1974, 1986, 1989; Green, 1968; Kinne, 1971) (рис. 13). При этом биологическая продуктивность эстуарных экосистем — одна из самых высоких среди всех водных сообществ (Одум, 1975, 1986; Сафьянов, 1987; Алимов, 2000), поскольку их трофическая структура отличается чрезвычайным разнообразием первичных продуцентов (включая фитопланктон, макрофитобентос, солончаковые растения и др.) (Schelske, Odum, 1962; Costanza et al., 1997), наличием не только пастбищных, но и детритных пищевых цепей (в результате высокой степени взаимодействия между толщей воды и дном) и присутствием большого количества организмов самого широкого профиля (McLusky, Elliott, 2004; Estuarine Ecology, 2012).

Состояние изученности ихтиофауны эстуариев

Благодаря своим уникальным природным свойствам, а также той роли, которую эстуарии всегда играли в жизни общества, эти водные объекты представляют огромный интерес для специалистов из различных отраслей науки (Day et al., 1989; Estuarine Ecology, 2012; McLusky, Elliott, 2004). При этом наиболее активно изучение экологии эстуариев (в том числе их рыбных ресурсов) начало развиваться только во второй половине XX века, когда в процессе увеличения населения в прибрежных районах и роста влияния человечества на природные процессы существенно возрос общественный интерес к проблемам охраны окружающей среды (Одум, 1975, 1986).

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

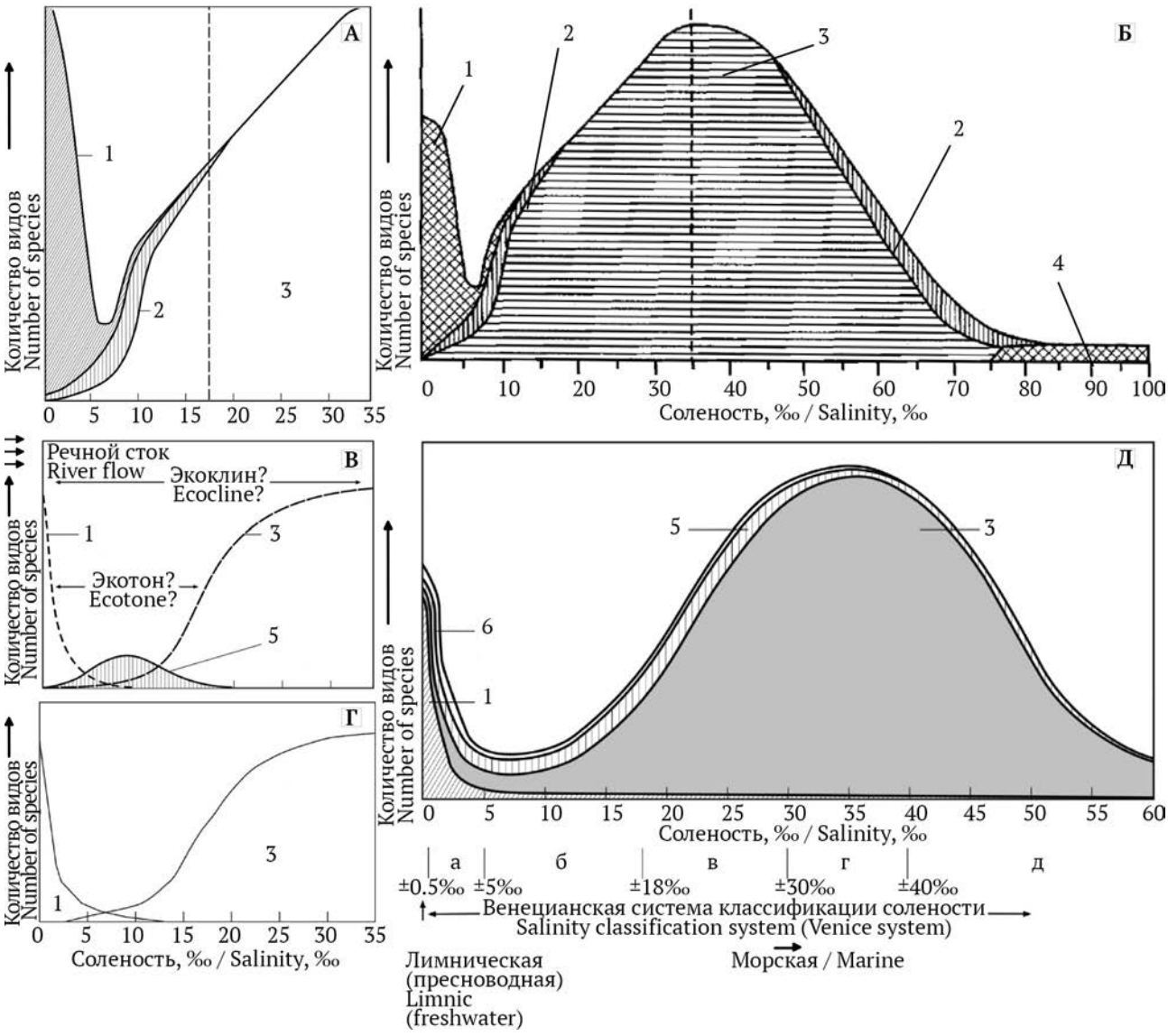


Рис. 13. Примеры некоторых концептуальных моделей изменения биологического разнообразия вдоль градиента солености: А — диаграмма Ремане (левая наклонная заштрихованная зона соответствует пресноводным видам, вертикально заштрихованная зона — солоноватоводным видам, белая зона ниже кривой — морским видам; вертикальная пунктирная линия отражает соленость, приблизительно равную 50% морской воды) (Remane, 1934); Б — состав водной фауны в зависимости от солености (по Хлебович, 1962) (левая часть графика взята из Remane, 1934, правая составлена на основе списка видов Hedgpeth, 1959); В — отредактированная версия диаграммы Ремане (перерисована из Barnes, 1974) с концепциями экотона и экоклина (из Attrill, Rundle, 2002) («солоноватоводные» виды на этой диаграмме заменены на «эстуарные»); Г — перерисованный вариант предыдущей диаграммы, на которой удалены эстуарные виды (на основе данных из Attrill, Rundle, 2002; по Vasconcelos et al., 2011); Д — концептуальная модель изменения биологического разнообразия вдоль градиента солености в соответствии с Венецианской системой классификации соленостей (The Venice system.., 1959) от пресноводных до гипергалинных условий (по материалам из Whitfield et al., 2012, 2022a). Условные обозначения видов живых организмов на рис. А–Д: 1 — пресноводные; 2 — солоноватоводные; 3 — морские; 4 — гипергалинные пресноводного происхождения; 5 — эстуарные; 6 — проходные (диадромные). Условные обозначения экологических зон на рис. Д: а — олигогалинная; б — мезогалинная; в — полигалинная; г — эугалинная; д — гипергалинная

Fig. 13. Examples of some conceptual models of biodiversity change along the salinity gradient: A – the Remane diagram (the slanted hashed area represents freshwater species, vertical hashed area corresponds to brackish species, and white area below the curve marine species; the vertical dashed line represent salinity of approximately 50% seawater) (Remane, 1934); Б – composition of the hydrobionts depending on salinity (according to Хлебович, 1962) (left part of the graph is taken from Remane, 1934, the right part is based on the list of species from Hedgpeth, 1959); B – the “revised version” of the Remane diagram (redrawn from Barnes, 1974) with ecotone and ecocline concepts (from Attrill, Rundle, 2002) (“brackish” species have been replaced by “estuarine” species in this diagram); Г – redrawn version of the previous diagram in which estuarine species have been removed (based on data from Attrill, Rundle, 2002; from Vasconcelos et al., 2011); Д – conceptual model of biodiversity change along salinity continuum (according to the Venice salinity classification system, The Venice system.., 1959) from freshwater to hyperhaline conditions (based on data from Whitfield et al., 2012, 2022a). Symbols of species of living organisms in fig. A–Д: 1 – freshwater; 2 – brackish; 3 – marine; 4 – hypergaline of freshwater origin; 5 – estuarine; 6 – diadromous. Symbols of ecological zones in fig. Д: a – oligohaline; b – mesohaline; c – polyhaline; d – euhaline; e – hyperhaline

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

Поскольку сообщества рыб — это важнейшие компоненты эстуарных экосистем, которые являются неотъемлемой частью их биологического разнообразия, трофических сетей и общей продуктивности, а рыбные запасы и рыболовство в устьях рек всегда имели важнейшее значение для местного населения, в рамках комплексных экологических исследований были проведены и специальные работы по изучению ихтиофауны эстуариев (Vasconcelos et al., 2011; Estuarine Ecology, 2012; Fish.., 2022). Результаты этих исследований также были представлены во множестве публикаций, в том числе в виде больших сводных монографий (Blaber, 1997, 2000; Able, Fahay, 1998, 2010; Whitfield, 1998, 2019; Fishes.., 2002; Fish.., 2022). Однако количество таких работ и объем имеющихся знаний об эстуарной ихтиофауне значительно различаются в отдельных странах и регионах мира (Estuarine Ecology, 2012; Harrison, Whitfield, 2022).

Наиболее детальные исследования ихтиофауны эстуариев выполнены в Южной Африке (Whitfield, 1998, 1999, 2019; Harrison, 2005); Австралии (Potter et al., 1986, 1990; Blaber et al., 1995; Blaber, 2000, 2013); США (McHugh, 1967, 1976; Ray, 1997; Ray et al.., 1997; Able, Fahay, 1998, 2010), Канаде (Levy, Levings, 1978; Levings, 2016); во многих странах Европы (Великобритания, Португалия, Бельгия, Франция, Нидерланды, Германия, Норвегия, Испания) (Haedrich, 1983; Elliott, Dewailly, 1995; Vasconcelos et al., 2011; Fishes.., 2002; Nicolas et al., 2010). Несколько меньше были охвачены подобными наблюдениями отдельные районы в умеренных водах Южной Америки (Chao et al., 1982; Blaber, Barletta, 2016; Barletta, Lima, 2019); в тропических эстуариях Филиппин, Малайзии, Индии, Бангладеш, Колумбии, Венесуэлы, Бразилии, Мексики (Pauly, 1982; Fish Community.., 1985; Ecology of.., 1987; Pauly, Yáñez-Arancibia, 1994, 2013; Fauna.., 1998; Blaber, 1997, 2000; Khan, 2003; Evaluation.., 2009; Kannappan, Karthikeyan, 2013), а также в некоторых других регионах мира (Coasts and Estuaries, 2019; Harrison, Whitfield, 2022; Fish.., 2022).

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

В этой связи очень показательным является такой факт. В 2022 г. за рубежом была издана коллективная двухтомная монография «Рыбы и рыболовство в эстуариях: глобальные перспективы» (Fish and Fisheries in Estuaries: A Global Perspective) (Fish.., 2022). Этот уникаль-

ный труд включает более 1000 страниц и содержит все современные знания об ихтиофауне и рыболовстве в огромном количестве эстуариев по всему миру. Авторами данной монографии являются 52 ученых из 14 разных стран мира, а основными редакторами — четыре ведущих мировых специалиста в этой области (A. Whitfield, Южная Африка; K. Able, США; S. Blaber, Австралия; M. Elliott, Великобритания). Российские ученые в этой работе, к сожалению, участия не принимали.

В процессе многолетних исследований зарубежными ихтиологами и экологами были разработаны основные концептуальные подходы, а также выработана специальная терминология, которая сейчас в основном используется за рубежом для описания эстуарной экологии рыб (Whitfield, 1998, 2019; Fishes.., 2002; Whitfield et al., 2012; Potter et al., 2015; Wolanski, Elliott, 2016; Fish.., 2022). Данные подходы и терминология не всегда согласуются с ее российскими «аналогами», поскольку у нас в стране сам термин «эстуарий» начал широко применяться значительно позже, чем в зарубежной литературе — только в 1970–1980-е гг. (Шубников, 1977; Сафьянов, 1987; Михайлов, 1997, 1998; Михайлов, Горин, 2012). Поэтому ниже представлены основные современные научные представления об условиях формирования сообщества рыб в эстуариях, а также рассмотрена специальная терминология, которая будет использована в нашей работе.

Условия формирования сообществ рыб в эстуариях

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

На основании результатов изучения эстуарной ихтиофауны в разных регионах мира было показано, что ее состав может включать рыб различных экологических групп (пресноводных, проходных, морских, собственно эстуарных и т. п.) (см. рис. 13), а его формирование определяется главным образом экологическими причинами: спецификой среды обитания в этих водных объектах, индивидуальными адаптациями каждого вида к этим условиям, а также их внутривидовыми жизненными стратегиями (Wallace et al., 1984a, b; Wootton, 1990; Able, Fahay, 1998, 2010; Fishes.., 2002; Potter et al., 2015; Whitfield, 1998, 2019; Fish.., 2022).

Так, С. Блабер (Blaber, 1997, 2000) на примере эстуариев тропической зоны показал, что состав эстуарной ихтиофауны может зависеть от взаимодействия целого ряда факторов, среди которых наиболее важными являются размеры эстуария, его форма, глубина, конфигурация устья и основные элементы гидрологического режима (прежде всего, приливы, соленость и мутность), а также характер и глубина прилегающей прибрежной зоны. В несколько меньшей степени на состав эстуарной ихтиофауны влияют величина речного стока и географическое положение эстуария, как по широте, так и по отношению к основным океанографическим особенностям района, например, таким как морские течения, каньоны и рифы, и т. п. (Blaber, 1997, 2000). При сравнении состава ихтиофауны 135 европейских эстуариев (от Португалии до Шотландии) Д. Николас с соавторами (Nicolas et al., 2010) также пришли к аналогичному выводу, что основной абиотической переменной, определяющей видовое богатство рыб в эстуариях (среди переменных, в основном связанных с их физико-географическими условиями), является размер водного объекта. Однако результаты некоторых других исследований показали, что на общие оценки разнообразия эстуарной фауны и положительную взаимосвязь между масштабами эстуария и общим числом видов рыб могут влиять и другие факторы. Например, методический аспект, связанный с тем, что обследование больших площадей подразумевает большее количество собранных проб, лучшую изученность и, соответственно, большую репрезентативность данных (Колпаков, 2018; Pihl et al., 2002). Или экологический эффект, когда многообразие внешних условий в пределах эстуария (от типично пресноводных до типично морских) создает большое разнообразие мест обитания и экологических ниш, которые могут быть использованы рыбами разных экологических группировок (Wootton, 1990; Blaber, 2000; Vasconcelos et al., 2011; Whitfield, 2019; Whitfield et al., 2022a) (рис. 14).

Несмотря на большое значение внешних условий, формирование эстуарного сообщества рыб (как и других эстуарных организмов) в значительной степени зависит также от экологической пластичности и жизненных стратегий

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

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

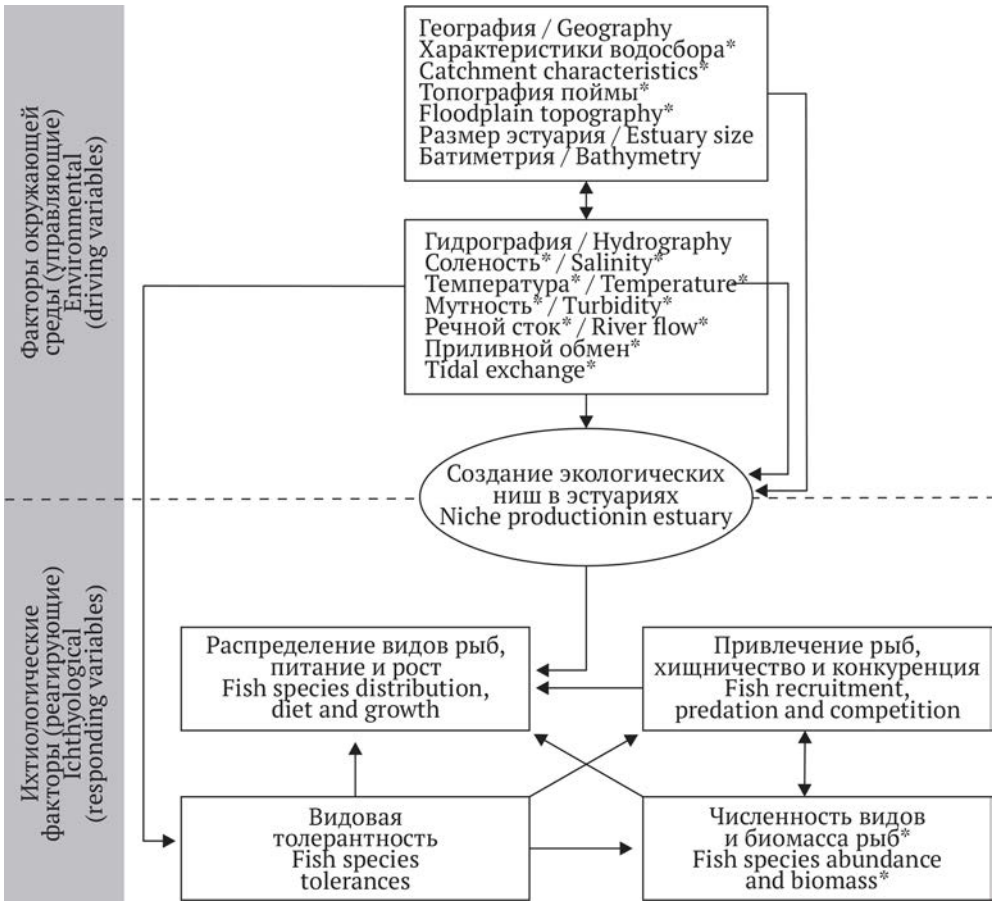


Рис. 14. Схема взаимодействий между отдельными факторами окружающей среды и рыбами в эстуариях (звездочками отмечены переменные, на которые часто влияет антропогенная деятельность) (по данным из Whitfield, Elliott, 2002; Whitfield et al., 2022a)
Fig. 14. Interactions between selected environmental and fish variables in estuaries (an asterisk denotes those variables that are often influenced by anthropogenic activities) (based on Whitfield, Elliott, 2002; Whitfield et al., 2022a)

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

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

В целом можно отметить, что ихтиофауна эстуариев имеет сходство как с морской, так и с пресноводной фауной, но может иметь и собственный состав рыбного населения (Blaber, 1985). Несмотря на существенную вариабельность условий среды в эстуариях, состав эстуарных сообществ рыб в разных биогеографических регионах относительно стабилен и имеет более или менее предсказуемый видовой состав и характер распределения (Whitfield, 1998, 2019; Harrison, Whitfield, 2022). Такое постоянство можно объяснить широкой встречаемостью и распространением отдельных видов рыб, которые формируют конкретные экологические группировки вдоль экологических градиентов (например, солености и температуры); общим преобладанием в эстуариях относительно небольшого числа физиологически адаптированных видов рыб (Shulte, 2007); сезонными миграциями в эстуарии пресноводных и морских видов, а также транзитными миграциями проходных рыб; относительно стабильными кормовыми условиями для рыб в эстуариях и т. п. (Хлебович, 1986; Moyle, Cech, 1982; Kennish, 1990; Whitfield, 1998, 2019; Greenwood, 2007).

Классификация жизненных стратегий эстуарных рыб

Весьма важная задача, которая возникает при изучении ихтиофауны любого географического региона (в том числе и эстуарных рыб) — выделение в ее составе отдельных экологических группировок. Причем в качестве основы для такой классификации могут быть использованы разные базовые биологические и экологические свойства рыб: например, их отношение к разным абиотическим факторам среды (глубина, соленость, температура, растворенный кислород, освещенность, загрязнение и др.); принадлежность к отдельному ихтиоцену или биотопу обитания; тип питания или размножения; специфика миграционной активности и т. п. (Никольский, 1974a; Черешнев, 1996a; Земнухов, 2008; Яржомбек, Козлов, 2010; Федорец, 2014; Колпаков, 2018; Wallace, 1975; Wallace, Van der Elst, 1975; Wootton, 1992; Whitfield, 1994, 1998, 1999, 2019, 2020; Elliott et al., 2007; Potter et al., 2015).

В настоящее время в мировой литературе существует множество классификаций эстуарных рыб. Однако считается, что все эти классификации в той или иной степени являются ограниченными (Земнухов, 2008; Vasconcelos et al., 2011; Potter et al., 2015). Например, в предыдущем разделе было показано, что такой фактор, как соленость, может играть ведущую роль в распределении отдельных видов рыб в пределах эстуариев, однако в целом широкая устойчивость к изменениям этого фактора является основополагающим преимуществом для любых живых организмов, населяющих эстуарные экосистемы (Хлебович, 1974, 1986; Elliott

et al., 2007). Поэтому сам по себе уровень солености еще не является основным фактором, определяющим способность рыб обитать в эстуариях, т. к. они в случае необходимости легко могут избегать осолоняемые участки и мигрировать в места с более подходящими для них условиями среды (Blaber, 2000; Franco et al., 2008).

Поскольку эстуарии можно рассматривать и как переходные зоны между пресноводными и морскими биотопами, а их ихтиофауна может формироваться рыбами разных биотопических группировок, все большую популярность среди специалистов во всем мире приобретает разделение эстуарных видов рыб на так называемые «функциональные экологические группы», которые также известны под названиями «экологические гильдии» [По определению П. Джиллера (1988), гильдия – это группа видов, использующих определенный ресурс или совокупность ресурсов функционально сходным образом. Исследования на уровне гильдий имеют большое значение в экологии, так как гильдии, по-видимому, служат аренами наиболее интенсивных межвидовых взаимодействий], или «фенологические группы» (Whitfield, 1998, 2019; Elliott et al., 2007; Земнухов, 2008; Potter et al., 2015; Wolanski, Elliott, 2016). Считается, что такой подход к классификации полезен для экологических исследований, поскольку позволяет сфокусироваться только на общих характеристиках и проводить сравнительный анализ сообществ рыб без учета конкретного видового состава ихтиофауны, которая, конечно же, будет различаться в различных биогеографических регионах (Vasconcelos et al., 2011; Potter et al., 2015; Whitfield, 2019). В целом, подход на основе «гильдий» является очень важным инструментом для понимания функциональных и структурных особенностей эстуарных ихтиоценов, поскольку может также учитывать изменения в экологических нишах в связи с общими физико-географическими и гидролого-морфологическими различиями отдельных регионов и эстуариев (Земнухов, 2008; Elliott, Dewailly, 1995; Franco et al., 2008).

Следует подчеркнуть, что в российской ихтиологии до сих пор не существует общепринятой специальной терминологии для описания эстуарных рыб. Чаще всего отечественные ихтиологи для характеристики приуроченности всех рыб к отдельным биотопам выделяют следующие базовые экологические группы: *морские*, *проходные*, *пресноводные* и *солоноватоводные* рыбы (Шмидт, 1904; Владимиров, 1957; Подлесных, 1968; Никольский, 1974а; Шубников, 1976; 1977; Гриценко, 2002; Кудерский и др., 2008; Кузнецов, 2014; Федорец, 2014; Колпаков, 2018; Дылдин и др., 2022, 2023а; и др.). В зарубежной практике всех рыб, встречающихся в эстуариях, обычно также относят к четырем базовым экологическим группам: *морские*, *диадромные*, *пресноводные* и *эстуарные* (Whitfield, 1998, 2019; Able, Fahay, 1998, 2010; Fishes.., 2002; Elliott et al., 2007; Franco et al., 2008; Whitfield et al., 2012; Potter et al., 2015; Wolanski, Elliott, 2016; Fish.., 2022). Таким образом, русские термины «проходные» и «солоноватоводные» рыбы, по сути, являются синонимами англоязычных терминов «диадромные» и «эстуарные» рыбы, с той лишь разницей, что к группе солоноватоводных рыб отечественные ихтиологи относят также виды, населяющие опресненные участки морей, а также внутренние моря с пониженной соленостью (например, Каспийское, Азовское, Аральское или Балтийское) (Никольский, 1974а; Дылдин и др., 2022, 2023а). Многие российские ихтиологи очень часто также используют термин *полупроходные* рыбы (Владимиров, 1957; Подлесных, 1968; Шубников, 1976, 1977; Гриценко, 2002; Матковский, 2006; Федорец, 2014; и др.). Это группа рыб, которая занимает промежуточное положение между пресноводными и проходными формами. Полупроходные рыбы заходят для размножения в низовья рек (причем, это может происходить как со стороны реки, так и моря), а кормятся в пресной или солоноватой воде (Никольский, 1974а; Шубников, 1976). В отдельных случаях российские специалисты могут использовать и другие общепринятые термины: например, *амфидромные* рыбы (определение см. ниже) (Колпаков, Милованкин, 2010; Колпаков, 2018; Дылдин и др., 2023б), или даже собственную терминологию — например, «эстуарно-морские», «эстуарно-пресноводные» (Земнухов, 2008), или «морские-солоноватоводные», «пресноводные-солоноватоводные» рыбы (Дылдин и др., 2023б).

Ниже представлена экологическая классификация (рис. 15), разработанная в последние годы ведущими зарубежными специалистами по эстуарной ихтиофауне и основанная на типах жизненных стратегий рыб (Whitfield, 1998, 2019; Elliott et al., 2007; Vasconcelos et al., 2011; Franco et al., 2008; Potter et al., 2015; Wolanski, Elliott, 2016; Fish.., 2022). Данная классификация была взята за основу для описания отдельных экологических группировок рыб в нашей работе (см. раздел «Экологические группировки эстуарных рыб»), поскольку для нее пока нет

отечественных аналогов. При этом в тексте работы данная классификация, где это было возможно, соотнесена с терминологией, принятой в России (Никольский, 1974а; Яржомбек, Козлов, 2010). Сейчас данная классификация состоит из четырех базовых экологических групп и включает 14 подгрупп (=группировок, жизненных стратегий или гильдий) (рис. 15):

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

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

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

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

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

– *анадромные* (*anadromous*): нагуливаются в море, а для размножения мигрируют в пресноводные водоемы;

– *полуанадромные* (*semi-anadromous*): нагуливаются в море и совершают нерестовые миграции из моря только до верхней «пресноводной» границы эстуариев, но далеко не заходят в пресную воду;

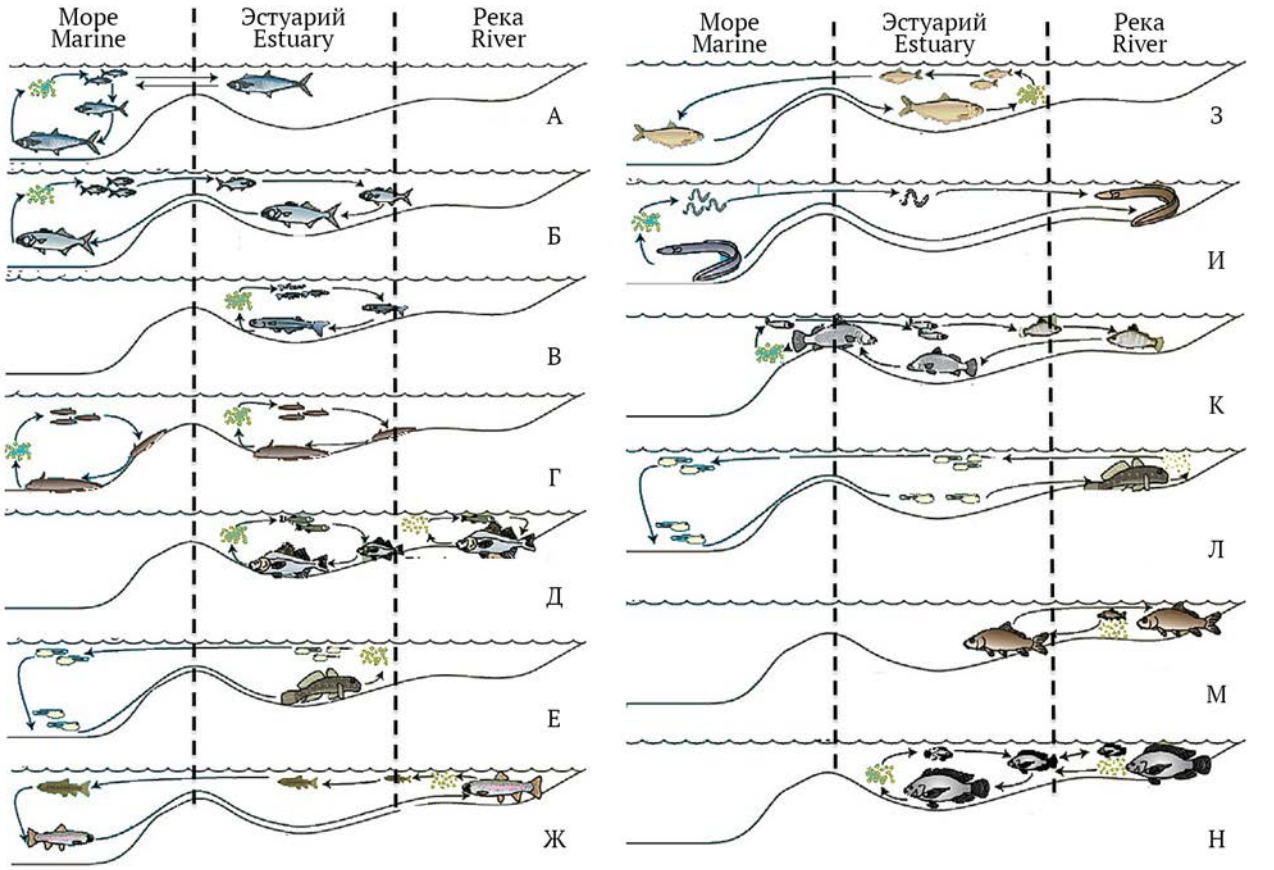


Рис. 15. Экологические группировки (жизненные стратегии) различных видов эстуарных рыб: А — собственно морские; Б — морские эстуарно-адаптированные / морские эстуарно-зависимые; В — собственно эстуарные; Г — эстуарно-морские; Д — эстуарно-пресноводные; Е — эстуарные мигранты; Ж — анадромные; З — полуанадромные; И — катадромные; К — полукатадромные; Л — амфидромные; М — собственно пресноводные; Н — пресноводные эстуарно-адаптированные (основано на данных Potter et al., 2015; Wolanski, Elliott, 2016)

Fig. 15. Life cycle guilds of estuary-associated fishes: А – marine straggler; Б – marine estuarine-opportunist / marine estuarine-dependent; В – solely estuarine; Г – estuarine&marine; Д – estuarine&freshwater; Е – estuarine migrant; Ж – anadromous; З – semi-anadromous; И – catadromous; К – semi-catadromous; Л – amphidromous; М – freshwater straggler; Н – freshwater estuarine-opportunist (based on data from Potter et al., 2015; Wolanski, Elliott, 2016

– *катадромные* (*catadromous*): живут в пресных водах и мигрируют в море для размножения;

– *полукатадромные* (*semi-catadromous*): совершают нерестовые миграции только до нижней «морской» границы эстуариев, но не заходят в морскую воду;

– *амфидромные* (*amphidromous*): нерестятся в пресной воде, личинками мигрируют в море для нагула, с последующей миграцией обратно в пресную воду, где уже происходит наибольший соматический рост, а также нерест.

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

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

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

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

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

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

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

– *эстуарные мигранты* (*estuarine migrant*): нерестятся в эстуариях, но могут быть вынесены в море на стадии личинки, и позднее, на определенном этапе, снова вернуться в эстуарий (рис. 15).

Проблема зависимости рыб от эстуариев

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

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

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

как морские, так и собственно эстуарные или диадромные таксоны (Potter et al., 2015).

В итоге многие исследователи пришли к мнению, что всех рыб, которые могут использовать эстуарии в качестве местообитаний, следует рассматривать либо как облигатных (обязательных), либо как факультативных (не обязательных) пользователей этих биотопов (Able, 2005; Ray, 2005; Potter et al., 2015; Whitfield, 2020; Fish.., 2022) (рис. 16). Те таксоны, которые используют только морскую или только пресноводную среду в течение большей части их жизненного цикла, это виды, в меньшей степени зависящие от эстуариев. И наоборот: таксоны, большая часть жизненного цикла которых связана с устьями рек или которые вынуждены использовать их в качестве каналов связи между пресноводными и морскими экосистемами (например, анадромные рыбы), будут наиболее зависимыми от эстуариев (Whitfield, 2020; Whitfield et al., 2023b). Таким образом, рыбы из категорий *анадромные*, *полуанадромные*, *морские эстуарно-зависимые*, *собственно эстуарные* и *эстуарные мигранты* могут быть отнесены к облигатным пользователям эстуариев (рис. 16). Виды, которые принадлежат к группировкам *эстуарно-морских* и *эстуарно-пресноводных*, и для которых эстуарии необходимы для завершения их жизненного цикла, также необходимо относить к числу облигатных. Напротив, виды рыб, относящиеся к *собственно морским*, *морским эстуарно-адаптированным*, *собственно пресноводным* и *пресноводным эстуарно-адаптированным*, можно рассматривать в качестве факультативных пользователей эстуариев (Potter et al., 2015; Whitfield, 2020; Whitfield et al., 2023b).

Ключевые экологические факторы формирования эстуарной ихтиофауны Камчатки

Биологические сообщества эстуариев Камчатки, как и любого другого региона мира, формируются под воздействием комплекса разнообразных экологических факторов. Из них основополагающими для структурно-функциональной организации любых эстуарных экосистем (включая такие их компоненты, как ихтиоцены) являются: 1) региональные природные условия, непосредственно влияющие на абиотические характеристики среды обитания в эстуариях (см. рис. 14); 2) биогеографические особенности местной флоры и фауны, от которых зависит состав эстуарных сообществ данного региона; 3) интенсивность хозяйственной деятельности на территории, определяющая степень антропогенной нагрузки на эстуарные экосистемы и биологические ресурсы эстуариев (Михайлов, 1998; McLusky, Elliott, 2004; Estuarine Ecology, 2012; Fish.., 2022).

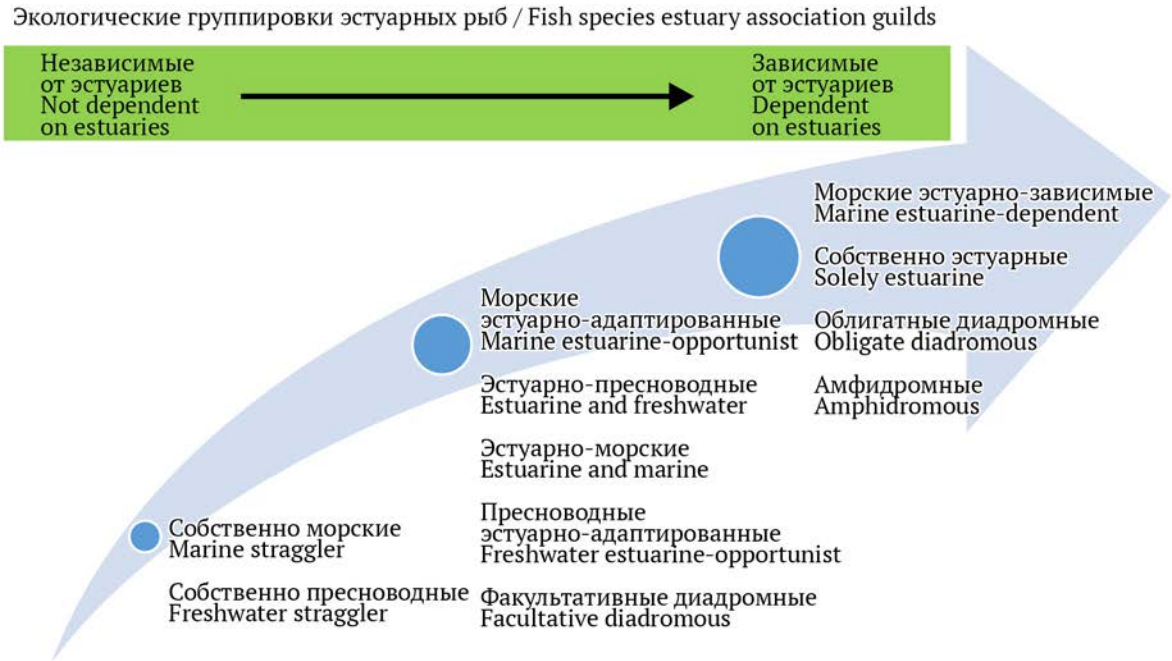


Рис. 16. Диаграмма, представляющая постепенное изменение степени зависимости от эстуариев у рыб разных экологических групп (слева внизу — полностью независимые; справа вверху — полностью зависимые) (Whitfield, 2020)
Fig. 16. Diagrammatic representation of the gradual change in the level of estuary association by fish guilds (lower left – not independent; upper right – completely dependent) (Whitfield, 2020)

Необходимо отметить, что благодаря слабой заселенности территории, эстуарные экосистемы Камчатского края в целом еще очень мало затронуты хозяйственной деятельностью (Горин, 2012; Горин, Коваль, 2015а; Коваль, Горин, 2016). Заметное прямое антропогенное воздействие сейчас могут испытывать лишь некоторые эстуарии этого региона, расположенные в локальных и самых густонаселенных районах (например, Авачинская губа) (Матюшин, 1989; Транбенкова, 1999; Лепская и др., 2014; Токранов, Мурашева, 2018б) или на берегах которых существует развитая инфраструктура рыбопромышленного комплекса (например, устья рек Камчатка, Большая, Озерная и некоторых др.) (Коваль, Горин, 2021а; Коваль и др., 2023; Koval et al., 2018; Koval, Gorin, 2019). При этом такой антропогенный фактор, как рыболовство, также может служить одной из ключевых причин, определяющих биологическую структуру сообщества рыб и общее состояние ресурсов промысловых видов в отдельных речных бассейнах или эстуариях Камчатки (Коваль и др., 2015б, в, 2018а, 2020, 2023; Коваль, Горин, 2020; Koval, Gorin, 2013, 2019, 2021). Если оценивать состояние эстуарных экосистем Камчатки в региональном масштабе, то можно заключить, что основополагающую роль в экосистемных процессах во всех эстуариях этого региона все еще играют природные факторы (Горин, 2009, 2012). Среди естественных факторов ведущими физическими процессами в формировании природных комплексов устьев рек Камчатки являются гидролого-морфологические устьевые процессы, под действием которых формируются, существуют и трансформируются гидрологический режим и рельеф эстуариев и создаются гидролого-экологические условия, необходимые для существования биологических сообществ (в том числе эстуарной ихтиофауны) (Полонский и др., 1992; Михайлов, 1997, 1998; Горин, 2009, 2012) (см. рис. 11).

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

Обширность территории и разнообразие природных условий, а также зональность биологических сообществ (главным образом пресноводных и прибрежных эскосистем) определяют видовой состав и структурную организацию эстуарных биоценозов в разных частях Камчатского края. В зависимости от того, на каком участке камчатского побережья расположен эстуарий, он характеризуется сложным спектром ряда экологических характеристик, связанных прежде всего с водным режимом реки и гидрологическими условиями в прибрежной зоне моря, с морфологическим строением и гидрологическими процессами в самом эстуарии, биологическим разнообразием местной флоры и фауны и мн. др. (Potter et al., 2016). Комплексное сочетание указанных природных факторов определяет такие важнейшие экосистемные свойства эстуария, как источники поступления вещества и энергии; возможность их накопления и переработки; типы, общую величину и интенсивность первичного продуцирования и т. п. (Estuarine Ecology, 2012; Wolanski, Elliott, 2016). От этого, в свою очередь, напрямую зависят состав и структурная организация биоты эстуария, численность и биомасса растений и животных, трофическая структура и общая продуктивность экосистемы в целом и, как следствие, возможность использования рыбами этого эстуария (или отдельных его участков) в качестве мест обитания (Whitfield et al., 2022a).

Следует отметить, что отдельные аспекты влияния внешних условий на рыб в эстуариях Камчатки прямо или косвенно уже рассматри-

вались некоторыми исследователями, изучавшими эстуарную ихтиофауну этого региона (например, Виноградов, 1949а; Матюшин, 1989; Карманов, 1990; Токранов, 1994; Карпенко, 1998; Транбенкова, 1999; Максименков и др., 2000; Максименков, 2007; Павлов и др., 2009, 2016; Токранов, Шейко, 2015; Токранов, Мурашева, 2018б). Вместе с тем такие исследования по большей части были направлены на изучение собственно ихтиофауны (или отдельных ее компонентов) или решали различные прикладные рыбохозяйственные задачи [В процессе предыдущих ихтиологических исследований фоновые наблюдения в эстуариях Камчатки или не проводили вообще, или их выполняли попутно, и они ограничивались эпизодическим измерением лишь одной или двух гидрологических характеристик (обычно это были температура и крайне редко – соленость воды)]. Результаты наших комплексных исследований позволили получить новую информацию по этой проблеме, и теперь есть возможность рассмотреть этот вопрос более детально с учетом тех факторов, которые, на наш взгляд, имеют важнейшее значение для формирования эстуарной ихтиофауны Камчатского края в масштабах всего региона.

Физико-географические условия

Общая площадь Камчатского края составляет ≈464 тыс. км^2. Основную часть его территории (≈270 тыс. км^2) занимает п-ов Камчатка, который вытянут с севера на юг на 1200 км и соединяется с материком узким перешейком (шириной до 93 км) (рис. 17). Южнее п-ова Камчатка расположена гряда Курильских о-вов, от которой он отделен Первым Курильским проливом. К материковой части края (≈194 тыс. км^2) относится территория, которая включает бассейны рек (или некоторую их часть), впадающих в Пенжинскую губу Охотского моря на северо-западе, а также в Берингово море на северо-востоке. К западу от северной границы края расположен бассейн р. Гижига, а к северу — бассейны рек Колыма, Анадырь и Хатырка (Ресурсы.., 1973; Самойлова и др., 2016). Длина береговой линии западного (охотоморского) побережья края составляет ≈2000 км, а восточного (тихоокеанского и беринговоморского) — ≈2500 км.

Численность населения региона (по данным на начало 2023 г.) составляет ≈288 тыс. чел. (≈0,2% от численности населения Российской Федерации) (Камчатский край, 2023), основная часть которого проживает в пределах агломерации, расположенной в районе Авачинской губы и включающей три крупных населенных пункта: г. Петропавловск-Камчатский (административный центр Камчатского края, ≈180 тыс. чел.) (рис. 17), г. Елизово (≈40 тыс. чел.) и г. Вилючинск (≈20 тыс. чел.). Остальное население (≈50 тыс. чел.) проживает в бассейнах рек Авача и Паратунка, Большая и Камчатка, а также в прибрежных поселках. Большая часть территории края не заселена (средняя плотность населения — 0,62 чел./км^2).

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

Основные элементы орографии п-ова Камчатка вытянуты в северо-северо-восточном направлении, вдоль его продольной оси (рис. 17). Для северной (материковой) части Камчатского края характерно более сложное распределение горных хребтов и межгорных впадин. Западная часть п-ова Камчатка занята преимущественно холмисто-увалистой равниной и прибрежной низменностью, а юго-восточная часть полуострова представляет собой сильно расчлененное вулканическое нагорье, где сосредоточены почти все действующие вулканы Камчатки (Вулканы.., 2015). Здесь широко распространены выходы горячих и термальных источников, а также гейзеров. Восточная часть п-ова Камчатка и материковая часть края заняты в основном горными системами, где отчетливо прослеживается вертикальная зональность климата, почв и растительного покрова (Комаров, 1950; Захарихина, 2009; Нешатаева, 2009, 2011).

Климат Камчатки определяется рельефом местности, близостью морей и океана, а также активной циклонической деятельностью (Ресурсы.., 1973; Кондратюк, 1974). На побережье

центральной и южной части Камчатского края климат главным образом умеренный муссонный, во внутренних районах — умеренный континентальный, а на севере — субарктический. Средняя температура января на полуострове — минус 15,5 °С, на прилегающей части материка — минус 25 °С. Средняя температура июля — +13,2 °С. Количество атмосферных осадков сильно различается по территории: от 300 мм в год на крайнем северо-западе края до 2500 мм в год на юго-востоке п-ова Камчатка. На севере края преобладает многолетняя мерзлота (Кацыка, 1966; Кондратюк, 1974; Шкаберда, 2014; Камчатский край.., 2023).



Рис. 17. Географическое положение и физико-географическая карта Камчатского края (Самойлова и др., 2016)
Fig. 17. Geographical location and physical-geographic map of Kamchatka Territory (Самойлова et al., 2016)

Речная сеть. По территории Камчатского края протекает более 140 000 рек общей протяженностью ≈350 000 км, большая часть которых относится к малым рекам и ручьям (95% приходится на реки длиной менее 10 км) (Ресурсы.., 1973). Даже самые крупные реки Камчатки имеют относительно небольшую длину, что объясняется близким расположением основных речных водоразделов от морского побережья (Васьковский, 1960). Крупнейшими реками края являются: Камчатка (длина 758 км), Пенжина (713 км), Таловка (458 км), Вывенка (395 км), Парень (310 км), Тигиль (300 км), Апука (296 км), Пахача (293 км), Большая (275 км), Морошечная (270 км), Хайрюзова (265 км) (табл. 3, рис. 18).

Почти половина всех рек Камчатки (≈49%) — горные, что соответствует преобладанию горного рельефа на полуострове. На долю равнинных русел приходится немногим более 10% (Ермакова, 2009; Опасные.., 2014). Причем большинство крупных рек Камчатки в своем верх-

Таблица 3. Основные гидролого-морфологические характеристики крупнейших рек, впадающих в море на западном и восточном побережье Камчатского края (включая некоторые средние и малые водотоки)
Table 3. Main hydrological and morphological characteristics of the largest rivers flowing into the sea on the western and eastern coasts of Kamchatka Territory (including some medium and small watercourses)

№	Название реки River name	Т	*L*, км km	*F*, км² km²	*Q*, м³/с m³/sec	№	Название реки River name	Т	*L*, км km	*F*, км² km²	*Q*, м³/с m³/sec
Западное побережье / Western coast											
1	Парень / Paren’	ПГ	310	13 200	212,0	21	Белоголовая Belogolovaya	ПГ	226	4000	63,3
2	Тылхой / Typkhoi	ПГ	180	5950	82,5	22	Морошечная Moroshechnaya	РВ	270	5450	90,0
3	Микина / Mikina	ПГ	82*	808	–	23	Сопочная / Sopochnaya	ПГ	176	4060	93,0
4	Шесткакова / Shestakova	ПГ	40*	–	–	24	Саичик / Saichik	ПГ	131	928	21,0
5	Пенжина / Penzhina	ПГ	713	73 500	682,0	25	Ича / Icha	ПГ	233	4530	112,0
6	Таловка / Talovka	РВ	458	24 100	230,0	26	Облуковина / Oblukovina	ПГ	213	3110	71,7
7	Куйнвиваям / Kuinvivayam	ПГ	187	2420	28,4	27	Крутогорова / Krutogorova	ПГ	169	2650	69,2
8	Рекинники / Rekinniki	ПГ	146	5090	71,1	28	Колпакова / Kolpakova	ПГ	185	2730	71,2
9	Пустая / Pustaya	ПГ	205	5620	104,0	29	Брюмка / Brumka	ПГ	86*	810	16,9
10	Шаманка / Shamanka	ПГ	109	2250	51,5	30	Большая Воровская Bolshaya Vorovskaya	ПГ	167	3660	103,0
11	Лесная / Lesnaya	ПГ	119	3560	–	31	Удова / Udova	ПГ	103	1590	40,5
12	Кинкиль / Kinkil’	ПГ	80*	1070	–	32	Коль / Kol’	ПГ	122	1580	48,0
13	Палана / Palana	ПГ	141	2500	63,3	33	Пымта / Pymta	ПГ	115	1050	31,0
14	Кахтана / Kakhtana	ПГ	125	2290	58,0	34	Кихчик Kikhchik	ПГ	103	1950	58,0
15	Воямполка / Voyampolka	ПГ	167	7950	200,0	35	Утка / Utka	РВ	96*	788	23,0
16	Аманина / Amanina	ПГ	181	1960	33,0	36	Большая (с Удочкой) Bolshaya (with Udochka)	ПГ	275	12 700	360,0
17	Тигиль / Tigyl’	ПГ	300	17 800	295,0	37	Опала / Opala	РВ	112	2100	180,0**
18	Утхолок / Utkholok	ПГ	128	1350	22,0	38	Голыгина / Golygina	ПГ	161	4070	
19	Ковран / Kovran	ПГ	86*	1220	24,0	39	Кошегочек / Koshegochek	ПГ	63*	578	17,0
20	Хайрюзова / Khairyuzova	ПГ	265	11 600	181,0	40	Озерная / Ozernaya	ПГ	48*	1030	24,7
Восточное побережье / Eastern coast											
41	Большая Ходутка Bolshaya Khodutka	ПГ	95*	1850	40,1	61	Ивашка / Ivashka	ПГ	84*	770	–
42	Асача / Asacha	ПГ	78*	970	–	62	Дранка / Dranka	ПГ	94*	2070	–
43	Мутная / Mutnaya	ПГ	54*	721	–	63	Макаровка / Makarovka	ПГ	48*	316	–
44	Вилюча / Vilyucha	ГР	26*	–	–	64	Карага / Karaga	ПГ	109	2190	71,1
45	Большой Вилюй Bolshoy Vilyui	ГР	23*	65	2,1	65	Тымлат / Tymlat	ПГ	84*	1670	–
46	Паратунка / Paratunka	ПГ	81*	1500	55,8	66	Кичига / Kichiga	ПГ	69*	502	–
47	Авача / Avacha	ПГ	122	5090	138,0	67	Белая / Belaya	ПГ	80*	804	–
48	Налычева / Nalycheva	ПГ	80*	1460	–	68	Валоваям / Valovayam	ПГ	50*	428	–
49	Вахиль / Vakhil’	ПГ	72*	1040	–	69	Анапка / Anapka	РВ	89*	1860	–
50	Жупанова / Zhupanova	ПГ	242	6980	–	70	Вывенка / Vyvenka	ПГ	395	13 000	–
51	Семлячик*** / Semlyachik	ПГ	53*	688	–	71	Авъенваям / Avyenvayam	РВ	155	1330	–
52	Кроноцкая / Kronotskaya	ПГ	40*	2980	44,8	72	Култушная / Kultushnaya	ПГ	92*	1260	–
53	Сторож / Storozh	ПГ	110	2040	–	73	Имка / Imka	ГР	60*	889	–
54	Камчатка / Kamchatka	РВ	758	55 900	1030,0	74	Пахача / Pakhacha	ПГ	293	11 700	300,0
55	Столбовая / Stolbovaya	ПГ	93*	1110	–	75	Апука / Apuka	ПГ	296	13 600	340,0
56	Озерная Восточная / Ozernaya Vostochnaya	ПГ	145	8480	–	76	Ватыка / Vatyka	ГР	86*	1700	–
57	Ука / Uka	РВ	149	4480	–	77	Ильпи / Il’pi	ГР	113	1790	–
58	Начики / Nachiki	РВ	140	1800	–	78	Линлинваям / Linlinvayam	ГР	75*	1100	–
59	Хайлюля / Khailulya	ПГ	112	2220	–	79	Укэлаят / Ukelayat	ГР	188	6820	–
60	Русакова / Rusakova	ПГ	93*	1820	–	80	Опука / Opuka	ГР	175	5180	–

Примечание: Т — тип реки в среднем течении (ГР — горный; ПГ — полугорный; РВ — равнинный); *L* — длина реки, *F* — площадь водосбора (по данным из Гидрологическая изученность, 1964); *Q* — среднегодовой расход воды (фактические и ориентировочные расчеты с использованием метода гидрологической аналогии на основе многолетних данных Камчатского УГМС); прочерк — нет данных; * — средние и малые водотоки длиной менее 100 км; ** — общее значение для двух рек; *** — в различных источниках существует два варианта топонима этой реки и ее устьевой лагуны (Семячик и Семлячик), в нашей работе мы придерживаемся написания Семлячик, поскольку именно такое название указано в последнем издании картографического атласа Камчатского края (Атлас-определитель.., 2015)
Note: T – river type in the middle reaches (ГР – mountainous; ПГ – sub–mountainous; РВ – plain); *L* – river length and *F* – drainage area (according to the data from Гидрологическая изученность, 1964); *Q* – Average annual water discharge (actual and approximate calculations using the method of hydrological analogy based on long-term data of the Kamchatka UGMS; dash – no data; * – middle and small watercourses <100 km; ** – common to the two rivers; *** – different sources give two variants of the toponym of this river and its estuary lagoon (Semyachik and Semlyachik), in our work we stick to the spelling Semlyachik, because this is the name given in the latest edition of the cartographic atlas of Kamchatka Territory (Атлас-определитель.., 2015)

нем течении могут иметь горный, а в нижнем — полугорный или, что существенно реже, равнинный характер (рис. 19, табл. 3).

Реки Камчатки — одни из наиболее полноводных на территории России. Средний многолетний сток рек Камчатского края составляет ≈235 км^3, или ≈6% суммарного стока рек РФ (Куксина, Алексеевский, 2016). Однако для них характерна высокая пространственная изменчивость стока, которая обусловлена, помимо климатических факторов, рельефом и геологическим строением местности. Основной фазой внутригодового водного режима всех камчатских рек является весенне-летнее половодье, во время которо-

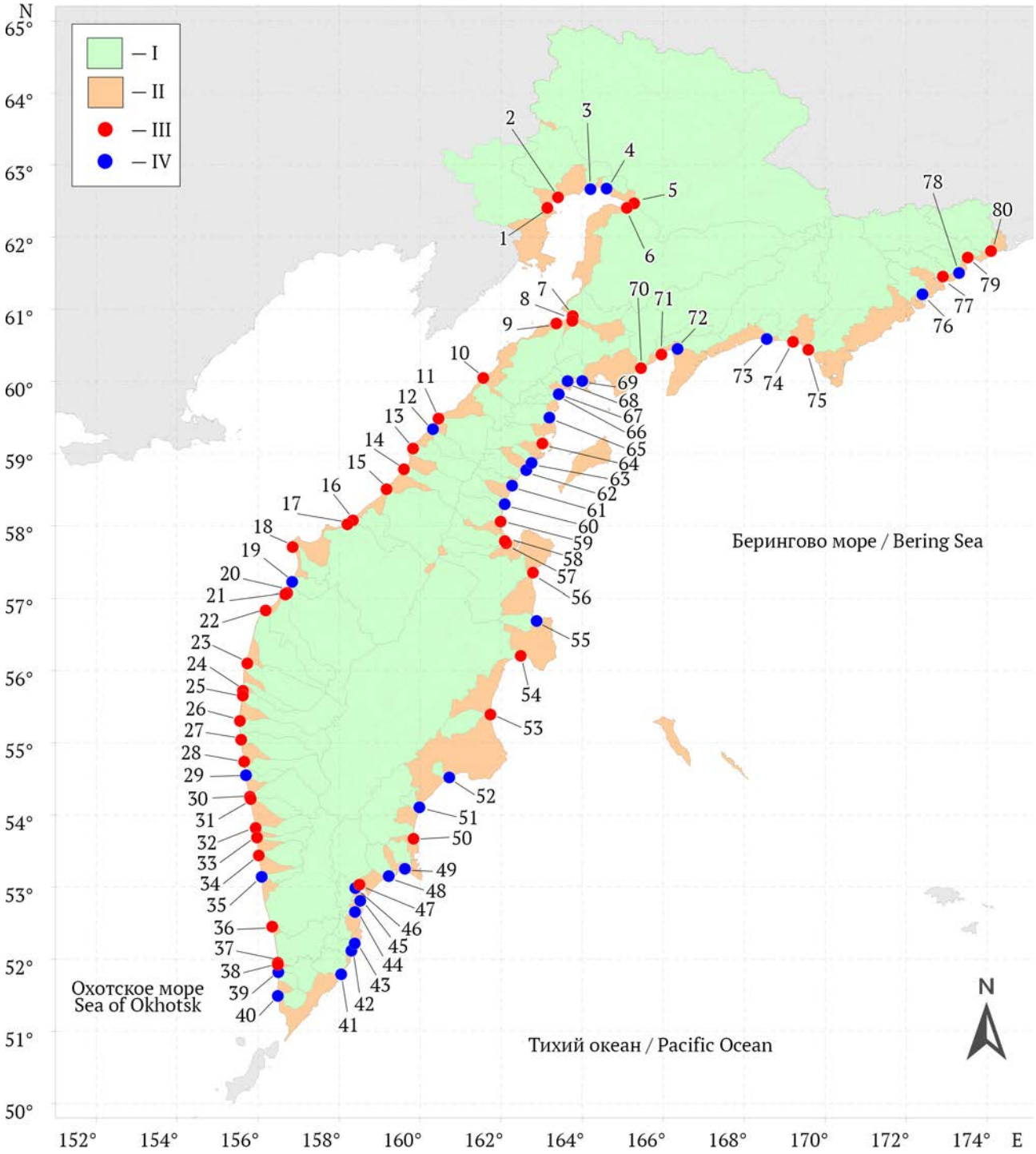


Рис. 18. Карта-схема расположения бассейнов и устьев основных рек Камчатского края: I — бассейны крупнейших рек; II — бассейны прочих малых рек; III — устья крупнейших рек; IV — устья некоторых средних и малых рек. Номера рек на рисунке соответствуют номерам рек в таблице 3
Fig. 18. Schematic map of principal river basins and estuaries of Kamchatka Territory: I – basins of the largest rivers; II – basins of other small rivers; III – estuaries of the largest rivers; IV – estuaries of some medium and small rivers. River numbers in the figure correspond to river numbers in Table 3



Рис. 19. Примеры рек, протекающих в различных районах Камчатского края: 1 — среднее течение р. Пенжины; 2 — верхнее течение р. Пустой; 3 — среднее течение р. Хайрюзова; 4 — нижнее течение р. Белоголовой; 5 — руч. Тройной (в месте впадения в р. Хайрюзова); 6 — среднее течение р. Озерной; 7 — р. Вилюча (в месте впадения в бух. Вилючинскую); 8 — нижнее течение р. Авача (в районе пригородов г. Елизово); 9 — р. Камчатка (в районе ур. р. Большие Щеки); 10 — среднее течение р. Сухой Ильчинец (в районе подножия влк Шивелуч); 11 — пр. Азабачья (в истоке оз. Азабачьего); 12 — р. Мутная (в месте впадения в Камчатский залив); 13 — нижнее течение р. Озерной Восточной; 14 — нижнее течение р. Вывенка; 15 — нижнее течение р. Апука
Fig. 19. Examples of rivers flowing in different areas of Kamchatka Territory: 1 – middle part of Penzhina R.; 2 – upper part of Pustaya R.; 3 – middle part of Khairyuzova R.; 4 – lower part of Belogolovaya R.; 5 – Troinoi Brook (at the joining Khairyuzova R.); 6 – middle part of Ozernaya R.; 7 – Vilyucha R. (at the entrance into Vilyuchinskaya Bay); 8 – lower part of Avacha R. (in the area of Yelizovo suburbs); 9 – Kamchatka R. (in the area of Bolshiye Shcheki Stream); 10 – middle part of Sukhoi Ilchinets Stream (near the foot of Shiveluch Volcano); 11 – Azabachya Channel (at the outlet of Azabachye Lake); 12 – Mutnaya R. (at the entrance into Kamchatka Gulf); 13 – lower reaches of Ozernaya Vostochnaya R.; 14 – lower reaches of Vyvenka R.; 15 – lower reaches of Apuka R.

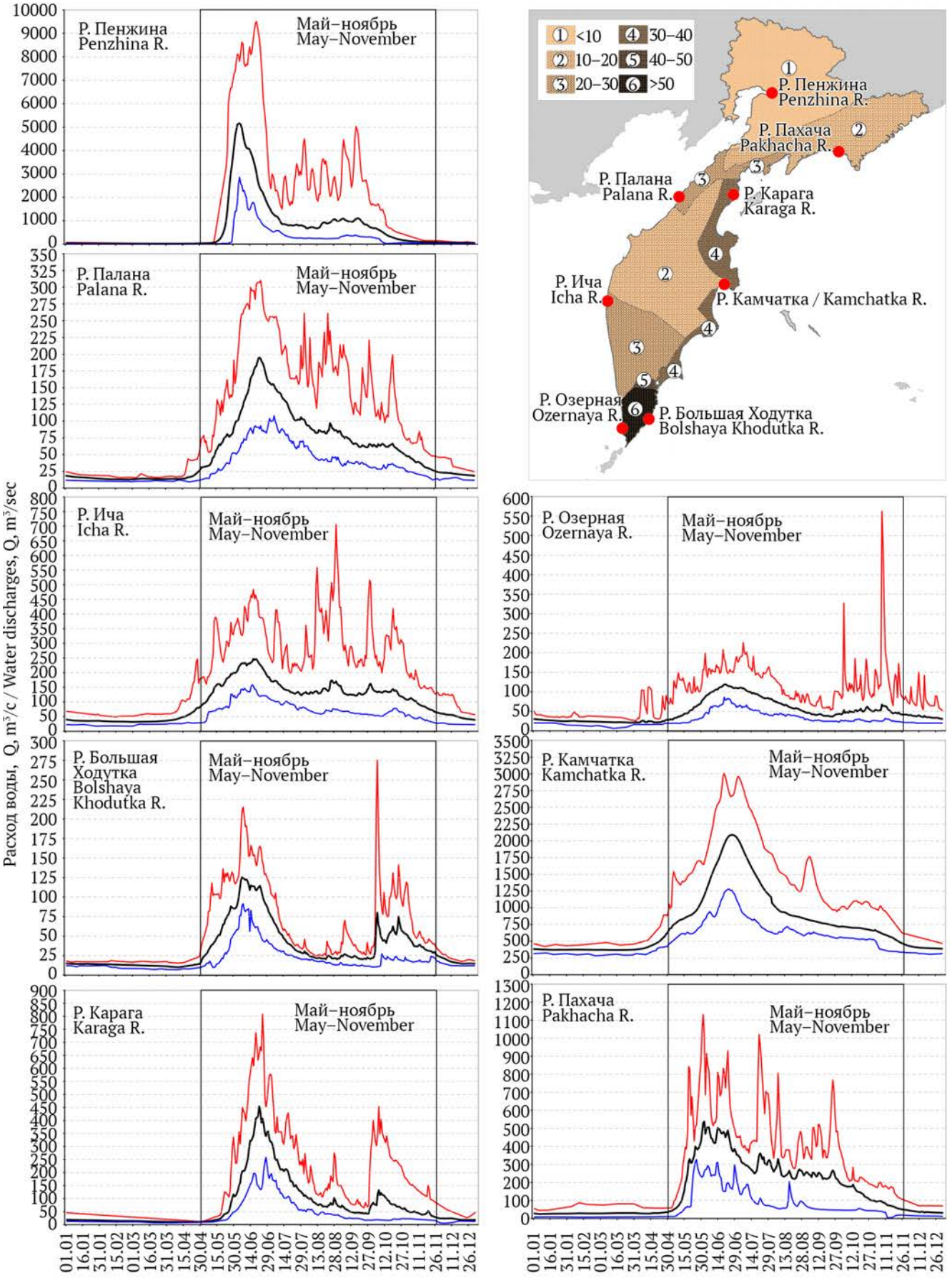
го проходит 50–80% годового стока (Ресурсы.., 1973; Опасные.., 2014; Куксина, Алексеевский, 2016) (рис. 20). На спад половодья для многих рек (в основном, западного и восточного побережья п-ова Камчатка) накладываются дождевые паводки, определяющие большую продолжительность периода повышенной водности. Минимальный сток речной воды во всех камчатских реках наблюдается в зимнюю межень. В этот период на большинстве рек Камчатки наблюдается ледяной покров, причем сроки его формирования, продолжительность и мощность могут колебаться в широких пределах (рис. 21). Большое влияние на процесс образования речного льда оказывают локальные климатические условия, водность реки и морфометрические характеристики русла, а также местные азональные факторы, особенно выходы подземных и термальных вод в руслах многих рек полуострова (Ресурсы.., 1973; Опасные.., 2014).

Вскрытие рек ото льда происходит в апреле – начале мая, на севере несколько позднее — в середине и конце мая, а иногда и в начале июня. Оно сопровождается весенним ледоходом, что особенно характерно для рек северо-западной части региона (например, рр. Пенжина, Таловка, Парень). Период с температурой воды выше 0,2 °С продолжается около шести месяцев (май–октябрь), на отдельных реках — около семи (с середины апреля до середины ноября), а на реках северной части края — около пяти месяцев. Средняя температура воды за этот период для преобладающего числа рек Камчатки не превышает 6–9 °С (для небольших горных рек, питающихся водами от таяния снежников, она составляет лишь 4–5 °С) (Ресурсы.., 1973). В зимний период температура воды подо льдом в большинстве рек Камчатки близка к 0 °С. На участках с обильным подземным питанием (с постоянной температурой воды 4,0–4,5 °С) реки имеют повышенную температуру в течение всего зимнего периода и пониженную — в течение летнего. В местах выхода термальных вод температура речной воды зимой на отдельных участках может составлять 3,0–4,0 °С (Ресурсы.., 1973).

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

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

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


Расход воды, Q, м³/с / Water discharges, Q, m³/sec
Р. Пенжина
Penzhina R.
Май–ноябрь
May–November
Р. Палана
Palana R.
Р. Ича
Icha R.
Р. Большая Ходутка
Bolshaya Khodutka R.
Р. Карага
Karaga R.
Р. Озерная
Ozernaya R.
Р. Камчатка
Kamchatka R.
Р. Пахача
Pakhacha R.
1 <10
2 10–20
3 20–30
4 30–40
5 40–50
6 >50
Р. Камчатка / Kamchatka R.
Р. Большая Ходутка
Bolshaya Khodutka R.
Максимальные суточные расходы за период наблюдений
Maximum daily discharge during the observation period
Средние суточные расходы
Average daily discharge
Минимальные суточные расходы
Minimum daily discharge

и затопленных прибрежных лесных участков во время половодья и паводков (Опасные.., 2014).

Прибрежная зона моря. Строение и морфодинамика морских берегов, а также гидрологические условия прибрежной зоны на отдельных участках побережья Камчатки обусловлены значительной меридиональной протяженностью береговой линии и локальными физико-географическими особенностями в отдельных частях этого региона. Кроме этого, гидрологические условия на отдельных участках камчатского побережья формируются под взаимодействием множества разномасштабных гидрометеорологических факторов: колебания стока рек, солнечной радиации, испарения, осадков, волнового перемешивания поверхностного слоя, мощной осенне-зимней конвекции, образования и разрушения ледяного покрова, перераспределения океанологических характеристик в пределах морей существующей системой циркуляции вод, а также процессов вертикального и бокового перемешивания вод под влиянием приливных и непериодических течений (Гидрометеорология.., 1998, 1999). В вершинах полузамкнутых крупных морских заливов (например, в северной части Пенжинской губы, в кутовой части Авачинской губы, в Камчатском заливе, в зал. Корфа), а также в небольших бухтах, расположенных в разных районах побережья, возможна существенная трансформация водных масс из-за местных факторов, в первую очередь, под действием речного стока, а также теплообмена с атмосферой и дном в условиях мелководий и относительного замедления водообмена.

На северо-западе Камчатского края в районе Пенжинской губы и зал. Шелихова побережье сильно изрезано, и на большей части этого района берег обрывистый, а в устьях рек — низменный и частично заболоченный (рис. 22) (Давыдов, 1923; Лоция.., 1999). Южнее зал. Шелихова охотоморское побережье п-ова Камчатка практически на всем протяжении имеет вид плавной кривой линии с небольшими и слабовыраженными мысами (Дальний Восток.., 1982; Каплин и др., 1991). В отличие от западного побережья, береговая линия Восточной Камчатки сильно изрезанная, с многочисленными гористыми полуостровами, крупными заливами, а также небольшими морскими бухтами (Давыдов, 1923). Несмотря на то, что юго-восточная часть полуострова относится к побережью Тихого океана, а северная — к Берингову морю (границу принято проводить по линии м. Камчатский – Командорские о-ва), по характеру расчленения, особенностям развития и динамики берега Восточной Камчатки принято рассматривать как единый береговой регион (Ионин, 1959; Берега.., 1967; Каплин и др., 1991).

Рельеф берегового подводного склона вдоль Западной Камчатки обусловлен морфологическим строением Охотского моря, северную часть которого занимает мелководная континентальная отмель (с глубинами <200 м), а в южной части расположена глубоководная Курильская котловина (глубиной >2000 м) (Гидрометеорология.., 1998). Ширина шельфовой зоны у западного берега Камчатки составляет ≈50–100 км. Лишь на самом юго-западе полуострова (южнее устья р. Озерной) изобата 200 м прижимается к берегу, и ширина континентальной отмели здесь не превышает 5–10 км. Таким образом, основной особенностью подводного рельефа прибрежной зоны вдоль Западной Камчатки является наличие небольших глубин, которые на дистанции 5–10 км от берега, как правило, не превышают 20–30 м (рис. 23).

В отличие от западного побережья Камчатки, одной из характерных черт рельефа дна вдоль ее тихоокеанского побережья является узкий шельф (Канаев, 1959; Ильин, 1961). Здесь ширина шельфовой зоны обычно находится в пределах от ≈2–5 до ≈20–30 км. Но в некоторых местах (большие заливы Восточной Камчатки и район к северу от м. Лопатка) она может достигать ≈50 и даже ≈80 км. У берегов Северо-Вос-

◄ Рис. 20. Районирование территории Камчатского края по величине среднего годового стока рек (верх. прав. рис.; в легенде обозначены величины модуля стока воды л/с×км^2; по данным из Куксина, Алексеевский, 2016); а также примеры сезонных изменений средних и экстремальных суточных расходов воды (Q, м^3/с) в некоторых реках западного и восточного побережья (по данным многолетних наблюдений на гидрологических постах Камчатского УГМС: р. Пенжина, «п. Каменское» — 1989–2012 гг.; р. Палана, «п. Палана» — 1981–1998 гг.; р. Ича, «п. Ича» — 1981–2001 гг.; р. Озерная, «п. Шумный» — 1981–2014 гг.; р. Большая Ходутка, «п. Левая Ходутка» — 1981–1988 гг.; р. Камчатка, «п. Ключи» — 1989–2019 гг.; р. Карага, «п. Карага» — 1980–1988 гг.; р. Пахача, «п. Средние Пахачи» — 1979–1988 гг.)
Fig. 20. Regionalization of the Kamchatka territory by the value of average annual river runoff (upper right figure the legend in the figure indicates the values of the water runoff modulus l/sec×km^2; based on the data from Куксина, Алексеевский, 2016); and examples of seasonal changes in average and extreme daily water discharges (Q, m^3/sec) in some rivers of the western and eastern coasts (based on long-term observations at hydrological stations of the Kamchatka Department of Hydro-meteorological service (UGMS): Penzhina R., “post Kamenskoe” – 1989–2012; Palana R., “p. Palana” – 1981–1998; Icha R., “p. Icha” – 1981–2001; Ozernaya R., “p. Shumny” – 1981–2014; Bolshaya Khodutka R., “p. Levaya Khodutka” – 1981–1988; Kamchatka R., “p. Klyuchi” – 1989–2019; Karaga R., “p. Karaga” – 1980–1988; Pakhacha R., “p. Srednie Pakhachi” – 1979–1988)

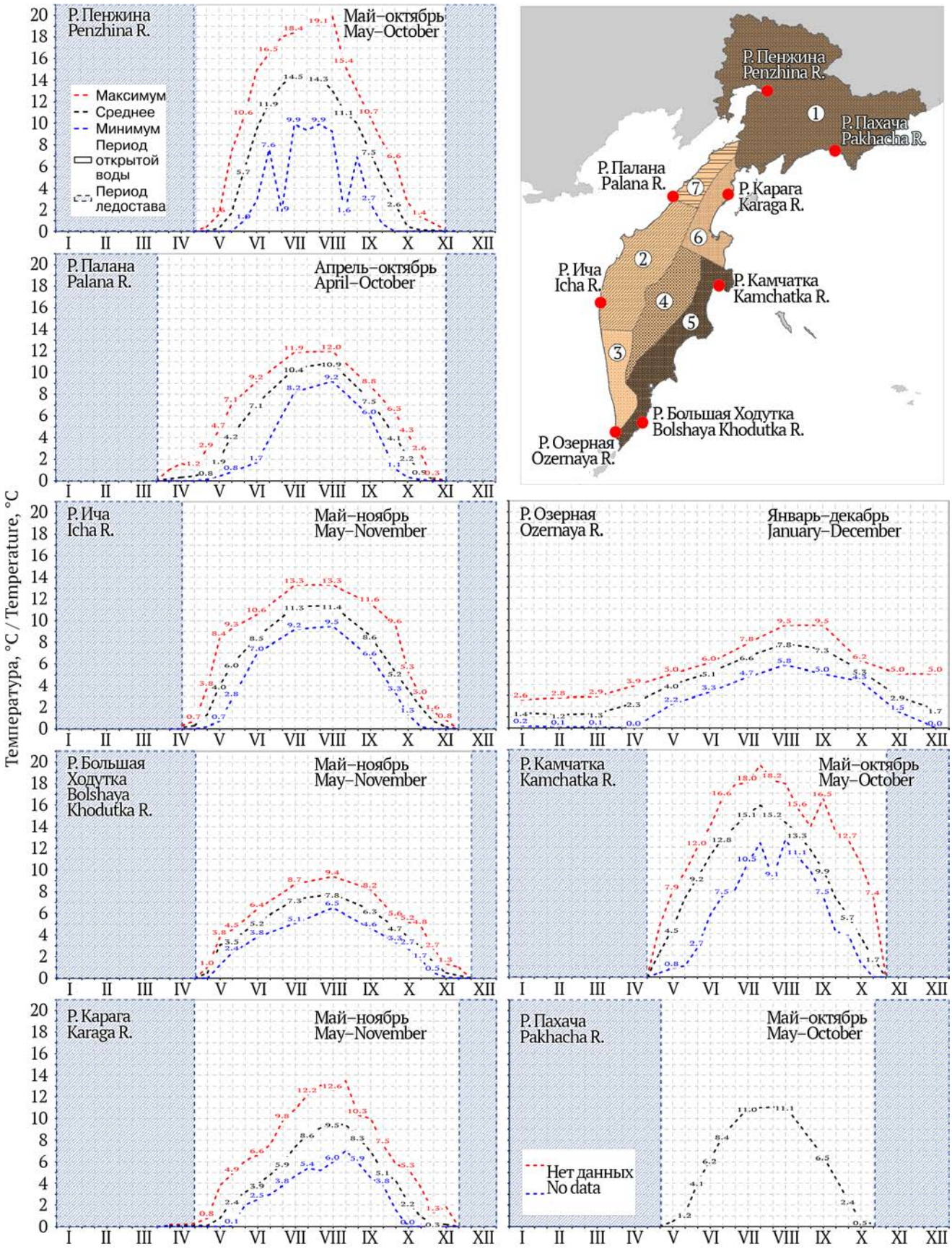


Рис. 21. Карта-схема гидрологических районов Камчатского края (верх. прав. рис.; цифрами обозначены районы: 1 — северный, 2 — западный, 3 — юго-западный, 4 — центральный, 5 — восточный, 6 — северо-восточный, 7 — неизученный район; по данным из Куксина, Алексеевский, 2016); а также примеры сезонных изменений средних и экстремальных значений температуры воды (°С) и периода ледостава в нижнем течении некоторых рек (по данным многолетних наблюдений на гидрологических постах Камчатского УГМС: р. Пенжина, «п. Каменское» — 1990–2012 гг.; р. Палана, «п. Палана» — 1961–1980 гг.; р. Ича, «п. Ича» — 1958–1960, 1964–1980 гг.; р. Озерная, «п. Шумный» — 1960–1980 гг.; р. Большая Ходутка, «п. Левая Ходутка» — 1967–1968; 1970–1978; 1980 г.; р. Камчатка, «п. ур. Большие Щеки» — 1979–2017 гг.; р. Карага, «п. Карага» — 1980–1988, 1990–1997 гг.; р. Пахача, «п. Средние Пахачи» — 1973–1980 гг.)

Fig. 21. Schematic map of the hydrological areas of Kamchatka Territory (the numerals in the upper right figure indicate the areas: 1 – Northern, 2 – Western, 3 – Southwestern, 4 – Central, 5 – Eastern, 6 – Northeastern, 7 – not examined area; based on data from Куксина, Алексеевский, 2016); and examples of seasonal changes in average and extreme values of water temperature (°C) and ice formation period in the lower reaches of some rivers (based on long-term observations at hydrological posts of the Kamchatka UGMS: Penzhina R., “post Kamenskoye” – 1990–2012; Palana R., “p. Palana” – 1961–1980; Icha R., “p. Icha” – 1958–1960, 1964–1980; Ozernaya R., “p. Shumny” – 1960–1980; Bolshaya Khodutka R., “p. Levaya Khodutka” – 1967–1968; 1970–1978; 1980; Kamchatka R., “p. Bolshiye Shcheki” – 1979–2017; Karaga R., “p. Karaga” – 1980–1988, 1990–1997; Pakhacha R., “p. Srednie Pakhachi” – 1973–1980)



Рис. 22. Примеры отдельных участков побережья Камчатского края (Западная Камчатка: 1 — северная часть Пенжинской губы у устья р. Шестакова, 2 — бух. Чемурнаут у устья р. Пустой, 3 — устьевая область р. Палана, 4 — участок побережья между устьем р. Ковран и м. Хайрюзова, 5 — берег в районе устья р. Крутогорова, 6 — Октябрьская коса у м. Левашова, 7 — м. Лопатка; Восточная Камчатка: 8 — м. Безымянный у входа в Авачинскую губу, 9 — берег Авачинского залива у м. Налычева, 10 — северная часть п-ова Шипунского, 11 — п-ов Кроноцкий, 12 — берег Камчатского залива в районе устья р. Камчатки, 13 — берег Карагинского залива у устья р. Хайлюля, 14 — бух. Лаврова, 15 — бух. Сомнения в зал. Олюторском
Fig. 22. Examples of some sections of the Kamchatka Territory coast (Western Kamchatka: 1 – northern part of Penzhina Bay near the Shestakova R. mouth, 2 – Chemurnaut Bay near the Pustaya R. mouth, 3 – the Palana R. mouth area, 4 – section of the coast between the mouth of Kovran R. and Khairyuzova R., 5 – the coast near the Krutogorova R. mouth, 6 – the Oktyabrskaya Spit near the Cape Levashova, 7 – the Lopatka Cape; Eastern Kamchatka: 8 – the Bezymyanny Cape at the entrance into Avacha Bay, 9 – the shore of Avachinsky Gulf near the Nalycheva Cape, 10 – northern part of Shipunsky Peninsula, 11 – Kronotsky Peninsula, 12 – the coast of the Gulf of Kamchatka near the Kamchatka R. mouth, 13 – the coast of Karaginsky Gulf near the Hailulya R. mouth, 14 – Lavrova Bay, 15 – Somneniya Bay in Olyutorsky Gulf

точной Камчатки и Корякского нагорья ширина шельфа составляет ≈20–80 км, и только в Карагинском заливе она увеличивается до 120 км (Бойченко, 1961; Гершанович, 1962) (рис. 23).

На побережье Камчатского края наибольшая величина изменения уровня моря связана с приливами. Их максимально возможная по астрономическим причинам величина у берегов Западной Камчатки составляет от ≈2,8 м в районе м. Лопатка и >13 м в вершине Пенжинской губы (Гидрометеорология.., 1998) (рис. 24). На восточном побережье максимально возможные приливные колебания уровня моря существенно ниже и, как правило, не превышают ≈1,8–2,5 м (Богданов и др., 1991; Лоция.., 1999). Величина приливов не постоянна, а ее наибольшие изменения связаны с полумесячным приливным циклом (сизигийные – квадратурные приливы) (рис. 24) и сменой сезонов (тропические – равноденственные приливы). Также существуют многолетние циклы изменения величин приливов (Мороз, Богданов, 2007). Следует отметить, что у берегов Камчатки наблюдаются приливы всех типов (полусуточные и суточные, правильные и неправильные) (Ростов и др., 2001). Так, в Пенжинской губе зарегистрированы самые высокие в мире неправильные суточные приливы. Вдоль западного побережья Камчатки преобладают неправильные полусуточные приливы (Гидрометеорология.., 1998; Лоция.., 1999). На Восточной Камчатке приливы

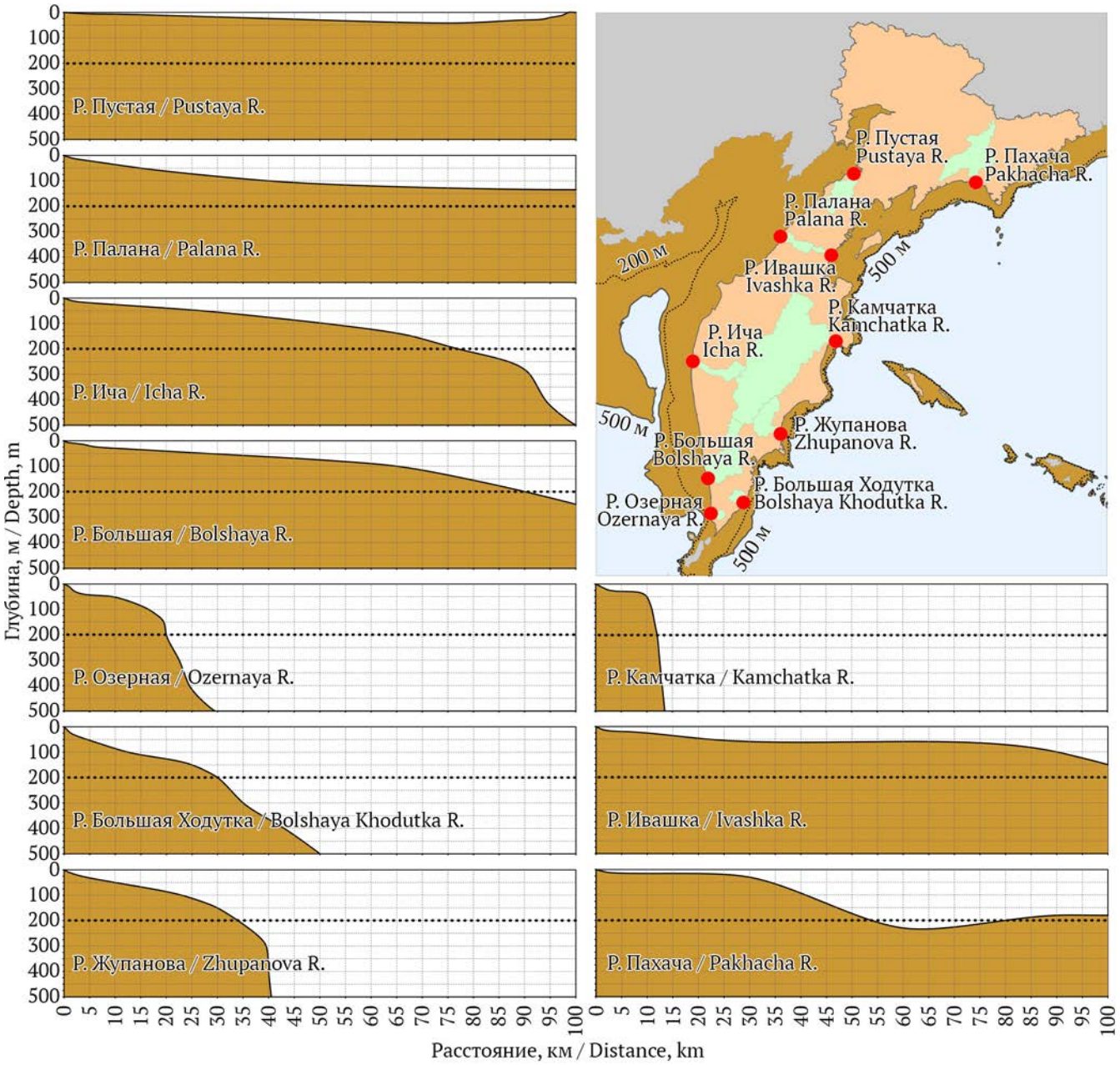


Рис. 23. Карта глубин и батиметрические профили подводного берегового склона (до глубины 500 м и на дистанции 100 км от берега) в районе устьев некоторых рек, расположенных на восточном и западном побережье Камчатки
Fig. 23. Depth map and bathymetric profiles of the underwater coastal slope (to a depth of 500 m and at a distance of 100 km from the shore) near of some river mouths located on the eastern and western coasts of Kamchatka

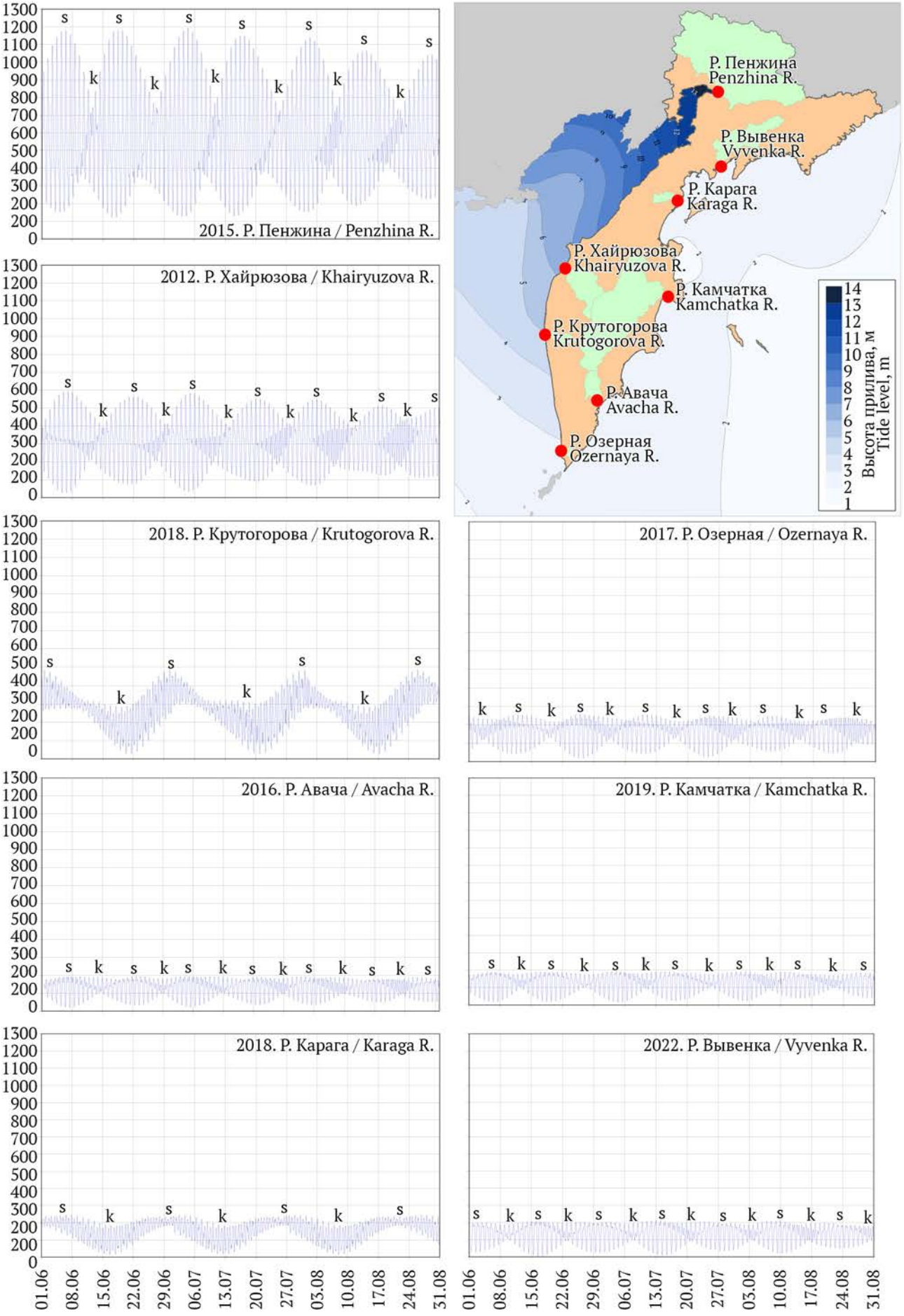


Рис. 24. Наибольшие возможные величины приливных колебаний уровня моря (м) на западном и восточном побережье Камчатки (верх. прав. рис.), а также примеры предвычисленных приливных колебаний уровня (усл. см) в районе устьев некоторых рек в июле–августе 2012–2022 гг. Условные обозначения: s — сизигийный прилив; k — квадратурный прилив

Fig. 24. The maximum possible values of tidal fluctuations of sea level (m) on the western and eastern coasts of Kamchatka (upper right figure and examples of pre-calculated tidal level fluctuations (nominal cm) near the mouths of some rivers in July–August 2012–2022. The symbols: s – syzygial tide; k – quadrature tide

имеют сложный характер, но в целом они смешанные (в сизигии приливы близки к суточным, а в квадратуры к полусуточным) неправильные (высотные отметки соседних полных и малых вод не равны) полусуточные (полусуточная составляющая преобладает над суточной) и т. п. (Мороз, Богданов, 2007).

Главной особенностью циркуляционных систем Охотского и Берингова морей и прилегающей части Тихого океана является преобладание на их акватории циклонической системы течений (против часовой стрелки), обусловленной циркуляцией атмосферы в этом регионе (Власова, Глебова, 2008; Дубина и др., 2012; Файман, 2015; Takenouti, Ohtani, 1974). Однако кроме обширной циклонической циркуляции, в отдельных районах могут наблюдаться также локальные антициклонические круговороты, а также вихревые образования и меандры различного масштаба (Хен, 1988; Гидрометеорология.., 1998, 1999; Храпченков, 2000) (рис. 25). Вдоль западного (охотоморского) по-

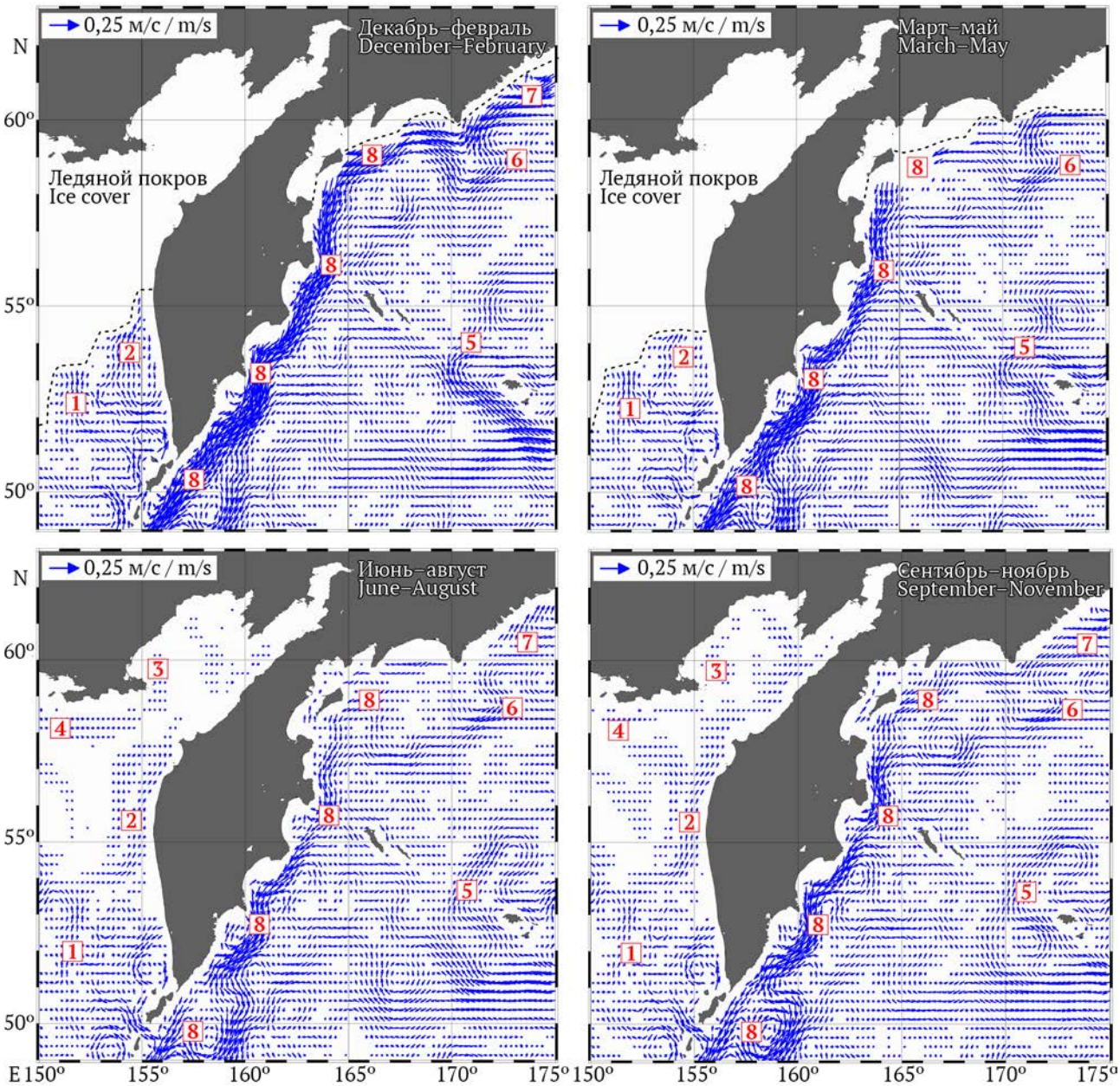


Рис. 25. Распределение направления и скорости течений на поверхности у побережья Камчатки в различные сезоны года (по осредненным данным альтиметрических наблюдений за период с января 1993 по декабрь 2019 г.; источник: *www.marine.copernicus.eu*). Условные обозначения течений: 1 — Срединное, 2 — Западно-Камчатское, 3 — Ямское, 4 — Северо-Охотское, 5 — Атту, 6 — Поперечное, 7 — Наваринское, 8 — Камчатское

Fig. 25. Distribution of the surface current direction and velocity off the Kamchatka coast in different seasons of the year (based on averaged altimetric observation data for the period from January 1993 to December 2019; data source: *www.marine.copernicus.eu*). The currents are marked as: 1 – Sredinnoe, 2 – Zapadno-Kamchatskoe, 3 – Yamskoe, 4 – Severo-Okhotskoe, 5 – Attu, 6 – Poperechnoe, 7 – Navarinskoye, 8 – Kamchatskoe

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

У восточного (тихоокеанского и беринговоморского) побережья Камчатки крупномасштабная циркуляция вод является составной частью северотихоокеанского субарктического круговорота (Горбанев, Добровольский, 1972; Ростов и др., 2001). Одно из основных его потоков — Камчатское течение, которое берет начало в юго-западной части Берингова моря и представляет собой трансформированную южную ветвь Поперечного беринговоморского течения (рис. 25). Камчатское течение следует с севера на юг, сначала вдоль корякского побережья, а затем — п-ова Камчатка. Скорости основного потока этого течения, как правило, невелики и составляют в средней части шельфа и районах глубоководных котловин ≈0,05–0,10 м/с (рис. 25). В периферийных районах этих областей, а также на материковом склоне и у подводных возвышенностей они несколько возрастают (до 0,10–0,15 м/с). Максимальные значения скорости течений наблюдаются в узкостях проливов, у корякского и камчатского побережий (до 0,25–0,50 м/с). В определенных синоптических ситуациях скорость непериодических течений на отдельных участках этого района может достигать 0,80 м/с, а в Камчатском проливе — 0,90–1,20 м/с (Ростов и др., 2001). Заметный вклад в колебания скорости и направления течений Берингова моря вносят также реверсивные приливные течения, которые относительно слабы в открытой части моря, однако в проливах, вблизи островов, у материкового побережья и отмелей их скорость составляет 1–2 м/с, а в отдельных мелководных проливах может достигать 4 м/с (Гидрометеорология.., 1999; Ростов и др., 2001).

Побережье Камчатского края расположено в области субарктической структуры вод (Ростов и др., 2001). Главной особенностью этой структуры в районе камчатского шельфа является взаимодействие двух основных водных масс: поверхностной, которая в теплое время года (с мая по октябрь) имеет максимальную температуру (в среднем 9–10 °С и более) и наиболее низкую соленость (<25–30‰), а также придонной, являющейся здесь холодным слоем с наиболее низкими значениями температуры (5–6 °С и ниже) и максимальными значениями солености (>30‰) (Ростов и др., 2001).

Минимум температуры воды на поверхности у побережья во всех районах Камчатки наблюдается с января по март (рис. 26). Максимум температуры на западном побережье отмечается с июля по сентябрь, а на восточном — с июня по август. Зимой среднемесячная температура во всех районах изменяется от –1,0 до –1,8 °С, а летом — от 8 до 13 °С. Во все сезоны года, кроме летнего, поверхностная температура в общем повышается с севера на юг. Максимальные ее значения на побережье Западной Камчатки (по данным береговых станций Камчатского УГМС) составляют ≈16–17 °С, Восточной — ≈20–21 °С (Ежегодные.., 2018а, б). Таким образом, для западного побережья Камчатского края (относящегося к бассейну холодного Охотского моря) характерны более низкие (в среднем, на 1–2 °С) летние значения температуры воды, чем на востоке полуострова, где на гидрологический режим прибрежной зоны в значительно большей степени сказывается воздействие относительно теплых тихоокеанских вод.

Соленость воды на большей части акватории Охотского и Берингова морей, а также в северо-западной части Тихого океана составляет 32–34‰ (рис. 26), а ее сезонные колебания в пределах даже самого верхнего динамически наиболее активного (деятельного) слоя [В Охотском и Беринговом морях этот слой на большей части акватории составляет в пределах от 0 до 100–250 м (Гидрометеорология.., 1998, 1999), а в тихоокеанских водах Камчатки – до 400 м (Атлас.., 2003)], как правило, невелики и не превышают 1–2‰. Наиболее значительная изменчивость солености воды наблюдается в прибрежных районах, где она напрямую зависит от колебания стока рек и приливов, наличия ледяного покрова, вариаций соотношения осадков и испарения и других факторов (Ростов и др., 2001). Максимум солености на основной части прибрежной зоны Камчатки наблюдается с декабря по март. Различия во времени свя-

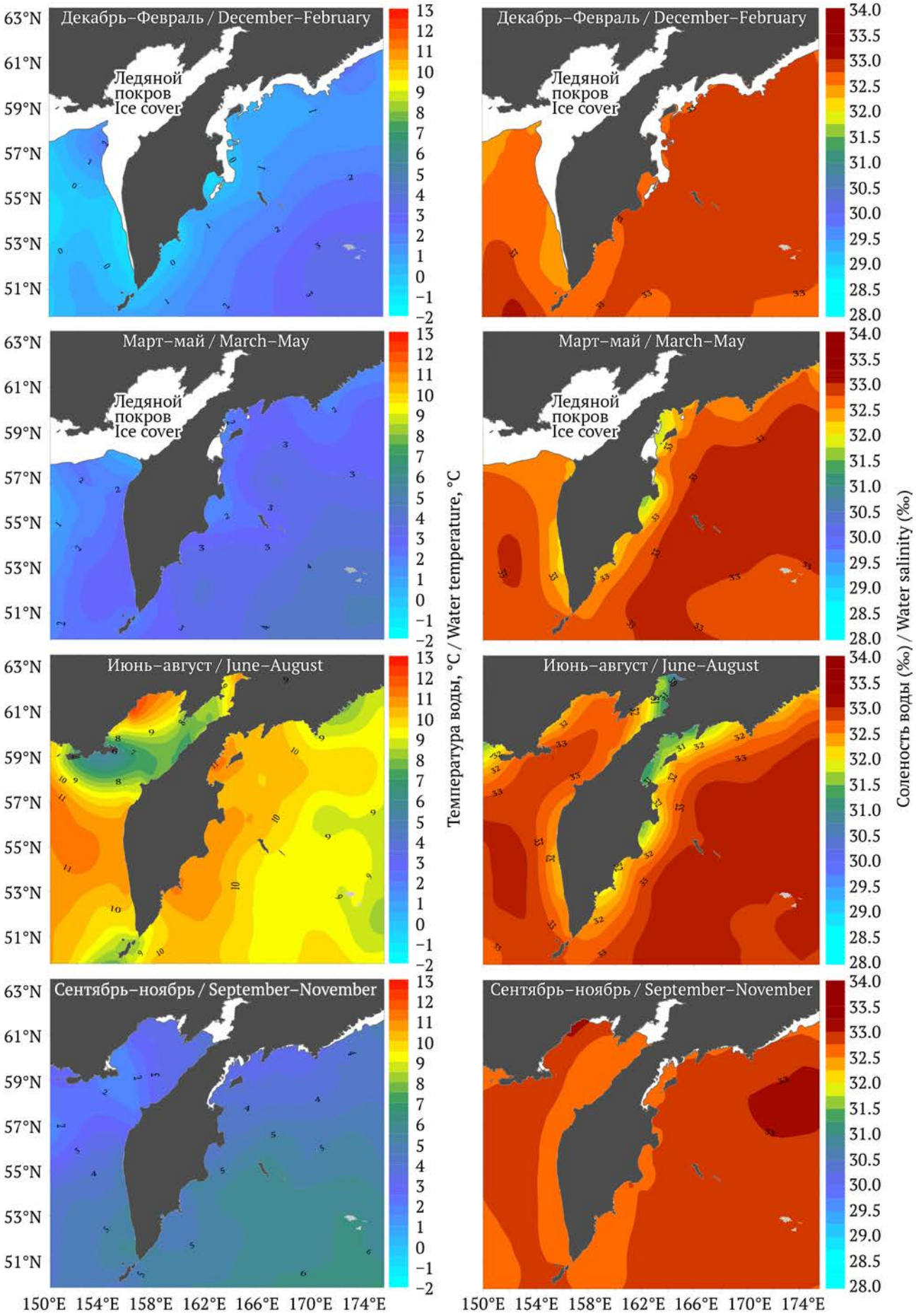


Рис. 26. Пространственное распределение температуры (°С, лев. рис.) и солености (‰, прав. рис.) воды на поверхности у побережья Камчатки в различные сезоны года (по осредненным данным прямых гидрологических наблюдений за период с 1955 по 2013 г.; источник: *https://www.nodc.noaa.gov/OC5/woa13/*). Также приведена средняя площадь акватории, покрытой морским льдом за период с января 2006 по декабрь 2019 г.; источник: *https://nsidc.org/*

Fig. 26. Spatial distribution of surface water temperature (°C, left fig.) and salinity (‰, right fig.) off the Kamchatka coast in different seasons of the year (based on averaged data hydrological observations *in setu* for the period from 1955 to 2013; data source: *https://www.nodc.noaa.gov/OC5/woa13/*). The figures also show the average area of water area covered by sea ice for the period from January 2006 to December 2019; data source: *https://nsidc.org/*

заны с разными сроками появления и наибольшего развития ледяного покрова. Минимум солености в большинстве районов вызван весенне-летним половодьем на реках Камчатки и в меньшей степени таянием льда в прибрежной части моря. В зависимости от гидрометеорологических условий отдельных частей побережья, минимум солености может отмечаться в различные сроки, но чаще всего он наблюдается с мая по июль. В это время соленость воды на поверхности в прибрежной зоне в некоторых районах Камчатского края может кратковременно снижаться до 1–4‰ и ниже. Второй минимум солености на кривых годового хода связан с осенним паводком на реках и наблюдается обычно в сентябре–ноябре (рис. 26).

В связи с суровыми климатическими условиями, значительная часть прибрежной зоны Камчатского края имеет сезонный ледяной покров (рис. 27). При этом наиболее суровые ледовые условия наблюдаются на севере Охотского моря, которое по ледовитости приближается к арктическим морям (Гидрометеорология.., 1998). Так, среднемноголетняя продолжительность ледового периода в этом районе составляет ≈260 сут. Основное льдообразование у западного побережья Камчатки обычно начинается в зал. Шелихова в ноябре, однако вблизи устьев некоторых камчатских рек (т. е. в местах значительного распреснения вод) первый лед может появляться уже в октябре. В течение зимы ледяной покров постепенно распространяется к югу вдоль побережья Камчатки, а наиболее суровые ледовые условия приходятся на февраль–март (рис. 27). Разрушение и таяние ледяного покрова в северной части Охотского моря происходит в течение длительного периода, с апреля по июнь, а в некоторых закрытых бухтах и заливах припайные льды могут сохраняться и с октября по июнь (Гидрометеорология.., 1998).

Для восточного берега Камчатки характерны значительно менее суровые ледовые условия, по сравнению с Охотским морем (рис. 27). Припайный лед в данном районе большого распространения не имеет. Устойчивый неподвижный лед образуется сначала в устьях рек и в мелководных, глубоко впадающих в сушу губах, бухтах и заливах и устойчив он только в суровые зимы и в отдельных районах (например, в Авачинской губе). С декабря сплошной припай может устанавливаться в северной части Камчатского залива, в зал. Озерном, а также в Корфо-Карагинском и Олюторском районах и у корякского побережья Берингова моря (Гидрометеорология.., 1999). На открытых участках побережья Юго-Восточной Камчатки припай, как правило, не образуется. Важную роль в формировании ледовых условий этого района играют дрейфующие льды, которые распространяются вдоль побережья Камчатским течением.

Морфологическое строение и гидрологический режим эстуариев

Выше было показано, что для Камчатского края характерно большое разнообразие природных условий. В его пределах распространены гористые и равнинные территории, а также множество больших и малых рек с различным гидрологическим режимом (см. табл. 3, рис. 18, 19). На побережье встречаются многочисленные заливы и выровненные морские берега (рис. 22), а приливы в прибрежной зоне изменяются от 1,5–2 м до 13–14 м (рис. 24). Благодаря этому, а также большой протяженности береговой линии в этом регионе встречаются приливные эстуарии почти всех возможных типов (Горин, Коваль, 2015а).

В результате многолетних гидролого-морфологических исследований в различных эстуариях Камчатки было установлено, что все абиотические условия в этих водных объектах (как и в других приливных эстуариях мира) определяются как внешними географическими условиями, так и внутренними специфическими устьевыми процессами (Горин, 2007, 2009, 2012, 2013а; Михайлов, Горин, 2012; Горин, Коваль, 2015а, 2019а) (см. рис. 11). Из внешних факторов основными являются: местные природные условия (рельеф и климат на морском побережье и в речных бассейнах, и т. п.); гидрологический (прежде всего, водный и тепловой) режим рек; а также гидрологический режим прибрежной зоны моря (см. предыдущий раздел). Среди внутренних процессов наиболее важны: морфодинамика устьев эстуариев; трансформация волн речных половодий и паводков, а также морских приливов; динамика зоны смешения (ЗС) речных и морских вод в эстуарии; трансформация водных масс в результате их взаимодействия с атмосферой и дном (Горин, 2009, 2012). Сочетание указанных природных процессов определяет пространственно-временную изменчивость всех абиотических факторов в эстуариях Камчатки, таких как: глубина, освещенность, скорость и направление течений,

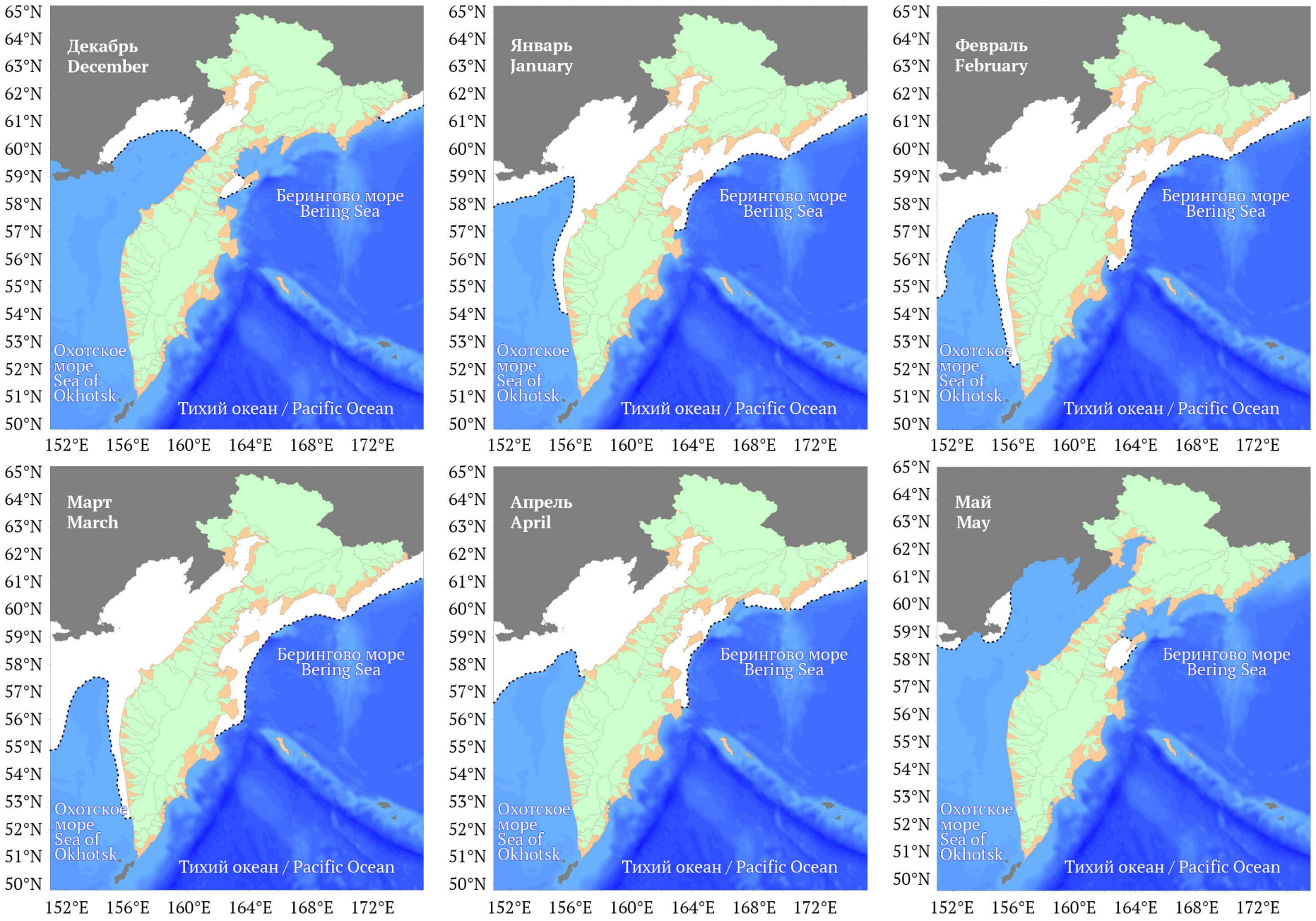


Рис. 27. Среднемесячное распределение морских льдов у побережья Камчатки (по данным за декабрь–май 1981–2010 гг.; источник: *https://nsidc.org*)
Fig. 27. Average monthly sea ice distribution off the coast of Kamchatka (based on data for December–May 1981–2010; data source: *https://nsidc.org*)

температура, соленость, мутность, химический состав воды и содержание в ней растворенных газов, типы и строение грунтов и др. (Горин, 2012; Горин, Коваль, 2015а, 2019а; Коваль и др., 2017).

Обычно для описания и сравнительной характеристики гидролого-морфологических условий в устьевых областях рек (УОР) и эстуариях специалисты геоморфологи и гидрологи используют различные виды классификации этих природных объектов, которые зачастую основаны на разных подходах (обзор таких классификаций, например, дан в обобщающих работах: Одум, 1975; Сафьянов, 1987, 1996; Михайлов, 1997, 1998; Михайлов и др., 2009; Михайлов, Горин, 2012; Колпаков, 2018; Officer, 1976; Ketchum, 1983; Day et al., 1989; Estuarine Ecology, 2012; McLusky, Elliott, 2004; Treatise.., 2011; Levings, 2016; Wolanski, Elliott, 2016; и др.). Чаще всего используют пять основных принципов подразделения эстуариев на классы или типы: 1) по морфологическим признакам — по форме и происхождению эстуария (рис. 28); 2) по характеру продольного изменения солености воды (рис. 29); 3) по характеру вертикального распределения солености воды; 4) по величине приливных колебаний уровня; 5) по характеру циркуляции вод. Важно отметить, что все эти классификации ограниченны и нередко противоречат друг другу, поскольку отражают какое-

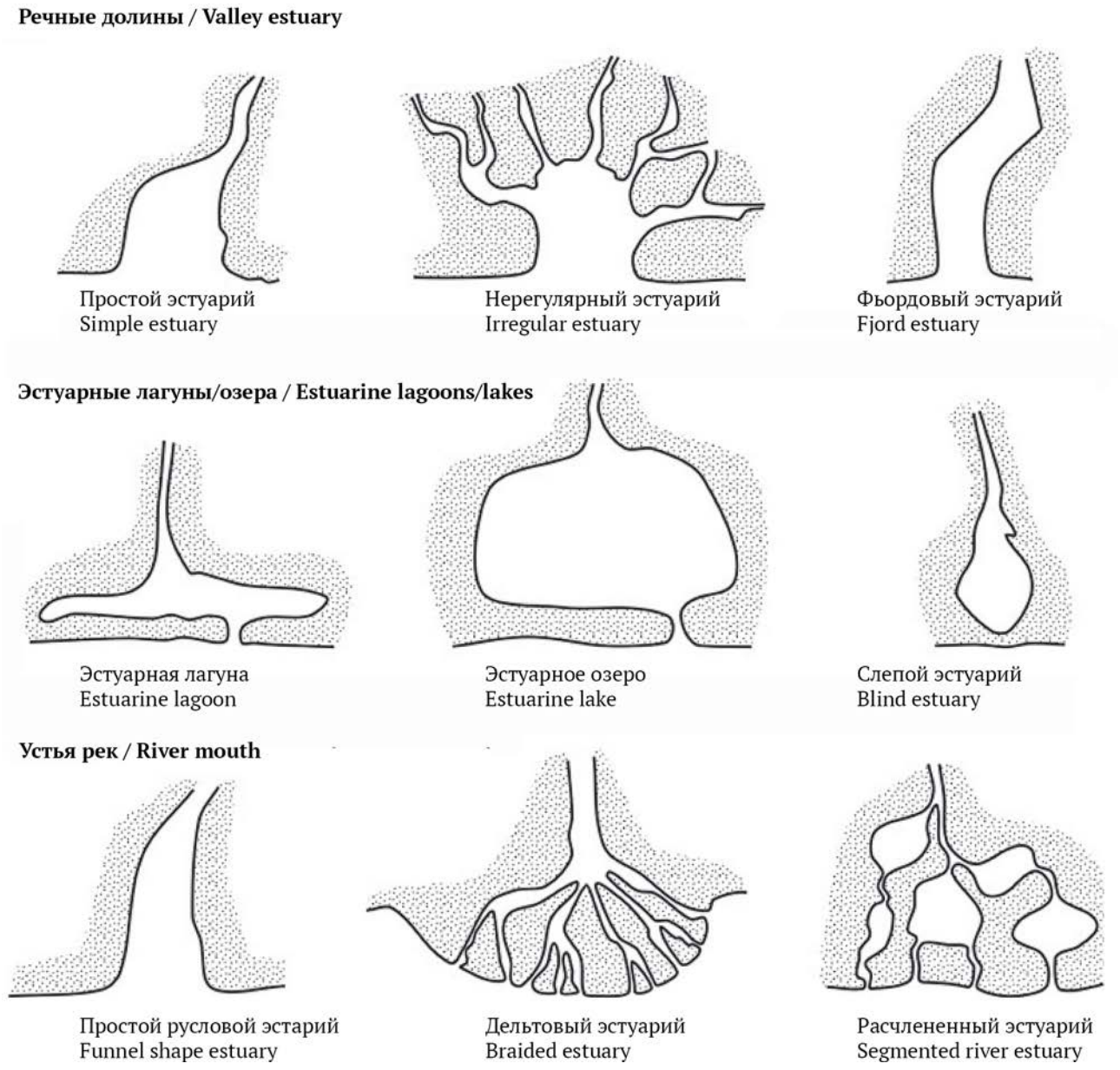


Рис. 28. Пример классификации эстуариев по морфологическому строению (по: Fairbridge, 1980; Whitfield, Elliott, 2011; Wolanski, Elliott, 2016)
Fig. 28. Example of classification of estuaries based on morphological structure (based on Fairbridge, 1980; Whitfield, Elliott, 2011; Wolanski, Elliott, 2016)

либо одно из многих свойств эстуариев. Поэтому они мало пригодны для комплексной оценки абиотических условий в эстуарных экосистемах (Михайлов, Горин, 2012).

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

Указанная типизация была использована в нашей работе, но в нее были внесены лишь незначительные изменения, с учетом новых данных, полученных после 2012 г. (Горин и др., 2014а, 2015, 2016, 2018б, в, 2019б; Горин, Коваль, 2014, 2015а, 2018, 2019а; Коваль и др., 2017). В предложенной типизации учитывается выявленная (Dionne, 1963; Davis, 1964; Officer, 1976; Dyer, 1986, 1997) зависимость между величиной приливов в устье реки (ΔH) и характером вертикального перемешивания и стратификации вод в эстуарии (Михайлов, Горин, 2012). В результате все эстуарии Камчатки были разделены на четыре основные разновидности в зависимости от величины прилива ΔH — микроприливные ($\Delta H < 2$ м); мезоприливные ($2 \leqslant \Delta H < 4$ м); макроприливные ($4 \leqslant \Delta H < 6$ м) и гиперприливные ($\Delta H \geqslant 6$ м) — и на соответствующие им три класса вертикального перемешивания вод в эстуарии: слабое перемешивание и сильная стратификация («клин» осолоненных вод

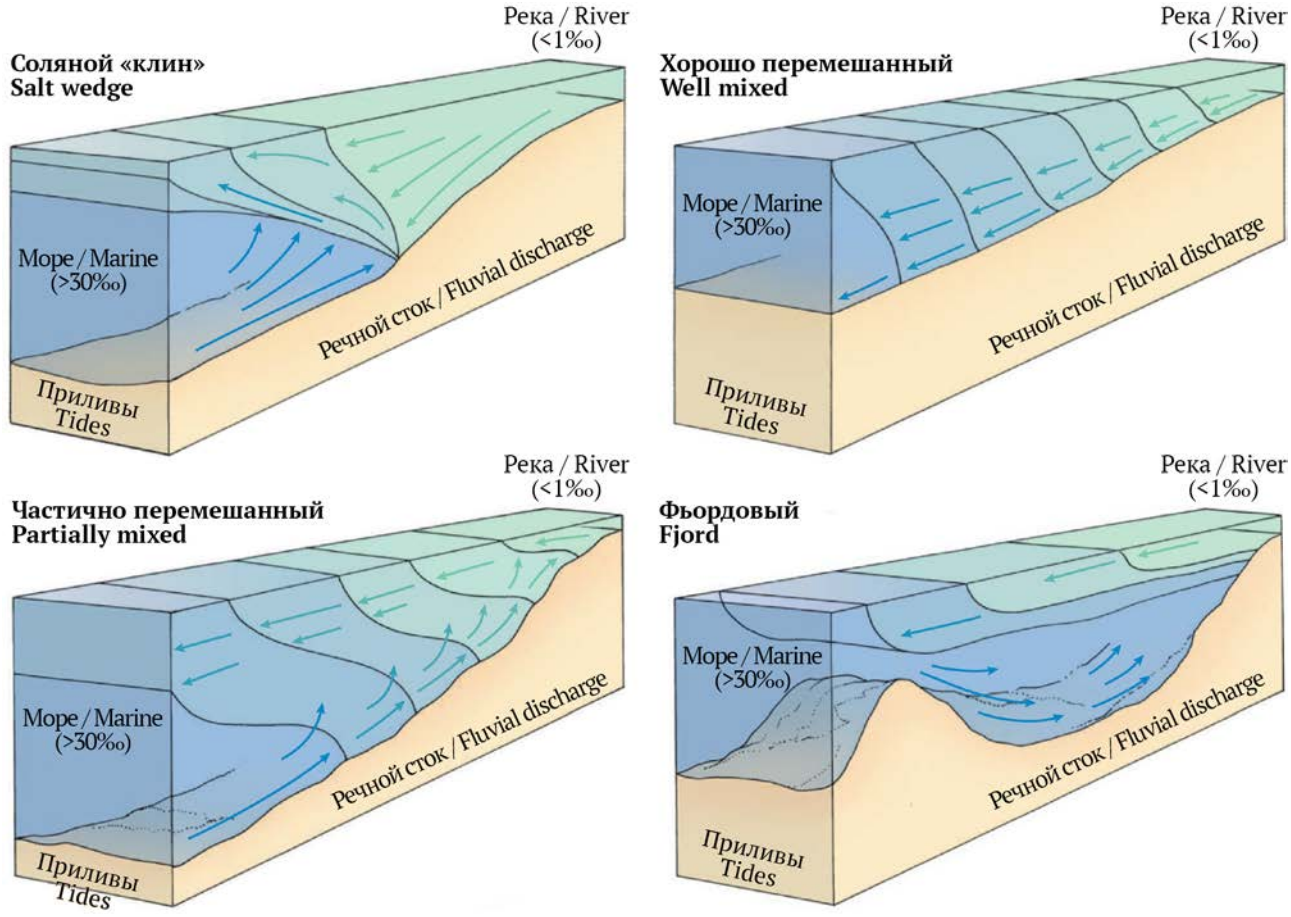


Рис. 29. Пример классификации эстуариев по продольному распределению солености воды (по: Cameron, Pritchard, 1963; Valle-Levinson, 2010; Karleskint et al., 2010)
Fig. 29. Example of classification of estuaries based on water salinity longitudinal distribution (based on Cameron and Pritchard, 1963; Valle-Levinson, 2010; Karleskint et al., 2010)

у дна или «клин» опресненных вод в поверхностном слое), частичное перемешивание и умеренная стратификация, сильное перемешивание и слабая стратификация (табл. 4).

В соответствии с принятыми выше определениями, а также с учетом генезиса и морфологических признаков, все эстуарии Камчатки были подразделены на три основных типа и семь подтипов: 1) *русловые* (с устьевым расширением); 2) *лагунные* (лагунно-русловые; лагунно-озерные; лагунно-лиманные; собственно лагунные); 3) *морские* (собственно морские и фьордовые) [Различия между эстуариями смежных подтипов также могут быть значительны, но жестких границ между этими подтипами часто не существует. Частично это связано с тем, что в процессе своего развития эстуарии могут переходить из одного подтипа в другой (например, эстуарий лиманного типа может выполняться дельтой и в некотором отдаленном будущем перейти в эстуарий руслового типа; и т. п.). Тем не менее в устьях большинства камчатских рек, в которых есть эстуарии, можно выделить главный элемент, в отношении которого предлагаемая типизация может быть применима. Тем более что подавляющее большинство эстуариев Камчатки до сих пор практически не подвержены антропогенному воздействию и находятся в близком к естественному состоянии (Михайлов, Горин, 2012)].

Ниже представлено краткое гидролого-морфологическое описание эстуариев всех типов и подтипов (с примерами конкретных водных объектов и указанием их распределения на территории региона), а также в общих чертах рассмотрены основные гидролого-морфологические процессы в этих эстуариях.

Русловые эстуарии. Образуются в макро- и гиперприливных устьях рек (ΔH > 4 м), расположенных на северо-западном побережье Камчатского края (рис. 30). Имеют длину, как правило, ≈10–20 км. Исключение составляет лишь гиперприливной эстуарий рек Пенжина и Таловка (ΔH > 12 м), который состоит из четырех морфологических элементов общей длиной более 75 км (Горин и др., 2015; Коваль и др., 2017) (рис. 31, А). Примеры гипер- и макроприливных воронкообразных эстуариев Камчатки: Рекинники, Пустая, Лесная, Воямполка, Палана, Утхолок, Тигиль, Хайрюзова-Белоголовая, Морошечная (рис. 30). Всего в Камчатском крае около 15 подобных объектов.

Русловые эстуарии Камчатки состоят из двух основных участков: речного (в нижних частях речных русел) и морского (в руслах борозд, прорезающих поверхность морской литорали) (Горин, 2012; Горин и др., 2014а; Горин, Коваль, 2014) (рис. 32). Главный морфологический процесс в таких эстуариях — это эрозия дна и берегов стоково-отливными и приливными потоками, интенсивность которой может увеличиваться по направлению от реки к морю. Величина притока морских вод в фазу прилива в этих эстуариях может в десятки и сотни раз превышать величину притока речных вод. В результате речные и морские воды активно смешиваются благодаря сильным течениям. Поэтому стратификация вод в русловых эстуариях обычно слабая (рис. 33), а мутность воды высокая (рис. 30), что обусловлено интенсивным волновым и эрозионным размывом рыхлых осадочных пород, слагающих берега таких эстуариев (Горин и др., 2012, 2014а, 2015, 2016; Коваль и др., 2015а, 2017; Романенко, 2015).

Таблица 4. Основные гидродинамические характеристики эстуариев Камчатки различных гидролого-морфологических типов (по материалам: Михайлов, Горин, 2012; Горин, 2012; Горин, Коваль, 2015а)
Table 4. General hydrodynamic characteristics of Kamchatka estuaries of different hydrologic-morphological types (based on materials: Михайлов, Горин, 2012; Горин, 2012; Горин, Коваль, 2015а)

Типы эстуариев Types of estuaries	Микроприливные Microtidal (ΔH < 2 м)	Мезоприливные Mesotidal (2 ⩽ ΔH < 4 м)	Макроприливные Macrotidal (4 ⩽ ΔH < 6 м)	Гиперприливные Hypertidal (ΔH ⩾ 6 м)
Русловые Channel	—	—	1) сильные течения (> 0,5–1,0 м/с) 2) сильное перемешивание 3) слабая стратификация 1) strong currents (> 0.5–1.0 m/sec) 2) strong mixing 3) weak stratification	
Лагунные Lagoon	1) умеренные течения (0,25–0,5 м/с) 2) частичное перемешивание 3) умеренная стратификация 1) moderate currents (0.25–0.5 m/sec) 2) partly mixing 3) moderate stratification		—	—
Морские Marine	1) слабые течения (< 0,25 м/с) 2) слабое перемешивание 3) сильная стратификация 1) weak currents (< 0.25 m/sec) 2) weak mixing 3) strong stratification	—	—	—



Рис. 30. Распространение и примеры эстуариев различных типов, расположенных в устьях некоторых рек на западном побережье Камчатки. Условные обозначения: 1 — гиперприливной русловой эстуарий рек Пенжина и Таловка; 2 — гиперприливные русловые эстуарии; 3 — макроприливные русловые эстуарии; 4 — мезо- и микроприливные лагунные эстуарии. Источник спутниковых снимков: *www.arcgis.com/home/webmap*
Fig. 30. Distribution and examples of estuaries of different types in some river mouths on the west coast of Kamchatka. The symbols: 1 – the hypertidal channel estuary of the Penzhina and Talovka rivers; 2 – the hypertidal channel estuaries; 3 – the macrotidal channel estuaries; 4 – the meso- and microtidal lagoon estuaries. Source of satellite images: *www.arcgis.com/home/webmap*

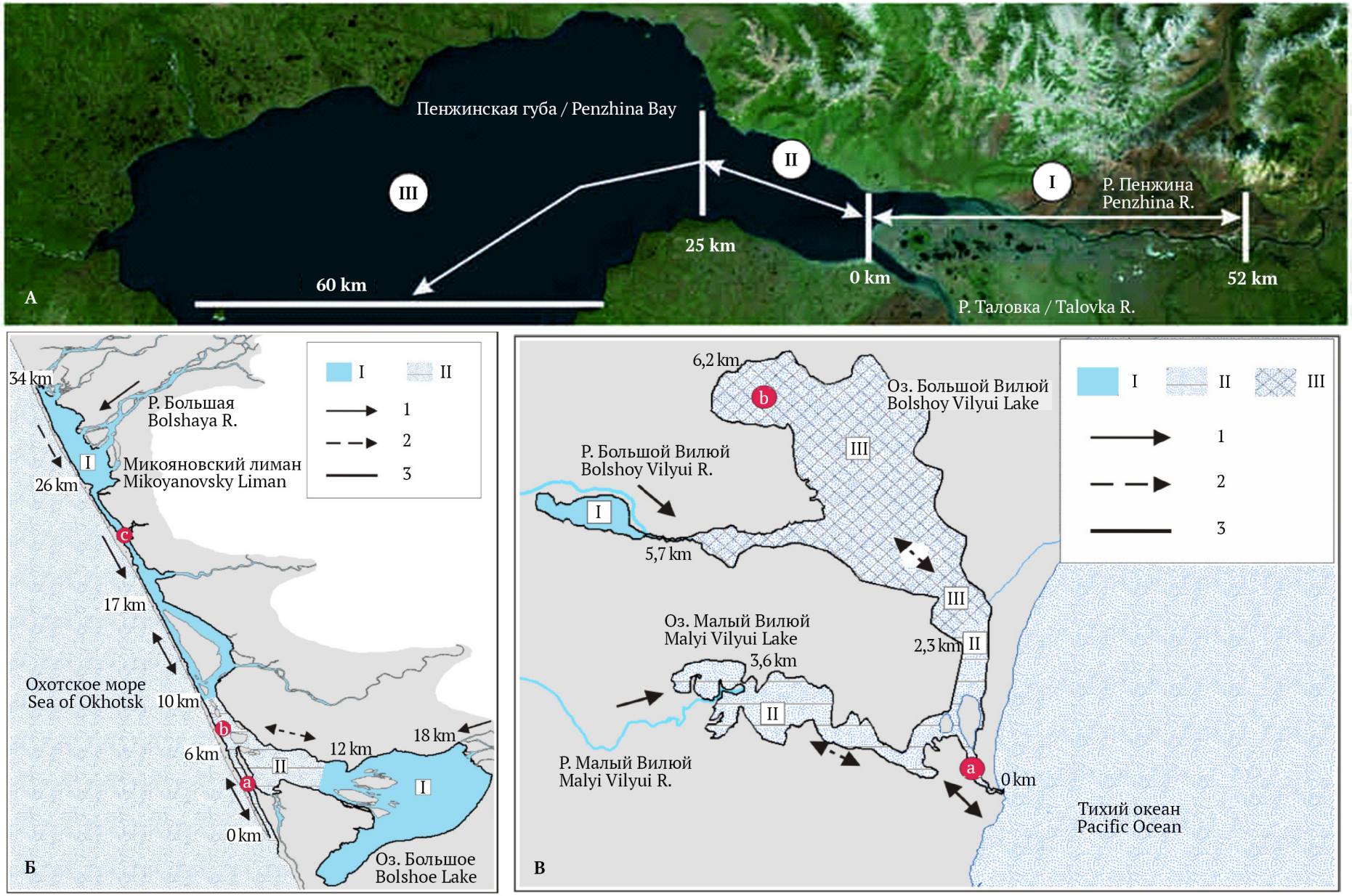


Рис. 31. Эстуарии рек Пенжина и Таловка (А), Большая (Б) и Большой Вилюй (В) и их районирование по гидрологическим условиям. Условные обозначения на рис. А: I — гидрологический район с соленостью воды <1‰; II — 10–14‰; III — 10–14 … 24–25‰ (Горин, 2009, 2013а; Горин и др., 2015, 2019б). Условные обозначения на рис. Б и В: I — зона распространения пресных речных вод; II — зона смешения речных и морских вод; III — зона распространения вторичных (озерных) вод; a, b, c — створы длительных наблюдений за гидрологическими характеристиками; 1 — стоковые и стоково-отливные течения в руслах водотоков; 2 — стоковые и стоково-отливные течения в водоемах; 3 — граница эстуария; 6 км, 10 км… — расстояния от устья эстуария (0 км)
Fig. 31. The estuaries of Penzhina and Talovka (A), Bolshaya (Б) and Bolshoi Vilyui (B) rivers and their zoning by hydrological conditions: symbols used for Fig. A: I – the hydrological region with water salinity <1‰; II – 10–14‰; III – 10–14 … 24–25‰ (Горин, 2009, 2013a; Горин и др., 2015, 2019b). Symbols used in Fig. Б and B: I – the zone of the freshwater distribution; II – the zone of the freshwater and sea water mixing; III – the zone of secondary (lake) water distribution; a, b, c – the points of long-term observations of hydrological characteristics; 1 – the runoff and runoff-tidal currents in the mainstreams of watercourses; 2 – the runoff and runoff-tidal currents in the water bodies; 3 – the boundary of estuary; 6 km, 10 km… – the distances from the estuary mouth (0 km)

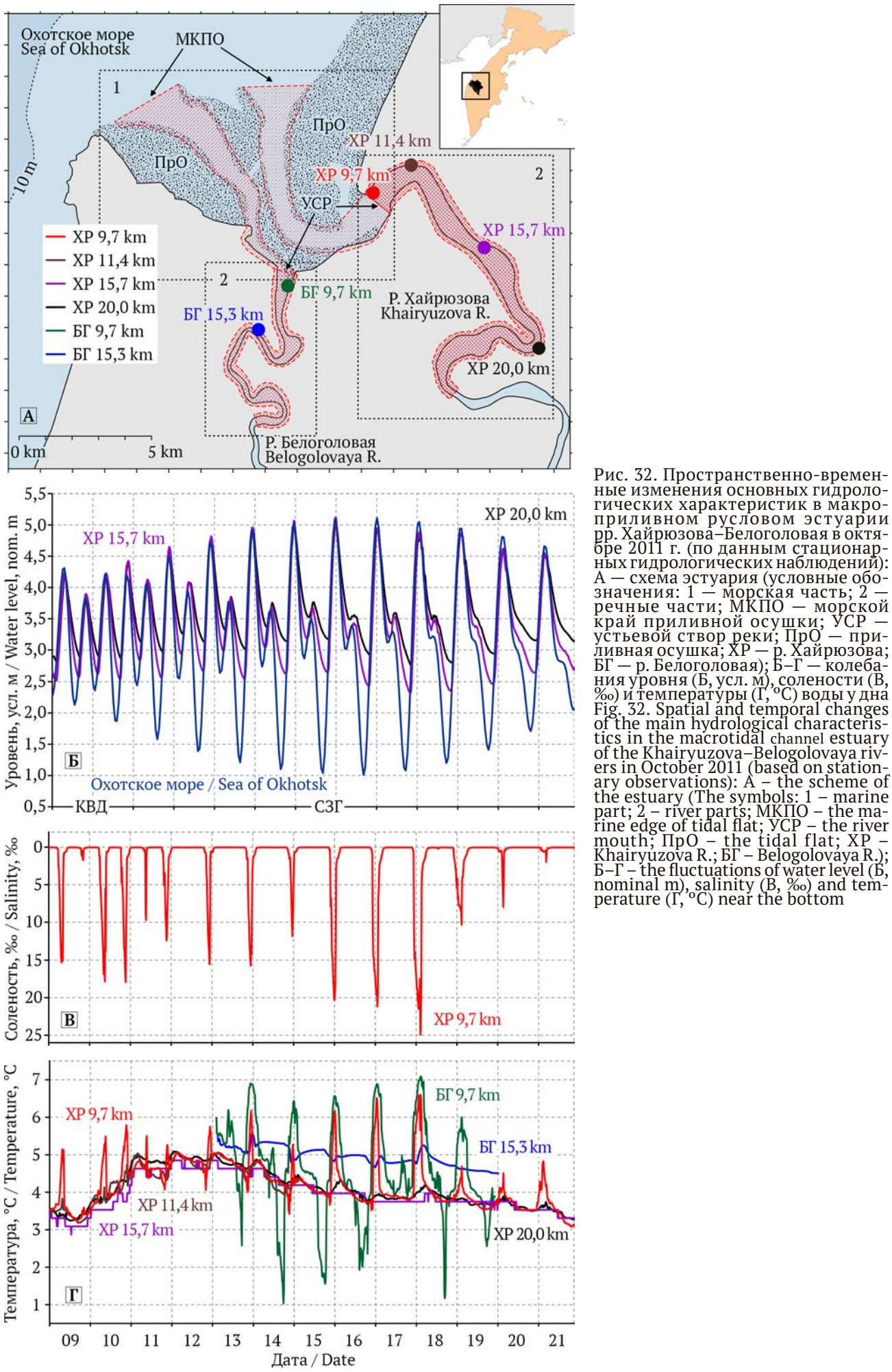


Рис. 32. Пространственно-временные изменения основных гидрологических характеристик в макроприливном русловом эстуарии рр. Хайрюзова–Белоголовая в октябре 2011 г. (по данным стационарных гидрологических наблюдений): А — схема эстуария (условные обозначения: 1 — морская часть; 2 — речные части; МКПО — морской край приливной осушки; УСР — устьевой створ реки; ПрО — приливная осушка; ХР — р. Хайрюзова; БГ — р. Белоголовая); Б–Г — колебания уровня (Б, усл. м), солености (В, ‰) и температуры (Г, °С) воды у дна

Fig. 32. Spatial and temporal changes of the main hydrological characteristics in the macrotidal channel estuary of the Khairyuzova–Belogolovaya rivers in October 2011 (based on stationary observations): A – the scheme of the estuary (The symbols: 1 – marine part; 2 – river parts; МКПО – the marine edge of tidal flat; УСР – the river mouth; ПрО – the tidal flat; ХР – Khairyuzova R.; БГ – Belogolovaya R.); Б–Г – the fluctuations of water level (Б, nominal m), salinity (В, ‰) and temperature (Г, °С) near the bottom

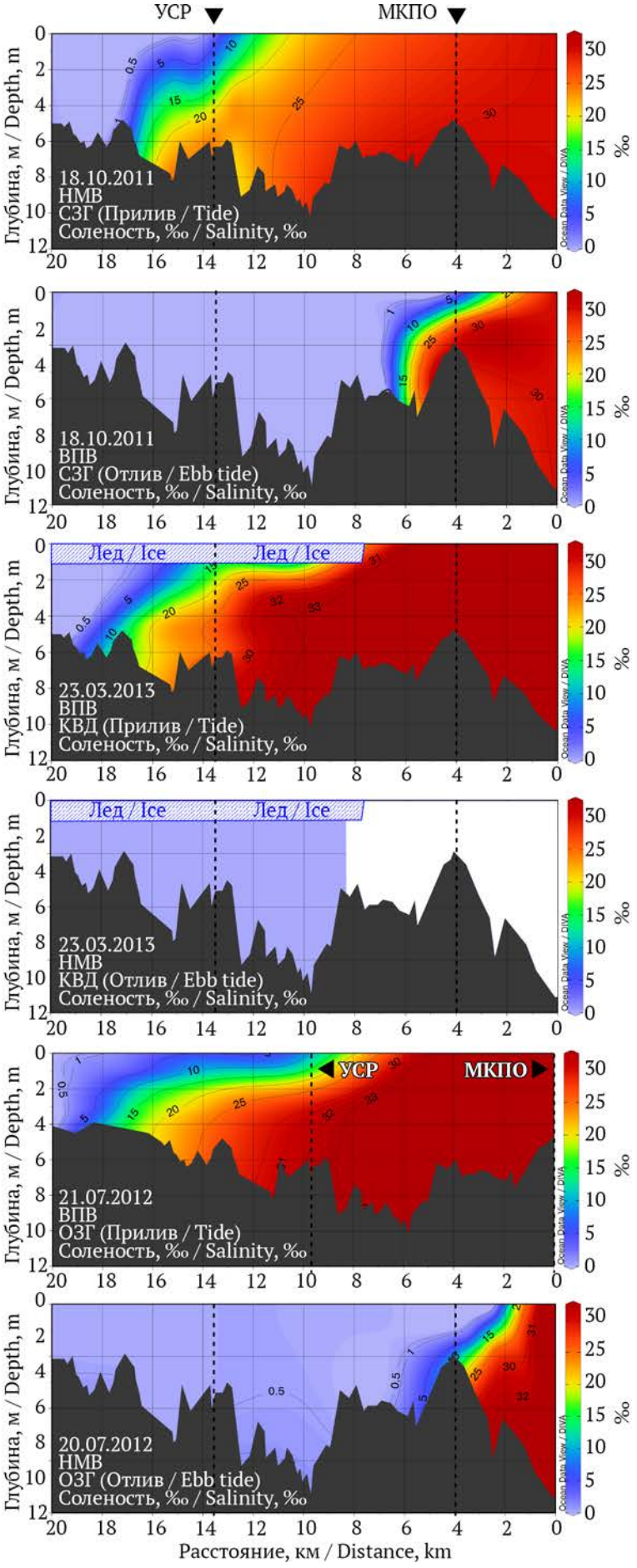


Рис. 33. Продольное распределение солености (‰) и температуры воды (°С) в эстуарии рр. Хайрюзова–Белоголовая в 2011–2013 гг. (по данным продольных гидрологических съемок). Условные обозначения: МКПО — морской край приливной осушки; УСР — устьевой створ реки; НМВ — низкие малые воды; ВПВ — высокие полные воды; СЗГ — сизигийный прилив; КВД — квадратурный прилив

Fig. 33. The longitudinal distribution of water salinity (‰) and temperature (°C) in the estuary of the Khairyuzova–Belogolovaya rivers in 2011–2013 (based on longitudinal hydrological surveys). The symbols: МКПО – the marine edge of tidal flat; УСР – the river mouth; НМВ – the low weak water; ВПВ – the high strong water; СЗГ – the syzygial tide; КВД – the quadrature tide

Лагунные эстуарии. Один из самых распространенных типов эстуариев в регионе (Горин, 2012). Встречаются в большинстве случаев на участках побережья с сильным волнением и средними ($2 \leqslant \Delta H < 4$ м) или малыми ($\Delta H < 2$ м) приливами. Размеры лагунных эстуариев на Камчатке могут варьировать от первых километров в устьях малых рек (например, р. Озерная) до нескольких десятков километров в больших реках (например, рр. Большая, Камчатка, Вывенка) (рис. 34). В состав этих эстуариев обычно входят эстуарные водотоки, а также разнообразные прибрежные водоемы (лагуны, лиманы, озера, заливы и т. п.) (рис. 35). Ввиду большого морфологического разнообразия гидрологический режим в различных лагунных эстуариях может существенно различаться.

В *лагунно-русловых* эстуариях зона непосредственного контакта речных и морских вод локализована в эстуарных водотоках (рис. 31, Б), а водные массы между собой смешиваются слабо. Такие эстуарии отличаются высокой интенсивностью обновления вод и преобладающим влиянием речных факторов (речной воды за приливный цикл в них поступает больше, чем морской) (Горин, 2009, 2012, 2013а; Горин и др., 2018а, 2019а; Горин, Коваль, 2019а). Наиболее широко распространены лагунно-русловые эстуарии на Западной Камчатке (например, Ича, Облуковина, Крутогорова, Большая Воровская, Коль, Пымта, Большая, Сопочная, Кошегочек) (рис. 30). Отдельные объекты этого подтипа находятся также на равнинных участках восточного побережья (Жупанова, Налычева, Камчатка, Хайлюля, Русакова, Дранка, Кичига, Белая, Валоваям) (рис. 33). Всего на Камчатке около 15–20 таких объектов.

В *лагунно-озерных* эстуариях речные и морские воды взаимодействуют в относительно глубоких котловинах, заполненных вторичными солоноватыми или солеными водными массами (рис. 36). Для эстуариев этого подтипа характерны замедленное водообновление и преобладающее влияние морских факторов (морской воды за приливный цикл в них поступает больше, чем речной) (Горин, 2013б; Горин и др., 2018в). В котловинах этих эстуариев обычно существует устойчивая стратификация вод, а гидрологические условия в них подобны меромиктическим озерам (Горин и др., 2019а). Такие эстуарии встречаются на восточном побережье Камчатского края и условно делятся на две подгруппы: мелководные (с глубинами 1–2 м) и относительно глубоководные (5–6, реже 10 м и более). Примеры: а) глубоководные «озера» Большой Вилюй (рис. 31, В; 34, 35), Большой Калыгирь; б) мелководные «лиманы» Семлячик и Хайлюлинский (рис. 34). Всего около 15–20 объектов (большинство из них «мелководные»).

Микроприливные *лагунно-лиманные* эстуарии чаще всего встречаются в устьях малых рек (но бывают и исключения, например, эстуарий р. Вывенка (рис. 37)) на отдельных участках по всему побережью Камчатки — в тех местах, где к берегу моря выходят неширокие речные долины, зажатые между гор или крупных увалов. Пересыпи в этих лагунах состоят из одного вала и относительно стабильны (Горин, Коваль, 2018). Это проточные мелководные водоемы, которые в отдельные периоды времени могут быть заполнены пресной речной водой (например, рр. Озерная и Вывенка). При высоком речном стоке приливы создают в них переменный подпор речному потоку, а в маловодный период они накачивают в эстуарии морскую воду (рис. 38). В гипер- и макроприливных лагунно-лиманных эстуариях (таких как Шестакова, Микина, Ковран) устьевые лагуны в отлив могут практически полностью осыхать, а в прилив заполняться соленой морской водой. В отлив по их тальвегу текут небольшие потоки речной воды (Горин, Коваль, 2018).

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

В целом, основная отличительная особенность гидрологического режима лагунных эстуариев Камчатки состоит в том, что все процессы в них так или иначе связаны с динамикой аккумулятивных форм, отделяющих эти объ-



Рис. 34. Распространение и примеры эстуариев различных типов, расположенных в устьях некоторых рек на восточном побережье Камчатки. Условные обозначения: 1 — русловые и лагунные эстуарии; 2 — собственно морские эстуарии; 3 — фьордовые эстуарии (источник спутниковых снимков: *www.arcgis.com/home/webmap*)

Fig. 34. Distribution and examples of estuaries of different types located in some river mouths on the eastern coast of Kamchatka. The symbols: 1 – the channel and lagoon estuaries; 2 – marine proper estuaries; 3 – the fjord estuaries (source of satellite images: *www.arcgis.com/home/webmap*)

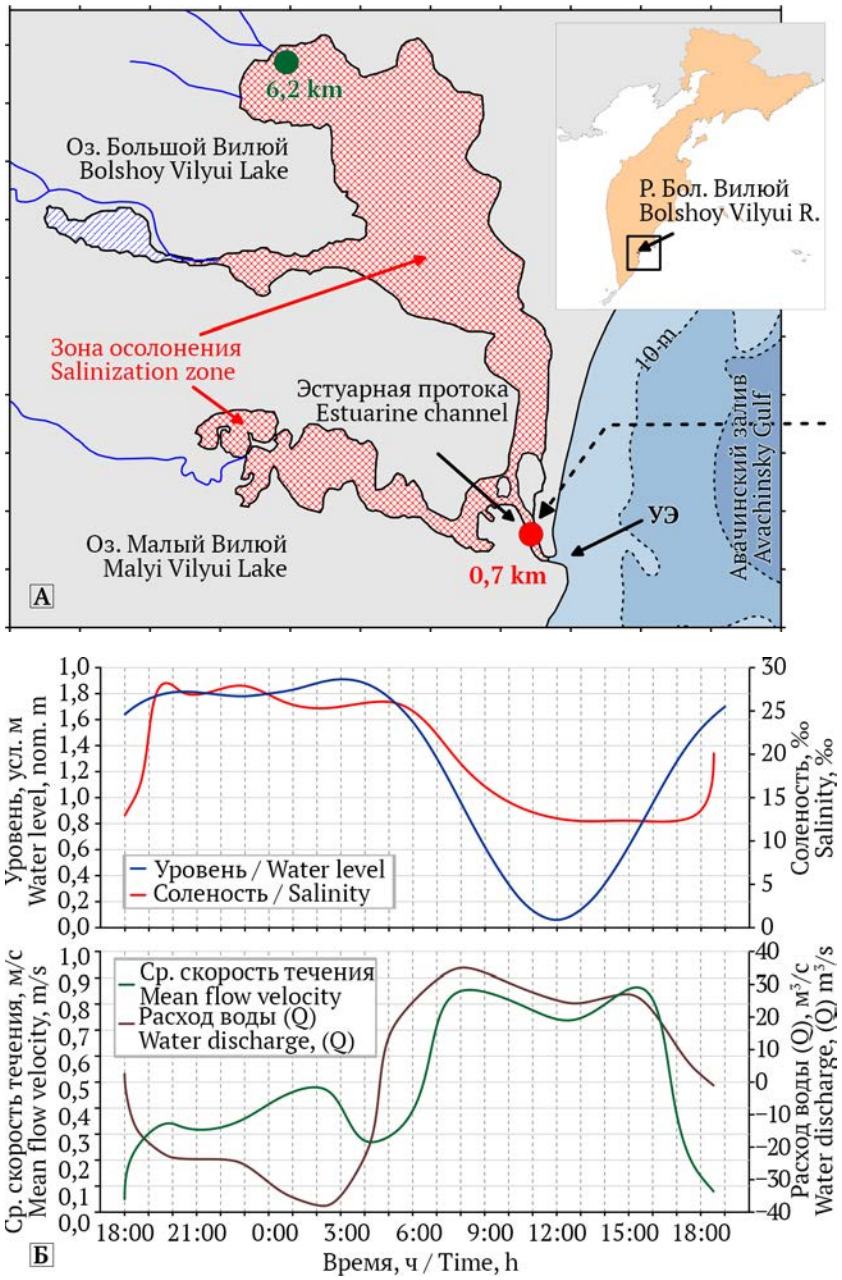


Рис. 35. Пространственно-временные изменения некоторых гидрологических характеристик в микроприливном лагунно-озерном эстуарии р. Большой Вилюй с 31 июля по 1 августа 2004 г. (по материалам из: Горин, 2013б): А — схема эстуария; Б — колебания уровня воды в Авачинском заливе (м. усл.), а также изменения солености (‰), средней скорости течения (м/с) и расходов воды (Q, м³/с) в эстуарном водотоке на расстоянии 0,7 км от устья эстуария (УЭ — устье эстуария)
Fig. 35. Spatial and temporal changes of the some hydrological characteristics in the microtidal lagoon-lacustrine estuary of the Bolshoi Vilyui River from July 31 to August 1, 2004 (based on materials from Горин, 2013б): А – the scheme of the estuary; Б – the water level fluctuations in Avacha Gulf (nominal m), the changes in salinity (‰), average current velocity (m/s) and water discharge (Q, m³/s) in the estuarine watercourse in 0.7 km from the estuary mouth (УЭ – estuary mouth)

екты от моря (устьевые косы, пересыпи, береговые бары, барьерные острова и т. п.) (Михайлов, Горин, 2012). Вследствие этого гидрологические условия в лагунных эстуариях, а также в их отдельных частях могут сильно изменяться: постепенно — по мере удлинения аккумулятивных форм, и резко — после их прорыва (Горин, 2012, 2013а, 2014, 2015; Горин и др., 2014а, 2018в; Горин, Коваль, 2019б; Коваль и др., 2020).

Морские эстуарии. Расположены на морском побережье с микроприливами ($\Delta H < 2$ м) и представляют собой полузамкнутые морские заливы и фьорды, в которых под влиянием речного стока может формироваться зона смешения речных и морских водных масс (Михайлов, Горин, 2012). Размеры *собственно морских* эстуариев Камчатки (Авачинская губа, бух. Карага) могут составлять 15–20 км; *фьордов* (бухты Вилючинская, Русская) — 6–7 км (Горин, 2012).

В *собственно морских* эстуариях Камчатки большую часть года (примерно с октября по апрель) зона опреснения локализуется в вершинах морских заливов, прижимаясь к внешнему краю речных дельт. В период речного половодья (в июне–июле) она может распространяться на всю акваторию эстуариев. В это время мощность опресненного слоя достигает своего максимума (обычно это несколько метров), и этот слой («клин») находится над значительно более мощной и малоподвижной толщей соленых морских вод (рис. 39, 40).

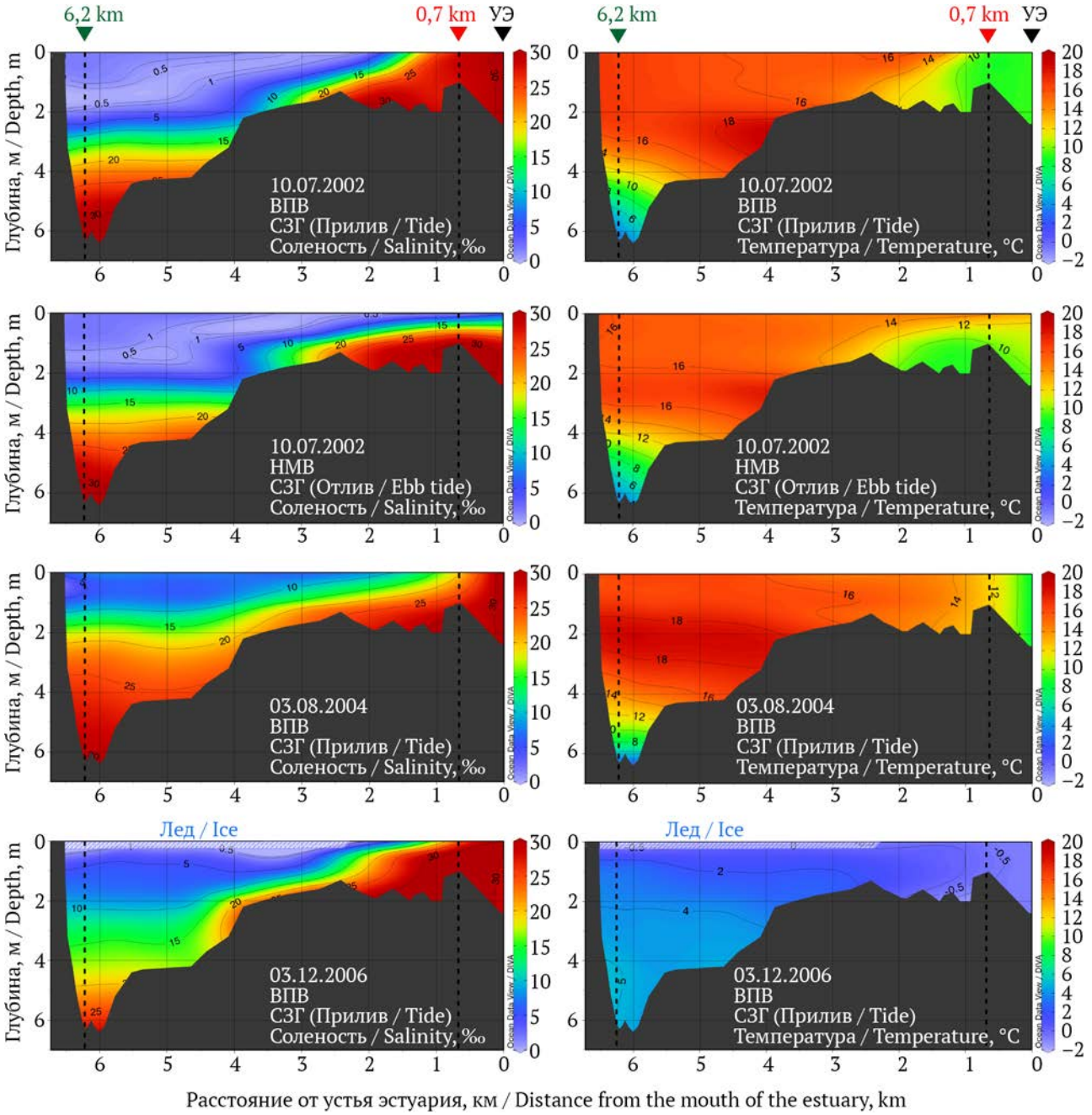


Рис. 36. Продольное распределение солености (‰) и температуры (°С) воды в эстуарии р. Большой Вилюй (от его устья до кутовой части оз. Бол. Вилюй) в отдельные периоды 2002, 2004 и 2006 г. (по материалам из: Горин, 2013б). Условные обозначения те же, что и на рис. 33; УЭ — устье эстуария
Fig. 36. The longitudinal distribution of water salinity (‰) and temperature (°C) in the estuary of the Bolshoi Vilyui River (from the mouth to the pot of Bolshoi Vilyui Lake) in some periods in 2002, 2004 and 2006 (based on materials from Горин, 2013б). Symbols are the same as in Fig. 33; УЭ – estuary mouth

Во *фьордовых* эстуариях опресняющее воздействие речного стока заметно лишь в летние месяцы и только в поверхностном горизонте, мощность которого также не превышает 1,5–2 м (рис. 41, 42). На морской границе этих эстуариев обычно есть подводный порог, который отделяет их от основной части залива. Поэтому гидрологический режим *фьордовых* эстуариев Камчатки похож на режим *собственно* морских, с той лишь разницей, что влияние моря в них еще более выражено (Горин, 2012; Михайлов, Горин, 2012).

Таким образом, основная отличительная особенность гидрологического режима морских эстуариев Камчатки — их тесная связь с морем и относительно слабое влияние на них речного стока (Михайлов, Горин, 2012). Во многих объектах такого типа, особенно в устьях малых рек (например, бух. Вилючинская), собственно эстуарием можно считать лишь при-

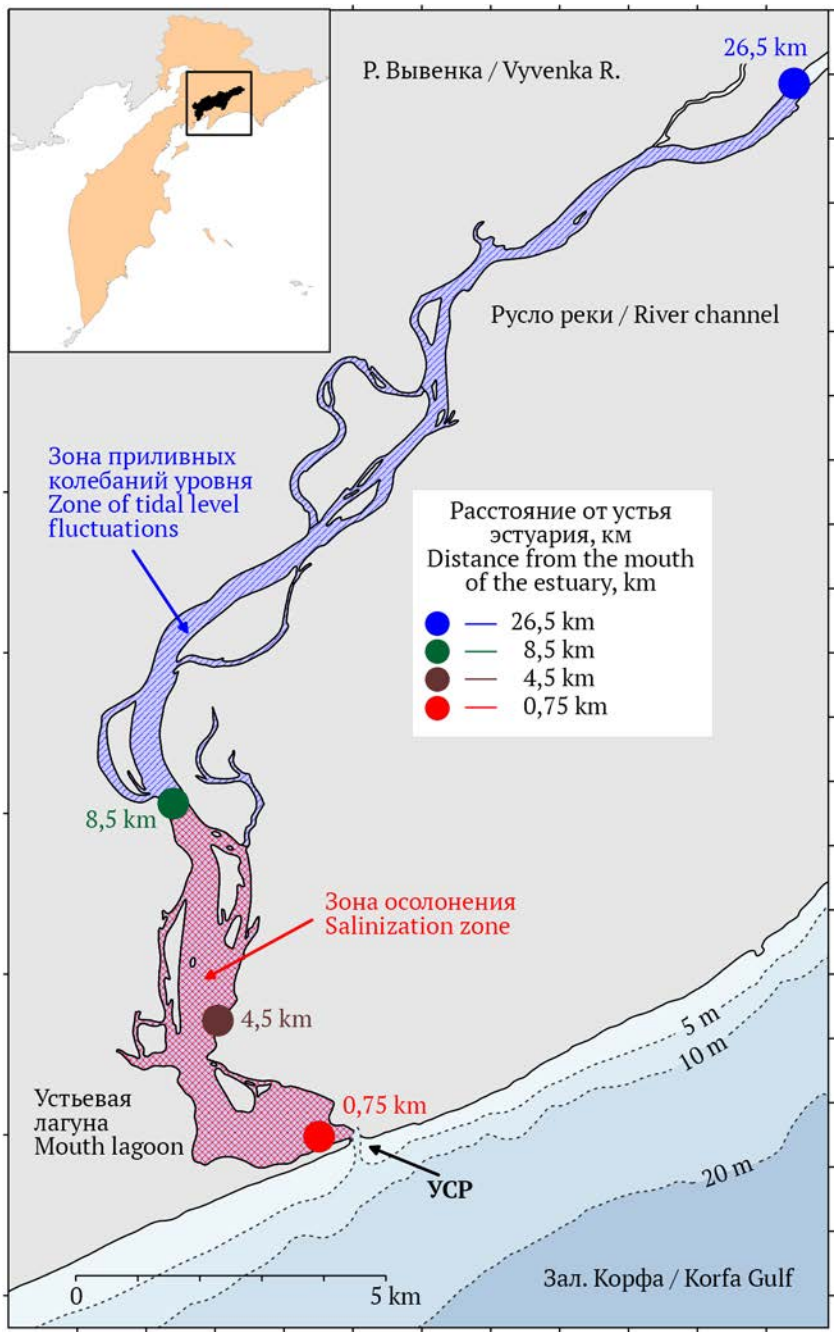


Рис. 37. Схема микроприливного лагунно-лиманного эстуария р. Вывенки
Fig. 37. The scheme of the microtidal lagoon-liman estuary of the Vyvenka River

вершинную, подверженную влиянию речного стока часть морского залива, фьорда (рис. 42).

Прилегающие морские участки. Смешение речных и морских вод происходит не только в устьях рек Камчатки, но и в прибрежной зоне моря (см. рис. 11). Так, в отдельные периоды (особенно во время высокой водности рек) русловая часть многих камчатских эстуариев в отлив может полностью заполняться пресной речной водой (например, рр. Пенжина, Таловка, Хайрюзова, Белоголовая, Ковран, Озерная, Камчатка, Большая, Ича, Крутогорова, Вывенка) (рис. 33 и 38). В таких случаях зона смешения (ЗС) смещается в морскую часть эстуариев (рр. Пенжина, Таловка, Хайрюзова, Белоголовая, Авачинская губа, бух. Вилючинская) или на устьевое взморье (рр. Камчатка, Большая, Ича, Крутогорова, Ковран, Озерная, Вывенка) (рис. 43–46) (Горин и др., 2012, 2015; Коваль и др., 2018а, 2020; Горин, Коваль, 2019а).

Гидрологические наблюдения, выполненные в прибрежной зоне в разных районах Камчатки в мае–августе 2016–2022 гг., свидетельствуют, что наиболее показательной гидрологической характеристикой, позволяющей идентифицировать ЗС на устьевом взморье в летний период, является соленость воды. Однако такие характеристики, как температура и мутность также могут служить дополнительными индикаторами ЗС в море, поскольку их речные по-

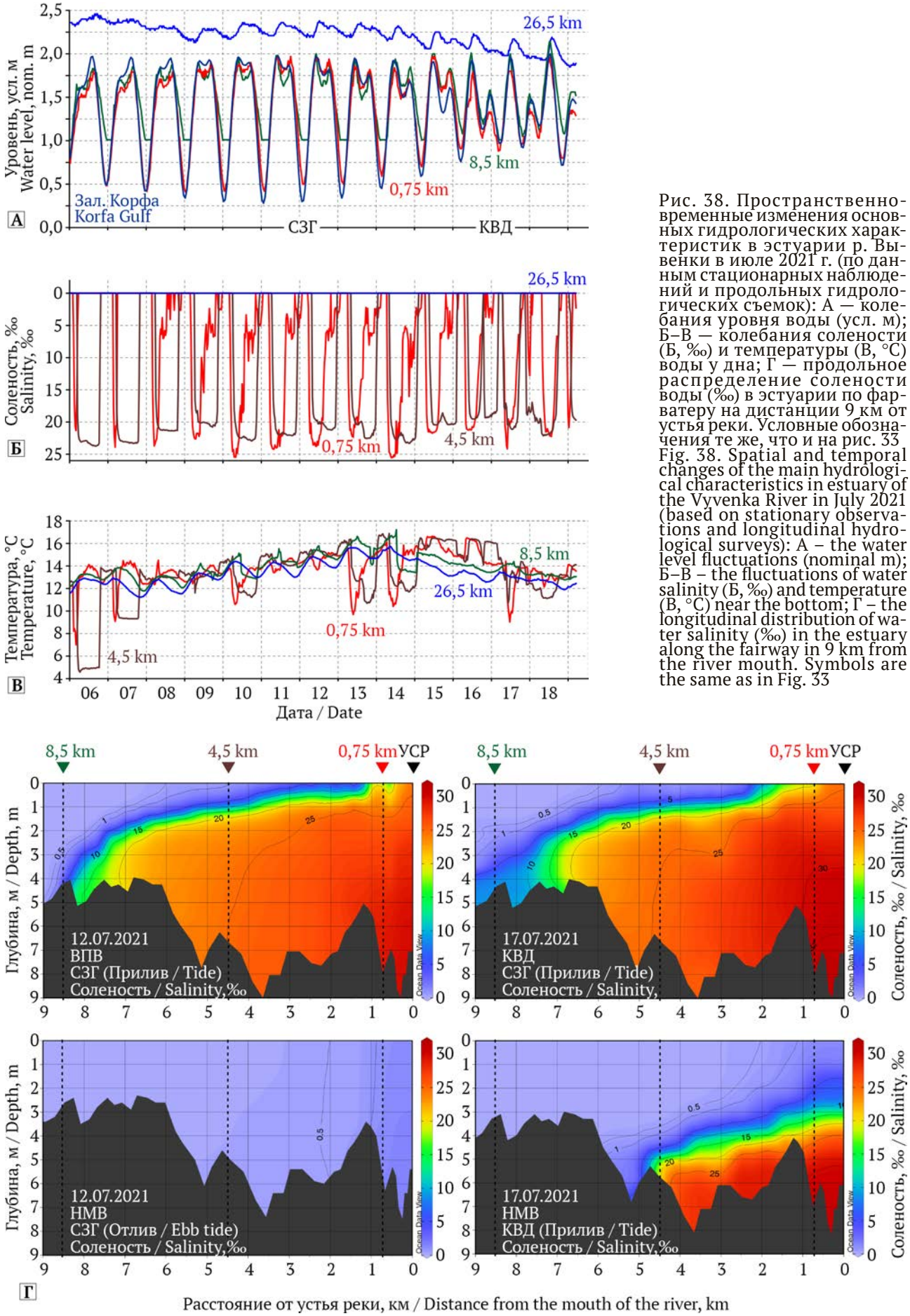


Рис. 38. Пространственно-временные изменения основных гидрологических характеристик в эстуарии р. Вывенки в июле 2021 г. (по данным стационарных наблюдений и продольных гидрологических съемок): А — колебания уровня воды (усл. м); Б–В — колебания солености (Б, ‰) и температуры (В, °С) воды у дна; Г — продольное распределение солености воды (‰) в эстуарии по фарватеру на дистанции 9 км от устья реки. Условные обозначения те же, что и на рис. 33

Fig. 38. Spatial and temporal changes of the main hydrological characteristics in estuary of the Vyvenka River in July 2021 (based on stationary observations and longitudinal hydrological surveys): A – the water level fluctuations (nominal m); Б–В – the fluctuations of water salinity (Б, ‰) and temperature (В, °С) near the bottom; Г – the longitudinal distribution of water salinity (‰) in the estuary along the fairway in 9 km from the river mouth. Symbols are the same as in Fig. 33

казатели обычно существенно отличаются от морских фоновых значений (Горин, Коваль, 2019а; Коваль и др., 2018а, 2020). Основную роль в пространственно-временной динамике ЗС в прибрежной зоне со стороны рек играют морфодинамика их устьев и объем водного стока, а со стороны моря — рельеф прибрежной зоны, морские течения и волны, приливы. В результате сочетания указанных факторов размеры и очертания ЗС камчатских рек в море постоянно изменяются как в течение коротких временных промежутков (от нескольких часов до нескольких суток — например, из-за приливов, речных паводков, морских нагонов и штормов, и пр.), так и в сезонном и многолетнем масштабах времени (из-за изменения расположения

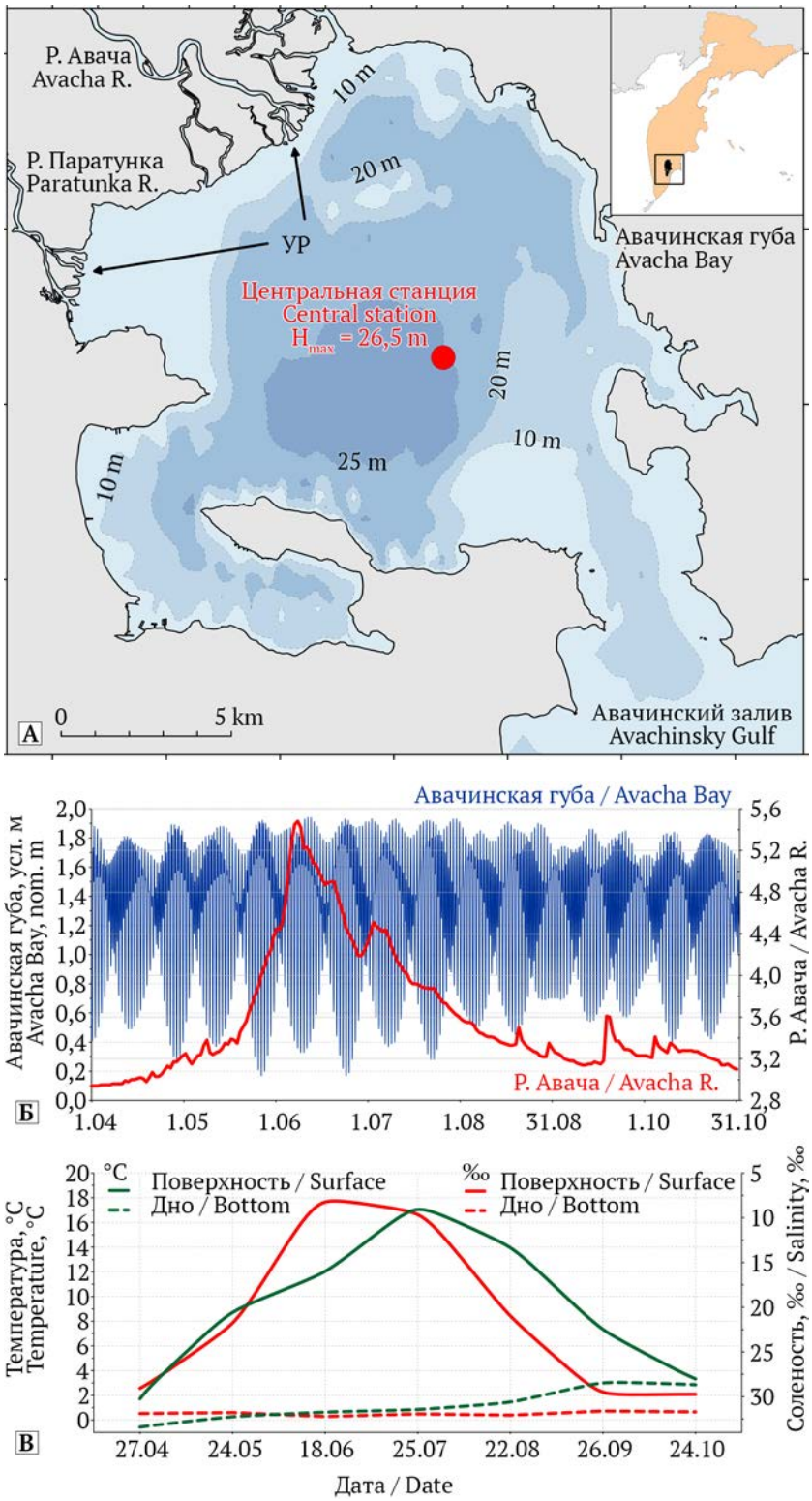
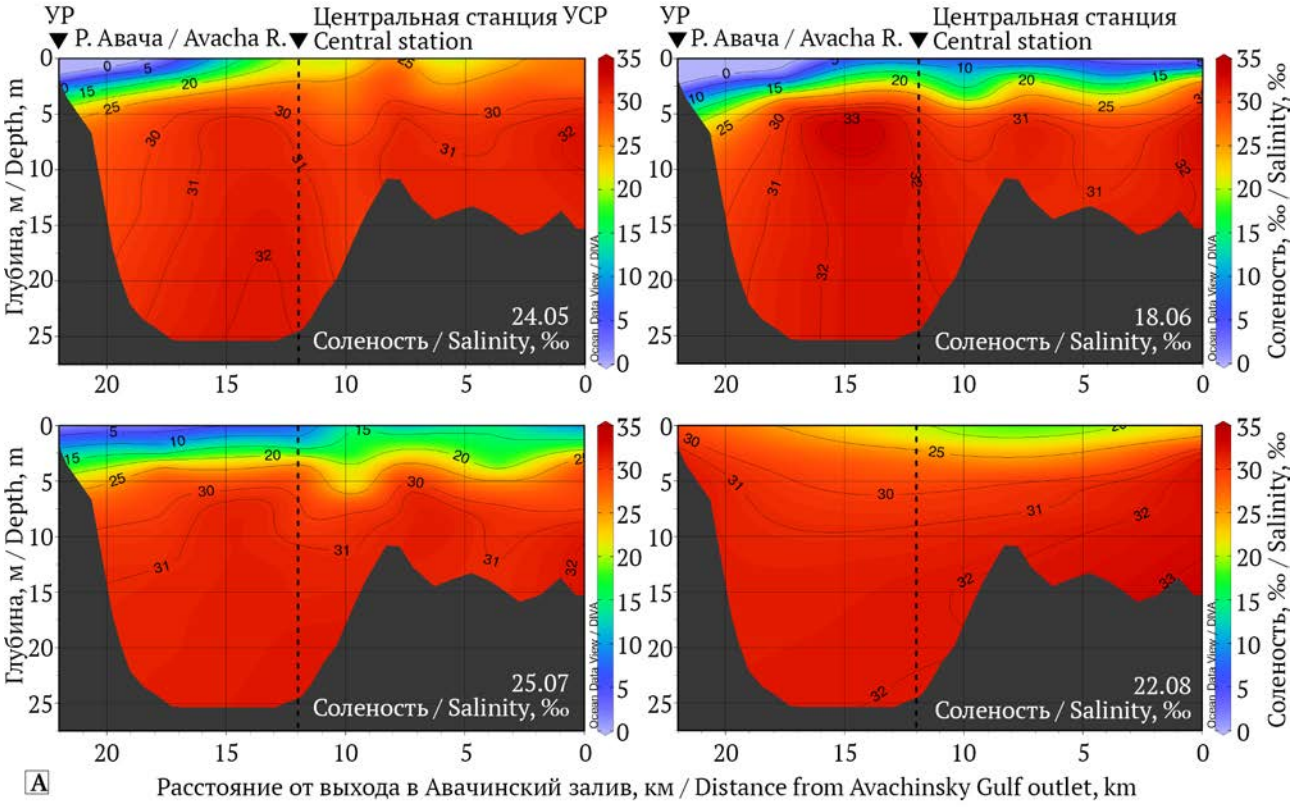


Рис. 39. Пространственно-временные изменения основных гидрологических характеристик в микроприливном собственно морском эстуарии Авачинская губа в апреле–октябре 2013 г.: А — схема эстуария; Б — изменения уровня воды (м) в р. Авача (пост «Елизово») и предвычисленные изменения уровня воды в Авачинской губе (усл. м); В — изменения солености (‰) и температуры (°С) воды на поверхности и у дна в центральной части губы
Fig. 39. Spatial and temporal changes of the main hydrological characteristics in the microtidal marine proper estuary Avacha Bay in April–October 2013: A – the scheme of the estuary; Б – the changes of water level (m) in the Avacha R. (post “Yelizovo”) and pre-calculated water level changes in the Avacha Bay (nominal m); B – the changes of the surface and near the bottom salinity (‰) and temperature (°C) in the central part of the Avacha Bay



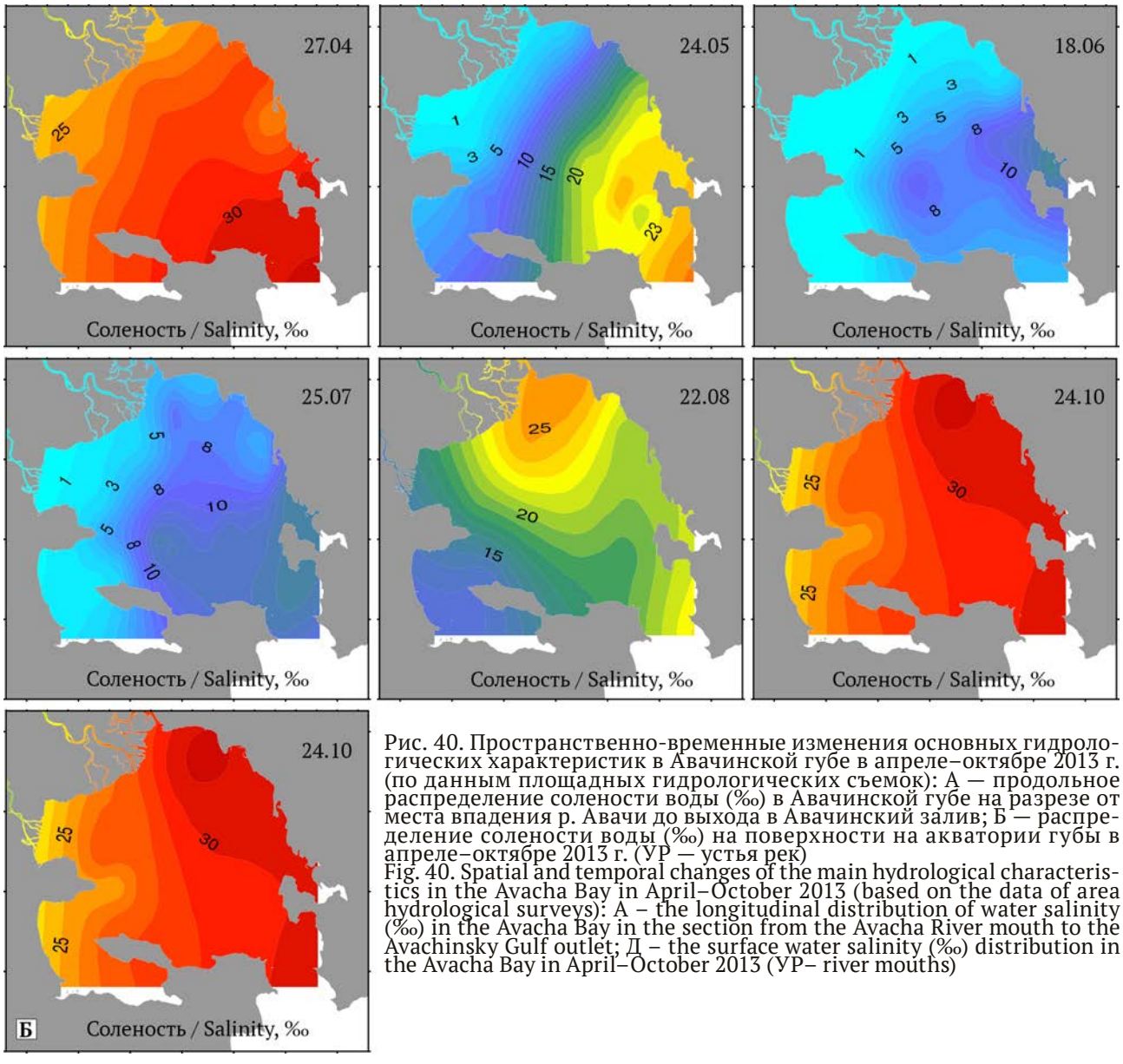
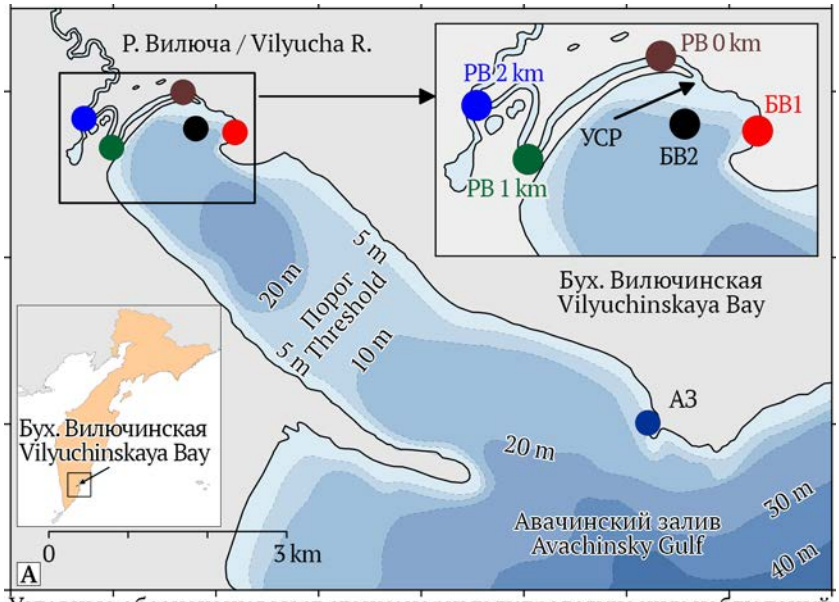


Рис. 40. Пространственно-временные изменения основных гидрологических характеристик в Авачинской губе в апреле–октябре 2013 г. (по данным площадных гидрологических съемок): А — продольное распределение солености воды (‰) в Авачинской губе на разрезе от места впадения р. Авачи до выхода в Авачинский залив; Б — распределение солености воды (‰) на поверхности на акватории губы в апреле–октябре 2013 г. (УР — устья рек)

Fig. 40. Spatial and temporal changes of the main hydrological characteristics in the Avacha Bay in April–October 2013 (based on the data of area hydrological surveys): А – the longitudinal distribution of water salinity (‰) in the Avacha Bay in the section from the Avacha River mouth to the Avachinsky Gulf outlet; Д – the surface water salinity (‰) distribution in the Avacha Bay in April–October 2013 (УР– river mouths)

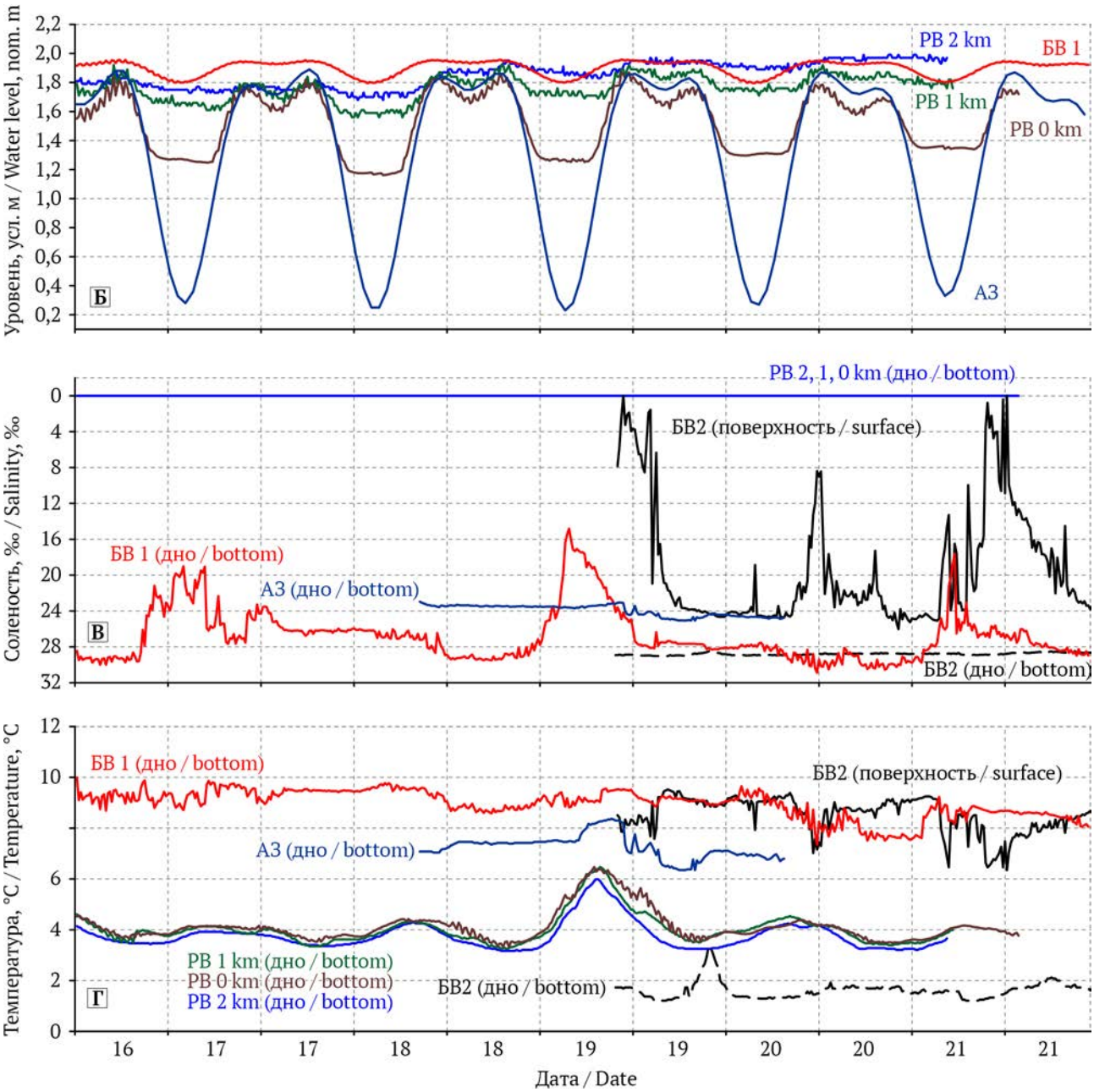


Условные обозначения мест стационарных гидрологических наблюдений
Symbols of stationary hydrological observation points

АЗ — выход в Авачинский залив / outlet to Avachinsky Gulf
БВ — бух. Вилючинская / Vilyuchinskaya Bay
РВ — р. Вилюча / Vilyucha R.
km — расстояние от устья реки / distance from river mouth
УСР — устьевой створ реки / river mouth

Рис. 41. Пространственно-временные изменения основных гидрологических характеристик в микроприливном фьордовом эстуарии бух. Вилючинской в июне 2019 г. (по данным стационарных наблюдений): А — схема эстуария; Б — относительные колебания уровня воды, усл. м; В — колебания солености воды на поверхности и у дна (‰); Г — колебания температуры воды на поверхности и у дна (°С)

Fig. 41. Spatial and temporal changes of the main hydrological characteristics in the microtidal fjord estuary of Vilyuchinskaya Bay in June 2019 (based on stationary observations): А – the scheme of the estuary; Б – the relative water level fluctuations, nominal m; В – the surface and bottom water salinity fluctuations (‰); Г – the surface and bottom water temperature fluctuations (°С)



устья реки, если таковое произошло, или колебаний ее водного режима).

Форма и размеры ЗС разных рек Камчатки в море могут быть весьма разнообразными и зависят главным образом от величины самой реки, а также от морфологии побережья и рельефа морского дна в месте ее впадения (см. рис. 22, 23). Однако в большинстве случаев конфигурация ЗС на выровненных участках камчатского побережья вытянута вдоль берега, а ее осевая линия на Западной Камчатке (от м. Лопатка до Пенжинской губы) устойчиво направлена в северном, а на Восточной — в южном или юго-восточном направлении (Горин, Коваль, 2019а; Koval et al., 2018). Причем на западном побережье максимальная ширина ЗС наблюдается в районе устьев рек, а затем, по мере движения на север, она начинает сужаться и прижиматься к берегу (рис. 43, 44). На восточном побережье форма ЗС, наоборот, острым концом обычно направлена к устью реки, а ее расширение от берега в море наблюдается в южном направлении (Коваль и др., 2018а, 2020) (рис. 45, 46). Такие особенности, очевидно, обусловлены основной направленностью крупномасштабной циркуляции вод, характерной для различных берегов Камчатки (рис. 25), на которую, по всей видимости, накладываются и другие внешние факторы (например, сила Кориолиса или распространение приливных волн). В замкнутых бухтах и морских заливах (в кутовой части Пенжинской губы, Авачинской губе, бух. Вилючинской, бух. Карага, Укинской губе, бух. Гека, гав. Сибирь) ЗС летом может распространяться на всю акваторию этих водных объектов (рис. 40, 42).

Конфигурация ЗС около устьев средних и малых рек в июне–июле, в период их максимального водного стока, обычно охватывает прибрежную полосу шириной несколько километров. У больших рек зона воздействия речного стока на прибрежную зону моря в этот период может быть гораздо шире и достигать >10 км, а в продольном направлении это влияние может сказываться на дистанции в несколько десятков километров от устья реки [По данным гидрологической съемки, выполненной вдоль побережья Восточной Камчатки в июне 2021 г., влияние стока р. Камчатки на прибрежные воды Камчатского залива прослеживалось на расстоянии не менее 65–70 км от устья этой реки] (Коваль и др., 2020). В процессе увеличения стока рек в мае–июне обычно происходит расширение размеров ЗС всех рек в море в результате постепенной аккумуляции речных вод в прибрежной зоне. При этом ЗС отдельных близко расположенных рек могут примыкать друг к другу и сливаться между собой (рис. 47). В результате в летние месяцы (особенно в многоводные годы) на отдельных участках камчатского побережья могут формироваться узкие (шириной несколько километров), но очень протяженные (до нескольких сотен километров) зоны опреснения, которые объединяют устьевые области рек этого региона. Такие участки, например, наиболее характерны для Карагинского залива (рис. 47), что обусловлено специфическими географическими особенностями района, прежде все-

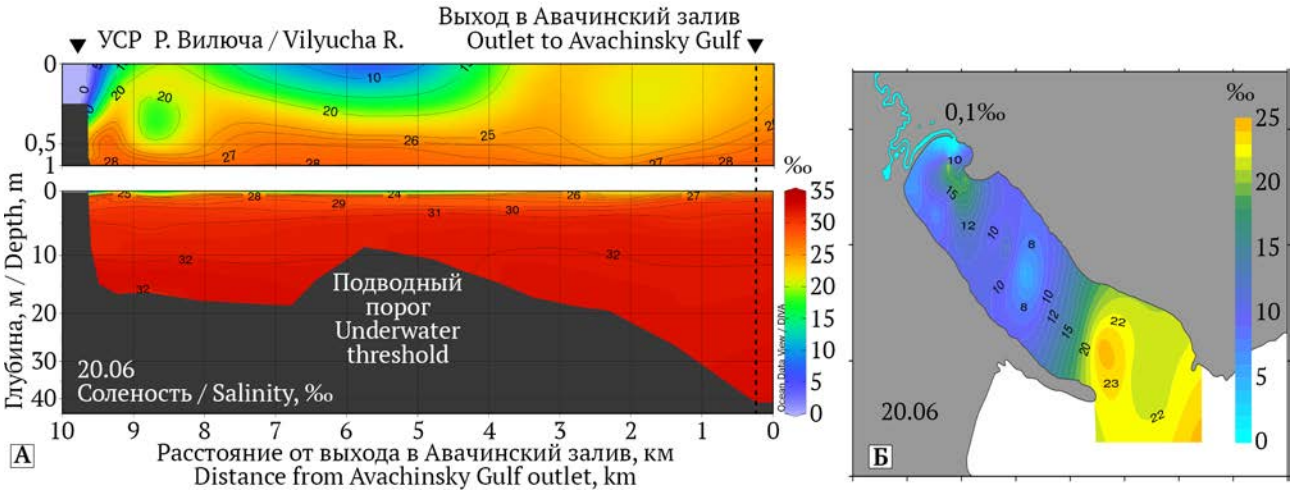


Рис. 42. Продольное распределение солености воды (‰) в бух. Вилючинской (на разрезе от устья р. Вилюча до выхода в Авачинский залив) (А) и распределение солености воды на поверхности (Б), по данным продольной гидрологической съемки, выполненной 20 июля 2019 г.
Fig. 42. The longitudinal distribution of water salinity (‰) in Vilyuchinskaya Bay (in the section from the Vilyucha River mouth to the Avacha Gulf outlet) (A) and the surface distribution of water salinity (Б) based on the data of longitudinal hydrological survey carried out in July 20, 2019

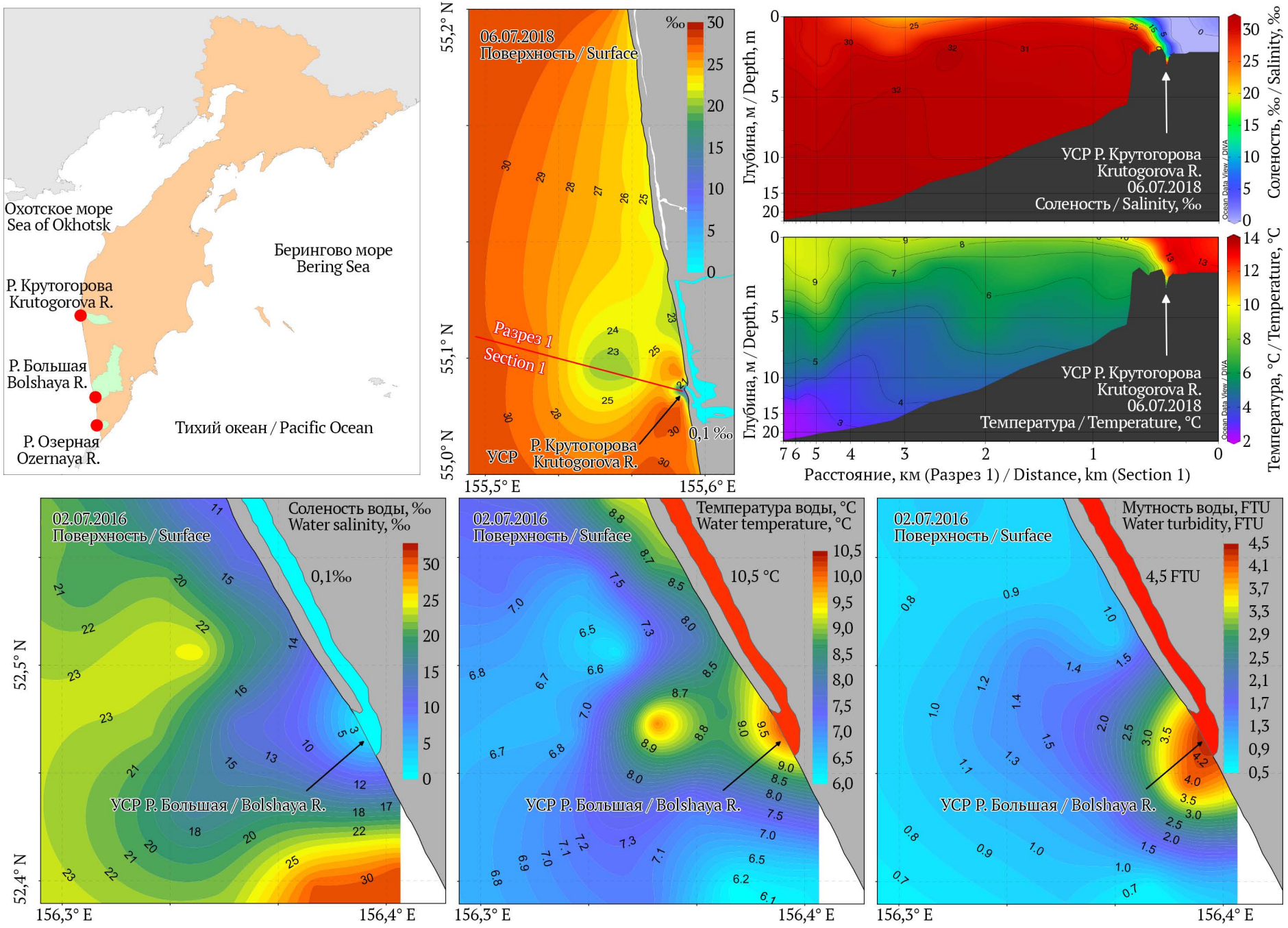


Рис. 43. Распределение солености (‰), температуры (°C) и мутности воды (FTU) в прибрежной зоне Западной Камчатки в районе устьев рек Крутогорова и Большая (по результатам гидрологических съемок, выполненных в июле 2016 и 2018 г.) (УСР — устьевой створ реки)
Fig. 43. Distribution of water salinity (‰), temperature (°C) and turbidity (FTU) in the coastal zone of West Kamchatka near the Krutogorova and Bolshaya rivers mouths (based on the results of hydrological surveys carried out in July, 2017 and 2018) (УСР – river mouth)

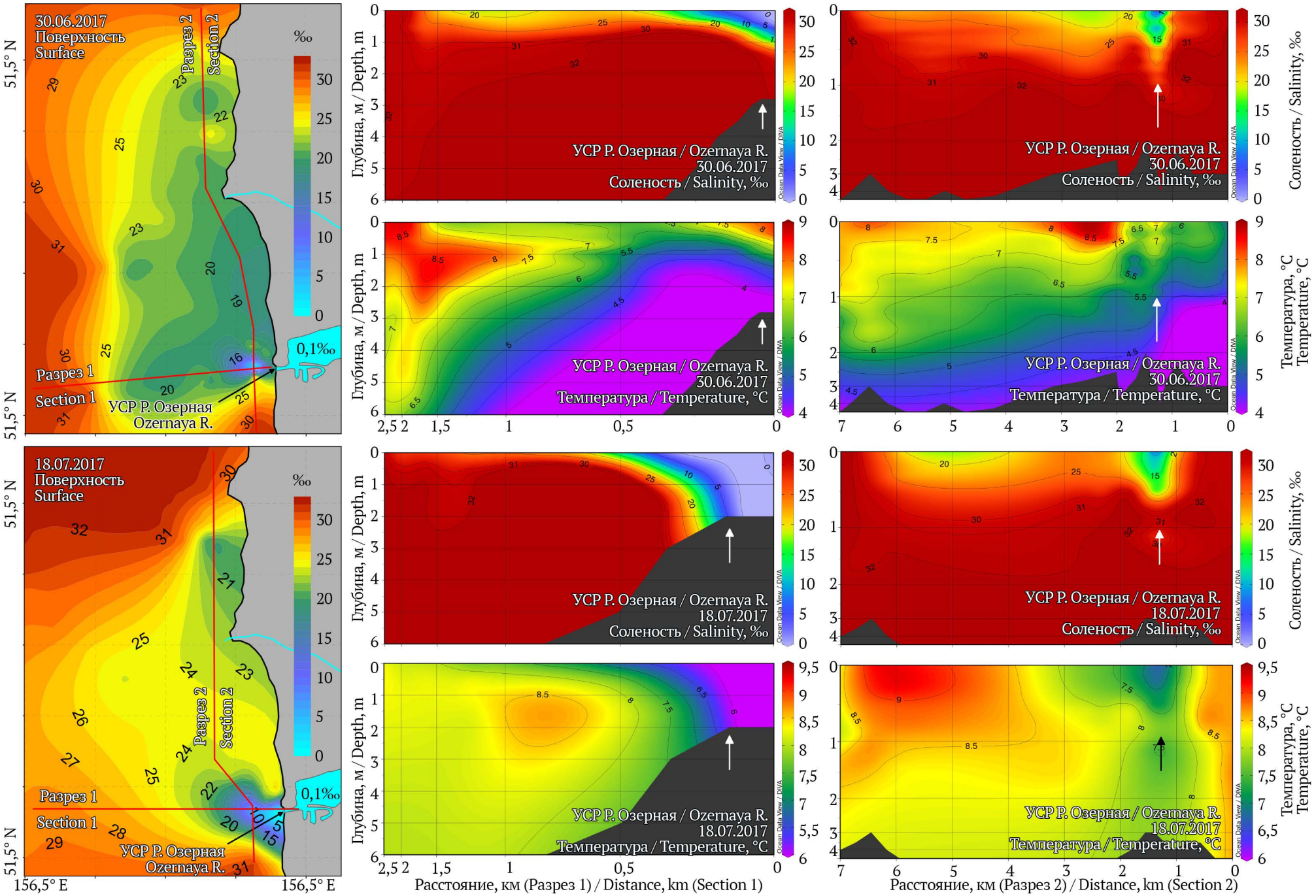
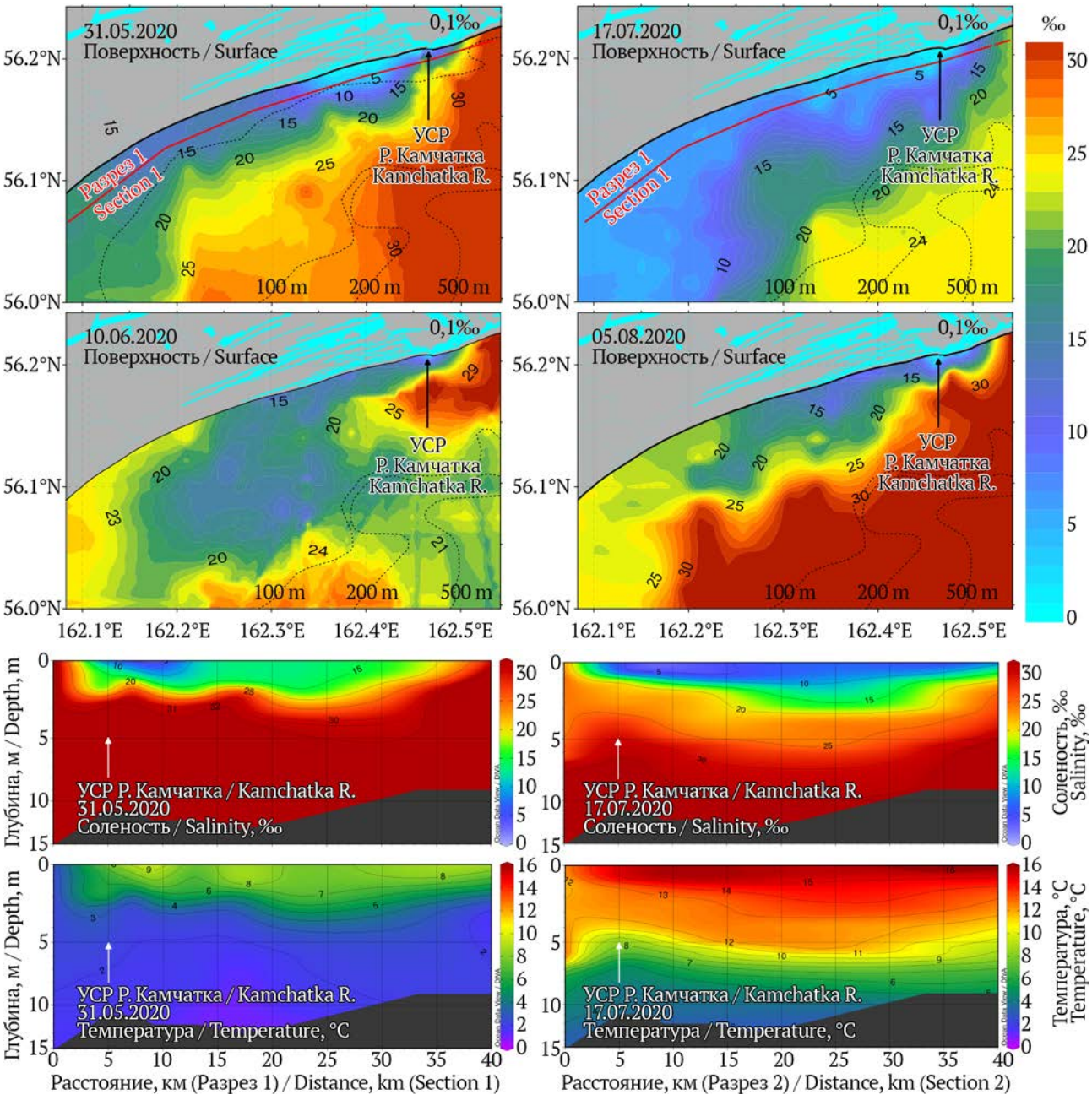


Рис. 44. Распределение солености (‰) и температуры (°C) воды в прибрежной зоне Западной Камчатки в районе устья р. Озерной (по результатам гидрологических съемок, выполненных в июне–июле 2017 г.) (УСР — устьевой створ реки)
Fig. 44. Distribution of water salinity (‰) and temperature (°C) in the coastal zone of West Kamchatka near the Ozernaya River mouth (based on the results of hydrological surveys carried out in June–July, 2017) (УСР – river mouth)



Рис. 45. Распределение солености (‰) и температуры (°С) воды в прибрежной зоне Восточной Камчатки в районе устья р. Камчатки (по результатам гидрологических съемок, выполненных в мае–августе 2020 г.) (УСР — устьевой створ реки)
Fig. 45. Distribution of water salinity (‰) and temperature (°C) in the coastal zone of East Kamchatka near the Kamchatka River mouth (based on the results of hydrological surveys carried out in May–August 2020) (УСР – river mouth)



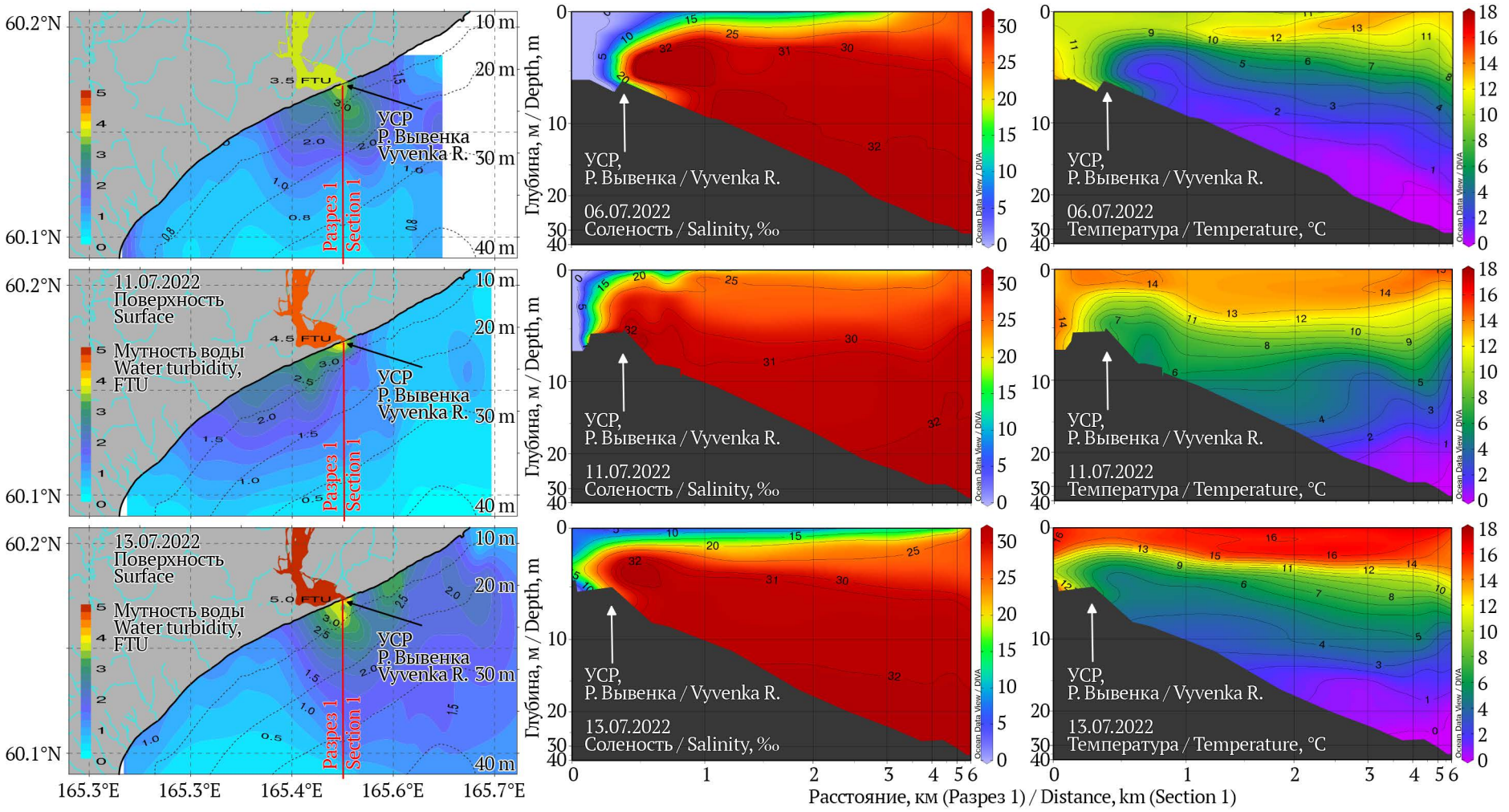


Рис. 46. Распределение солености (‰), температуры (°C) и мутности (FTU) воды в прибрежной зоне Восточной Камчатки в районе устья р. Вывенки (по результатам гидрологических съемок, выполненных в июле 2022 г.) (УСР — устьевой створ реки)
Fig. 46. Distribution of water salinity (‰), temperature (°C) and turbidity (FTU) in the coastal zone of East Kamchatka near the Vyvenka River mouth (based on the results of hydrological surveys carried out in July, 2022) (УСР – river mouth)

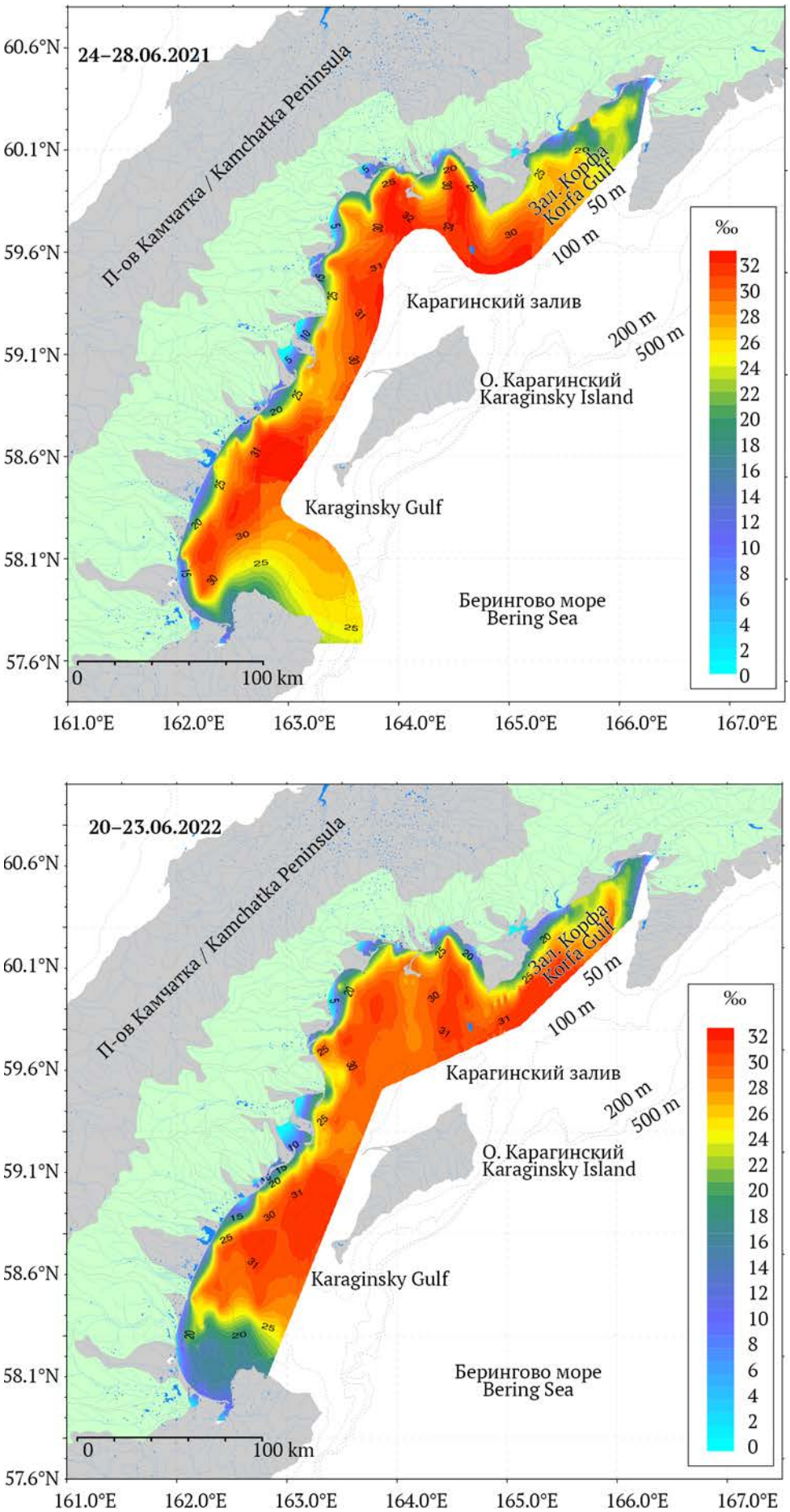


Рис. 47. Распределение солености (‰) и температуры (°С) воды на поверхности в прибрежной зоне Северо-Восточной Камчатки (по результатам гидрологических съемок, выполненных в июне 2021 и 2022 г.)
Fig. 47. Distribution of surface water salinity (‰) and temperature (°C) in the coastal zone of North-Eastern Kamchatka (based on the results of hydrological surveys carried out in June, 2021 and 2022)

го — его относительной изолированностью от основной акватории Берингова моря, а также существенной расчлененностью побережья большим количеством разнообразных морских бухт и заливов.

Анализ вертикального распределения основных гидрологических характеристик в прибрежной зоне в мае–августе свидетельствует (рис. 48, 49), что во всех районах Камчатки водная толща в пределах морской части ЗС всегда сильно стратифицирована (Горин, Коваль, 2019а; Коваль и др., 2018а, 2020; Koval et al., 2018). При этом тонкий слой опресненных, прогретых и замутненных вод располагается над значительно более мощным слоем соленой, холодной и прозрачной морской воды (рис. 43–46). В этот период «ядра» ЗС (с переходом солености от 0 до 15–20‰ и температуры от 5 °С и выше) располагаются в непосредственной близости от устьев рек. Вода здесь хорошо перемешана по вертикали, поэтому в этой части устьевого взморья преобладают продольные градиенты основных гидрологических характеристик. У большинства крупных рек Камчатки в морской части ЗС толщина наиболее опресненного (с соленостью <20‰) и прогретого (с температурой >5 °С) слоя обычно составля-

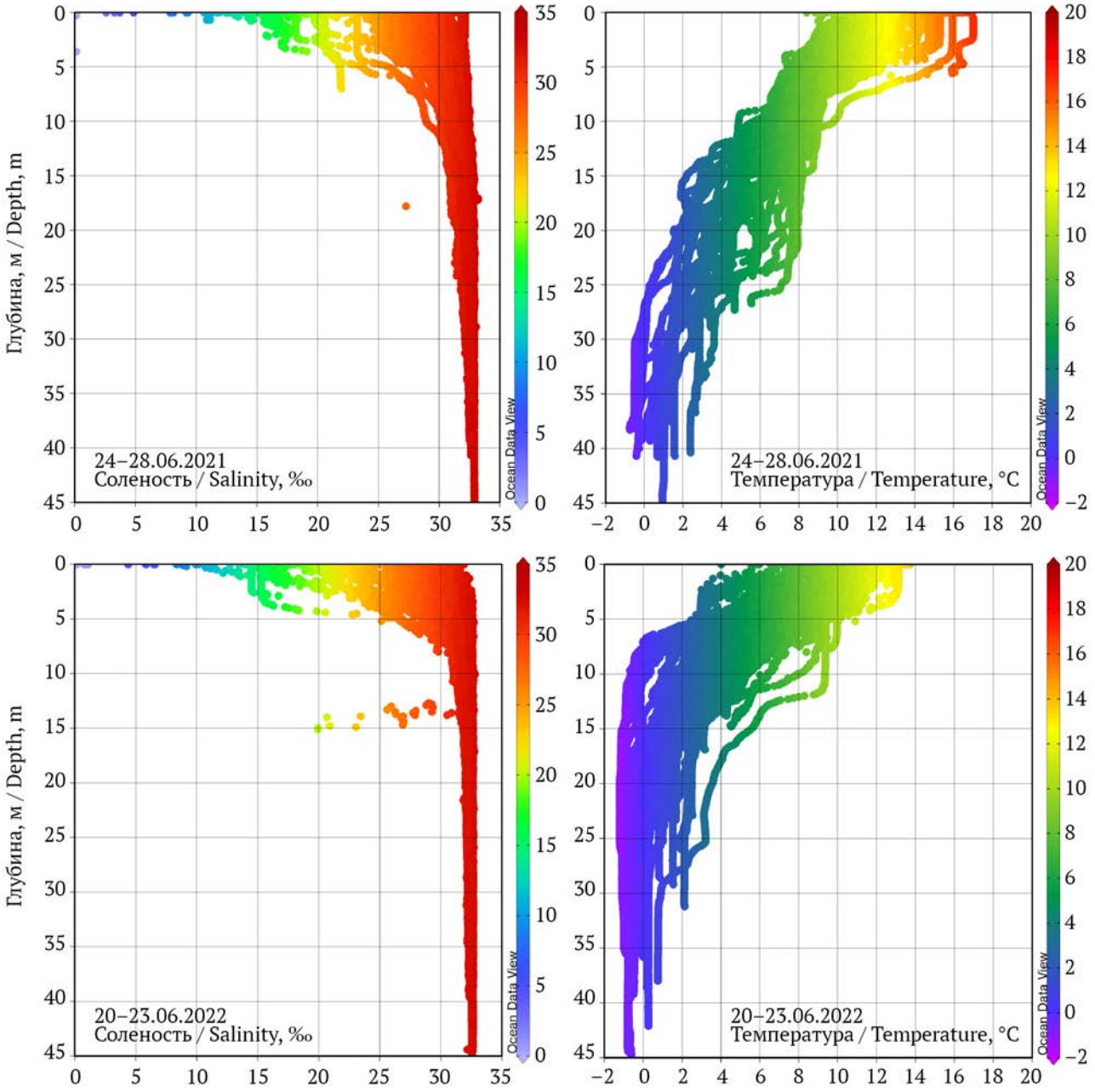


Рис. 48. Вертикальное распределение солености (‰) и температуры (°С) воды в прибрежной зоне Северо-Восточной Камчатки (по результатам гидрологических съемок, выполненных в июне 2021 и 2022 г.)
Fig. 48. Vertical distribution of water salinity (‰) and temperature (°C) in the coastal zone of North-Eastern Kamchatka (based on the results of hydrological surveys carried out in June, 2021 and 2022)

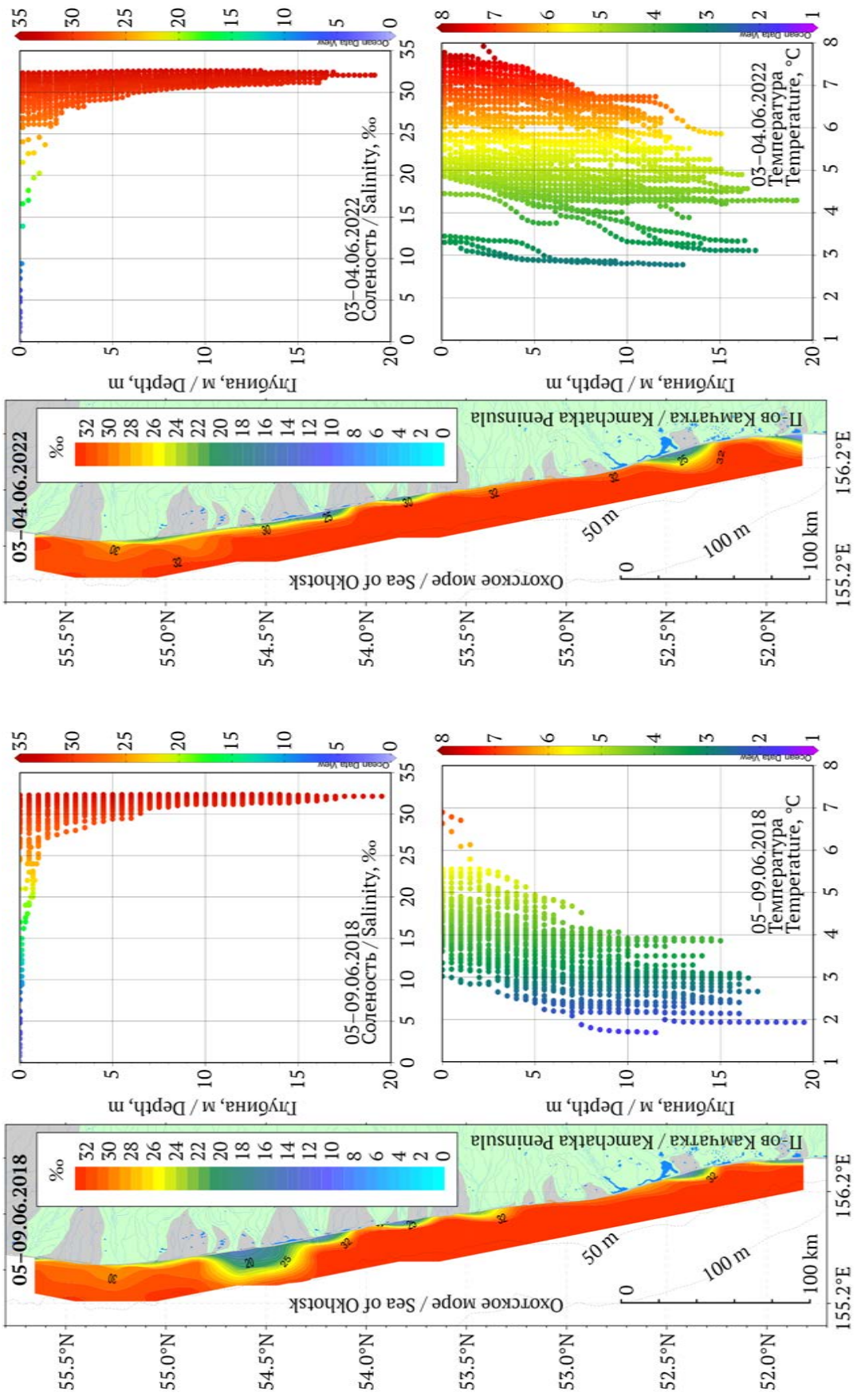


Рис. 49. Распределение солености (‰) и температуры (°C) воды в прибрежной зоне Юго-Западной Камчатки (по результатам гидрологических съемок, выполненных в июне 2018 и 2022 гг.)
Fig. 49. Distribution of water salinity (‰) and temperature (°C) in the coastal zone of South-Western Kamchatka (based on the results of hydrological surveys carried out in June, 2018 and 2022)

ет 2–3 м. В периоды интенсивного речного стока и максимального прогрева поверхностных вод в июле–августе этот слой может увеличиваться до ≈3–5 м. Мористее «ядра» располагается значительно большая по протяженности «периферийная» часть ЗС с переходом солености от 15–20 до 31–32‰ и температуры от 8 до 12 °С и выше. Здесь тонкий слой (до ≈0,5 м) опресненной воды покрывает толщу морской водной массы. На устьевом взморье крупных рек (таких как Камчатка или Вывенка), по мере удаления от их устьев, перемешиванием могут охватываться все более глубокие слои, поэтому на внешней границе ЗС в море толщина опресненного слоя может достигать уже ≈10–15 м (Коваль и др., 2018а, 2020) (рис. 45, 46). Вместе с тем по всему побережью Камчатки на горизонтах ниже 10–15 м даже летом соленость воды всегда составляет >30‰, температура <5 °С, а мутность, как правило, не превышает 3 FTU. В отдельных районах, там, где отмечается позднее распаление льда (например, в Корфо-Карагинском районе Берингова моря), в слое воды ниже 5 м даже в конце июня могут наблюдаться отрицательные значения температуры воды (рис. 48).

О динамике ЗС в прибрежной зоне Камчатки в другие сезоны года сейчас можно судить только по косвенным данным. Так, из материалов многолетних наблюдений за соленостью и температурой воды на береговых морских станциях Камчатского УГМС (Ежегодные.., 2018а, б) следует, что в холодный период года влияние стока рек Камчатки на прибрежную зону моря закономерно уменьшается (см. рис. 26). Это обусловлено общим снижением их водности в зимнюю межень, а также влиянием ледяного покрова в прибрежье.

Гидролого-экологические условия

Представленная выше общая характеристика гидролого-морфологических процессов в эстуариях различных типов и в прибрежной зоне Камчатки свидетельствует, что внутри зоны смешения речной (с соленостью <1‰) и морской (>25‰) водных масс все основные гидрологические характеристики могут варьировать в широких пределах, как в пространстве, так и во времени. В то же время их распределение на акватории эстуариев зависит от расположения так называемого «эстуарного барьера» — зоны резкого градиента солености в пределах от 1 до 8‰ (см. рис. 33, 36–40). Этот «барьер», по сути, и может служить основным физическим признаком для выделения в каждом отдельном водном объекте границ зоны осолонения (Михайлов, Горин, 2012; Горин, 2012).

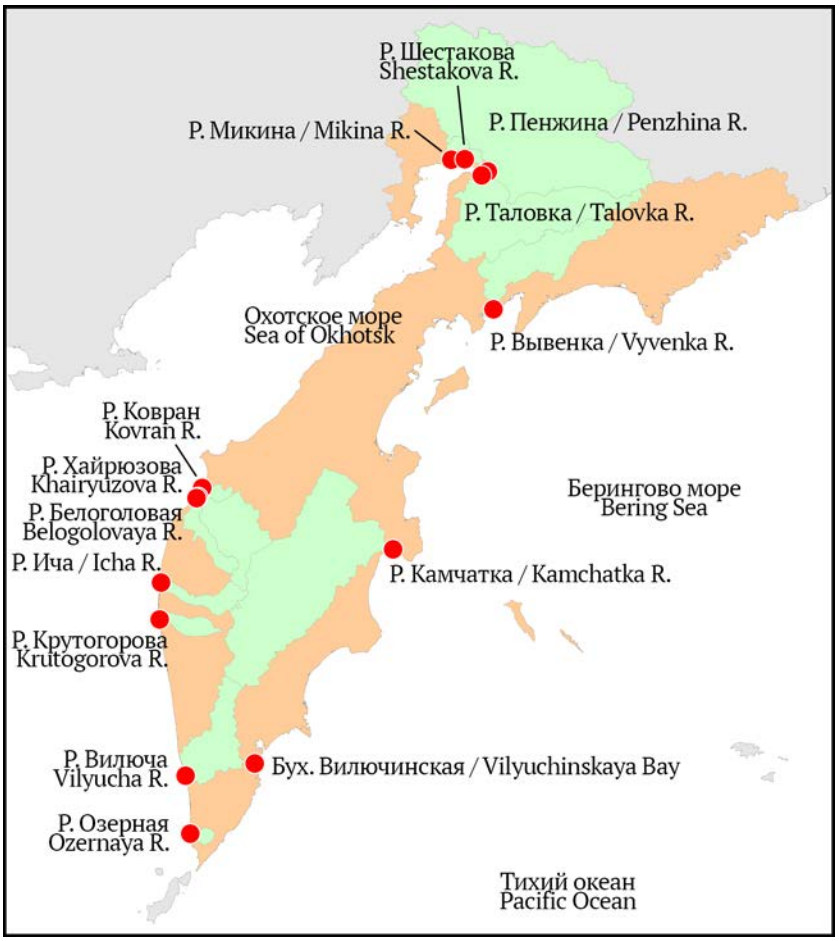
Наши исследования также показали, что, несмотря на большое типологическое разнообразие и существенную изменчивость внешних и внутренних процессов, во всех эстуариях этого региона можно выделить три основные пространственные гидролого-экологические зоны, которые существенно отличаются по своим абиотическим характеристикам, а также по составу биологических сообществ (Коваль и др., 2012, 2015а, 2017; Горин, Коваль, 2014, 2015а; Коваль, Горин, 2016; Koval, Gorin, 2013, 2019, 2021). Ниже представлено общее описание этих зон и указаны основные черты их абиотических условий, а также очень кратко описан состав биологических сообществ [Для общей характеристики структурного состава эстуарных сообществ мы указываем только самые типичные группы растений и животных, которые доминируют в камчатских эстуариях по численности или биомассе и поэтому могут играть важную роль в жизни рыб].

Пресноводная зона (ПЗ) — опресненная часть эстуариев выше зоны осолонения (см. рис. 10). Верхняя граница расположена там, где заканчиваются приливные колебания уровня воды, а нижняя находится на участке возможного проникновения осолоненных вод во время приливов. Включает русловую часть реки, а также разнообразные речные водотоки и водоемы (протоки, старицы, пойменные озера, и т. п.) (рис. 50). Соответствует «лимнической» экологической зоне (соленость <±0,5‰), выделенной в рамках концептуальной модели изменения биологического разнообразия вдоль градиента солености (Хлебович, 1986; Аладин, 1988; Whitfield et al., 2012) (см. рис. 13).

Абиотические условия: незначительные приливные колебания уровня воды (в большинстве эстуариев <1 м; отдельные участки литорали могут в отлив осыхать); слабое волновое воздействие; течение, как правило, направлено к устью реки (средняя скорость обычно увеличивается в отлив и снижается в прилив из-за приливного подпора); пресная вода (соленость <1‰); стратификация отсутствует; незначительные суточные колебания температуры воды (летом средняя температура в пределах +10–15 °С, зимой ≈0 °С, летом возможны также кратковременные колебания ≈±2–3 °С в зависимости от синоптической обстановки, см. рис. 21); устойчивый ледяной покров зимой; низкая мутность (<5 FTU) и нормальная кислотность (pH 6,5–7,5) (в реках, расположенных на вулканогенных территориях, эти показатели

могут существенно отличаться от фоновых значений, особенно в периоды после вулканических событий); высокое содержание растворенного кислорода (10,5–13,5 мг/л); состав грунтов в горных и полугорных реках обычно включает гальку, песок, камни, в равнинных водотоках в составе грунта высока доля ила или торфа.

Состав биоты. Включает бореальные и бореально-арктические пресноводные виды растений и животных, которые в состоянии переносить лишь очень небольшое и кратковременное осолонение. В руслах горных или полугорных рек с быстрым течением и твердыми грунтами (галька, камни, скалы и т. п.) в составе сообществ доминируют представители фитоперифитона — речные нитчатые водоросли (рис. 51), а также реофильные беспозвоночные, главным образом водные стадии различных амфибиотических насекомых: хирономиды, поденки, веснянки и ручейники (Леванидов, 1981; Куренков, 1984; Плехов, 1999; Сметанин, 2011) (рис. 52). В равнинных реках, в нижнем течении которых широко распространены разнообразные пойменные водоемы (старицы; водно-болотные угодья; равнинные, пойменные и приморские озера и т. п.) со слабым течением и мягкими грунтами (песок, ил, детрит, торф и т. п.), широко развиты высшая водная растительность (рис. 51), а также лимнофильный бентос и планктон (прибрежно-водные сосудистые растения, плавающие гидрофиты, лимнофильные личинки насекомых, олигохеты, бокоплавы, мелкие моллюски и др.) (Куренков, 1984; Чебанова, 2002, 2008; Нешатаева, 2009; Шуваева, Чернягина, 2016) (рис. 52). Планктон в руслах всех рек Камчатки развит слабо, а в толще воды преобладают дрейфующие по течению донные организмы, которые отрываются от грунта сильным течением (остатки донных нитчатых водорослей, не успевшая осесть на дно молодь амфибиотических насекомых) (Леванидов, 1981). На водной поверхности наиболее многочисленны имаго двукрылых насекомых (комары, мошки, мокрецы, болотницы, толкунчики, мухи и т. п.) (Леванидова, Кохменко, 1970; Леванидов и др., 1978а, б; Чебанова, 2002, 2008; Введенская, Травина, 2007). Значительно реже в речном дрифте могут встречаться также озерные формы фито- и зоопланктона (главным образом, диатомовые, динофитовые, зеленые и синезеленые водоросли, а также коловратки, веслоно-



◄ Рис. 50. Гидролого-экологическое районирование эстуариев Камчатки в летний период. Эстуарии: 1 — Пенжина–Таловка; 2 — Хайрюзова–Белоголовая; 3 — Ковран; 4 — Крутогорова; 5 — Озерная; 6 — Камчатка; 7 — Ича; 8 — Большая; 9 — бух. Вилючинская; 10 — Вывенка. Условные обозначения: ПЗ — пресноводная зона; ЭЗ — эстуарная зона; МЗ — морская зона; УСР — устьевой створ реки
Fig. 50. Hydrologic-ecological zoning of Kamchatka estuaries in summer period. The estuaries of: 1 – Penzhina–Talovka; 2 – Khairyuzova–Belogolovaya; 3 – Kovran; 4 – Krutogorova; 5 – Ozernaya; 6 – Kamchatka; 7 – Icha; 8 – Bolshaya; 9 – Vilyuchinskaya Bay; 10 – Vyvenka. Legend: ПЗ – freshwater zone; ЭЗ – estuarine zone; МЗ – marine zone; УСР – river mouth ►

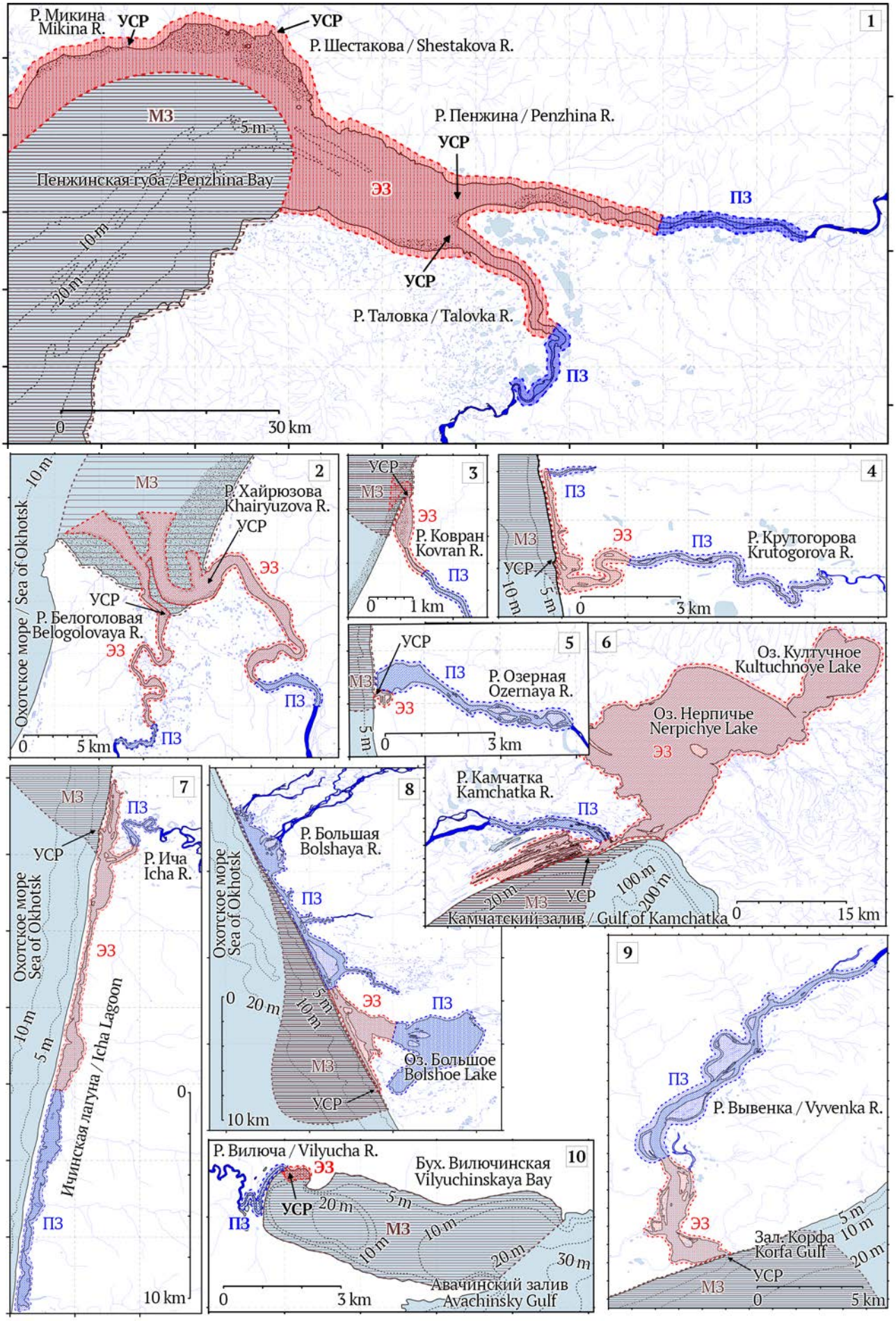

1
Р. Микина
Mikina R.
УСР
УСР
Р. Шестакова / Shestakova R.
МЗ
5 m
Пенжинская губа / Penzhina Bay
10 m
20 m
Р. Пенжина / Penzhina R.
УСР
ЭЗ
ПЗ
УСР
Р. Таловка / Talovka R.
ПЗ
0
30 km
2
Охотское море / Sea of Okhotsk
10 m
МЗ
Р. Хайрюзова
Khairyuzova R.
УСР
ЭЗ
УСР
Р. Белоголовая
Belogolovaya R.
ЭЗ
ПЗ
ПЗ
0
5 km
3
УСР
МЗ
ЭЗ
Р. Ковран
Kovran R.
ПЗ
0
1 km
4
ПЗ
МЗ
ЭЗ
ПЗ
Р. Крутогорова
Krutogorova R.
УСР
10 m
5 m
0
3 km
5
УСР
ПЗ
МЗ
Р. Озерная
Ozernaya R.
ЭЗ
5 m
0
3 km
6
Оз. Култучное
Kultuchnoye Lake
Оз. Нерпичье
Nerpichye Lake
ЭЗ
7
МЗ
ПЗ
УСР
Р. Ича
Icha R.
Охотское море
Sea of Okhotsk
ЭЗ
10 m
5 m
Ичинская лагуна / Icha Lagoon
0
ПЗ
10 km
8
Р. Большая
Bolshaya R.
ПЗ
Охотское море
Sea of Okhotsk
0
20 m
5 m
10 m
ЭЗ
ПЗ
Оз. Большое
Bolshoe Lake
МЗ
УСР
10 km
Р. Камчатка
Kamchatka R.
ПЗ
20 m
МЗ
УСР
100 m
200 m
Камчатский залив / Gulf of Kamchatka
0
15 km
9
ПЗ
Р. Вывенка / Vyvenka R.
ЭЗ
Зал. Корфа
Korfa Gulf
5 m
10 m
20 m
МЗ
УСР
0
5 km
Р. Вилюча / Vilyucha R.
ЭЗ
УСР
ПЗ
10
Бух. Вилючинская
Vilyuchinskaya Bay
20 m
5 m
10 m
МЗ
10 m
20 m
30 m
Авачинский залив
Avachinsky Gulf
0
3 km



Рис. 51. Примеры прибрежной растительности (1–4) и типичные представители фитобентоса (5–14) пресноводной экологической зоны: растительность по берегу р. Шестакова (1); заросли осоки *Carex* sp. по берегам р. Белоголовой (2); старица в нижнем течении р. Таловки (3); растительность по берегу р. Вывенки (4); зеленые нитчатые водоросли *Urospora* sp. (5) и *Ulothrix zonata* (6); рдест плавающий *Potamogeton natans* (7); ежеголовник узколистный *Sparganium angustifolium* (8); шелковник волосистый *Ranunculus trichophyllus* (9); пузырчатка средняя *Utricularia intermedia* (10); уруть мутовчатая *Myriophyllum verticillatum* (11); горец земноводный *Persicaria amphibia* (12); ряска малая *Lemna minor* (13); стрелолист плавающий *Sagittaria natans* (14)

Fig. 51. Examples of coastal vegetation (1–4) and typical species of phytobenthos (5–14) of the freshwater ecological zone: the vegetation along the bank of Shestakova R. (1); the beds of the *Carex* sp. sedges along the banks of Belogolovaya R. (2); the old bay in the lower reaches of Talovka R. (3); the vegetation along the bank of Vyvenka R. (4); the green filamentous algae *Urospora* sp. (5) and *Ulothrix zonata* (6); the broad-leaved pondweed *Potamogeton natans* (7); the narrow-leaved burr-reed *Sparganium angustifolium* (8); the hair-leaved water crowfoot *Ranunculus trichophyllus* (9); the flatleaf bladderwort *Utricularia intermedia* (10); the whorl-leaf watermilfoil *Myriophyllum verticillatum* (11); the longroot smartweed *Persicaria amphibia* (12); the common duckweed *Lemna minor* (13); the floating arrowhead *Sagittaria natans* (14)

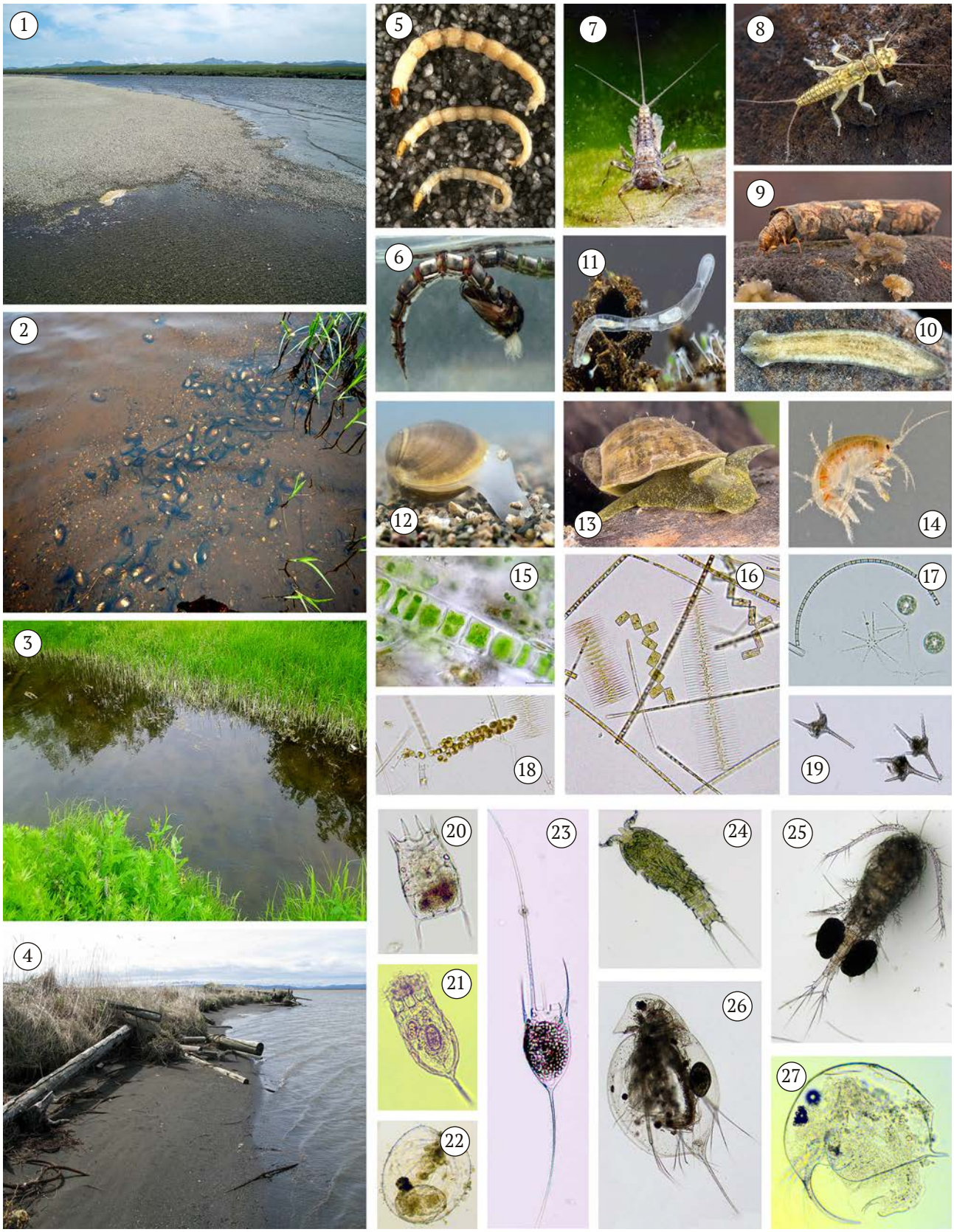


Рис. 52. Примеры прибрежных биотопов (1–4) и типичные представители зообентоса, дрифта и планктона (5–27) пресноводной экологической зоны: нижнее течение р. Пенжины (1); скопление жемчужницы Миддендорфа *Kurilinaia middendorffi* в кутовой части Ичинской лагуны (2); старица в нижнем течении р. Озерной (3); нижнее течение р. Камчатки (4); личинки (5) и куколки (6) хирономид Chironomidae; личинки поденок Ephemeroptera (7), веснянок Plecoptera (8) и ручейников Trichoptera (9); планария *Dugesia gonocephala* (10); олигохета *Chaetogaster* sp. (11); двустворчатый моллюск *Sphaerium solidum* (12); брюхоногий моллюск *Radix* sp. (13); бокоплав *Gammarus* sp. (14); зеленые (15) и диатомовые (16–17) водоросли; охрофитовая водоросль *Hydrurus* sp. (18); динофитовая водоросль *Ceratium hirundinella* (19); коловратки *Keratella quadrata* (20), *K. cochlearis* (21), *Asplanchna priodonta* (22) и *Kellicottia longispina* (23); копеподы *Mesochra rapiens* (24) и *Cyclops scutifer* (25); кладоцеры *Daphnia longiremis* (26) и *Bosmina longirostris* (27)

Fig. 52. Examples of coastal biotopes (1–4) and typical species of zoobenthos, drift and plankton (5–27) of the freshwater ecological zone: the lower reaches of Penzhina R. (1); the pearl mussel *Kurilinaia middendorffi* aggregation in the pot part of the Ichinskaya Lagoon (2); abandoned part in the lower reaches of Ozernaya R. (3); the lower reaches of Kamchatka R. (4); the larvae (5) and pupae (6) of Chironomidae; the larvae of mayflies Ephemeroptera (7), stoneflies Plecoptera (8) and caddis flies Trichoptera (9); the planaria *Dugesia gonocephala* (10); the oligochaete *Chaetogaster* sp. (11); the bivalve *Sphaerium solidum* (12); the gastropod *Radix* sp. (13); *Gammarus* sp. (14); the green (15) and diatom (16–17) algae; the ochrophyte alga *Hydrurus* sp. (18); the dinophyte alga *Ceratium hirundinella* (19); the rotifers *Keratella quadrata* (20), *K. cochlearis* (21), *Asplanchna priodonta* (22) and *Kellicottia longispina* (23); the copepods *Mesochra rapiens* (24) and *Cyclops scutifer* (25); the cladocera *Daphnia longiremis* (26) and *Bosmina longirostris* (27)

гие и ветвистоусые рачки) (рис. 52), которые размножаются в пресноводных водоемах, а потом выносятся из них в основное русло рек (особенно в периоды весеннего половодья и дождевых паводков) (Куренков, 1984; Кириллова и др., 2015; Koval et al., 2018).

Эстуарная зона (ЭЗ) — область распространения осолоненных вод. Верхняя граница соответствует пределам приливной интрузии соленых вод в эстуарии. Нижний участок может быть ограничен устьевым створом эстуария или выходить на устьевое взморье. Может включать часть русла реки, разнообразные устьевые водоемы и водотоки (лагуны, лиманы, озера, протоки и т. п.), а также прилегающие морские участки. В большинстве эстуариев Камчатки объединяет «олигогалинную» (±0,5 … ±5‰), «мезогалинную» (±5 … ±18‰) и «полигалинную» (±18 … ±30‰) барьерные зоны (см. рис. 13), поскольку размеры большинства эстуариев этого региона не превышают нескольких километров. В результате узкие пространственные границы между указанными экологическими зонами, как правило, не позволяют сформироваться собственным специфическим сообществам гидробионтов [В виде отдельных заметных частей эти барьерные зоны пока удалось выделить только в самом крупном водном объекте Камчатского края – гиперприливном эстуарии рр. Пенжина и Таловка. Причем различия между ними проявлялись главным образом по составу рыбного населения (Коваль и др., 2015, 2017)].

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

Состав биоты. Может иметь смешанный характер, однако по численности и биомассе здесь преобладают эврибионтные солоноватоводные виды живых организмов, характерные для голарктической солоноватоводной области (Хлебович, 1986; Иванова, 2005, 2009; Чебанова, 2013; Иванова, Цурпало, 2015). На равнинных приморских участках берега эстуариев обильно покрыты травянистой растительностью, которая в значительной степени укрепляет береговой склон водотоков и защищает его от эрозии. По берегам лагунных эстуариев растительный покров чаще всего представляет собой колосняковые псаммофитные луга или шикшевые тундры, начинающиеся за пределами затопляемых обрывистых участков берега (Нешатаева, 2009; Шуваева, Чернягина, 2016). В макро- и гиперприливных русловых эстуариях широко распространены так называемые маршевые «луга» (рис. 53), которые представляют собой галофитные растительные сообщества, образующиеся на выровненных участках берега в местах его периодического затопления осолоненными водами (Чернягина, Якубов, 2004; Нешатаев и др., 2008; Нешатаева, 2009). Высшая водная растительность хорошо развита только в эстуариях лагунного типа, которые имеют в своем строении устьевые водоемы (лиманы, лагуны, заливы и т. п.) со слабым течением и мягкими грунтами (Демешкина, 1983; Биота.., 1988; Плехов, 1999; Кафанов, Плехов, 2001; Кафанов, Печенева, 2002). На участках устьевых лагун, в наибольшей степени подверженных осолонению, густые заросли могут образовывать два вида морских трав — взморник морской *Zostera marina* и взморник японский *Z. japonica* (Демешкина, 1983; Якубов, Чернягина, 2004; Нешатаева, 2009; Плехов, 1999; Кафанов, Плехов, 2001). Среди водорослей-макрофитов в эстуарной зоне обычно преобладают зеленые нитчатые водоросли, но встречаются также и некоторые виды бурых и красных водорослей, способные выдерживать эпизодическое опреснение (Плехов, 1999; Клочкова, Березовская, 2001; Клочкова и др., 2009а, б) (рис. 53). Основу макрофауны во всех эстуариях Камчатки составляют нектобентосные беспо-



Рис. 53. Примеры прибрежной растительности (1–4) и типичные представители фитобентоса (5–14) эстуарной экологической зоны: маршевые «луга» в устьевой области р. Пенжины (1); прибрежная растительность в устье р. Ича (2) и р. Большой (3); заросли осоки *Carex* sp. по берегу оз. Нерпичьего, эстуарий р. Камчатки (4); зеленые водоросли *Cladophora speciosa* (5), *Bidingia minima* (6) и *Enteromorpha prolifera* (7); красная водоросль *Mastocarpus pacificus* (8); бескильница ползучая *Puccinellieta phryganodes* (9); триостренник морской *Triglochin maritima* (10); рдест нитевидный *Potamogeton filiformis* (11); руппия усиконосная *Ruppia cirrhosa* (12); взморники: морской *Zostera marina* (13) и японский *Z. japonica* (14)

Fig. 44. Examples of coastal vegetation (1–4) and typical phytobenthos species (5–14) of the estuarine ecological zone: the marsh “meadows” in the Penzhina R. estuary (1); coastal vegetation in the Icha R. (2) and Bolshaya R. estuaries (3); *Carex* sp. bads along the shore of Nerpichie Lake in the Kamchatka R. estuary (4); the green algae *Cladophora speciosa* (5), *Bidingia minima* (6) and *Enteromorpha prolifera* (7); the red alga *Mastocarpus pacificus* (8); the creeping goose grass *Puccinellieta phryganodes* (9); the common arrowgrass *Triglochin maritima* (10); *Potamogeton filiformis* (11); the spiral ditchgrass *Ruppia cirrhosa* (12); the marine *Zostera marina* (13) and Japanese *Z. japonica* (14) eelgrasses

звоночные (мизиды, бокоплавы, кумовые и равноногие раки, песчаные креветки, двустворчатые моллюски, многощетинковые черви и др.), которые обычно доминируют и в толще воды (рис. 54). Это обусловлено мелководностью и крайней изменчивостью гидрологических условий в этих водных объектах, что способствует механическому переносу бентосных видов в пелагиаль водоемов (Куренков, 1967, 1984, 2005; Кафанов и др., 1988; Коновалова, 2000; Френкель, 2013; Коваль и др., 2017). По тем же причинам планктон в эстуарной зоне обеднен в видовом отношении, и состоит главным образом из случайных планктонных (бентических) и литоральных форм (пресноводные и солоноватоводные микроводоросли, коловратки, кладоцеры, ветвистоусые и веслоногие рачки, в том числе донные формы копепод) (рис. 54). Кроме этого, его состав во многом зависит от глубины эстуария и степени его открытости со стороны моря, что определяет характер его водообмена с прилегающими морскими участками (см. предыдущий раздел). Более разнообразный по составу планктон обычно наблюдается в микро- и мезоприливных глубоководных лагунных и морских эстуариях. Менее разнообразен он в мелководных макро- и гиперприливных русловых эстуариях, поскольку гидролого-морфологические условия в этих водных объектах крайне неблагоприятны для развития планктонных организмов (Коваль и др., 2017).

Морская зона (МЗ) — морская часть эстуариев за пределами устьего створа. Расположена на устьевом взморье или в прибрежной зоне моря, а в отдельных случаях может охватывать акваторию полузамкнутых бухт или морских заливов, прилегающих к устьям рек (рис. 50). Соответствует «эугалинной» барьерной зоне (соленость ±30 … ±40‰) (см. рис. 13).

Абиотические условия: существенные колебания уровня (ΔH зависит от величины приливов на побережье; прибрежная литораль в отлив осыхает); значительное волновое воздействие на открытых участках побережья; в местах с большими приливами возможны сильные приливные течения; стратификация или отсутствует, или охватывает только тонкий поверхностный слой воды; морская вода (соленость ⩾25–30‰, в поверхностном слое летом может снижаться до ⩽20–25‰); по большей части стабильные температуры (летом в среднем ≈+9–12 °C; зимой — –2 … +1 °C), однако в летний период возможны кратковременные резкие колебания (до ±5–10 °C), в основном в результате взаимодействий поверхностной прогретой и придонной холодной водных масс (см. рис. 43–49); слабощелочная вода (pH 8,0–8,5); сезонный ледяной покров в виде припайного и/или дрейфующего льда; повышенная мутность (3–5 FTU и выше) в поверхностном слое воды и низкая (<3 FTU) в более глубоких горизонтах; высокое содержание растворенного кислорода на поверхности (9,5–11,5 мг/л) и некоторое его снижение в придонных слоях (до 6,5–10,0 мг/л); преобладание песчаных, галечных, каменистых или скальных грунтов, на приливных осушках в составе грунта высока доля ила и детрита; на участках с активными ледовыми явлениями возможна сильная экзарация дна.

Состав биоты. Для биоты этой зоны характерно максимальное разнообразие среди всех зон эстуария, поскольку в составе сообществ могут присутствовать практически все группы морских организмов. В то же время основными доминантами здесь являются эврибионтные виды, хорошо адаптированные к эпизодическому понижению солености воды или кратковременному обсыханию. К бентосным сообществам морской зоны можно отнести только донное население литорали и верхней сублиторали прикамчатских вод (до глубины примерно 5–10 м), т. к. именно эти участки шельфа в той или иной степени могут быть подвержены опресняющему воздействию речного стока (см. предыдущий раздел). Среди фитобентоса здесь преобладают морские травы, а также разнообразные водоросли макрофиты (Клочкова, Березовская, 1997, 2001; Клочкова и др., 2009а, б, в) (рис. 55). В составе эпизообентоса наиболее многочисленны различные виды губок, прикрепленные гидроиды, усоногие и десятиногие раки, прикрепляющиеся или ползающие моллюски, иглокожие и некоторые другие группы (рис. 56). Инбентос в основном представлен различными зарывающимися в грунт беспозвоночными: это разнообразные черви, немертины, сипункулиды, закапывающиеся моллюски и др. В составе нектобентоса преобладают солоноватоводные ракообразные (амфиподы, мизиды, изоподы), но достаточно часто встречаются также и другие группы подвижных ракообразных. Состав макробентоса на морской литорали во многом определяется внешними условиями: прежде всего, составом грунтов (или фацией), а также градиентами важнейших гидрологических характеристик (уровень воды, соленость, температура, течения) (Ошур-



Рис. 54. Примеры литоральных биотопов (1–4) и типичные представители бентоса, нектобентоса и планктона (5–26) эстуарной экологической зоны: гиперприливной эстуарий р. Пенжины (1); макроприливной эстуарий р. Белоголовой (2); мезоприливной эстуарий р. Большой (3); микроприливной эстуарий р. Вывенки (4); мизиды *Neomysis mirabilis* (5); кумовый рак *Lamprops korroensis* (6); изопода *Saduria entomon* (7); бокоплавы *Gammarus setosa* (8) и *Kamaka kuthae* (9); песчаная креветка *Crangon septemspinosa* (10); полихета *Nereis vexillosa* (11); двустворчатый моллюск *Macoma balthica* (12); облик фитопланктона оз. Нерпичьего, эстуария р. Камчатки (13–15) и эстуария р. Пенжины (16–17); коловратка *Keratella cruciformis* (18); кладоцеры *Podon leuckartii* (19) и *Evadne nordmanni* (20); гарпактицида *Tachidius littoralis* (21); копеподы *Eurytemora herdmani* (22) и *Acartia longiremis* (23); личинки полихет (24); науплий (25) и личинка (26) усоногих раков

Fig. 54. Examples of littoral habitats (1–4) and typical species of benthos, nektobenthos and plankton (5–26) of the estuarine ecological zone: the hypertidal estuary of Penzhina R. (1); the macrotidal estuary of Belogolovaya R. (2); the mesotidal estuary of Bolshaya R. (3); the microtidal estuary of Vyvenka R. (4); the mysid *Neomysis mirabilis* (5); the cumacean *Lamprops korroensis* (6); the isopod *Saduria entomon* (7); the amphipods *Gammarus setosa* (8) and *Kamaka kuthae* (9); the sand shrimp *Crangon septemspinosa* (10); the polychaete *Nereis vexillosa* (11); the bivalve mollusk *Macoma balthica* (12); the phytoplankton species of the Nerpichie Lake in the Kamchatka R. estuary (13–15) and of the Penzhina R. estuary (16–17); the rotifer *Keratella cruciformis* (18); the cladocera *Podon leuckartii* (19) and *Evadne nordmanni* (20); harpacticoida *Tachidius littoralis* (21); copepods *Eurytemora herdmani* (22) and *Acartia longiremis* (23); larval polychaete (24); larval (25) and nauplial (26) *Cirripedia*



Рис. 55. Примеры прибрежной растительности (1–4) и типичные представители фитобентоса (5–14) *морской экологической зоны*: побережье Пенжинской губы (1); эстуарий рр. Хайрюзова и Белоголовая (2); бух. Вилючинская (3); побережье Камчатского залива (4); зеленые водоросли *Ulva fenestrata* (5), *Ulvaria splendens* (6) и *Monostroma grevillei* (7); бурые водоросли *Pilayella littoralis* (8), *Laminaria bongardiana* (9), *Alaria marginata* (10) и *Fucus evanescens* (11); красные водоросли *Porphyra abbottae* (12), *Palmaria stenogona* (13) и *Neoptilota asplenioides* (14)

Fig. 55. Examples of coastal vegetation (1–4) and typical species of phytobenthos (5–14) of the marine ecological zone: the coast of Penzhina Bay (1); the estuary of Khairyuzova and Belogolovaya rivers (2); Vilyuchinskaya Bay (3); the coast of Kamchatka Bay (4); the green algae *Ulva fenestrata* (5), *Ulvaria splendens* (6) and *Monostaria grevillei* (7); the brown algae *Pilayella littoralis* (8), *Laminaria bongardiana* (9), *Alaria marginata* (10) and *Fucus evanescens* (11); the red algae *Porphyra abbottae* (12), *Palmaria stenogona* (13) and *Neoptilota asplenioides* (14)



Рис. 56. Примеры литоральных биотопов (1–4) и типичные представители бентоса, нектобентоса и планктона (5–27) морской экологической зоны: макроприливной эстуарий р. Ковран (1); мезоприливной эстуарий р. Озерной (2); микроприливные эстуарии бух. Вилючинской (3) и р. Вывенки (4); полихета *Polydora limicola* (5); усоногий рак *Semibalanus balanoides* (6); двустворчатый моллюск *Mytilus trossulus* (7); брюхоногий моллюск *Littorina sitkana* (8); бокоплавы *Eogammarus kygi* (9); изопода *Idothea ochotensis* (10); облик фитопланктона Авачинской губы (11–12); диатомовые водоросли *Thalassiosira antarctica* (13), *Chaetoceros diadema* (14), *Fragilariopsis* sp. (15) и *Skeletonema* sp. (16); динофитовые водоросли *Alexandrium* sp. (17) и *Dinophysis* spp. (18); гидромедуза *Aurelia aurita* (19); сцифомедуза *Cyanea capillata* (20); копеподы *Pseudocalanus minutus* (21), *Oithona similis* (22) и *Epilabidocera amphitrites* (23); личинки эвфаузиид (24), крабов (25), моллюсков (26–27) и иглокожих (28–29)

Fig. 56. Examples of littoral habitats (1–4) and typical species of benthos, nektobenthos and plankton (5–27) of the marine ecological zone: the macrotidal estuary of Kovran R. (1); the mesotidal estuary of Ozernaya R. (2); the microtidal estuary of Vilyuchinskaya Bay (3) and of Vyvenka R. (4); the polychaete *Polydora limicola* (5); the common barnacle *Semibalanus balanoides* (6); the bivalve *Mytilus trossulus* (7); the marine snail *Littorina sitkana* (8); the amphipod *Eogammarus kygi* (9); the isopod *Idothea ochotensis* (10); the phytoplankton species of Avacha Bay (11–12); the diatoms *Thalassiosira antarctica* (13), *Chaetoceros diadema* (14), *Fragilariopsis* sp. (15) and *Skeletonema* sp. (16); the dinophyte algae *Alexandrium* sp. (17) and *Dinophysis* spp. (18); the common jellyfish *Aurelia aurita* (19); the lion's mane jellyfish *Cyanea capillata* (20); the copepods *Pseudocalanus minutus* (21), *Oithona similis* (22) and *Epilabidocera amphitrites* (23); larval euphausiids (24), crabs (25), mollusks (26–27) and echinoderms (28–29)

ков, 1986, 2000; Кусакин, 1989; Кусакин, Иванова, 2002). Так, на скалах и других твердых субстратах прикрепленные растения или животные (виды-эдификаторы), формируя агрегации, становятся средообразующими и определяют распределение остальных организмов. На мягких грунтах их роль непосредственно в качестве субстрата увеличивается, и нахождение тех или иных видов животных зависит от фракционного состава грунта и его кормности при прочих равных условиях (соленость, температура и др.). В результате сочетания указанных факторов формируется высокое разнообразие различных типов бентосных сообществ, которые в случае резких градиентов внешних условий могут постепенно сменять друг друга на широких осушках и иметь поясное распределение. Когда градиент факторов среды невелик, виды, наоборот, распределяются в пространстве независимо друг от друга, а донные поселения плавно переходят одно в другое без всякого намека на резкие границы (Кусакин, 1989; Иванова, Цурпало, 2015). В составе планктона морской зоны доминируют представители единого комплекса прибрежно-морских (неритических) видов (Сарычев, Сарычева, 1983б; Сафронов, 1987, 1991; Карпенко, 1998). Самой массовой группой являются мелкие прибрежно-морские копеподы, которые большую часть года формируют основу численности и биомассы сетного зоопланктона (иногда до 80–90%). Также достаточно часто в планктоне этой зоны встречаются и другие мелкие ракообразные: например, ветвистоусые рачки, а также личинки и молодь мизид и гаммарусов. Самыми обычными видами макрозоопланктона, которые встречаются повсеместно, являются гидроидные и сцифоидные медузы (рис. 56). В весенне-летний период во время массового развития и размножения донных животных, в прибрежной зоне, а также в эстуариях значительно увеличивается численность меропланктона, прежде всего пелагических личинок полихет, усоногих и десятиногих раков, моллюсков и иглокожих, обитающих на шельфе. В результате сильной стратификации водной толщи (особенно в летний период), в приповерхностном более распресненном горизонте воды могут отмечаться пресноводные виды, которые попадают в прибрежную зону моря со стоком рек. В более глубоких слоях (соленость в которых всегда имеет морские значения) обычно преобладают типично морские виды живых организмов. Помимо неритических видов, в составе прибрежного зоопланктона часто могут присутствовать также массовые морские и океанические виды (в основном на ранних стадиях развития), которые в отдельных районах Камчатки (особенно на восточном побережье региона) могут составлять заметную долю в общей биомассе (Сафронов, 1987, 1991; Карпенко, 1998; Максименков, 2007, 2018; Максименков и др., 2008; Коваль, 2010; Максименков, Полякова, 2014; Шунтов, 2022).

Следует отметить, что все указанные гидролого-экологические зоны в устьевых областях рек Камчатки достаточно условны и динамичны, а их площадь, конфигурация и соотношение отдельных частей могут существенно различаться (см. рис. 50). Эти характеристики зависят от морфологии и размера водного объекта, а также от сочетания множества других гидролого-морфологических факторов, которым присущи различные периоды изменчивости (от полусуточной до многолетней). Поэтому границы этих зон могут непрерывно перемещаться как в течение приливных суток (сначала от моря в сторону реки, а затем в обратном направлении), так и имеют существенную сезонную динамику (рис. 57). В больших русловых гипер- и макроприливных эстуариях Камчатки (например, эстуарии рр. Пенжина–Таловка; Хайрюзова–Белоголовая) в теплый период года такие перемещения могут охватывать несколько десятков километров (Коваль и др., 2012, 2015а, 2017). В ситуации, когда русловая часть многих камчатских эстуариев в отлив опресняется (см. рис. 33, 38), в отдельных их частях повышенная соленость и устойчивая стратификация вод могут сохраняться независимо от фазы водного режима реки или высоты прилива. Например, такие условия наблюдаются в устьевых водоемах с замедленным водообменом, которые входят в состав многих лагунных эстуариев (рр. Камчатка, Ича, Большой Вилюй) (Горин, 2009, 2013а, б; Горин и др., 2018в, 2019а; Горин, Коваль, 2019а) (см. рис. 30, 34). В более редких случаях на отдельных участках больших мелководных устьевых лагун или озер, которые не подвержены воздействию приливов и имеют стабильный приток пресной воды, наоборот, постоянно могут сохраняться условия, характерные для «лимнической» экологической зоны (например, в кутовых частях Ичинской или Крутогоровской лагун, а также в оз. Большом в эстуарии р. Большой, см. рис. 50).

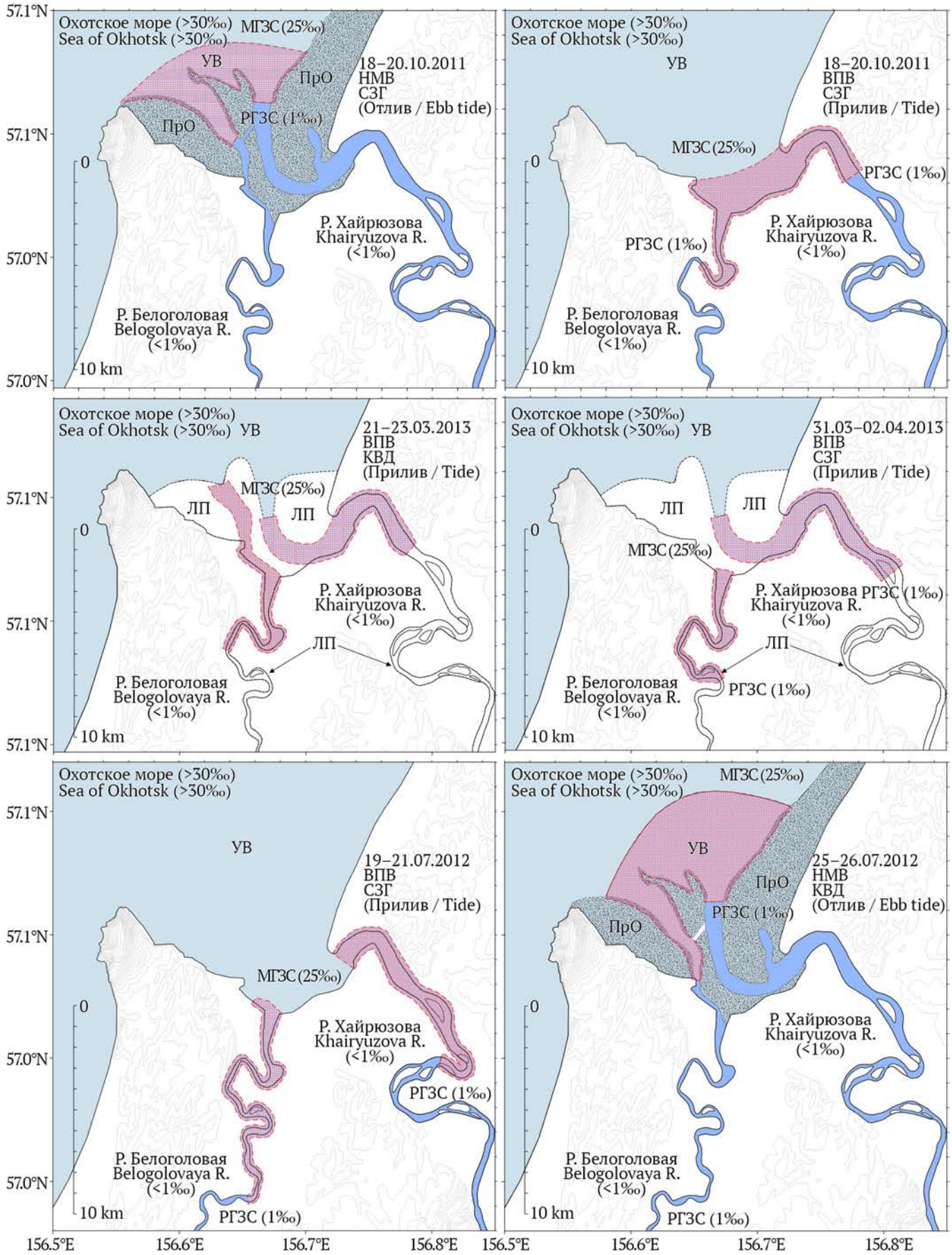


Рис. 57. Примеры расположения зоны смешения (ЗС) в макроприливном воронкообразном эстуарии рек Хайрюзова и Белоголовая в различные сезоны 2011–2013 гг. Условные обозначения: МГЗС — условно-морская граница ЗС по предельному положению изогалины 25‰ в поверхностном горизонте; РГЗС — условно-речная граница ЗС по предельному положению изогалины 1‰ в придонном горизонте; УВ — устьевое взморье; ПрО — приливная осушка; ЛП — ледяной покров; ВПВ — высокие полные воды; НМВ — низкие малые воды; СЗГ — сизигийный прилив; КВД — квадратурный прилив (по: Горин и др., 2012; Коваль и др., 2012; Горин, Коваль, 2014)

Fig. 57. Examples of mixing zone (ЗС) location within the macrotidal channel estuary with mouth widening of Khairyuzova and Belogolovaya rivers in different seasons of 2011–2013 (The symbols: МГЗС – conventional marine boundary of mixing zone based on terminal position of the isohaline 25‰ in the surface horizon; РГЗС – conventional riverine boundary of mixing zone based on terminal position of the isohaline 1‰ in the demersal horizon; УВ – mouth seashore zone; ПрО – tidal flat zone; ЛП – ice cover; ВПВ – high full water; НМВ – low poor water; СЗГ – syzygial tide; КВД – quadrature tide (based on materials: Горин и др., 2012; Коваль и др., 2012; Горин, Коваль, 2014)

В целом наши исследования показали, что в эстуариях Камчатки различных гидролого-морфологических типов доминируют те или иные абиотические факторы, определяющие состав и экологию обитания водных сообществ (в том числе рыбного населения). В гипер- и макроприливных эстуариях к таким факторам можно отнести значительные приливные колебания уровня воды, в результате которых часть эстуариев периодически осыхает; сильные реверсивные течения; высокую мутность воды [Например, в эстуарии рек Пенжина и Таловка скорости течений могут достигать более 1–1,5 м/с, а мутность воды превышать 1000 FTU (Горин и др., 2015; Коваль и др., 2015а, 2017)]; а также экстремальные ледовые условия (табл. 5). В мезо- и микроприливных лагунно-русловых и лагунно-лиманных эстуариях основными внешними факторами является сильная изменчивость солености и температуры воды, а в лагунно-озерных — низкое содержание растворенного кислорода, наличие сероводорода и устойчивая стратификация. В морских эстуариях на состав и распределение водной биоты в наибольшей степени влияет вертикальная стратификация вод, которая определяет взаимодействие всех основных гидрологических характеристик в этих водных объектах. Максимальным разнообразием гидролого-экологических условий отличаются лагунные эстуарии Камчатки, в состав которых могут входить как водотоки, так и обширные водоемы с различной соленостью воды. При этом наиболее экстремальные условия обитания водных животных наблюдаются в гипер- и макроприливных воронкообразных, а также в мезо- и микроприливных лагунно-озерных эстуариях: в первом случае из-за стрессового влияния морских приливов, а во втором — из-за периодической гипоксии или появления в воде сероводорода.

Состав биоты в эстуариях рек Камчатки, как и в других приливных эстуариях мира, может формироваться из представителей различных сообществ: пресноводных, солоноватоводных и морских. Несмотря на то, что границы между отдельными гидролого-экологическими зонами внутри камчатских эстуариев зачастую сильно размыты, между ними все же существуют заметные различия в комплексе доминирующих видов. Так, в *пресноводной* гидролого-экологической зоне, там, где соленость воды не превышает 1‰, основу сообщества гидробионтов формирует пресноводный комплекс видов. В *морской* части эстуариев (с преобладающей соленостью 25–30‰ и выше) доминируют в основном эвригалинные прибрежно-морские неритические виды. В преде-

Таблица 5. Основные абиотические факторы, определяющие среду обитания водных сообществ в эстуариях Камчатки различных гидролого-морфологических типов
Table. 5. General abiotic factors determining the habitat of aquatic communities in Kamchatka estuaries of different hydrologic-morphological types

Тип Type	Подтип Subtype	Микроприливные Micro-tidal (ΔH < 2 м)	Мезоприливные Meso-tidal (2 ⩽ ΔH < 4 м)	Макроприливные Macro-tidal (4 ⩽ ΔH < 6 м)	Гиперприливные Hyper-tidal (ΔH ⩾ 6 м)
Русловые Channel	С устьевым расширением (воронкообразные) With mouth widening (funnel-shaped)			Глубина, волнение, течения, соленость, температура, мутность, осадконакопление, ледовая экзарация Depth, turbulence, currents, salinity, temperature, turbidity, sedimentation, ice exaration	
Лагунные Lagoon	Лагунно-русловые Lagoon-channel	Течения, соленость, температура Currents, salinity, temperature	Глубина, течения, соленость, температура Depth, currents, salinity, temperature		
	Лагунно-озерные Lagoon-lacustrine	Соленость, температура, кислород, сероводород, эвтрофикация Salinity, temperature, oxygen, hydrogen sulfide, eutrophication			
	Лагунно-лиманные Lagoon-liman	Волнение, течения, соленость, температура Turbulence, currents, salinity, temperature		Глубина, волнение, течения, соленость, температура, мутность, осадконакопление Depth, turbulence, currents, salinity, temperature, turbidity, sedimentation	
	Собственно лагунные Lagoon proper	Волнение, соленость, температура Turbulence, salinity, temperature			
Морские Marine	Собственно морские Marine proper	Глубина, волнение, течения, соленость, температура Depth, turbulence, currents, salinity, temperature			
	Фьордовые Fjord				

лах зоны смешения (*эстуарная* гидролого-экологическая зона) состав водного населения может иметь смешанный характер, однако по численности и биомассе здесь преобладают эврибионтные солоноватоводные виды живых организмов (рис. 58).

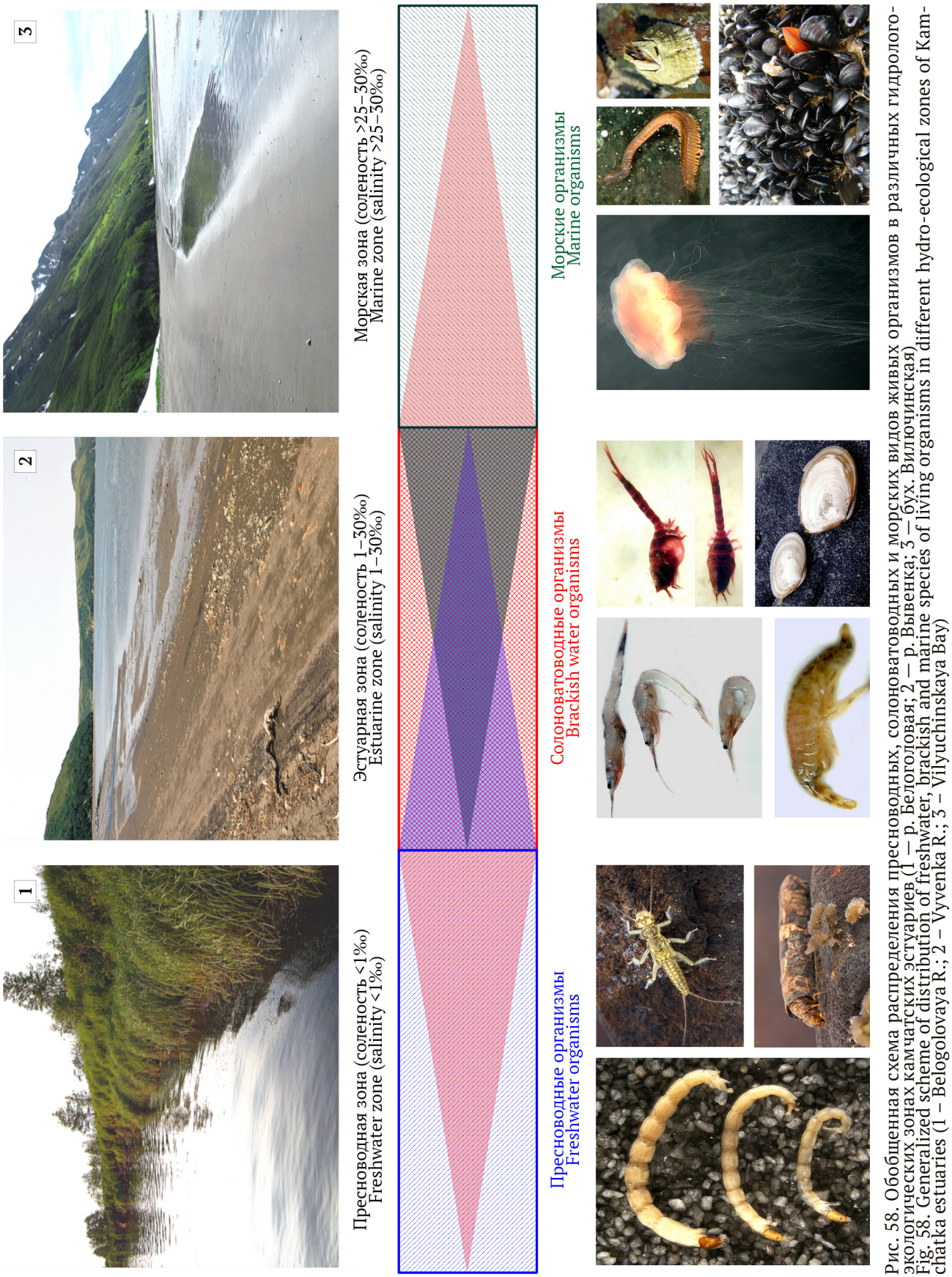


Рис. 58. Обобщенная схема распределения пресноводных, солоноватоводных и морских видов живых организмов в различных гидролого-экологических зонах камчатских эстуариев (1 – р. Белоголовая; 2 – р. Вывенка; 3 – бух. Вилючинская)
Fig. 58. Generalized scheme of distribution of freshwater, brackish and marine species of living organisms in different hydro-ecological zones of Kamchatka estuaries (1 – Belogolovaya R.; 2 – Vyvenka R.; 3 – Vilyuchinskaya Bay)

Биологическое разнообразие и экологическая характеристика рыб камчатских эстуариев

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

Региональные особенности ихтиофауны и состав эстуарных ихтиоценов

По оценкам разных систематиков, пресноводная ихтиофауна п-ова Камчатка включает от 1 до 3 видов рыбообразных (круглоротых) и от 23 до 33 видов рыб из 12 семейств [Присутствие в составе ихтиофауны Камчатки некоторых пресноводных рыб до сих пор остается дискуссионным. Так, до сих пор до конца не выяснен таксономический статус нескольких видов миног сем. Petromyzontidae (Кучерявый, 2008, 2014), отдельных видов жилых пресноводных сигов р. *Coregonus* (Черешнев и др., 2002; Коваль и др., 2015б; Шестаков, 2018), а также эндемичных популяций вторично пресноводных видов гольцов р. *Salvelinus* (Есин, Маркевич, 2017)] (Берг, 1932, 1948; Остроумов, 1962; Куренков, 1965, 1984; Черешнев, 1996а, б, 1998; Черешнев и др., 2001а, 2002; Атлас.., 2003; Токранов, 2012; Атлас-определитель.., 2015). В целом считается, что пресноводный ихтиокомплекс этого региона отличается обедненным видовым составом, а его разнообразие в 1,5–2 раза ниже, чем на материковом побережье Охотского моря и в Корякии. Причем в реках Камчатки преобладают толерантные к соленым водам (т. е. эвригалинные) и проходные виды рыб, а роль истинно пресноводных (стеногалинных) видов минимальна. Встречаются они главным образом в пресноводных водоемах северной (материковой) части Камчатского края, а на п-ове Камчатка не имеют сплошных ареалов (Черешнев, 1996а, 1998; Атлас-определитель.., 2015; Коваль и др., 2018б).

Собственно морская ихтиофауна прикамчатских вод значительно более разнообразна и, по некоторым оценкам, насчитывает 2–3 вида круглоротых и ≈480 видов и подвидов рыб, относящихся к 3 классам, 20 отрядам и 63 семействам [Такое количество, конечно же, не является окончательным, поскольку видовые списки морских рыб постоянно уточняются. Это связано с новыми находками (в том числе описанием новых видов, обычно редких и имеющих ограниченную численность), а также с таксономическими ревизиями, когда одни виды «закрываются», а другие, напротив, вычленяются из «сборных» таксонов], подавляющее большинство из которых — типично морские (стеногалинные) виды (Шмидт, 1904, 1950; Солдатов, Линдберг, 1930; Таранец, 1937; Виноградов, 1947; Федоров, Парин, 1998; Борец, 2000; Шейко, Федоров, 2000; Богуцкая, Насека, 2004; Токранов и др., 2005; Датский, Андронов, 2007; Парин и др., 2014; Тупоногов, Кодолов, 2014; Шунтов, 2022; Rendahl, 1931). В связи с особенностями географического положения Камчатского края, видовой состав рыб, обитающих в прикамчатских морских водах (как и в случае с пресноводными рыбами), также различен. Состав морской ихтиофауны здесь включает не только характерные для умеренных и арктических вод виды рыб, большая часть жизни и размножение которых проходит в данном районе, но и сравнительно тепловодные, обычно размножающиеся южнее, но появление которых у берегов Камчатки возможно в периоды потеплений (Линдберг, 1935; Панин, 1936; Григорьев, 2007; Токранов, 2015; Токранов, Орлов, 2015; Токранов, Шейко, 2015). Поэтому наибольшее видовое разнообразие морской ихтиофауны свойственно для вод, омывающих южную оконечность п-ова Камчатка и близлежащих Курильских островов (Виноградов, 1947; Федоров, Парин, 1998; Борец, 2000; Григорьев, Седова, 2014, 2020). Более северные акватории, примыкающие к Арктическому бассейну, значительно беднее в отношении видового состава морской ихтиофауны (Токранов, 2020а). Это соответствует давно известным закономерностям, что увеличение видового разнообразия биологических сообществ (в том числе ихтиофауны прибрежной зоны) происходит от высоких широт к низким (Rohde, 1992; Blaber, 2000).

Что касается рыбного населения эстуариев, то результаты наших полевых исследований, а также анализ имеющихся сейчас литературных данных свидетельствуют, что все закономерности, представленные в разделе «Условия формирования…», характерны и для эстуариев Камчатки. Так, из всех исследованных к настоящему моменту камчатских эстуариев максимальное видовое разнообразие (1 вид круглоротых и около 80 видов рыб) отмечено в Авачинской губе, которая представляет собой крупнейший и наиболее охваченный фаунистическими исследованиями морской эстуарий этого региона (Гребницкий, 1880; Попов, 1935; Виноградов, 1949а, б; Матюшин, 1982, 1989; Василец и др., 1998; Транбенкова, 1999; Токранов и др., 2000; Максимен-

ков, 2007; Токранов, Шейко, 2002, 2015; Токранов, Мурашева, 2017, 2018а, 2021; Саушкина, 2019; Popov, 1933). Причем из всех представителей ихтиофауны, указанных для этого эстуария, только 1 вид круглоротых и 13 видов рыб (в сумме 17%) по степени толерантности к солености и типу жизненного цикла можно отнести к эвригалинным проходным видам (рис. 59, табл. 6).

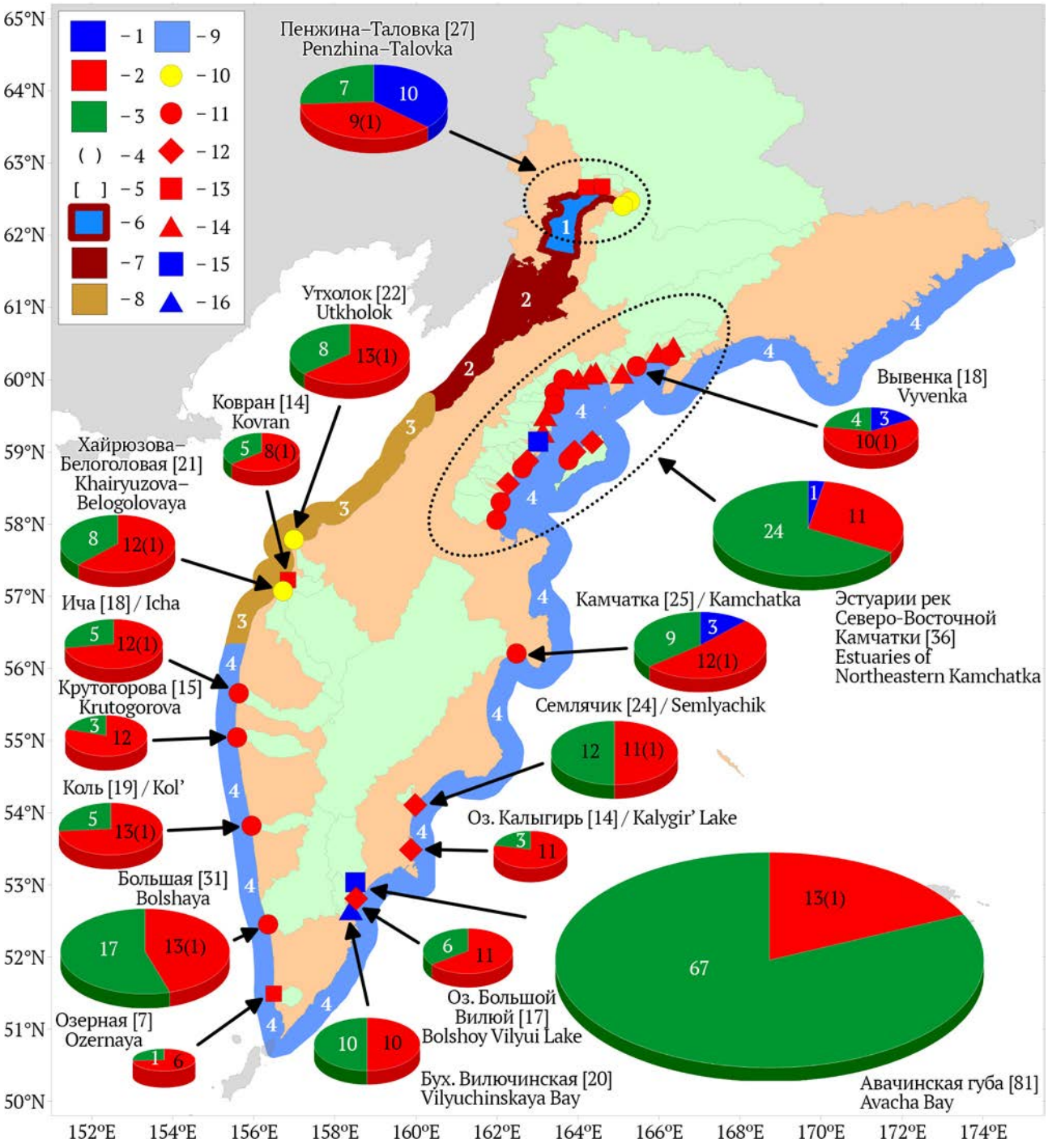


Рис. 59. Общее количество видов круглоротых и рыб различных экологических групп, отмеченных в отдельных эстуариях Камчатки. Условные обозначения в легенде: Экологические группы: 1 — пресноводные; 2 — проходные; 3 — морские; 4 — число видов круглоротых; 5 — общее число представителей ихтиофауны, зарегистрированных в эстуарии; цифрами на циклограммах указано число видов данной экологической группы; пропорции каждой циклограммы соответствуют общему числу видов, зарегистрированных в данном эстуарии; ссылки на источники данных представлены в тексте. Типы эстуариев: 6 — гиперприливной эстуарий рек Пенжина и Таловка; 7 — гиперприливные; 8 — макроприливные; 9 — мезо- и микроприливные; 10 — русловые с устьевым расширением (воронкообразные); 11 — лагунно-русловые; 12 — лагунно-озерные; 13 — лагунно-лиманные; 14 — собственно лагунные; 15 — собственно морские; 16 — морские фьорды

Fig. 59. Total number of the cyclostomes and fishes of different ecological groups recorded in some of Kamchatka estuaries. Legend: Ecological groups: 1 – freshwater; 2 – anadromous; 3 – marine; 4 – number of the cyclostomes; 5 – total number of the ichthyofauna species recorded in the estuary; numbers on the cyclograms indicate the number of species of certain ecological group; dimensions of each cyclogram correspond to the total number of species recorded in certain estuary; references to data sources are provided in the text. Types of estuaries: 6 – the hypertidal estuary of Penzhina and Talovka rivers; 8 – macrotidal; 9 – meso- and microtidal; 10 – channel estuaries with mouth widening (funnel-shaped); 11 – the lagoon-channel; 12 – the lagoon-lacustrine; 13 – the lagoon-liman; 14 – the lagoon proper; 15 – the marine proper; 16 – the marine fjords

Таблица 6. Список видов круглоротых и рыб различных экологических групп, отмеченных в эстуариях Камчатки
Table 6. List of cyclostomes and fishes species recorded in Kamchatka estuaries in different ecological guilds

№	Вид / Species	Русское название Russian name English name	Экологическая группа, биотоп обитания* Ecological guild, biotope*	Глубина обитания в море, м* Depth of habitat at sea, m*	Характеристика обилия*[1] Abundance*[1]	Встречаемость в отдельных эстуариях[2] Frequency in particular estuaries[2]
			I. Petromyzontidae (Миноговые)			
1	*Lethenteron camtschaticum* (Tilesius, 1811)	Тихоокеанская минога Arctic lamprey	Проходной эпипелагический Anadromous epipelagic	0–50	ОБ	ПТ, УТ, КВ, ХБ, ИЧ, КО, БО, АГ, СМ, КА, ВВ
			II. Lamnidae (Сельдевые акулы)			
2	*Lamna ditropis* Hubbs et Follett, 1947	Тихоокеанская сельдевая акула Salmon shark	Морской эпипелагический Marine epipelagic	0–650	ОБ	АГ
			III. Acipenseridae (Осетровые)			
3	*Acipenser medirostris* Ayres, 1854	Тихоокеанский осетр Green sturgeon	Проходной сублиторальный Anadromous sublittoral	0–80	СЛ	КА
4	*Huso dauricus* (Georgi, 1775)	Калуга Great Siberian sturgeon	Проходной неритический Anadromous neritic	0–50	СЛ	ПЛ, ХБ, БО
			IV. Engraulidae (Анчоусовые)			
5	*Engraulis japonicus* Temminck et Schlegel, 1846	Японский анчоус Japanese anchovy	Морской неритический Marine neritic	0–400	РД	АГ
			V. Clupeidae (Сельдевые)			
6	*Clupea pallasii* Valenciennes, 1847	Тихоокеанская сельдь Pacific herring	Морской неритический Marine neritic	0–250	МН	ПТ, БО, БВ, ВЛ, АГ, КГ, СМ, КА, СВ
			VI. Alosidae (Пузанковые)			
7	*Sardinops melanostictus* (Temminck et Schlegel, 1846)	Дальневосточная сардина Japanese sardine	Морской неритический Marine neritic	0–150	РД	АГ
			VII. Cyprinidae (Карповые)			
8	*Carassius gibelio* (Bloch, 1782)	Серебряный карась German carp	Пресноводный озерно-речной Freshwater lacustrine-riverine	–	МН	КА
9	*Cyprinus rubrofuscus* Lacepède, 1803	Амурский сазан Amur carp	Пресноводный озерный Freshwater lacustrine	–	ОБ	КА
			VIII. Leuciscidae (Ельцовые)			
10	*Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1758)	Речной гольян Eurasian minnow	Пресноводный, преимущественно речной и ручьевой Freshwater, mostly riverine or brook	–	ОБ	ПТ
			IX. Esocidae (Щуковые)			
11	*Esox lucius* Linnaeus, 1758	Обыкновенная щука Northern pike	Пресноводный озерно-речной Freshwater lacustrine-riverine	–	ОБ	ПТ
			X. Salmonidae (Лососевые)			
12	*Coregonus pidschian* (Gmelin, 1789)	Сиг-пыжьян Humpback whitefish	Пресноводный озерно-речной Freshwater lacustrine-riverine	–	ОБ	ПТ
13	*C. nasus* (Pallas, 1776)	Чир Broad whitefish	Пресноводный озерно-речной и полупроходной Freshwater lacustrine-riverine or semianadromous	–	РД	ПТ
14	*C. subautumnalis* Kaganowsky, 1932	Пенжинский омуль Penzina cisco	Пресноводный озерно-речной и полупроходной Freshwater lacustrine-riverine or semianadromous	–	РД	ПТ

Таблица 6. Продолжение. Начало на с. 100 / Table 6. Continued. Begins on page 100

№	Вид / Species	Русское название Russian name English name	Экологическая группа, биотоп обитания* Ecological guild, biotope*	Глубина обитания в море, м* Depth of habitat at sea, m*	Характеристика обилия*[1] Abundance*[1]	Встречаемость в отдельных эстуариях[2] Frequency in particular estuaries[2]
15	*C. sardinella* Valenciennes, 1848	Сибирская ряпушка Least cisco	Пресноводный озерно-речной и полупроходной Freshwater lacustrine-riverine or semianadromous	–	РД	ПТ
16	*Prosopium cylindraceum* (Pennant, 1784)	Обыкновенный валек Round whitefish	Пресноводный речной Freshwater riverine	–	ОБ	ПТ, СВ, ВВ
17	*Thymallus mertensii* Valenciennes, 1848	Камчатский хариус Kamchatka grayling	Пресноводный речной Freshwater riverine	–	ОБ	ПТ, КА, ВВ
18	*Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792)	Горбуша Pink salmon	Проходной эпипелагический Anadromous epipelagic	0–250	МН	ПТ, УТ, КВ, ХБ, ИЧ, КР, КО, БО, ОЗ, БВ, ВЛ, АГ, КГ, СМ, КА, СВ, ВВ
19	*O. keta* (Walbaum, 1792)	Кета Chum salmon	Проходной эпипелагический Anadromous epipelagic	0–250	МН	ПТ, УТ, КВ, ХБ, ИЧ, КР, КО, БО, ОЗ, БВ, ВЛ, АГ, КГ, СМ, КА, СВ, ВВ
20	*O. nerka* (Walbaum, 1792)	Нерка Sockeye salmon	Проходной эпипелагический и пресноводный озерный Anadromous epipelagic or freshwater lacustrine	0–250	МН	УТ, ХБ, ИЧ, КР, КО, БО, ОЗ, БВ, ВЛ, АГ, КГ, СМ, КА, СВ, ВВ
21	*O. kisutch* (Walbaum, 1792)	Кижуч Coho salmon	Проходной эпипелагический и пресноводный озерный Anadromous epipelagic or freshwater lacustrine	0–250	МН	УТ, ХБ, ИЧ, КР, КО, БО, ОЗ, БВ, ВЛ, АГ, КГ, СМ, КА, СВ, ВВ
22	*O. tschawytscha* (Walbaum, 1792)	Чавыча Chinook salmon	Проходной эпипелагический Anadromous epipelagic	0–250	ОБ	УТ, ХБ, ИЧ, КР, КО, БО, БВ, ВЛ, АГ, КГ, СМ, КА, СВ, ВВ
23	*O. masou* (Brevoort, 1856)	Сима Masu salmon	Проходной эпипелагический Anadromous epipelagic	0–200	РД	УТ, КО, БО, АГ
24	*Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792)	Камчатская семга Rainbow trout	Проходной эпипелагический Anadromous epipelagic	0–200	РД	УТ, ХБ, ИЧ, КР, КО, БО, АГ, КА
25	*Salvelinus malma* (Walbaum, 1792)	Мальма Dolly Varden	Проходной эпипелагический и пресноводный озерно-речной Anadromous epipelagic or freshwater lacustrine-riverine	0–200	МН	ПТ, УТ, КВ, ХБ, ИЧ, КР, КО, БО, ОЗ, БВ, ВЛ, АГ, КГ, СМ, КА, СВ, ВВ
26	*S. leucomaenis* (Pallas, 1814)	Кунджа Whitespotted char	Проходной неритический и пресноводный речной Anadromous neritic or freshwater riverine	0–50	МН	ПТ, УТ, КВ, ХБ, ИЧ, КР, КО, БО, БВ, ВЛ, АГ, КГ, СМ, КА, СВ
27	*S. levanidovi* Chereshnev, Skopetz et Gudkov, 1989	Голец Леванидова Yellow-mouth char	Проходной неритический Anadromous neritic	0–50	РД	ПТ
28	*S. albus* Glubokovsky, 1977	Белый голец White char	Проходной неритический и пресноводный озерно-речной Anadromous neritic or freshwater lacustrine-riverine	0–50	СЛ	КА
			XI. Osmeridae (Корюшковые)			
29	*Hypomesus olidus* (Pallas, 1814)	Малоротая корюшка Pond smelt	Проходной и пресноводный озерно-речной Anadromous or freshwater lacustrine-riverine	–	МН	ПТ, УТ, КВ, ХБ, ИЧ, КР, КО, БО, БВ, ВЛ, АГ, КГ, СМ, КА, СВ, ВВ

Таблица 6. Продолжение. Начало на с. 100 / Table 6. Continued. Begins on page 100

№	Вид / Species	Русское название Russian name English name	Экологическая группа, биотоп обитания* Ecological guild, biotope*	Глубина обитания в море, м* Depth of habitat at sea, m*	Характеристика обилия*[1] Abundance*[1]	Встречаемость в отдельных эстуариях[2] Frequency in particular estuaries[2]
30	*H. japonicus* (Brevoort, 1856)	Морская малоротая корюшка Shishamo smelt	Морской неритический Marine neritic	0–50	ОБ	УТ, ИЧ, АГ, КА, СВ
31	*Mallotus catervarius* (Pennant, 1784)	Тихоокеанская мойва Pacific capelin	Морской неритический Marine neritic	0–400	МН	ПТ, УТ, КО, БО, БВ, АГ, СМ, КА, СВ
32	*Osmerus dentex* Steindachner et Kner, 1870	Зубатая корюшка Arctic smelt	Проходной неритический Anadromous neritic	0–290	МН	ПТ, УТ, КВ, ХБ, ИЧ, КР, КО, БО, БВ, ВЛ, АГ, КГ, СМ, КА, СВ, ВВ
			XII. Lotidae (Налимовые)			
33	*Lota lota* Hubbs, Schultz, 1941	Налим Eastern burbot	Пресноводный озерно-речной Freshwater lacustrine-riverine	–	ОБ	ПТ
			XIII. Gadidae (Тресковые)			
34	*Eleginus gracilis* (Tilesius,1810)	Дальневосточная навага Saffron cod	Морской элиторальный Marine elittoral	0–300	МН	ПТ, УТ, КВ, ХБ, ИЧ, КО, БО, БВ, ВЛ, АГ, КГ, СМ, КА, СВ, ВВ
35	*Gadus macrocephalus* Tilesius, 1810	Тихоокеанская треска Pacific cod	Морской элиторальный Marine elittoral	0–1280	МН	АГ, СМ, СВ
36	*G. chalcogrammus* Pallas, 1814	Тихоокеанский минтай Walleye pollock	Морской элитомезобентальный Marine elittomesobenthal	0–1280	МН	БО, БВ, АГ, СВ
			XIV. Pleuronectidae (Камбаловые)			
37	*Hippoglossoides elassodon* Jordan et Gilbert, 1880	Узкозубая палтусовидная камбала Flathead sole	Морской элиторальный Marine elittoral	0–1050	МН	АГ
38	*H. robustus* (Gill et Townsend, 1897)	Северная палтусовидная камбала Bering flounder	Морской элиторальный Marine elittoral	2–425	ОБ	АГ
39	*Hippoglossus stenolepis* Schmidt, 1904	Белокорый палтус Pacific halibut	Морской элиторальный Marine elittoral	0–1200	МН	АГ, СВ
40	*Lepidopsetta polyxystra* Orr et Matarese, 2000	Северная двухлинейная камбала Northern rock sole	Морской элиторальный Marine elittoral	0–700	МН	АГ
41	*Limanda aspera* (Pallas, 1814)	Желтоперая камбала Yellowfin sole	Морской элиторальный Marine elittoral	0–600	МН	ПТ, КВ, ХБ, БО, АГ, СМ, КА
42	*L. sakhalinensis* (Hubbs, 1915)	Сахалинская камбала Sakhalin sole	Морской элиторальный Marine elittoral	10–360	МН	АГ
43	*Liopsetta glacialis* (Pallas, 1776)	Полярная камбала Arctic flounder	Морской сублиторальный Marine sublittoral	0–90	МН	УТ, КВ, ХБ, ИЧ, КР, КО, БВ, БО, АГ, СВ, ВВ
44	*Platichthys stellatus* (Pallas, 1787)	Звездчатая камбала Starry flounder	Морской сублиторальный Marine sublittoral	0–375	МН	УТ, КВ, ХБ, ИЧ, КР, КО, БО, ОЗ, БВ, ВЛ, АГ, КГ, СМ, КА, СВ, ВВ
45	*Pleuronectes quadrituberculatus* (Pallas, 1814)	Четырехбугорчатая камбала Alaska plaice	Морской элиторальный Marine elittoral	0–600	МН	БО, АГ, СМ, КА
			XV. Sebastidae (Морские окуни)			
46	*Sebastes* gen. sp.	Морской окунь Rockfish sp.	Морской мезобентальный Marine mesobenthal	0–>1000	МН	АГ

Таблица 6. Продолжение. Начало на с. 100 / Table 6. Continued. Begins on page 100

№	Вид / Species	Русское название Russian name English name	Экологическая группа, биотоп обитания* Ecological guild, biotope*	Глубина обитания в море, м* Depth of habitat at sea, m*	Характеристика обилия*[1] Abundance*[1]	Встречаемость в отдельных эстуариях[2] Frequency in particular estuaries[2]
			XVI. Gasterosteidae (Колюшковые)			
47	*Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758	Трехиглая колюшка Threespine stickleback	Проходной неритический и пресноводный озерно-речной Anadromous neritic or freshwater lacustrine-riverine	0–100	МН	ПТ, УТ, КВ, ХБ, ИЧ, КР, КО, БО, ОЗ, БВ, ВЛ, АГ, КГ, СМ, КА, СВ, ВВ
48	*Pungitius pungitius* Linnaeus, 1758	Девятииглая колюшка Ninespine stickleback	Проходной и пресноводный озерно-речной Anadromous or freshwater lacustrine-riverine	–	МН	ПТ, УТ, КВ, ХБ, ИЧ, КР, КО, БО, ВЛ, АГ, КГ, СМ, КА, СВ, ВВ
49	*P. sinensis* (Guichenot, 1869)	Амурская колюшка Amur stickleback	Пресноводный озерно-речной и полупроходной Freshwater lacustrine-riverine or semianadromous	–	РД	УТ, КО
			XVII. Hexagrammidae (Терпуговые)			
50	*Hexagrammos lagocephalus* (Pallas, 1810)	Зайцеголовый терпуг Rock greenling	Морской элиторальный Marine elittoral	0–596	МН	АГ, СВ
51	*H. octogrammus* (Pallas, 1814)	Бурый терпуг Masked greenling	Морской сублиторальный Marine sublittoral	0–200	МН	АГ, СВ
52	*H. stelleri* Jordan, 1884	Пятнистый терпуг Whitespotted greenling	Морской элиторальный Marine elittoral	0–200	МН	ХБ, ВЛ, АГ, СМ, СВ
53	*Pleurogrammus monopterygius* (Pallas, 1810)	Северный одноперый терпуг Atka mackerel	Морской элиторальный Marine elittoral	0–504	МН	АГ
			XVIII. Cottidae (Рогатковые)			
54	*Cottus poecilopus* Heckel, 1837	Пестроногий подкаменщик Alpine bullhead	Пресноводный озерно-речной Freshwater lacustrine-riverine	–	ОБ	ПТ, ВВ
55	*Artediellus ochotensis* Gilbert et Burke, 1912	Усатый крючкорог Okhotsk hooker sculpin	Морской сублиторальный Marine sublittoral	4–100	ОБ	АГ
56	*Enophrys diceraus* (Pallas, 1787)	Двурогий бычок Antlered sculpin	Морской элиторальный Marine elittoral	0–350	ОБ	АГ
57	*Gymnocanthus detrisus* Gilbert et Burke, 1912	Шлемоносный охотский бычок Purplegray sculpin	Морской элиторальный Marine elittoral	15–450	МН	АГ
58	*G. pistilliger* (Pallas, 1814)	Нитчатый шлемоносец Threaded sculpin	Морской сублиторальный Marine sublittoral	0–325	МН	АГ
59	*Hemilepidotus gilberti* Jordan et Starks, 1904	Пестрый получешуйник Banded Irish lord	Морской элиторальный Marine elittoral	0–604	МН	АГ
60	*H. hemilepidotus* (Tilesius, 1811)	Пятнистый получешуйник Red Irish lord	Морской элиторальный Marine elittoral	0–255	РД	АГ
61	*Megalocottus platycephalus* (Pallas, 1814)	Плоскоголовая широколобка Belligerent sculpin	Морской сублиторальный Marine sublittoral	0–40	МН	ПТ, КВ, ХБ, ИЧ, КР, КО, БО, БВ, ВЛ, АГ, СМ, КА, СВ, ВВ
62	*Microcottus sellaris* (Gilbert, 1896)	Седловидный бычок Brightbelly sculpin	Морской литоральный Marine littoral	0–50	ОБ	АГ, СВ
63	*Myoxocephalus jaok* (Cuvier, 1829)	Керчак-яок Plain sculpin	Морской элиторальный Marine elittoral	0–680	МН	УТ, БО, БВ, АГ, СВ

Таблица 6. Продолжение. Начало на с. 100 / Table 6. Continued. Begins on page 100

№	Вид / Species	Русское название Russian name English name	Экологическая группа, биотоп обитания* Ecological guild, biotope*	Глубина обитания в море, м* Depth of habitat at sea, m*	Характеристика обилия*[1] Abundance*[1]	Встречаемость в отдельных эстуариях[2] Frequency in particular estuaries[2]
64	*M. polyacanthocephalus* (Pallas, 1814)	Многоиглый керчак Great sculpin	Морской элиторальный Marine elittoral	0–775	МН	АГ, СВ
65	*M. stelleri* (Tilesius, 1811)	Мраморный керчак Frog sculpin	Морской сублиторальный Marine sublittoral	0–60	МН	АГ, СМ, СВ
66	*M. brandtii* (Steindachner, 1867)	Белопятнистый керчак Snowy sculpin	Морской сублиторальный Marine sublittoral	0–140	ОБ	АГ
67	*Porocottus camtschaticus* Schmidt, 1916	Камчатский бахромчатый бычок Kamchatka fringed sculpin	Морской сублиторальный Marine sublittoral	0–40	ОБ	АГ
68	*Triglops pingelii* Reinhardt, 1837	Остроносый триглопс Ribbed sculpin	Морской элиторальный Marine elittoral	5–745	МН	АГ
		XIX. Psychrolutidae (Психролютовые)				
69	*Psychrolutes paradoxus* Günther, 1861	Мягкий психролют Tadpole sculpin	Морской элиторальный Marine elittoral	0–1100	РД	АГ
		XX. Agonidae (Лисичковые)				
70	*Blepsias bilobus* Cuvier, 1829	Двулопастной бычок Crested sculpin	Морской элиторальный Marine elittoral	0–250	ОБ	АГ
71	*B. cirrhosus* (Pallas, 1814)	Усатый бычок Silverspotted sculpin	Морской элиторальный Marine elittoral	0–150	ОБ	БО, АГ
72	*Hemitripterus villosus* (Pallas, 1814)	Бычок-ворон Sea raven	Морской сублиторальный Marine sublittoral	0–540	ОБ	АГ
73	*Nautichthys pribilovius* (Jordan et Gilbert, 1898)	Короткошипый бычок Eyeshade sculpin	Морской элиторальный Marine elittoral	2–422	РД	АГ
74	*Hypsagonus quadricornis* (Valenciennes, 1829)	Северный гипсагон Fourhorn poacher	Морской элиторальный Marine elittoral	0–452	ОБ	АГ
75	*Occella dodecaedron* (Tilesius, 1813)	Двенадцатигранная лисичка Bering poacher	Морской сублиторальный Marine sublittoral	0–92	ОБ	ПТ, УТ, ХБ, БО, АГ, СМ, СВ
76	*Pallasina aix* Starks, 1896	Игловидная лисичка Northern tubenose poacher	Морской сублиторальный Marine sublittoral	0–105	ОБ	БО, ВЛ, АГ, СВ
77	*Podothecus accipenserinus* (Tilesius, 1813)	Многоусая лисичка Sturgeon poacher	Морской элиторальный Marine elittoral	15–710	МН	АГ
78	*P. sturioides* (Guichenot, 1869)	Дальневосточная лисичка Hawk poacher	Морской элиторальный Marine elittoral	8–432	МН	АГ
		XXI. Cyclopteridae (Круглоперовые)				
79	*Aptocyclus ventricosus* (Pallas, 1769)	Рыба-лягушка Smooth lumpsucker	Морской неритический Marine neritic	0–1700	МН	АГ, БВ
80	*Eumicrotremus orbis* (Gunther, 1861)	Шаровидный круглопер Pacific spiny lumpsucker	Морской элиторальный Marine elittoral	0–575	ОБ	АГ
		XXII. Liparidae (Липаровые)				
81	*Liparis callyodon* (Pallas, 1814)	Трехзубый липарис Spotted snailfish	Морской литоральный Marine littoral	0–20	ОБ	АГ
82	*L. brashnikovi* Soldatov, 1930	Липарис Бражникова Brazhnikov's snailfish	Морской сублиторальный Marine sublittoral	0–106	РД	АГ
83	*L. cyclopus* (Pallas, 1769)	Круглоперый липарис Ribbon snailfish	Морской элиторальный Marine elittoral	0–183	ОБ	АГ

Таблица 6. Окончание. Начало на с. 100 / Table 6. The end. Begins on page 100

№	Вид / Species	Русское название Russian name English name	Экологическая группа, биотоп обитания* Ecological guild, biotope*	Глубина обитания в море, м* Depth of habitat at sea, m*	Характеристика обилия*[1] Abundance*[1]	Встречаемость в отдельных эстуариях[2] Frequency in particular estuaries[2]
84	*L. latifrons* Schmidt, 1950	Продольно-полосатый липарис Striped snailfish	Морской элиторальный Marine elittoral	10–360	ОБ	АГ
85	*L. miostoma* Matsubara et Iwai, 1954	Малоротый липарис Smallmouth snailfish	Морской литоральный Marine littoral	0–10	РД	АГ
86	*L. schantarensis* (Lindberg et Dulkeit, 1929)	Шантарский липарис Shantar snailfish	Морской литоральный Marine littoral	0–16	ОБ	АГ
		XXIII. Zoarcidae (Бельдюговые)				
87	*Zoarces elongatus* Kner, 1868	Восточная бельдюга Notched-fin eelpout	Морской сублиторальный Marine sublittoral	0–50	ОБ	ПТ, УТ
		XXIV. Anarhichadidae (Зубатковые)				
88	*Anarhichas orientalis* Pallas, 1814	Восточная зубатка Bering wolffish	Морской сублиторальный Marine sublittoral	0–100	РД	АГ
		XXV. Stichaeidae (Стихеевые)				
89	*Alectrias alectrolophus* (Pallas, 1814)	Морской петушок Stone cockcscomb	Морской литоральный Marine littoral	0–100	МН	БВ, АГ
90	*Stichaeus punctatus* (Fabricius, 1780)	Пятнистый стихей Arctic shanny	Морской сублиторальный Marine sublittoral	0–100	ОБ	БО, БВ
		XXVI. Lumpenidae (Люмпеновые)				
91	*Acantholumpenus mackayi* (Gilbert, 1896)	Колючий люмпен Blackline prickleback	Морской сублиторальный Marine sublittoral	0–150	ОБ	ХБ, БО, АГ, СВ
92	*Lumpenus fabricii* (Valenciennes, 1836)	Люмпен Фабриция Slender eelblenny	Морской сублиторальный Marine sublittoral	0–235	РД	АГ
93	*L. sagitta* Wilimovsky, 1956	Стреловидный люмпен Snake prickleback	Морской сублиторальный Marine sublittoral	0–425	МН	АГ, СВ
		XXVII. Opisthocentridae (Опистроцентовые)				
94	*Opisthocentrus ocellatus* (Tilesius, 1811)	Глазчатый опистоцентр Ocellated blenny	Морской сублиторальный Marine sublittoral	0–335	ОБ	АГ, СВ
		XXVIII. Pholidae (Маслюковые)				
95	*Pholis fasciata* (Bloch et Schneider, 1801)	Полосатый маслюк Banded gunnel	Морской сублиторальный Marine sublittoral	0–94	ОБ	АГ
96	*Rhodymenichthys dolichogaster* (Pallas, 1814)	Длиннобрюхий маслюк Stippled gunnel	Морской литоральный Marine littoral	0–148	МН	АГ, СВ
		XXIX. Ptilichthyidae (Птилихтовые)				
97	*Ptilichthys goodei* Bean, 1881	Птилихт Гуда Quilldish	Морской элиторальный Marine elittoral	0–360	РД	АГ
		XXX. Bathymasteridae (Батимастеровые)				
98	*Bathymaster signatus* Cope, 1873	Серый батимастер Searcher	Морской элиторальный Marine elittoral	35–380	ОБ	АГ
		XXXI. Trichodontidae (Волосозубовые)				
99	*Trichodon trichodon* (Tilesius, 1813)	Обыкновенный волосозуб Pacific sandfish	Морской элиторальный Marine elittoral	0–250	МН	БО, БВ, АГ, СМ
		XXXII. Ammodytidae (Песчанковые)				
100	*Ammodytes hexapterus* Pallas, 1814	Тихоокеанская песчанка Pacific sand lance	Морской элиторальный Marine elittoral	0–100	МН	БО, АГ, СВ

Примечания: * — по (Шейко, Федоров, 2000); [1]МН — многочисленный, ОБ — обычный, РД — редкий, СЛ — случайный; [2]ПТ — Пенжина–Таловка, УТ — Утхолок, КВ — Ковран, ХБ — Хайрюзова–Белоголовая, ИЧ — Ича, КР — Крутогорова, КО — Коль, БО — Большая, ОЗ — Озерная, БВ — бух. Вилючинская, ВЛ — оз. Большой Вилюй, АГ — Авачинская губа, КГ — оз. Калыгирь, СМ — Семлячик, КА — Камчатка, СВ — эстуарии Северо-Восточной Камчатки, ВВ — Вывенка, ПЛ — Палана

Notes: * – according to (Шейко, Федоров, 2000); [1]МН – abundant, ОБ – regular, РД – rare, СЛ – occasional; [2]ПТ – Penzhina–Talovka, УТ – Utkholok, КВ – Kovran, ХБ – Khairyuzova–Belogolovaya, ИЧ – Icha, КР – Krutogorova, КО – Kol', БО – Bolshaya, ОЗ – Ozernaya, БВ – Vilyuchinskaya Bay, ВЛ – Bolshoy Vilyui L., АГ – Avacha Bay, КГ – Kalygyr L., СМ – Semlyachik, КА – Kamchatka, СВ – estuaries of North-East Kamchatka, ВВ – Vyvenka, ПЛ – Palana

Остальные 67 видов (83%) — это морские рыбы, примерно половина из которых (39–40 видов, или ≈48–49%) являются представителями прибрежного ихтиоцена и обитают главным образом в «морской» части эстуария, т. е. в зоне эпизодического опреснения или за ее пределами (в основном на литорали и в сублиторали, реже в пелагиали) (Попов, 1935; Виноградов, 1949а; Матюшин, 1982, 1989; Токранов, Мурашева, 2017, 2018а, б, 2021; Токранов, 2020а, б). Видимо, поэтому в других эстуариях Камчатки эти же виды рыб отмечены не были. К примеру, в значительно меньшем по размерам морском эстуарии фьордового типа бух. Вилючинской, который расположен всего лишь в 30 км южнее Авачинской губы по побережью Камчатки (рис. 59), всего было зарегистрировано 20 видов рыб, из которых половина (10 видов, или 50%) относились к прибрежным морским, а остальные были проходными (данные автора, 2019 г.).

Во всех других эстуариях Камчатки, исследованных к настоящему времени, общее количество видов рыб также было существенно ниже, чем в Авачинской губе. Так, в трех эстуариях, расположенных в устьях крупнейших рек региона (Пенжина и Таловка (северо-западное побережье), Камчатка и Вывенка (восточное побережье), первый из которых — гиперприливной воронкообразный, два других — мезоприливные эстуарии лагунного типа (см. рис. 30, 34)), всего были обнаружены 1 вид круглоротых, а также 26, 24 и 17 видов рыб соответственно (Токранов, Бугаев, 2001; Бугаев и др., 2007; Маркевич, Панфилова, 2014; Коваль и др., 2010а, в, 2015а, б, 2018б; данные автора, 2021 г.). Из морских рыб в этих эстуариях отмечено только 7 прибрежных морских видов в рр. Пенжина–Таловка, 9 видов в р. Камчатке и 4 вида в р. Вывенке (26, 36 и 22% соответственно). Поэтому основную роль в составе рыбного населения этих эстуариев играют проходные виды: 10 (37%, рр. Пенжина и Таловка), 13 (52%, р. Камчатка) и 11 (61%, р. Вывенка), а также пресноводные рыбы — 10 видов (37%, рр. Пенжина и Таловка) и по 3 вида в рр. Камчатка и Вывенка (12 и 17% соответственно), что связано с особенностями состава ихтиофауны этих рек (Бугаев и др., 2007; Коваль и др., 2015б, 2018б).

В одном из крупнейших мезоприливных лагунно-русловых эстуариев Западной Камчатки, расположенном в устье р. Большой, были зарегистрированы 1 вид круглоротых и 30 видов рыб (Базаркин и др., 1991; Токранов, 1994; Максименков, 2007; данные автора, 2016 г.). Здесь больше половины общего числа видов приходилось на долю прибрежных морских рыб (17 видов, или 55%), а остальная часть — на долю проходных (14 видов, 45%). В других, менее крупных эстуариях Западной Камчатки, которые можно отнести к типам макроприливных воронкообразных (например, эстуарии р. Утхолок, а также рр. Хайрюзова–Белоголовая, рис. 59), макроприливных лагунно-лиманных (р. Ковран) и мезоприливных лагунно-русловых (рр. Крутогорова, Ича, Коль), общее количество видов было существенно ниже, чем в эстуарии р. Большой, и включало 1 вид круглоротых и от 13 до 21 видов рыб (в среднем 17 видов) (Павлов и др., 2009, 2016; Коваль и др., 2012; Карпенко и др., 2016; Григорьев и др., 2020; данные автора, 2018 г.), из которых преобладали проходные виды (9–14; в среднем 69%). Общее количество прибрежных морских рыб в этих эстуариях составляло от 3 до 8 видов (в среднем 31%), а пресноводные жилые рыбы во всех указанных эстуариях отмечены не были (рис. 59, табл. 6).

В отдельных эстуариях с небольшими приливами (главным образом лагунного типа), расположенных в устьях небольших рек на северо-восточном побережье Камчатки (22 эстуария), а также на о. Карагинском (3 эстуария), всего было зарегистрировано от 10 до 25 различных видов рыб (суммарно для всего района — 36 видов), из которых ≈2/3 (24 вида, или 67%) были морские, 11 видов (31%) — проходные, и 1 вид (2%) принадлежал к пресноводному сообществу (Карпенко, 1998; Василец и др., 1999; Максименков и др., 2000; Максименков, 2007). Примерно такой же видовой состав (1 вид круглоротых и 23 вида рыб) наблюдался в небольшом мезоприливном лагунно-озерном эстуарии, также расположенном на восточном побережье Камчатки в устье р. Семлячик (Сарычев, Сарычева, 1983а; Науменко и др., 1986). Из них ровно половина (12 видов, 50%) были прибрежными морскими рыбами, а остальные — проходными (рис. 59, табл. 6). В двух других лагунно-озерных эстуариях восточного побережья с небольшими приливами (оз. Большой Вилюй и Калыгирь) видовое разнообразие было значительно ниже. В этих эстуариях было отмечено 17 и 14 видов рыб, из которых по 11 относились к экологической группе проходных (65 и 79% соответственно) (Спасский, 1940; данные Т.В. Травиной по материалам контрольного лова в 2020–2022 гг.).

Минимальное видовое богатство (всего 7 видов рыб) из всех исследованных эстуариев

Камчатки было зарегистрировано в микроприливном мелководном лагунно-лиманном эстуарии р. Озерной (юго-западная часть п-ова Камчатка, рис. 59), в котором только 1 вид был морским, а остальные — проходными (Павлов и др., 2015; Koval et al., 2018).

Таким образом, за весь период исследований в отдельных эстуариях Камчатки были отмечены 1 вид круглоротых и почти 100 видов рыб, относящихся к 69 родам и 32 семействам, подавляющее большинство из которых были морскими (порядка 70 видов, или 70%). Из них наиболее часто в эстуариях Камчатки встречались лишь ≈30 видов, т. е. менее половины (табл. 6, рис. 60). Вторыми по значению в эстуариях Камчатки были проходные рыбы (15 видов, 15%) [В данном случае не были учтены порядка трех видов рыб, которых также относят к проходным: тихоокеанский осетр *Acipenser medirostris*, калуга *Huso dauricus* и белый голец *Salvelinus albus*, по причинам, которые будут указаны ниже], а минимальный вклад в биологическое разнообразие вносили пресноводные жилые рыбы (13 видов, 13%), которые встречались только в отдельных эстуариях региона (рис. 59).

Видовое разнообразие рыб в эстуариях различных гидролого-морфологических типов

Сравнительный анализ степени сходства состава ихтиофауны в отдельных эстуариях Камчатки показал, что максимальным разнообразием рыбного населения характеризуется Авачинская губа — крупнейший морской эстуарий этого региона, благодаря большому числу видов морских рыб, отмеченных в этом водном объекте (рис. 61). Существенным своеобразием по составу ихтиофауны на Камчатке отличается также крупнейший гиперприливной воронкообразный эстуарий, расположенный в устьях рек Пенжина и Таловка, главным образом за счет пресноводных жилых рыб, которые обитают в бассейне этих рек (рис. 59).

При сравнении видового разнообразия ихтиофауны эстуариев, расположенных на разных побережьях, было установлено, что на Западной Камчатке (побережье Охотского моря) наиболее близки по этому показателю макроприливные воронкообразные (рр. Утхолок и Хайрюзова–Белоголовая) а также мезоприливные лагунно-русловые (рр. Ича, Крутогорова и Коль) эстуарии (рис. 61). Высокая степень сходства видового состава в этих эстуариях определяется главным образом большим числом одних и тех же видов проходных рыб. Несколько отличается от других водных объектов видовой состав рыб в небольших лагунно-лиманных эстуариях Западной Камчатки (рр. Ковран и Озерная), а также в крупном лагунно-русловом эстуарии, расположенном в устье р. Большой. В первом случае такие различия обусловлены отсутствием в составе ихтиофауны в мелководных лагунных эстуариев некоторых прибрежных морских рыб, а во втором — значительно большим видовым разнообразием сообщества рыб в крупном лагунно-русловом эстуарии р. Большой (рис. 59). Для мезо- и микроприливных эстуариев Восточной Камчатки (побережье Тихого океана и Берингова моря) характерен несколько больший разброс значений этого показателя. Среди из-

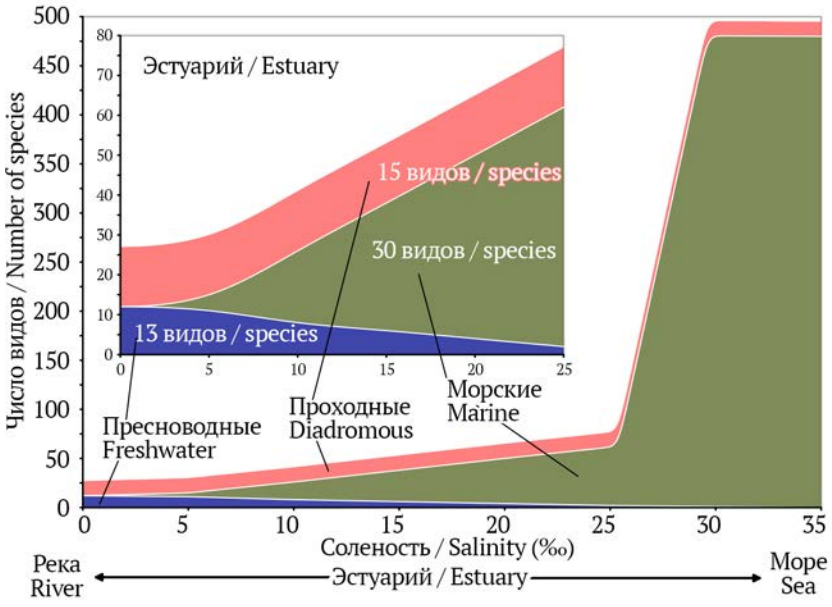


Рис. 60. Обобщенная схема изменения видового разнообразия пресноводных, проходных и морских видов рыб вдоль градиента солености в эстуариях Камчатки
Fig. 60. Generalized scheme of the changes in species diversity of freshwater, anadromous and marine fish species along the salinity gradient in Kamchatka estuaries

ученных к настоящему моменту эстуариев этого района выделяются две основные категории водных объектов. В первую попадают несколько лагунно-озерных эстуариев, расположенных на юго-восточном побережье Камчатки (оз. Большой Вилюй, Калыгирь и Семлячик), а также эстуарии двух крупнейших рек Камчатского края — Камчатка и Вывенка (рис. 61). К этой же категории достаточно близки по составу небольшой фьордовый эстуарий бух. Вилючинской, а также группа эстуариев (главным образом лагунного типа), располо-

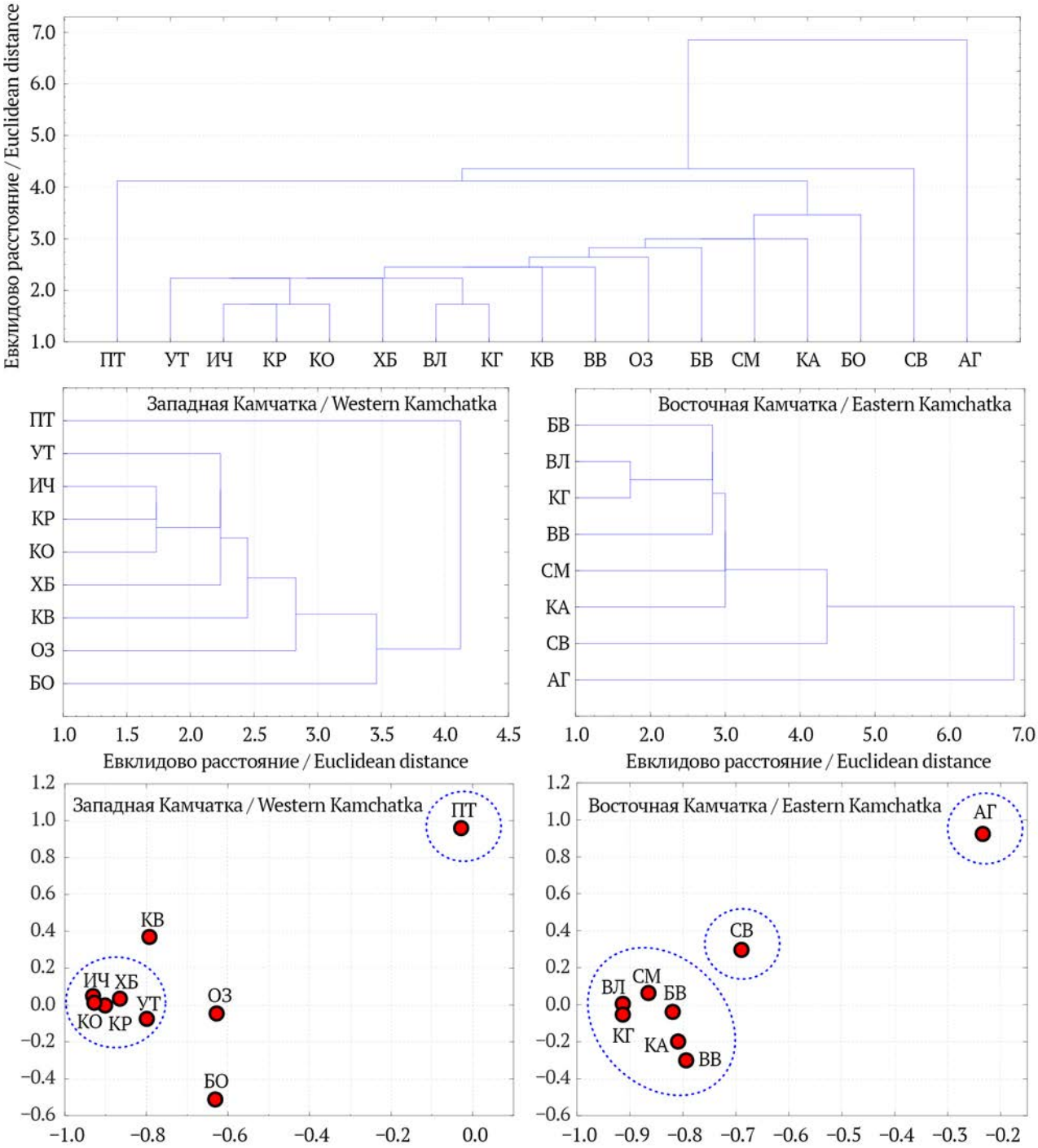


Рис. 61. Степень сходства видового состава ихтиофауны (по встречаемости отдельных видов) в различных эстуариях Камчатки. Эстуарии: ПТ — Пенжина–Таловка; УТ — Утхолок; ИЧ — Ича; КР — Крутогорова; КО — Коль; ХБ — Хайрюзова–Белоголовая; КВ — Ковран; БО — Большая; ОЗ — Озерная; БВ — бух. Вилючинская; ВЛ — Большой Вилюй; АГ — Авачинская губа; КГ — оз. Калыгирь; СМ — Семлячик; КА — Камчатка; СВ — эстуарии рек Северо-Восточной Камчатки; ВВ — Вывенка

Fig. 61. Extent of similarity of ichthyofauna species composition (in terms of individual species frequency) in different Kamchatka estuaries. Estuaries: ПТ – Penzhina–Talovka; УТ – Utkholok; ИЧ – Icha; КР – Krutogorova; КО – Kol'; ХБ – Khairyuzova–Belogolovaya; КВ – Kovran; БО – Bolshaya; ОЗ – Ozernaya; БВ – Vilyuchinskaya Bay; ВЛ – Bolshoy Vilyui; АГ – Avacha Bay; КГ – Lake Kalygir; СМ – Semlyachik; КА – Kamchatka; СВ – estuaries of the North-Eastern Kamchatka rivers; ВВ – Vyvenka R.

женных в устьях рек Северо-Восточной Камчатки. Сходство этих водных объектов определяется в основном встречаемостью в них одних и тех же видов морских рыб.

Также было установлено, что видовое богатство ихтиофауны значительно выше в эстуариях, расположенных на восточном побережье Камчатки, чем на западе региона. Например, в эстуариях Восточной Камчатки (с учетом всех рыб, указанных для Авачинской губы) было зарегистрировано 83 вида, тогда как на Западной Камчатке состав эстуарной ихтиофауны включал лишь 46 видов, причем как минимум 10 из них были представлены редкими для Камчатского края пресноводными жилыми рыбами, которые обитают только в реках, расположенных на крайнем северо-западе этого региона (рис. 59). Очевидно, данный факт связан с тем, что побережье Восточной Камчатки характеризуется большим разнообразием физико-географических условий прибрежной зоны и, соответственно, типологическим разнообразием эстуариев (см. рис. 30, 34). Это создает большое количество местообитаний и экологических ниш (см. рис. 14), которые могут быть успешно освоены рыбами различных экологических группировок (прежде всего, прибрежными морскими рыбами).

Таким образом, на основании представленных данных можно сделать вывод, что наибольшее видовое богатство ихтиофауны наблюдается в крупных эстуариях Камчатки, которые в значительной степени открыты со стороны моря и где происходит свободный водообмен с прибрежными морскими участками (например, некоторые морские или русловые эстуарии, см. раздел «Морфологическое строение…»). Поэтому в таких водных объектах создаются более благоприятные условия для проникновения и обитания морских видов рыб. С другой стороны, все проходные или некоторые пресноводные эвригалинные виды, которые воспроизводятся в бассейнах тех же рек, также могут использовать эти же эстуарии в качестве местообитаний на отдельных этапах своего жизненного цикла. В наибольшей степени этот эффект проявляется в эстуариях крупнейших рек Камчатки, которые более существенно подвержены влиянию пресноводного стока. В результате, общее количество видов рыб, которые встречаются в крупных эстуариях Камчатки, обычно выше, по сравнению с небольшими объектами, водообмен которых с морем более ограничен (например, эстуарии лагунного типа, см. рис. 59).

Состав и структура эстуарной ихтиофауны

Несмотря на то, что общее число видов рыб, которые встречаются в эстуариях, достаточно велико, не все из них следует считать представителями собственно эстуарной ихтиофауны (Blaber, 2000; Elliott et al., 2007; Whitfield, 2019, 2020; Fish.., 2022). Известно, что многие рыбы (в особенности это касается многочисленной морской фауны) могут являться для эстуариев экзотичными видами, информация о единичных поимках которых ничего не дает для познания эстуарной ихтиофауны отдельного региона в целом (Земнухов, 2008; Колпаков, 2018; Whitfield, 2019, 2020).

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

В результате в состав ихтиофауны эстуариев Камчатки вошли 1 вид круглоротых и 60 видов рыб, относящиеся к 44 родам и 23 семействам (табл. 7). Все эти виды являются в той или иной степени эвригалинными и поэтому могут использовать отдельные камчатские эстуарии в качестве местообитаний на разных этапах жизненного цикла.

Таблица 7. Видовой состав эстуарной ихтиофауны Камчатки
Table 7. Species composition of estuarine fish fauna of Kamchatka

№	Латинское название Latin name	Русское название Russian / English name	Географический ареал Geographic areal
		I. Petromyzontidae (Миноговые)	
1	*Lethenteron camtschaticum* (Tilesius, 1811)	Тихоокеанская минога Arctic lamprey	Арктическо-бореальный Arctic-boreal
		II. Clupeidae (Сельдевые)	
2	*Clupea pallasii* Valenciennes, 1847	Тихоокеанская сельдь Pacific herring	Арктическо-бореальный Arctic-boreal
		III. Cyprinidae (Карповые)	
3	*Carassius gibelio* (Bloch, 1782)	Серебряный карась German carp	Субтропический сино-индийский, бореальный Subtropical Sino-Indian, boreal
4	*Cyprinus rubrofuscus* Lacepède, 1803	Амурскоий сазан Amur carp	Субтропический сино-индийский, бореальный Subtropical Sino-Indian, boreal
		IV. Leuciscidae (Ельцовые)	
5	*Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1758)	Речной гольян Eurasian minnow	Бореальный палеарктический Boreal Palaearctic
		V. Esocidae (Щуковые)	
6	*Esox lucius* Linnaeus, 1758	Обыкновенная щука Northern pike	Бореальный палеарктический Boreal Palaearctic
		VI. Salmonidae (Лососевые)	
7	*Coregonus pidschian* (Gmelin, 1789)	Сиг-пыжьян Humpback whitefish	Субарктический палеарктический Subarctic Palaearctic
8	*C. nasus* (Pallas, 1776)	Чир Broad whitefish	Субарктический палеарктический Subarctic Palaearctic
9	*C. subautumnalis* Kaganowsky, 1932	Пенжинский омуль Penzina cisco	Эндемичный узкоареальный Narrow-range endemic
10	*C. sardinella* Valenciennes, 1848	Сибирская ряпушка Least cisco	Субарктический палеарктический Subarctic Palaearctic
11	*Prosopium cylindraceum* (Pennant, 1784)	Обыкновенный валек Round whitefish	Субарктический неарктический Subarctic nonarctic
12	*Thymallus mertensii* Valenciennes, 1848	Камчатский хариус Kamchatka grayling	Азиатский тихоокеанский Asian-Pacific
13	*Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792)	Горбуша Pink salmon	Арктическо-бореальный Arctic-boreal
14	*O. keta* (Walbaum, 1792)	Кета Chum salmon	Арктическо-бореальный Arctic-boreal
15	*O. nerka* (Walbaum, 1792)	Нерка Sockeye salmon	Арктическо-бореальный Arctic-boreal
16	*O. kisutch* (Walbaum, 1792)	Кижуч Coho salmon	Арктическо-бореальный Arctic-boreal
17	*O. tschawytscha* (Walbaum, 1792)	Чавыча Chinook salmon	Арктическо-бореальный Arctic-boreal
18	*O. masou* (Brevoort, 1856)	Сима Masu salmon	Широкобореальный приазиатский Broad-boreal near-Asian
19	*Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792)	Камчатская семга Rainbow trout	Высокобореальный приазиатский High-boreal near-Asian
20	*Salvelinus malma* (Walbaum, 1792)	Мальма Dolly Varden	Арктическо-бореальный Arctic-boreal
21	*S. leucomaenis* (Pallas, 1814)	Кунджа Whitespotted char	Широкобореальный приазиатский Broad-boreal near-Asian
22	*S. levanidovi* Chereshnev, Skopetz et Gudkov, 1989	Голец Леванидова Yellow-mouth char	Эндемичный узкоареальный Narrow-range endemic
		VII. Osmeridae (Корюшковые)	
23	*Hypomesus olidus* (Pallas, 1814)	Малоротая корюшка Pond smelt	Арктическо-бореальный Arctic-boreal
24	*H. japonicus* (Brevoort, 1856)	Морская малоротая корюшка Shishamo smelt	Широкобореальный приазиатский Broad-boreal near-Asian
25	*Mallotus catervarius* (Pennant, 1784)	Тихоокеанская мойва Pacific capelin	Арктическо-бореальный Arctic-boreal
26	*Osmerus dentex* Steindachner et Kner, 1870	Зубатая корюшка Arctic smelt	Арктическо-бореальный Arctic-boreal
		VIII. Lotidae (Налимовые)	
27	*Lota lota* Hubbs, Schultz, 1941	Налим Eastern burbot	Субарктический палеарктический Subarctic Palaearctic
		IX. Gadidae (Тресковые)	
28	*Eleginus gracilis* (Tilesius,1810)	Дальневосточная навага Saffron cod	Арктическо-бореальный Arctic-boreal
29	*Gadus macrocephalus* Tilesius, 1810	Тихоокеанская треска Pacific cod	Широкобореальный тихоокеанский Broad-boreal Pacific
30	*G. chalcogrammus* Pallas, 1814	Тихоокеанский минтай Walleye pollock	Широкобореальный тихоокеанский Broad-boreal Pacific
		X. Pleuronectidae (Камбаловые)	
31	*Hippoglossus stenolepis* Schmidt, 1904	Белокорый палтус Pacific halibut	Арктическо-бореальный Arctic-boreal

Таблица 7. Окончание. Начало на с. 110 / Table 7. The end. Begins on page 110

№	Латинское название Latin name	Русское название Russian / English name	Географический ареал Geographic areal
32	*Limanda aspera* (Pallas, 1814)	Желтоперая камбала Yellowfin sole	Арктическо-бореальный Arctic-boreal
33	*Liopsetta glacialis* (Pallas, 1776)	Полярная камбала Arctic flounder	Арктическо-бореальный Arctic-boreal
34	*Platichthys stellatus* (Pallas, 1787)	Звездчатая камбала Starry flounder	Арктическо-бореальный Arctic-boreal
35	*Pleuronectes quadrituberculatus* (Pallas, 1814)	Четырехбугорчатая камбала Alaska plaice	Широкобореальный тихоокеанский Broad-boreal Pacific
	XI. Gasterosteidae (Колюшковые)		
36	*Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758	Трехиглая колюшка Threespine stickleback	Арктическо-бореальный Arctic-boreal
37	*Pungitius pungitius* Linnaeus, 1758	Девятииглая колюшка Ninespine stickleback	Циркумбореальный Circumboreal
38	*P. sinensis* (Guichenot, 1869)	Амурская колюшка Amur stickleback	Широкобореальный приазиатский Broad-boreal near-Asian
	XII. Hexagrammidae (Терпуговые)		
39	*Hexagrammos lagocephalus* (Pallas, 1810)	Зайцеголовый терпуг Rock greenling	Широкобореальный приазиатский Broad-boreal near-Asian
40	*H. octogrammus* (Pallas, 1814)	Бурый терпуг Masked greenling	Широкобореальный тихоокеанский Broad-boreal Pacific
41	*H. stelleri* Jordan, 1884	Пятнистый терпуг Whitespotted greenling	Широкобореальный тихоокеанский Broad-boreal Pacific
	XIII. Cottidae (Рогатковые)		
42	*Cottus poecilopus* Heckel, 1837	Пестроногий подкаменщик Alpine bullhead	Азиатский тихоокеанский Asian-Pacific
43	*Megalocottus platycephalus* (Pallas, 1814)	Плоскоголовая широколобка Belligerent sculpin	Арктическо-бореальный Arctic-boreal
44	*Microcottus sellaris* (Gilbert, 1896)	Седловидный бычок Brightbelly sculpin	Широкобореальный приазиатский Broad-boreal near-Asian
45	*Myoxocephalus jaok* (Cuvier, 1829)	Керчак-яок Plain sculpin	Широкобореальный приазиатский Broad-boreal near-Asian
46	*M. polyacanthocephalus* (Pallas, 1814)	Многоиглый керчак Great sculpin	Широкобореальный приазиатский Broad-boreal near-Asian
47	*M. stelleri* (Tilesius, 1811)	Мраморный керчак Frog sculpin	Широкобореальный приазиатский Broad-boreal near-Asian
	XIV. Agonidae (Лисичковые)		
48	*Blepsias cirrhosus* (Pallas, 1814)	Усатый бычок Silverspotted sculpin	Широкобореальный тихоокеанский Broad-boreal Pacific
49	*Occella dodecaedron* (Tilesius, 1813)	Двенадцатигранная лисичка Bering poacher	Широкобореальный приазиатский Broad-boreal near-Asian
50	*Pallasina aix* Starks, 1896	Игловидная лисичка Northern tubenose poacher	Высокобореальный тихоокеанский High-boreal Pacific
	XV. Cyclopteridae (Круглоперовые)		
51	*Aptocyclus ventricosus* (Pallas, 1769)	Рыба-лягушка Smooth lumpsucker	Широкобореальный тихоокеанский Broad-boreal Pacific
	XVI. Liparidae (Липаровые)		
52	*Liparis callyodon* (Pallas, 1814)	Трехзубый липарис Spotted snailfish	Высокобореальный тихоокеанский High-boreal Pacific
	XVII. Zoarcidae (Бельдюговые)		
53	*Zoarces elongatus* Kner, 1868	Восточная бельдюга Notched-fin eelpout	Широкобореальный приазиатский Broad-boreal near-Asian
	XVIII. Stichaeidae (Стихеевые)		
54	*Alectrias alectrolophus* (Pallas, 1814)	Морской петушок Stone cockcscomb	Широкобореальный приазиатский Broad-boreal near-Asian
55	*Stichaeus punctatus* (Fabricius, 1780)	Пятнистый стихей Arctic shanny	Арктическо-бореальный Arctic-boreal
	XIX. Lumpenidae (Люмпеновые)		
56	*Acantholumpenus mackayi* (Gilbert, 1896)	Колючий люмпен Blackline prickleback	Широкобореальный приазиатский Broad-boreal near-Asian
57	*Lumpenus sagitta* Wilimovsky, 1956	Стреловидный люмпен Snake prickleback	Арктическо-бореальный Arctic-boreal
	XX. Opisthocentridae (Опистоцентовые)		
58	*Opisthocentrus ocellatus* (Tilesius, 1811)	Глазчатый опистоцентр Ocellated blenny	Широкобореальный приазиатский Broad-boreal near-Asian
	XXI. Pholidae (Маслюковые)		
59	*Rhodymenichthys dolichogaster* (Pallas, 1814)	Длиннобрюхий маслюк Stippled gunnel	Арктическо-бореальный Arctic-boreal
	XXII. Trichodontidae (Волосозубовые)		
60	*Trichodon trichodon* (Tilesius, 1813)	Обыкновенный волосозуб Pacific sandfish	Широкобореальный тихоокеанский Broad-boreal Pacific
	XXIII. Ammodytidae (Песчанковые)		
61	*Ammodytes hexapterus* Pallas, 1814	Тихоокеанская песчанка Pacific sand lance	Арктическо-бореальный Arctic-boreal

Как следует из таблицы 7 и рисунка 62, наиболее широко в эстуариях Камчатки представлены рыбы семейства Salmonidae (16 видов, или 26%) [Согласно новейшей международной систематической номенклатуре (Nelson et al., 2016; Fricke, Eschmeyer, 2024; www.fishbase.org), семейство Salmonidae включает три подсемейства: Coregoninae, Thymallinae и Salmoninae, которые ранее обычно выделяли в отдельные семейства рыб]; затем следуют представители семейств Cottidae (6 видов и 10%); Pleuronectidae (5 видов и 8%) и Osmeridae (4 вида и 7%); Gadidae, Gasterosteidae, Hexagrammidae и Agonidae (по 3 вида и 6%). Такие семейства, как Cyprinidae, Stichaeidae и Lumpenidae представлены двумя видами (или по 3%), а оставшиеся рыбы из семейств Petromyzontidae, Clupeidae, Leuciscidae, Esocidae, Lotidae, Cyclopteridae, Liparidae, Zoarcidae, Opisthocentridae, Pholidae, Trichodontidae и Ammodytidae — по одному виду.

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

По типу современного распространения основу эстуарной ихтиофауны Камчатки формируют виды с широким арктическо-бореальным ареалом (тихоокеанская минога *Lethenteron camtschaticum*, тихоокеанская сельдь *Clupea pallasii*, горбуша *Oncorhynchus gorbuscha*, кета *O. keta*, нерка *O. nerka*, кижуч *O. kisutch*, чавыча *O. tschawytscha*, мальма *Salvelinus mal-*

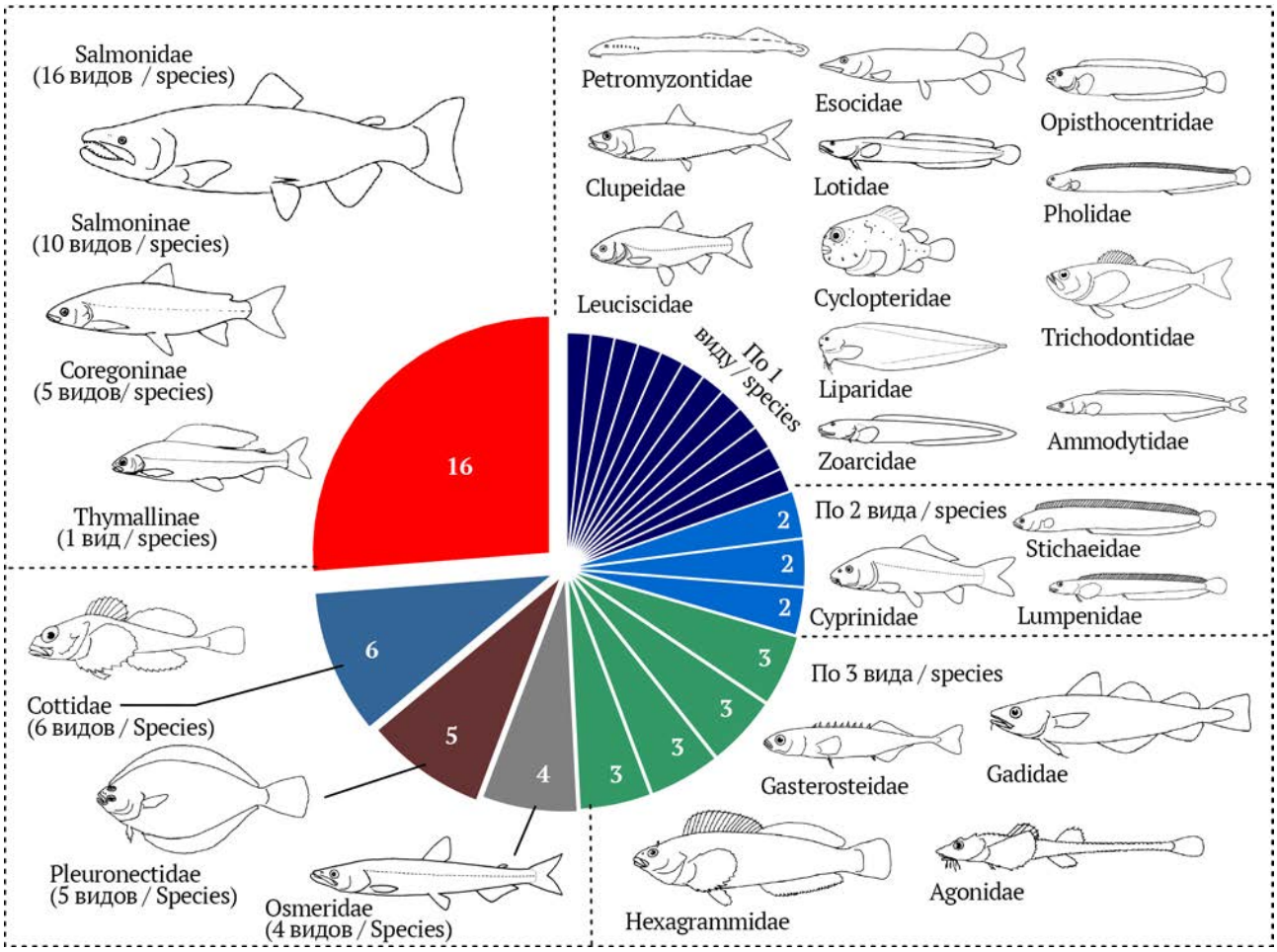


Рис. 62. Таксономическая структура эстуарной ихтиофауны Камчатки
Fig. 62. Taxonomic structure of estuarine ichthyofauna of Kamchatka

ma, малоротая корюшка *Hypomesus olidus*, тихоокеанская мойва *Mallotus catervarius*, зубатая корюшка *Osmerus dentex*, дальневосточная навага *Eleginus gracilis*, белокорый палтус *Hippoglossus stenolepis*, желтоперая *Limanda aspera*, полярная *Liopsetta glacialis* и звездчатая *Platichthys stellatus* камбалы, трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus*, плоскоголовая широколобка *Megalocottus platycephalus*, пятнистый стихей *Stichaeus punctatus*, стреловидный люмпен *Lumpenus sagitta*, длиннобрюхий маслюк *Rhodymenichthys dolichogaster* и тихоокеанская песчанка *Ammodytes hexapterus* (табл. 7).

Меньше видов с широкобореальным приазиатским ареалом (сима *Oncorhynchus masou*, кунджа *Salvelinus leucomaenis*, морская малоротая корюшка *Hypomesus japonicus*, амурская колюшка *Pungitius sinensis,* зайцеголовый терпуг *Hexagrammos lagocephalus*, седловидный бычок *Microcottus sellaris*, керчак-яок *Myoxocephalus jaok*, многоиглый керчак *M. polyacanthocephalus*, мраморный керчак *M. stelleri*, двенадцатигранная лисичка *Occella dodecaedron*, восточная бельдюга *Zoarces elongatus*, морской петушок *Alectrias alectrolophus*, колючий люмпен *Acantholumpenus mackayi* и глазчатый опистоцентр *Opisthocentrus ocellatus*), широкобореальным тихоокеанским (тихоокеанская треска *Gadus macrocephalus*, тихоокеанский минтай *G. chalcogrammus*, четырехбугорчатая камбала *Pleuronectes quadrituberculatus*, бурый *Hexagrammos octogrammus* и пятнистый *H. stelleri* терпуги, усатый бычок *Blepsias cirrhosus*, рыба-лягушка *Aptocyclus ventricosus* и обыкновенный волозуб *Trichodon trichodon*) и субарктическим палеарктическим (сиг-пыжьян *Coregonus pidschian*, чир *C. nasus*, сибирская ряпушка *C. sardinella* и налим *Lota lota*) ареалами. По два вида с азиатским тихоокеанским (камчатский хариус *Thymallus mertensii* и пестроногий подкаменщик *Cottus poecilopus*), бореальным палеарктическим (речной гольян *Phoxinus phoxinus* и обыкновенная щука *Esox lucius*), высокобореальным тихоокеанским (игловидная лисичка *Pallasina aix* и трехзубый липарис *Liparis callyodon*). По одному виду с высокобореальным приазиатским (камчатская семга — проходная форма камчатской микижи *Parasalmo mykiss*), субарктическим неоарктическим (обыкновенный валек *Prosopium cylindraceum*) и циркумбореальным (девятииглая колюшка *Pungitius pungitius*) ареалами. Присутствуют в составе ихтиофауны эстуариев региона и эндемичные узкоареальные виды, такие как пенжинский омуль *Coregonus subautumnalis* (узкоареальный эндемик бассейнов рек Пенжина и Таловка) и голец Леванидова *Salvelinus levanidovi* (эндемик северной части Охотского моря).

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

Следует сразу уточнить, что в итоговый список состава ихтиофауны камчатских эстуариев, представленный в таблице 7, не вошли некоторые виды рыб по нижеследующим причинам.

Во-первых, в этот список не включены несколько видов рыб, вероятность поимки которых в эстуариях Камчатки крайне маловероятна. К таким рыбам сейчас относятся осетровые рыбы из сем. Acipenseridae — тихоокеанский осетр *Acipenser medirostris* [По результатам недавней ревизии, основанной на краниологических и молекулярно-генетических исследованиях, единый вид *Acipenser medirostris* оказался разделенным на два самостоятельных вида: тихоокеанского (зеленого) *A. medirostris* и сахалинского (зеленого) *A. mikadoi* осетров. Оба этих вида в настоящее время обитают в тихоокеанских водах России, а их ареалы, возможно, могут перекрываться в районе Восточной Камчатки, Восточного Сахалина, Курильских о-вов и Алеутской гряды (Микодина, 2006; Микодина и др., 2012). Поэтому вполне вероятно, что в камчатских эстуариях могут встречаться оба этих вида осетров (Микодина, 2023)] и калуга *Huso dauricus*, а также один вид лососевых рыб из сем. Salmonidae — белый голец *Salvelinus albus* (см. табл. 6). Это исключительно редкие виды, которые имеют охранный статус, в том числе международного уровня (осетр и калуга внесены в Красную книгу МСОП) (Красная книга.., 2018). Для осетров и калуги п-ов Камчатка является окраиной их географического ареала (Микодина, 2023), а белый голец — уз-

коэндемичный вид, ареал которого включает только водоемы нижнего течения р. Камчатки (Красная книга.., 2018), причем таксономический статус данного вида до конца не выяснен (Мельник, 2021; Бусарова, 2023). Вместе с тем, согласно литературным данным, поимки этих рыб были некогда зарегистрированы в отдельных эстуариях (или в морской прибрежной зоне) Камчатского края: осетров — в нижнем течении р. Камчатки, а также в районе устья этой же реки и р. Апука (Бугаев и др., 2007; Токранов, 2016; Красная книга.., 2018); калуги — в бассейнах и на приустьевых участках некоторых рек Западной Камчатки (рр. Палана, Хайрюзова и Большая) (Токранов, 2016); а белого гольца — только в нижнем течении и эстуарии р. Камчатки (Красная книга.., 2018; Бусарова, 2023).

Во-вторых, в данный список также не вошли три вида рыб, указные в качестве фаунистических находок для Авачинской губы, но которые, несомненно, являются для этого эстуария экзотичными видами. Первый из них — тихоокеанская сельдевая акула *Lamna ditropis* (сем. Lamnidae) (см. табл. 6), которая, как известно, является эпипелагическим морским видом и обитает главным образом в глубоководных районах Северной Пацифики (Шейко, Федоров, 2000; Тупоногов, Кодолов, 2014). Иногда эта акула может подходить близко к побережью и даже посещать отдельные глубоководные эстуарии (в том числе Авачинскую губу) (Виноградов, 1949а; Токранов, Шейко, 2015; Popov, 1933). Два других вида — мелкие теплолюбивые пелагические рыбы: японский анчоус *Engraulis japonicus* (сем. Engraulidae) и дальневосточная сардина *Sardinops melanostictus* (сем. Alosidae) (см. табл. 6). Поимки этих рыб отмечены в водах Авачинской губы в 1930-е гг. (Виноградов, 1947; Popov, 1933), что, очевидно, было обусловлено их редкими заходами сюда только в периоды потепления во время летних нагульных миграций (Линдберг, 1935; Панин, 1936; Токранов, Орлов, 2015; Токранов, Шейко, 2015).

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

Подавляющее большинство указанных видов рыб обитают на шельфе или материковом склоне прикамчатских вод (часто на больших глубинах) (Шейко, Федоров, 2000; Федоров и др., 2003; Тупоногов, Кодолов, 2014) (см. табл. 6). Тем не менее эти виды на отдельных этапах жизненного цикла (особенно в теплый период года) могут встречаться у морского побережья, в том числе эпизодически — на «морской» границе крупных камчатских эстуариев (например, в Авачинской губе) (Токранов, Шейко, 2015). Однако во всех других исследованных к настоящему моменту водных объектах эти рыбы отмечены не были. Данный факт послужил веским основанием предпо-

ложить, что их можно считать представителями морской фауны, которые для эстуариев Камчатки являются экзотичными рыбами и поэтому не могут быть отнесены к собственно эстуарной ихтиофауне этого региона.

Виды рыб, доминирующие в эстуариях

Давно отмечено, что хотя ихтиофауна эстуариев в целом может быть многочисленна, ее характер обусловлен исключительным доминированием лишь некоторых видов рыб (Токранов, 1994; Максименков, 2007; Колпаков, 2018; Kennish, 1990; Fishes.., 2002; Whitfield, 2019; Fish.., 2022). В этом отношении не являются исключением и эстуарии Камчатки. Так, в соответствии с классификацией, предложенной в работах (Шейко, Федоров, 2000; Токранов, Шейко, 2015), всех рыб этого региона по частоте их встречаемости в эстуариях (с определенной степенью условности) можно разделить на четыре основные категории: 1) многочисленные (частота встречаемости >50%); 2) обычные (10–50%); 3) редкие (<10%); 4) случайные виды (встречаются единично) (рис. 63).

Из всех рыб, отмеченных в эстуариях Камчатки, только 15 видов наиболее многочисленны и встречаются повсеместно: это 2 вида тихоокеанских лососей (горбуша и кета) [Несмотря на то, что горбуша является одним из самых многочисленных видов рыб на Камчатке и имеет высокий показатель частоты встречаемости в эстуариях, из-за особенностей своего жизненного цикла она длительное время там не задерживается и массово встречается только в короткие периоды времени]; 1 вид гольцов (мальма); по 2 вида корюшек (малоротая и зубатая) и колюшек (трехиглая и девятииглая); а также звездчатая камбала и плоскоголовая широколобка (табл. 7). Весьма распространенными рыбами, которых можно встретить в большинстве эстуариев этого региона, являются еще 1 вид гольцов (кунджа), 3 других представителя тихоокеанских лососей (нерка, кижуч и чавыча), а также дальневосточная навага и полярная камбала (рис. 63).

Далее следуют представители камчатской ихтиофауны (порядка 22 видов), которые также имеют высокую численность в регионе, но в связи с особенностями экологии (как и горбуша) в эстуариях длительное время, как правило, не обитают, а некоторые из них вообще являются для отдельных эстуариев редкими или случайными видами. К этой категории можно отнести 1 вид круглоротых (тихоокеанскую миногу), а также некоторые массовые виды морских пелагических и донных рыб, которые широко распространены в прикамчатских водах: тихоокеанская мойва, тихоокеанская треска, тихоокеанский минтай, белокорый палтус, желтоперая и четырехбугорчатая камбалы, зайцеголовый, бурый и пятнистый терпуги, керчак-яок, седловидный бычок, многоиглый и мраморный керчаки, усатый бычок, двенадцатигранная и игловидная лисички, рыба-лягушка, пятнистый стихей, колючий люмпен, обыкновенный волосозуб, а также тихоокеанская песчанка (табл. 7). К этой же категории относится и некоторое количество рыб (примерно 11 видов, главным образом морских), которые могут встречаться (причем иногда весьма массово), но только в эстуариях, расположенных в пределах их географического ареала или локальных районов обитания, нагула или воспроизводства по побережью Камчатки. Это проходная форма тихоокеанской сельди, сима, камчатская семга, морская малоротая корюшка, амурская колюшка, трехзубый липарис, восточная бельдюга, морской петушок, стреловидный люмпен, глазчатый опистоцентр и длиннобрюхий маслюк.

Последняя, наиболее редкая категория (порядка 13 видов) состоит главным образом из пресноводных жилых видов рыб, встречающихся только в отдельных камчатских эстуариях, расположенных в устьях тех рек, где они обитают (см. рис. 59, табл. 7). Например, к таким видам следует отнести камчатского хариуса, обыкновенного валька, сига-пыжьяна, налима и пестроного подкаменщика. Из них хариус пока обнаружен только в эстуариях рр. Пенжина–Таловка, Камчатка и Вывенка; валек — в рр. Пенжина–Таловка, Вывенка и Дранка; сиг-пыжьян — в рр. Пенжина–Таловка и Пахача; а налим и подкаменщик — в рр. Пенжина–Таловка и Вывенка (Отчет.., 1964; Василец и др., 1999; Максименков и др., 2000; Токранов, Бугаев, 2001; Коваль и др., 2015а, 2018б; данные автора, 2021 г.). Еще один пример — серебряный карась и амурский сазан, отмеченные пока только в эстуарии р. Камчатки (Токранов, Бугаев, 2001; Бугаев и др., 2007). В эту же категорию входят и некоторые другие виды рыб, встреченные пока только в эстуарии рр. Пенжина–Таловка (речной гольян, обыкновенная щука, чир, пенжинский омуль, сибирская ряпушка и голец Леванидова).

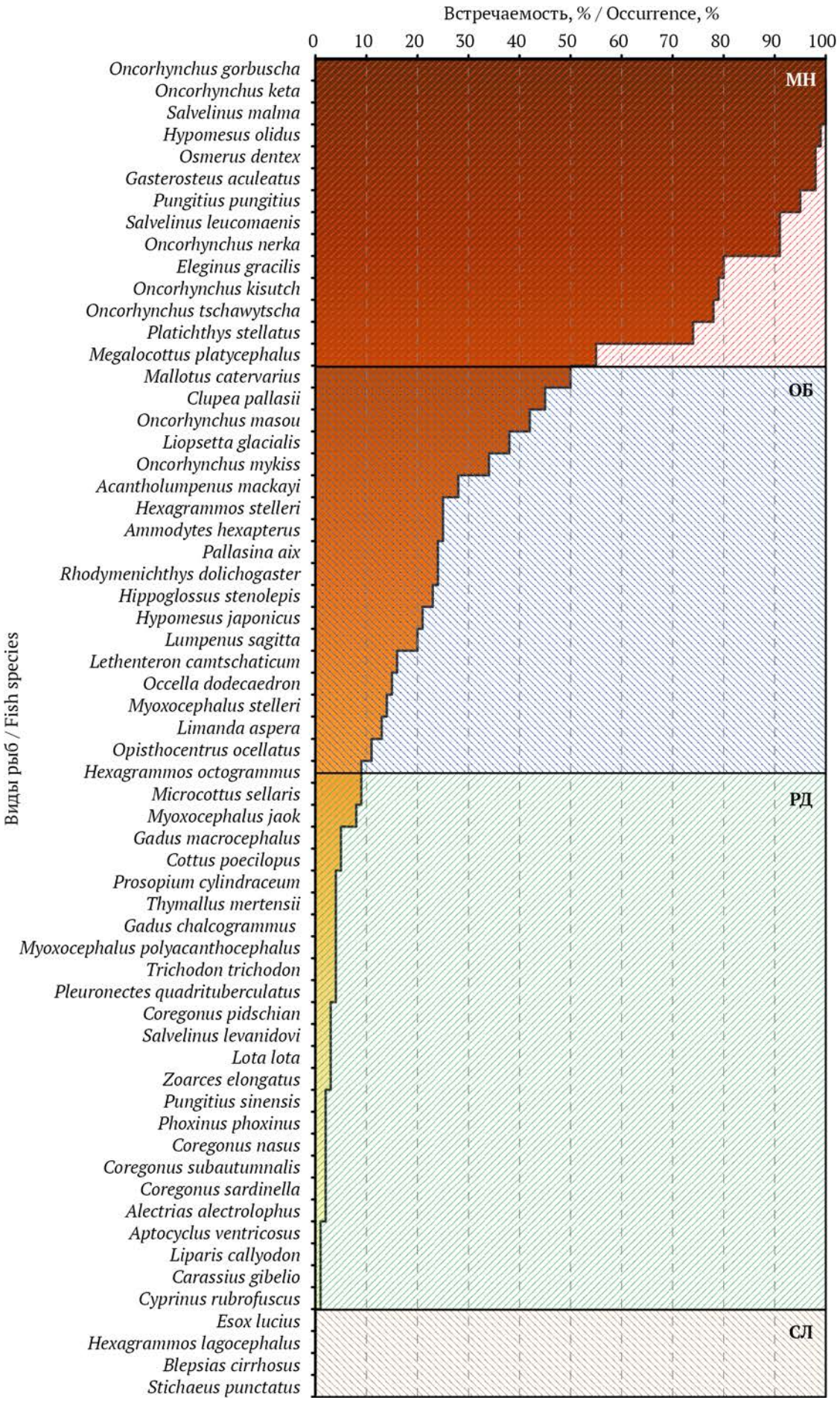


Рис. 63. Частота встречаемости отдельных представителей ихтиофауны в эстуариях Камчатки (МН — многочисленные; ОБ — обычные; РД — редкие; СЛ — случайные)
Fig. 63. Occurrence frequency of fish species in Kamchatka estuaries (МН – numerous; ОБ – common; РД – rare; СЛ – occasional)

Экологические группировки эстуарных рыб

Как было показано в разделе «Классификация жизненных стратегий…», весьма важная задача, которая возникает при изучении экологии рыб любого географического региона (в том числе и эстуарной ихтиофауны) — это выделение в ее составе отдельных экологических группировок (или гильдий). В качестве основы для такой классификации могут быть использованы различные базовые биологические и экологические свойства рыб: например, их отношение к различным абиотическим факторам среды (глубина, соленость, температура, растворенный кислород, освещенность, загрязнение и др.), принадлежность к отдельному ихтиоцену или биотопу обитания, тип питания или размножения, специфика миграционной активности и т. п. (Никольский, 1974а; Земнухов, 2008; Яржомбек, Козлов, 2010; Федорец, 2014; Токранов, Шейко, 2015; Максименков, 2007; Колпаков, 2018; Wallace, 1975; Wallace, Van der Elst, 1975).

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

А.М. Токранов (1994) на основании информации о продолжительности нахождения отдельных видов в эстуарии р. Большой (см. рис. 59) установил, что в устье этой реки в весенне-осенний период сообщество рыб представляет собой смесь видов и состоит из «постоянных» (≈20% всей ихтиофауны), обитающих преимущественно в пределах эстуария или проводящих здесь значительную часть жизненного цикла, и видов, заходящих из моря (≈80%). Среди последних выделяются «мигрирующие» рыбы (≈35% всей ихтиофауны), появляющиеся в эстуарии во время покатной (молодь и взрослые) или анадромной (взрослые особи) миграций, и «временные» (≈45%), периодически заходящие сюда с приливами из Охотского моря (Токранов, 1994). Аналогичный подход был впоследствии также использован и для выделения отдельных экологических группировок рыб в некоторых других эстуариях Камчатки: в Авачинской губе (Василец и др., 1998; Токранов и др., 2000; Токранов, Шейко, 2015), в эстуарии р. Камчатки (Токранов, Бугаев, 2001), а также в отдельных эстуариях, расположенных в северо-восточной части региона (Максименков и др., 2000; Максименков, 2007). Также было отмечено, что если «постоянные» и «мигрирующие» рыбы представлены в исследованных эстуариях разновозрастными особями, то большинство видов «временных» — либо только молодью, либо только взрослыми (Токранов, 1994; Максименков, 2007; Токранов, Шейко, 2015).

Результаты наших исследований показали, что указанные выше классификации подходят только в отдельных случаях и не дают исчерпывающую экологическую характеристику эстуарной ихтиофауны для камчатского региона в целом. Так, например, в этих классификациях не были учтены пресноводные жилые виды рыб, которых можно встретить в отдельных эстуариях Камчатского края (см. табл. 6), а также не учитывались и отдельные сезонные аспекты изменения состава ихтиофауны камчатских эстуариев (например, в подледный период года).

С нашей точки зрения, значительно лучше для этой цели подходит классификация, основанная на типах жизненных стратегий рыб, разработанная в последние годы зарубежными специалистами (см. рис. 15). Преимущество такого подхода заключается в том, что жизненные циклы у большинства представителей камчатской ихтиофауны в целом уже известны (см. раздел «Краткие видовые очерки» далее), и это, в свою очередь, позволяет выяснить — насколько все эти рыбы могут быть связаны с эстуариями. На базе этой информации, а также основываясь на указанной классификации, всех рыб камчатских эстуариев можно разделить на 7 основных экологических группировок (или гильдий) (рис. 64):

1) *собственно пресноводные* (речной гольян, обыкновенная щука, обыкновенный валек, камчатский хариус, налим, пестроногий подкаменщик);

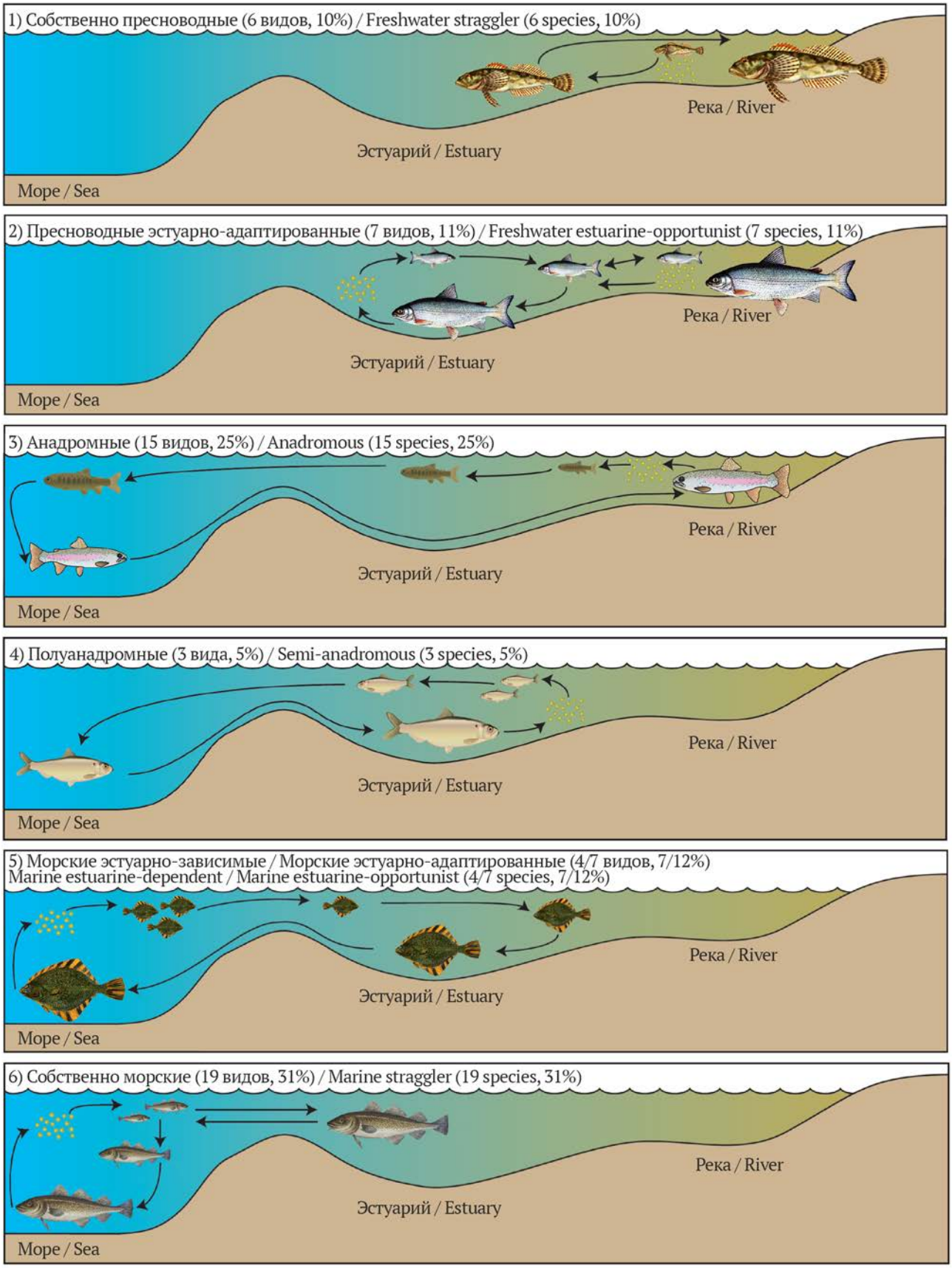


Рис. 64. Экологические группировки (гильдии) различных видов рыб эстуариев Камчатки (модифицировано на основе рис. из Potter et al., 2015 с учетом региональных особенностей ихтиофауны)
Fig. 64. Ecological groups (guilds) of fishes in Kamchatka estuaries (modified based on figures from Potter et al., 2015, taking into account regional peculiarities of the ichthyofauna)

2) *пресноводные эстуарно-адаптированные* (серебряный карась, амурский сазан, сигпыжьян, чир, пенжинский омуль, сибирская ряпушка, амурская колюшка);

3) *анадромные* (тихоокеанская минога, горбуша, кета, нерка, кижуч, чавыча, сима, камчатская семга, мальма, кунджа, голец Левanидова, малоротая корюшка, зубатая корюшка, трехиглая колюшка, девятииглая колюшка);

4) *полуанадромные* (тихоокеанская сельдь, морская малоротая корюшка, тихоокеанская мойва);

5) *морские эстуарно-зависимые* (дальневосточная навага, полярная камбала, звездчатая камбала, плоскоголовая широколобка);

6) *морские эстуарно-адаптированные* (пятнистый терпуг, седловидный бычок, керчак-яок, двенадцатигранная лисичка, игловидная лисичка, восточная бельдюга, колючий люмпен);

7) *собственно морские* (тихоокеанская треска, тихоокеанский минтай, белокорый палтус, желтоперая и четырехбугорчатая камбалы, зайцеголовый и бурый терпуги, многоиглый и мраморный керчаки, усатый бычок, рыба-лягушка, трехзубый липарис, морской петушок, пятнистый стихей, стреловидный люмпен, глазчатый опистоцентр, длиннобрюхий маслюк, обыкновенный волосозуб, тихоокеанская песчанка).

Из представленной классификации следует, что для эстуарной ихтиофауны Камчатского края в целом свойственно небольшое разнообразие жизненных стратегий рыб (7 из 14 известных, см. рис. 15 и 64). Самая распространенная и многочисленная экологическая группировка этого региона — это *анадромные* рыбы, которые, однако, составляют только четвертую часть от общего числа всех видов рыб (15 видов, 25%). Также весьма значительную роль в биологическом разнообразии ихтиофауны эстуариев Камчатки играют *собственно морские* рыбы (19 видов, 31%). Существенно ниже значение *морских эстуарно-адаптированных* (7 видов, 12%), а также *пресноводных эстуарно-адаптированных* и *собственно пресноводных* рыб (7 и 6 видов, 11 и 10% соответственно). Самые малочисленные по составу группировки — *морские эстуарно-зависимые* (4 вида, 7%) и *полуанадромные* (3 вида, 5%) рыбы.

Следует почеркнуть, что представленная выше классификация (впрочем, как и любая другая) предполагает некоторую степень условности и допущений, связанных как с региональными особенностями ихтиофауны, так и с состоянием изученности биологии и экологии рыб исследуемого района (Земнухов, 2008; Elliott et al., 2007; Vasconcelos et al., 2011; Potter et al., 2015). К примеру, сейчас отсутствуют данные о существовании нереста в эстуариях Камчатки некоторых видов рыб, которых мы отнесли к группировке *пресноводных эстуарно-адаптированных* (например, представителей сем. Cyprinidae или подсем. Coregoninae). Однако известно, что в основной части своего ареала карповые или сиговые рыбы могут активно использовать эстуарии и солоноватоводные участки морей в качестве не только мест для нагула, но и размножения (Решетников, 1980; Решетников, Богданов, 2011; Черешнев и др., 2001а, 2002; Кузнецов и др., 2011; Кузнецов, 2014; Чередников и др., 2020). Можно привести и другой пример: сельдь и мойва были отнесены к группировке *полуанадромных*, хотя известно, что нерест этих видов в некоторых районах (в том числе и на Камчатке) может протекать при кардинальных изменениях солености воды (от морской до пресной) (Науменко, 2001; Черешнев и др., 2001б, 2002; Черешнев, 2008; Трофимов, 2004, 2005). Таким образом, в случаях размножения в морской воде эти виды следовало бы включать в группу *морских*, а в случае нереста в пресной — в группировку *анадромных* рыб. Еще один пример — группировка *собственно морских рыб*, которые большую часть жизни обитают в морских водах и обычно заходят в эстуарии уже половозрелыми (Elliott et al., 2007; Potter et al., 2015; Whitfield, 2019) (см. рис. 15). Тем не менее, по имеющимся данным, молодь некоторых массовых морских видов рыб прикамчатских вод (например, треска, терпуги, палтус или песчанка) может также использовать отдельные эстуарии (иногда весьма массово) как места для временных убежищ или сезонного нагула (особенно это характерно для эстуариев, расположенных на восточном побережье Камчатки) (Василец и др., 1998; Максименков и др., 2000; Максименков, 2007; Токранов, Шейко, 2015; Саушкина, 2019). Существуют и некоторые другие примеры подобных ситуаций, когда принятая нами классификация не вполне соответствует большому разнообразию возможных адаптаций камчатских рыб к среде обитания (см. след. раздел).

В рамках обсуждаемого вопроса необходимо также обратить внимание и на такой факт. Данные, полученные нами в устьях некоторых рек Камчатки в разные сезоны года, показали, что в зимний период подавляющее большинство рыб покидают эстуарии (Коваль и др., 2012, 2015а, б, 2017, 2018а; Горин, Коваль, 2014). Основной причиной этого являются физико-географические

особенности исследуемого региона, а именно — суровый ледовый режим, а также сильное осолонение и выхолаживание устьевых участков рек в зимний период (см. разд. «Физико-географические условия»). Это приводит к снижению обилия кормовых ресурсов и сокращению благоприятной зоны обитания рыб в эстуариях. В такой ситуации *собственно пресноводные* и *пресноводные эстуарно-адаптированные* рыбы зимой покидают устьевые области камчатских рек и поднимаются выше по течению, где происходит их зимовка в более стабильных речных условиях (Горин, Коваль, 2014; Коваль и др., 2018б). *Морские эстуарно-адаптированные* и *собственно морские* — мигрируют в прибрежную зону и на шельф прикамчатских вод, где кормовые условия обитания в зимние месяцы также более благоприятны (Василец, 2000; Коваль и др., 2018б). В это время камчатские эстуарии могут посещать только некоторые, адаптированные к суровым зимним условиям рыбы из группировок *анадромных* (например, малоротая и зубатая корюшки), *полуанадромных* (сельдь и морская корюшка), а также *морских эстуарно-зависимых* (навага, широколобка и звездчатая камбала). Но даже эти рыбы в подледный период заходят в эстуарии из прибрежной зоны моря, как правило, на короткое время с приливами, а с отливом возвращаются обратно в море. Поэтому рыбы, которых можно было бы отнести к экологической группе *собственно эстуарных* (т. е. таких, полный жизненный цикл которых проходит в эстуариях, см. рис. 15) на Камчатке, по всей видимости отсутствуют [Отметим, что ранее к аналогичному выводу пришел В.В. Земнухов (2008), который исследовал состав эстуарной ихтиофауны зал. Пильтун (северо-восточное побережье о. Сахалин), физико-географические условия которого близки к условиям эстуариев, расположенных на Западной Камчатке].

Если отталкиваться от теоретических представлений о степени «зависимости» рыб от эстуариев, которые были изложены в разделе «Проблема зависимости…», следует, что из всей эстуарной ихтиофауны Камчатки (1 вид круглоротых и 60 видов рыб, см. табл. 7) представителей только трех экологических группировок (*анадромные*, *полуанадромные* и *морские эстуарно-зависимые*; т. е. примерно 22 вида, или 36%) можно считать облигатными пользователями эстуариев, а виды, входящие в состав остальных четырех группировок (38 видов, или 64%), — только факультативными их пользователями.

Кроме того, известно, что важной особенностью ихтиофауны Камчатского региона является разнообразие проявлений адаптивной радиации у многих местных рыб. Это выражается в наличии большого количества разнообразных внутривидовых адаптивных форм, группировок или популяций с разными жизненными стратегиями (см. след. раздел). Причем жизненный цикл некоторых из них может быть никак не связан с эстуариями. Так, например, у камчатских миног есть пресноводные резидентные и анадромные формы и популяции, и только вторые из них связаны с эстуариями (Кучерявый, 2008, 2014). Такие же адаптивные группировки существуют и у отдельных видов лососевых и корюшек Камчатки (Василец, 2000; Черешнев и др., 2002; Есин, Маркевич, 2017; Павлов, Савваитова, 2010; Кузищин и др., 2018; Мельник, 2021; Марченко, 2023). У наиболее экологически пластичного представителя лососевых рыб Камчатки, камчатской микижи *P. mykiss*, помимо анадромной (камчатская семга) и речной резидентной (собственно микижа) форм выделяют еще как минимум четыре внутрипопуляционные группировки с различными жизненными стратегиями (Павлов и др., 2007, 2008; Павлов, Савваитова, 2010) (рис. 65). У многих видов сиговых рыб в разных частях ареала отмечены пресноводные жилые (речные, озерные, озерно-речные и т. п.), а также полупроходные формы (Решетников, 1980; Китаев, 1983; Черешнев и др., 2002; Коваль и др., 2015б; Шестаков, 2018; др.). Максимальное разнообразие внутривидовых адаптивных форм с различными жизненными стратегиями (пресноводная жилая, проходная, солоноватоводная, морская и др.) характерно и для колюшек сем. Gasterosteidae, в том числе и для камчатских их популяций (Зюганов, 1991; Бугаев и др., 2007; Пичугин и др., 2008). Некоторые морские рыбы также могут иметь различные адаптивные группировки. Например, у тихоокеанской сельди, обитающей на Камчатке, существуют морская, прибрежная и озерная формы, и только рыбы прибрежной и озерной группировок заходят в устья камчатских рек (Науменко, 2001; Трофимов, 2004, 2005). Считается, что у звездчатой камбалы также существуют две группировки: прибрежная, которая может мигрировать (в основном, в молодом возрасте) в устья рек и в эстуарии, и морская — обитающая на больших глубинах, чем первая, и не посещающая устьев рек (Фадеев, 2005).

Очевидно, что во всех таких случаях в эстуариях Камчатки будут встречаться представители только тех адаптивных форм и популяций, жизненный цикл которых может быть связан с устьями рек (например, проходные или полупроходные формы круглоротых и рыб). Поэтому

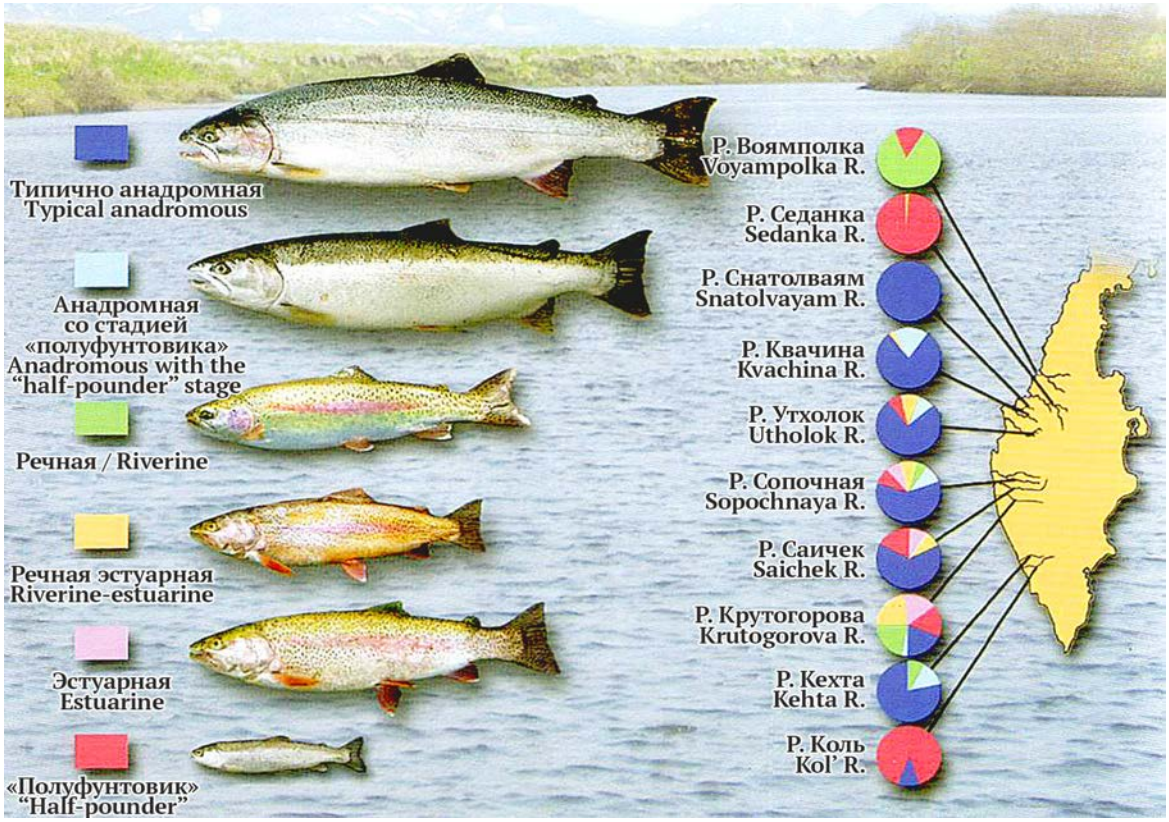


Рис. 65. Примеры разнообразия жизненных стратегий камчатской микижи *P. mykiss* в отдельных реках Западной Камчатки (Павлов и др., 2007)
Fig. 65. Examples of diversity of life strategies of Kamchatka mykiss *P. mykiss* in some rivers of Western Kamchatka (Павлов и др., 2007)

в контексте нашего исследования именно эти адаптивные формы, группировки или популяции камчатских рыб следует считать «*зависимыми от эстуариев*».

Краткие видовые очерки

В настоящем разделе представлены краткие описания биологических особенностей и экологии всех видов рыбообразных и рыб, которых можно отнести к эстуарной ихтиофауне Камчатки (см. табл. 7). Основная цель данного раздела — общий обзор имеющейся сейчас информации об этих видах. Поэтому в раздел вошли не только массовые рыбы, встречающиеся в эстуариях Камчатского региона (жизненные циклы этих рыб достаточно хорошо изучены), но и редкие или случайные виды. О биологии и экологии некоторых из них (особенно мелких и скрытных прибрежных морских рыб) до сих пор информации очень мало. Поэтому такой обзор, на наш взгляд, будет полезен для полного охвата всех представителей ихтиофауны, которые могут в той или иной степени использовать эстуарии Камчатки в качестве мест обитания.

Все видовые очерки, представленные в этом разделе, составлены по единой схеме, включающей: латинское и русское названия (с указанием семейства); принадлежность к экологической группировке; основные диагностические признаки с иллюстрациями рыб на разных жизненных стадиях (личиночной, мальковой и взрослой); карты распространения на территории Камчатского края (включая бассейны рек, эстуарии и прибрежную зону); систематические замечания (если необходимо); краткую характеристику мест обитания, образа жизни, миграций, размножения и питания рыб местных популяций, а также оценку их общей численности (если такая имеется) и промыслового или хозяйственного значения. Порядковый номер каждого видового очерка соответствует номеру в видовом списке эстуарных рыб Камчатки, представленном в таблице 7.

Для каждого вида рыб дано лишь ограниченное число важнейших диагностических признаков, а также представлены основные морфологические особенности: *SL* — стандартная длина от кончика рыла до конца хорды у предличинок, до начала хвостового плавника (до начала средних лучей хвостового плавника или до конца чешуйного покрова) у личинок и ювенильных особей; *TL* — общая длина тела до конца наиболее длинной лопасти хвостового плавника; *FL* — длина тела до конца средних

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

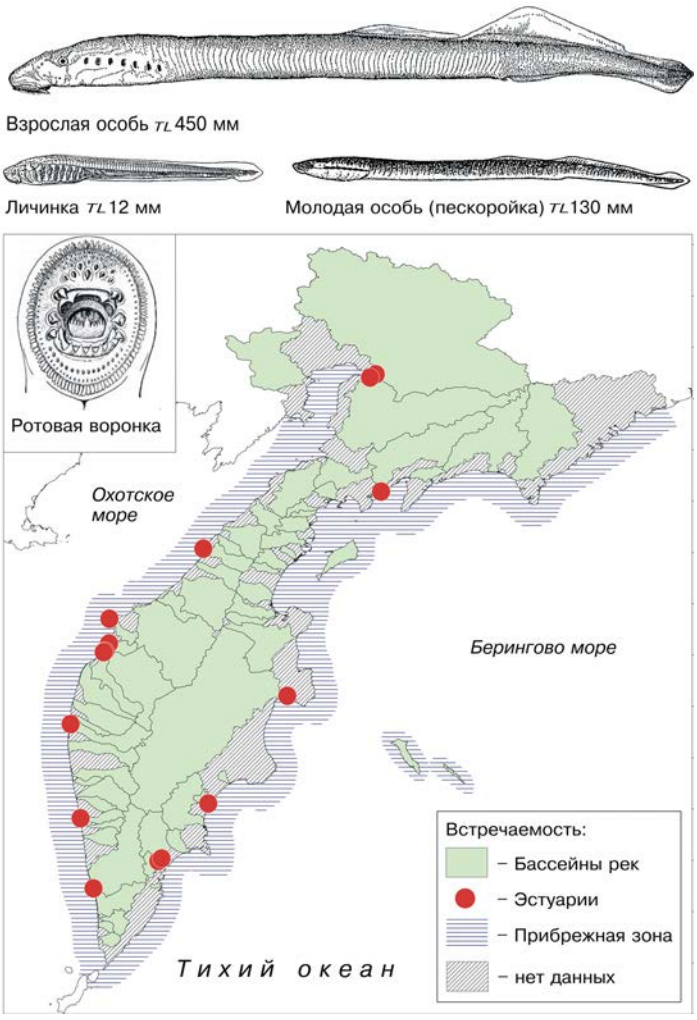
В подразделах «Распространение и образ жизни» приведены районы распространения данного вида только на территории Камчатского края, без описания всего географического ареала (он был указан в табл. 7). На картах распространения выделены бассейны тех рек, встречаемость данного вида в которых была достоверно подтверждена. Отдельно выделены бассейны рек, для которых данные о встречаемости этого вида пока отсутствуют или их достоверность вызывает сомнения. Точками обозначены только те эстуарии, для которых сейчас существует информация о встречаемости данного вида (собственная, литературная, архивная, опросная или любая иная: например, данные о вылове для промысловых видов). Отдельной штриховкой выделены участки распространения вида в прибрежной зоне Камчатки, основанные на имеющихся сейчас литературных или архивных данных, а также на результатах собственных наблюдений.

Источниками информации для составления видовых описаний, а также иллюстраций послужили результаты собственных полевых исследований, а также многочисленные опубликованные данные (Шмидт, 1904; Берг, 1932, 1948; Промысловые рыбы.., 1949; Никольский, 1950; Шмидт, 1950; Андрияшев, 1954; Географическое.., 1955; Остроумов, 1962; Куренков, 1965, 1984; Линдберг, Легеза, 1965; Животные.., 1976; Коблицкая, 1981; Черешнев, 1996а, 1998, 2008; Василец, 2000; Шейко, Федоров, 2000; Трофимов, Науменко, 2000; Науменко, 2001; Павлов и др., 2001, 2009, 2016; Черешнев и др., 2001а, б, 2002; Гриценко, 2002; Новиков и др., 2002; Атлас.., 2003; Мешкова, Смирнов, 2003; Федоров и др., 2003; Четвергов и др., 2003; Трофимов, 2004; Богданов и др., 2005; Фадеев, 2005; Балыкин, 2006; Промысловые.., 2006; Бугаев и др., 2007; Григорьев, 2007; Максименков, 2007; Бугаев, Кириченко, 2008; Кучерявый, 2008, 2014; Нельсон, 2009; Антонов, 2011; Дьяков, 2011; Макеева и др., 2011; Черешнев, Поезжалова-Чегодаева, 2011; Шевляков, Маслов, 2011; Воскобойникова и др., 2012; Дьяков и др., 2012; Золотов, 2012; Золотов и др., 2012; Терентьев и др., 2013; Орлов и др., 2014; Тупоногов, Кодолов, 2014; Атлас-определитель.., 2015; Коваль и др., 2015а, б, в, 2018б; Мягких, 2015; Чернова, Назаркин, 2016; Есин, Маркевич, 2017; Тиллер, 2017; Красная книга.., 2018; Токранов, 2004а, б, 2005, 2012, 2020а, б; Флора и фауна.., 2020; Бугаев и др., 2023а, б; Григорьев и др., 2023; Дьяков, Бугаев, 2023; Everman, Goldsborough, 1907; Hart, 1973; Scott, Crossman, 1973; Tokuya, Amaoka, 1980; Richardson, 1981; Eschmeyer, Herald, 1983; Kendall, Vinter, 1984; Marliave, Peden, 1989; Matarese et al., 1989; Able, Fahay, 1998, 2010; Busby, 1998; Ecology.., 2002; Mecklenburg et al., 2002, 2016, 2018; Atlas.., 2005; Hjertager et al., 2013; Marcinkevicius, Gosztonyi, 2013; Nelson et al., 2016; Alaska Arctic.., 2016; Freshwater fishes.., 2020; а также иллюстрации с сетевых ресурсов www.fishbiosystem.ru, www.fishbase.org, www.marinespecies.org, www.eol.org, www.v3.boldsystems.org и др.). Для лучшего восприятия текста все видовые очерки были оформлены без ссылок на исходную литературу, однако в тех местах, где это было необходимо, специально указаны первоисточники полученной информации.

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

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

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



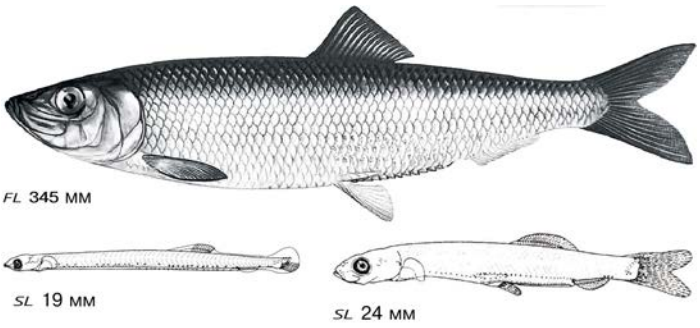
Группировка: *анадромный; собственно пресноводный*

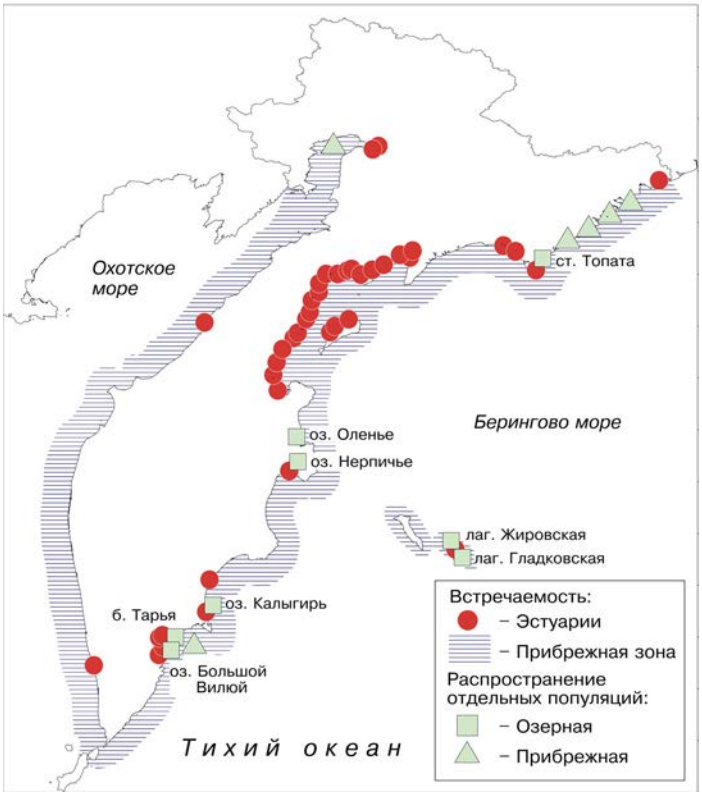
Признаки. Тело червеобразное, без чешуи; за головой 7 жаберных отверстий; парных плавников нет. У взрослых особей рот в виде присоски с зубами, с кожистой бахромой по внешнему краю. Во время нереста развивается брачный наряд: бока темнеют, брюхо становится ярко-коричневым. Анадромные особи достигают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

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

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

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





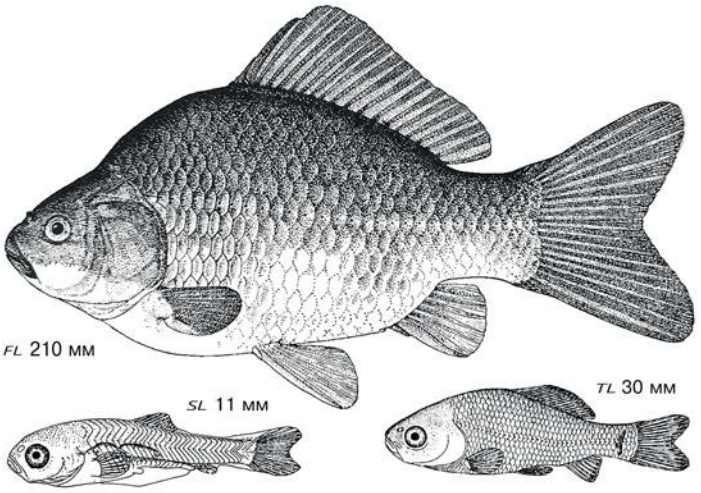
Группировка: *полуанадромный; собственно морской*

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

Распространение и образ жизни. Морская стайная рыба, но не избегает опресненных прибрежных вод. Выделяют три основные экологические формы сельди: морская, прибрежная и озерная. На Камчатке популяции озерных сельдей имеются в оз. Нерпичье, Калыгирь, Большой Вилюй, Медвежка, Оленье, лаг. Южная, а также в устьевых лагунах, расположенных на Командорских о-вах и Корякском нагорье. Прибрежные группировки отмечены в Пенжинской губе, в Авачинском заливе и у Корякского побережья выше м. Олюторского. Рыбы морских и прибрежных группировок для нереста предпочитают бухты и заливы, защищенные от морского наката, с рифами, покрытыми разнообразными водорослями. Озерные сельди зимуют и размножаются в устьях рек. Миграция в воды эстуариев продолжается с августа по октябрь. Здесь же в мае протекает нерест. Икра откладывается подо льдом на водную растительность. Выклюнувшиеся личинки выносятся течением в зону прибрежного мелководья. Отнерестившиеся особи также мигрируют в море, где нагуливаются в основном на прибрежных морских участках, прилегающих к нерестовым водоемам. Главным кормовым объектом сельди в море служит мезопланктон, а в период зимовки в озерах — организмы нектобентоса. В свою очередь, сельдь входит в рацион всех животных, питающихся рыбой: хищные рыбы (акулы, треска, лососи, палтус и др.), морские птицы и млекопитающие.

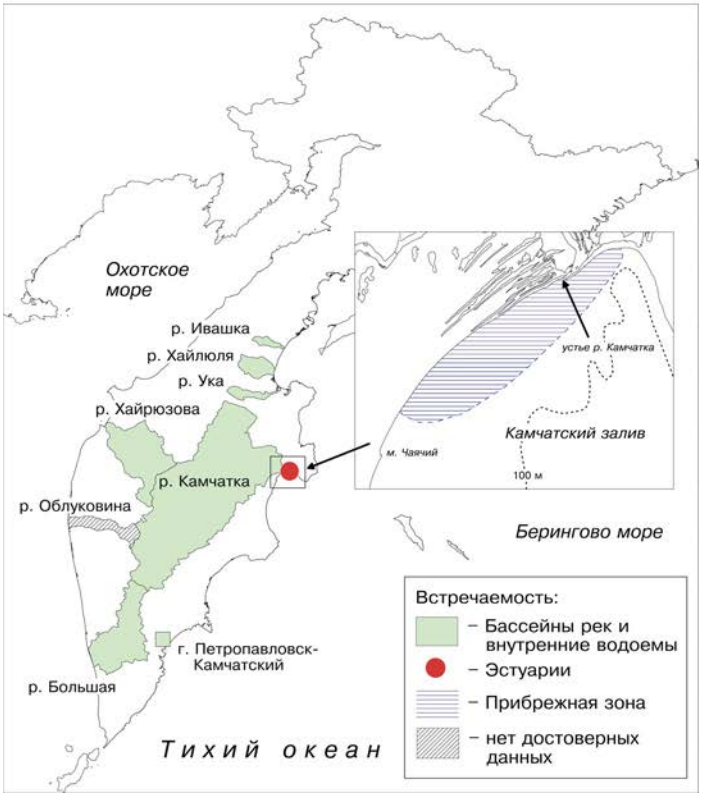
Промысловое значение. Важный объект промысла. Суммарный промысловый запас морских сельдей на Камчатке в последние годы оценивался на уровне 400–500 тыс. т, вылов составлял 50–100 тыс. т. Численность озерных и прибрежных сельдей существенно ниже, чем морских. Например, биомасса промыслового запаса сельди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

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



Группировка: *пресноводный эстуарно-адаптированный*

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



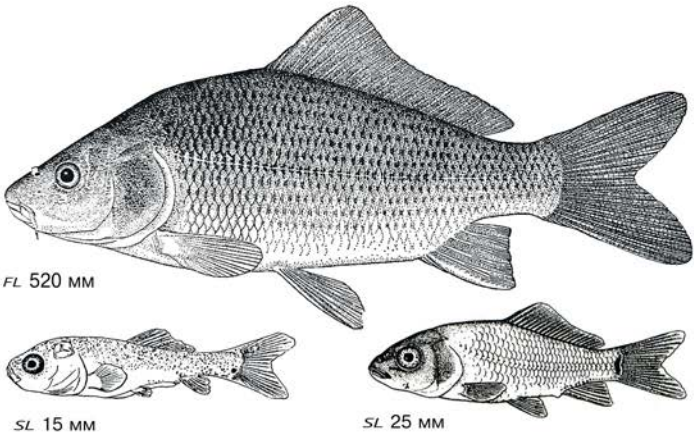
Распространение и образ жизни. Адвентивный вид. Начиная с 1930-х гг., был успешно акклиматизирован из Приморья в некоторые водоемы Камчатского края. В настоящее время достоверно встречается в отдельных речных бассейнах Восточной (рр. Камчатка, Ука, Хайлюля, Ивашка, Халактырка, оз. Култучное) и Западной Камчатки (рр. Большая, Хайрюзова). Указан И.А. Черешневым (1996а) для р. Облуковина (Западная Камчатка), однако достоверность этой информации пока не подтверждена. Теплолюбивая рыба, легко переносит существенные изменения солености и пониженные концентрации кислорода. В естественной среде обитает в основном в озерах, но может выходить в реки, эстуарии и в солоноватоводные участки морей. В бассейне р. Камчатки встречается от устья до притоков среднего и нижнего течения. Наиболее многочислен в озерах, включая устьевые осолоненные водоемы (например, оз. Нерпичье). Нерест наступает с конца мая–июня и длится до августа. Значительных миграций по рекам не совершает, но наблюдаются небольшие перемещения в связи с нерестом, нагулом, зимовкой. Из эстуария р. Камчатки может выходить (или его выносит течением) в опресненные воды Камчатского залива. Питание разнообразное и включает зоопланктон, бентос, водоросли и детрит. Относительное содержание зоопланктона и личинок насекомых в пище снижается с увеличением размеров рыб. Наиболее высокая интенсивность питания наблюдается в июле–августе.

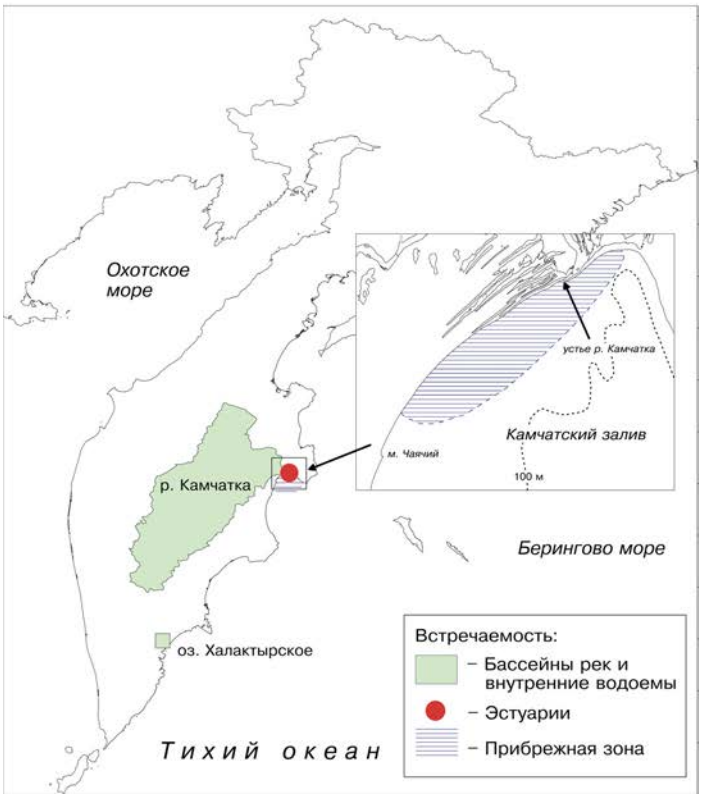
Промысловое значение. Небольшое. Сейчас промысловый запас карася на Камчатке оценивается в 400 т, а его промысел имеет местное значение и осуществляется главным образом в потребительских целях жителями поселков, расположенных в бассейне р. Камчатки. Официальный средний ежегодный вылов в последние годы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

4. Амурский сазан
Cyprinus rubrofuscus Lacepède, 1803
[Cyprinidae]

Группировка: *пресноводный эстуарно-адаптированный*

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

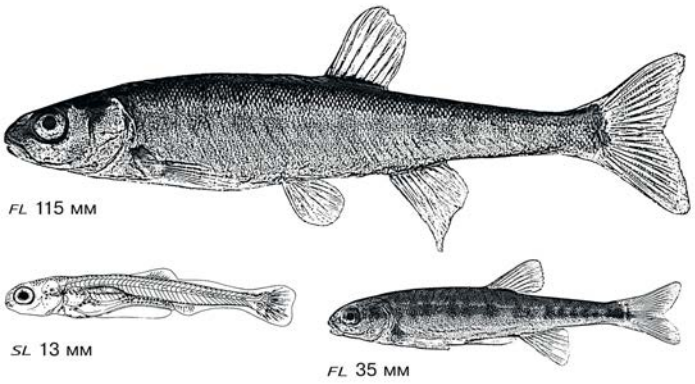


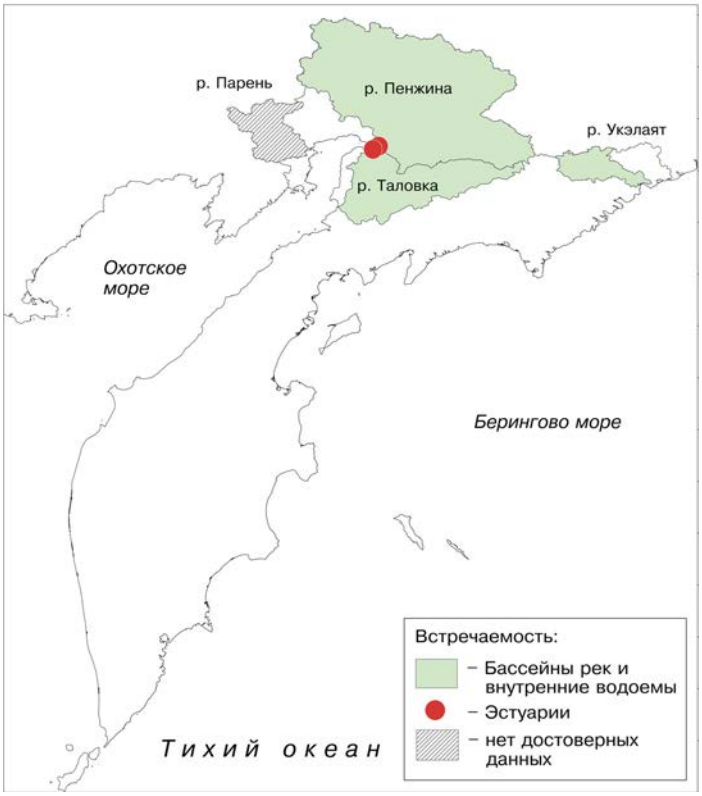


Распространение и образ жизни. Был акклиматизирован на Камчатке вслед за карасем в 1950–1970-е гг. из бассейна р. Амур. Сейчас встречается только в бассейне р. Камчатки, а также в оз. Халактырском вблизи Петропавловска-Камчатского, где какое-то время являлся объектом аквакультуры. Пресноводная теплолюбивая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

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

5. Речной гольян *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1758) [Leuciscidae]





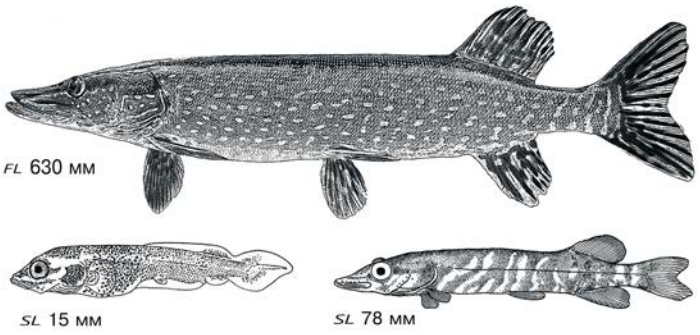
Группировка: *собственно пресноводный*

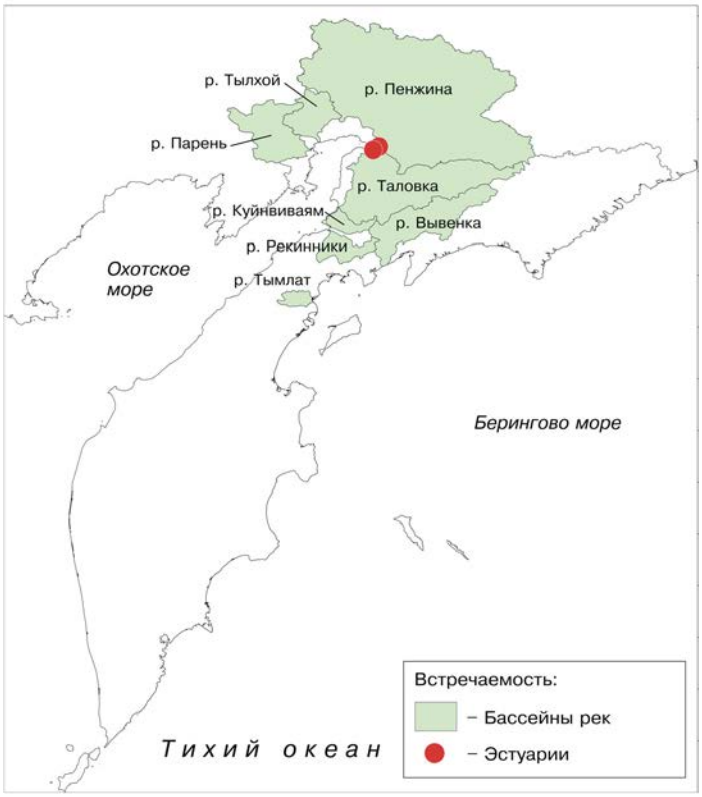
Признаки. *D*II-III 7–8; *A*III 7; *P*I 15–17; *V*II 7–8; *rb* 3; *sb* 7–11; *vert* 40–43; *ll* 29–82. Тело веретенообразное, окраска пестрая. Чешуя на туловище очень мелкая, брюхо голое. Рот маленький, полунижний, длина верхней челюсти меньше ширины лба. Мелкая рыбка. Длина и масса взрослых особей,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

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

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

6. Обыкновенная щука
Esox lucius Linnaeus, 1758
[Esocidae]





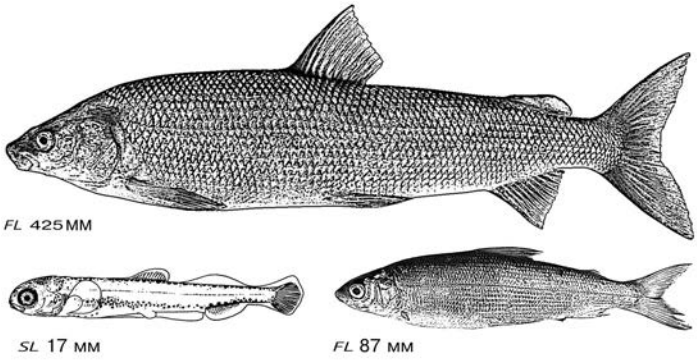
Группировка: *собственно пресноводный*

Признаки. *D*VI-IX 12–16; *A*V-VIII 11–16; *P*I 13–17; *V*I 9–11; *rb* 12–15; *sb* 34–43; *vert* 56–64, *ll* 42–58. Тело удлиненное, сжатое с боков. На боках туловища — многочисленные белые или желтоватые вытянутые светлые пятна. Спинной плавник смещен далеко назад и расположен над анальным. Голова очень длинная, рот большой, конечный; верхняя челюсть прямая. Максимальный возраст — 12–15 лет, длина 130 см, масса 20 кг.

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

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

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





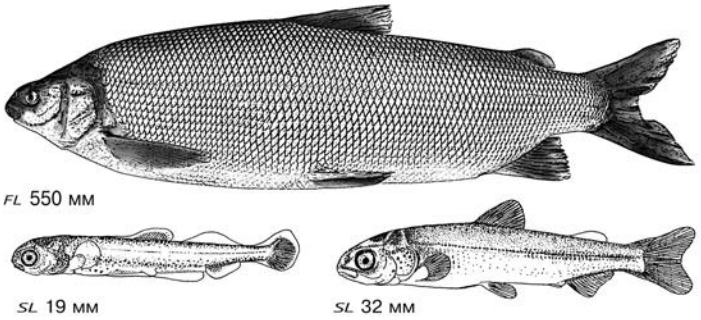
Группировка: *пресноводный эстуарно-адаптированный*

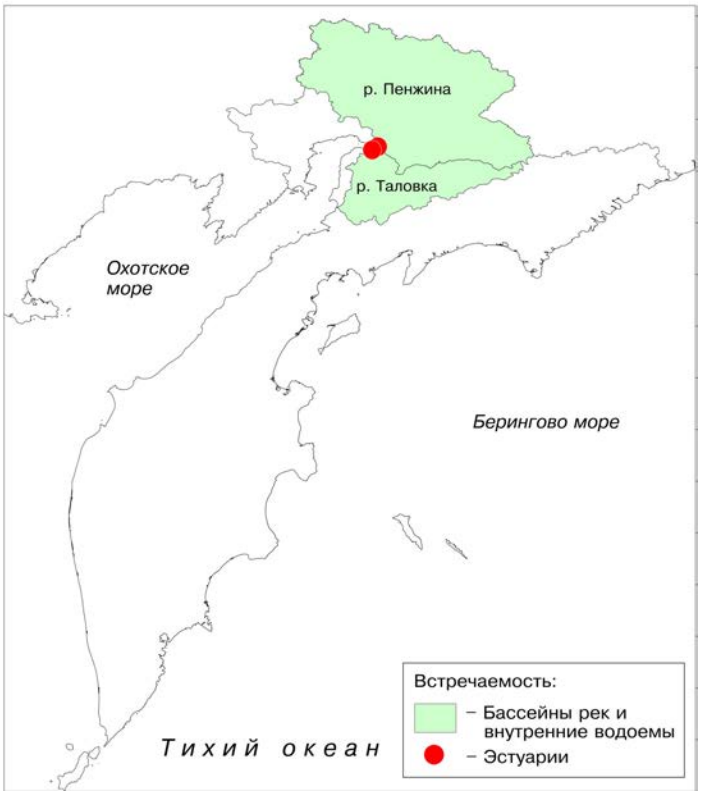
Признаки. *D*III-V 9–12; *A*III-V 10–12; *P*I 14–16; *V*II 9–11; *rb* 7–10; *sb* 22–27; *pc* 122–189; *vert* 58–62; *ll* 73–84. Голова, плавники и тело сверху темно-коричневые. Бока и брюхо серебристо-белые, у крупных рыб с золотистым оттенком. Чешуя круглая, плотносидящая. Рот нижний, рыло длинное,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

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

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

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





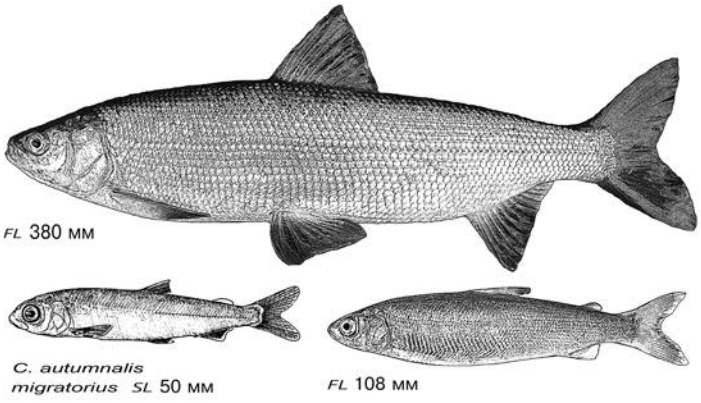
Группировка: *пресноводный эстуарно-адаптированный*

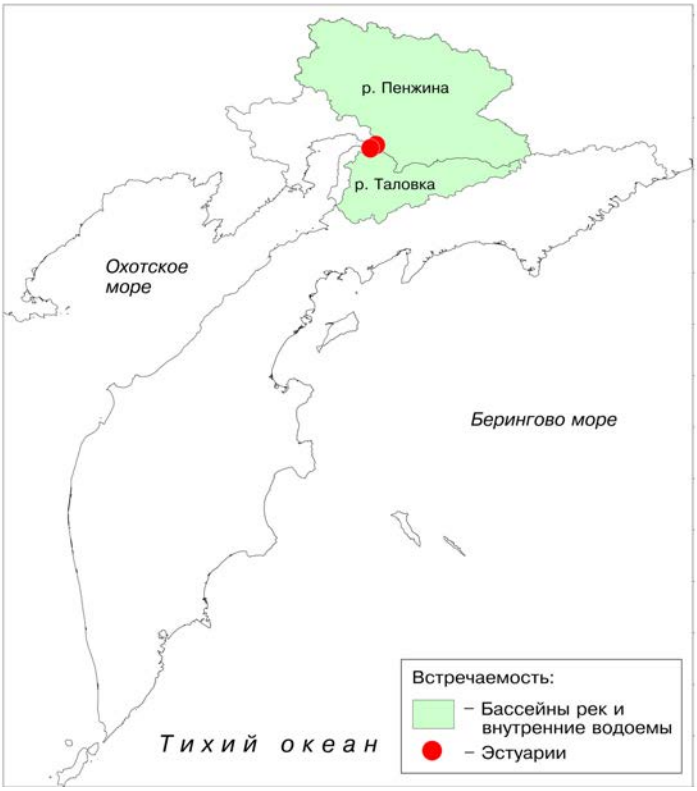
Признаки. *D*III-V 9–11; *A*II-V 10–13; *P*I 14–17; *V*II 8–11; *rb* 7–9; *sb* 19–26; *pc* 148–201; *vert* 60–66; *ll* 81–107. Тело высокое; хвостовой стебель высокий и короткий; хвостовой плавник сильно выемчатый. Рот нижний, лишен зубов. Рыло перед глазами с горбом. Окраска тела серебристо-белая, иногда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

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

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

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





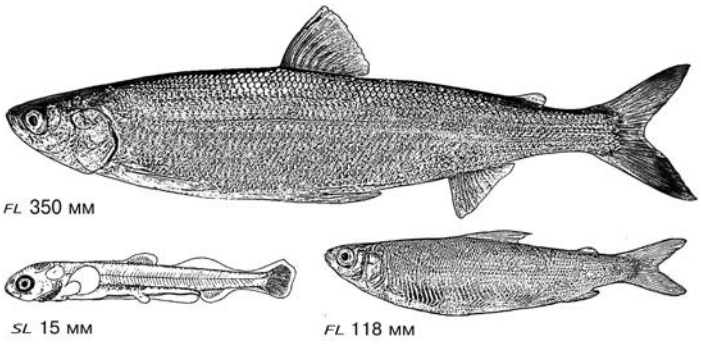
Группировка: *пресноводный эстуарно-адаптированный*

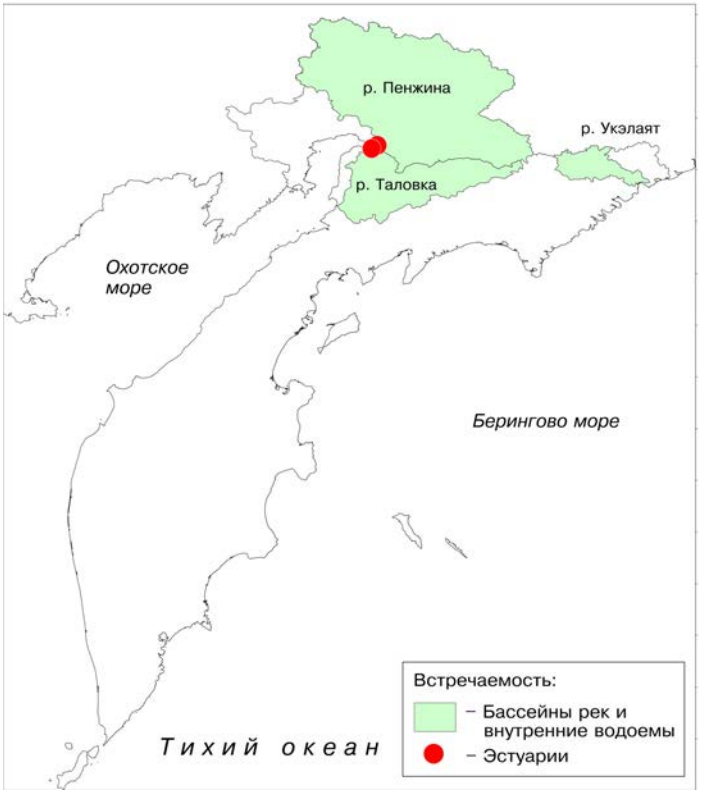
Признаки. *D*II-IV 9–11; *A*II-IV 10–13; *P*I 13–17; *V*II 10–11; *rb* 8–9; *sb* 41–47; *pc* 60–131; *vert* 58–62; *ll* 75–91. Тело высокое, у старших рыб с горбом за затылком, чешуя плотносидящая. Окраска серебристая. Рот конечный, находится на средней линии тела. Верхняя челюсть достигает переднего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

Распространение и образ жизни. Уникальный узкоэндемичный вид, представленный единственной популяционной системой бассейнов рр. Пенжина и Таловка. Пресноводный озерно-речной, биология изучена недостаточно. В бассейне р. Пенжины в настоящее время малочислен, а в бассейне р. Таловки — относительно многочислен, но только на локальных участках. Старшая молодь, созревающие и взрослые рыбы летом встречаются в пойменных протоках и озерах, соединенных с основными руслами, крайне редко, в русловой части в среднем и нижнем течении. Большое количество молоди первого года жизни разносится по реке вплоть до эстуария, где нагуливается на литорали. В конце сентября, завершив летний нагул, рыбы всех возрастов выходят из придаточной системы в основное русло и крупные притоки. Размножение проходит с конца сентября до ноября (часто уже подо льдом) на локальных глубоководных участках русла с галечно-песчаным дном. В районе нерестилищ на участках с выходами грунтовых вод, по всей видимости, происходит и зимовка омуля. Основу рациона взрослых особей составляют нектобентосные ракообразные; молодь в реках питается в основном личинками и имаго амфибиотических насекомых, а в эстуарии — молодью мизид и гаммарусов.

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

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





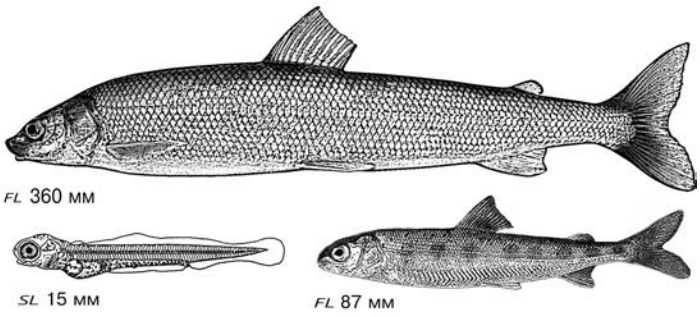
Группировка: *пресноводный эстуарно-адаптированный*

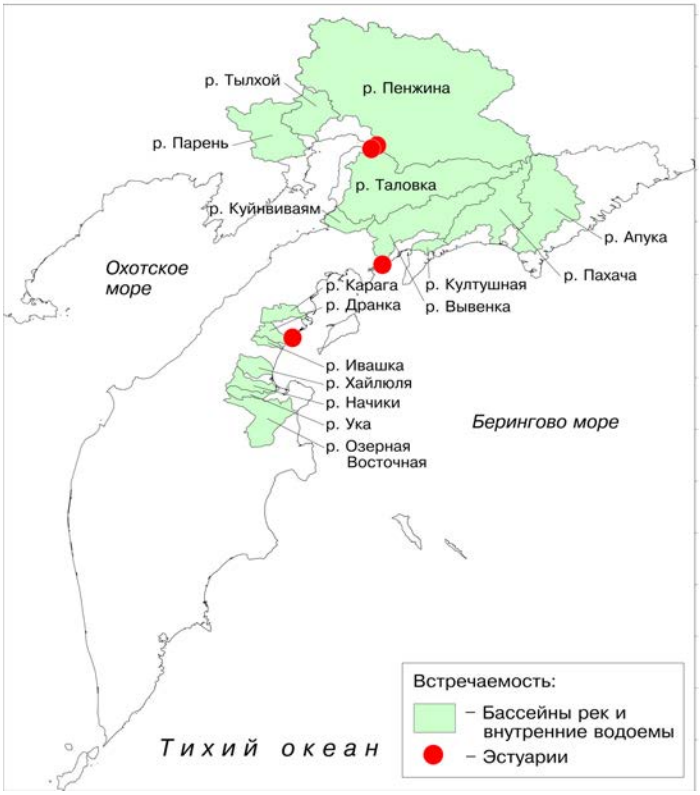
Признаки. *D*III-IV 10–11; *A*III 10–13; *P*I 13–15; *V*II 10–12; *rb* 8–10; *sb* 41–46; *pc* 73–77; *vert* 59–62; *ll* 78–83. Тело уплощенное с боков. Окраска тела серебристая. Во время нереста на боках появляются эпителиальные бугорки, более заметные у самцов. Чешуя легко спадающая. Рот верхний, открывается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

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

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

11. Обыкновенный валек *Prosopium cylindraceum* (Pennant, 1784) [Salmonidae]





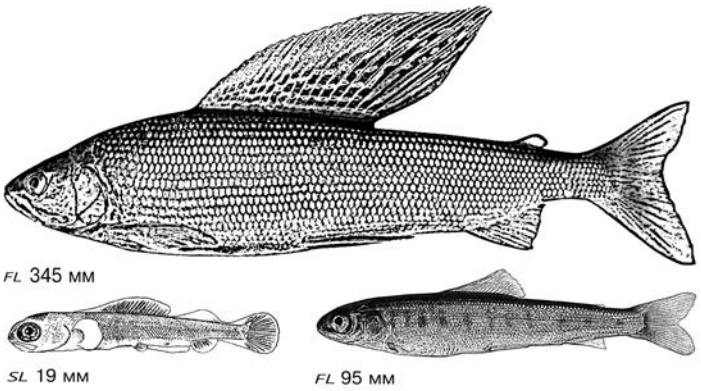
Группировка: *собственно пресноводный*

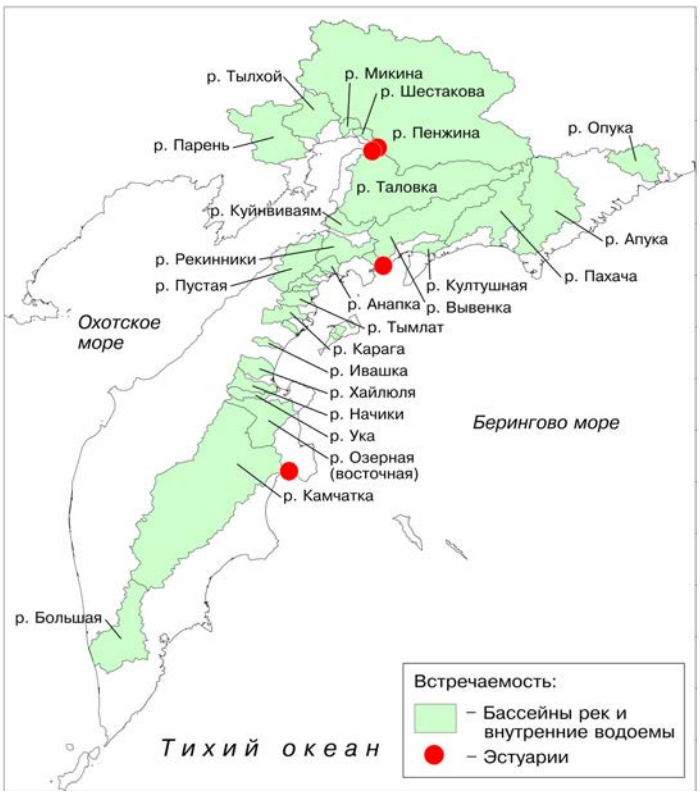
Признаки. *D*III-IV 10–14; *A*III 9–12; *P*I 12–16; *V*II 8–11; *rb* 6–8; *sb* 14–21; *pc* 57–104; *vert* 60–64; *ll* 79–96. Тело вальковатое, прогонистое. Голова и тело сверху серо-зеленые или серые, сбоку и брюхо серебристо-белые, у крупных рыб с желтоватым оттенком. Парные и анальный плавники у молоди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

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

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

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





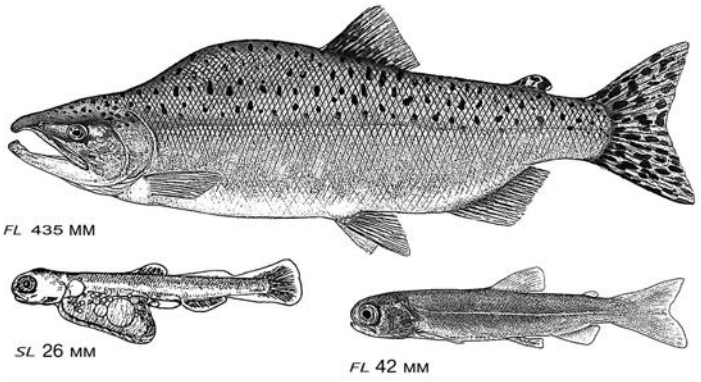
Группировка: *собственно пресноводный*

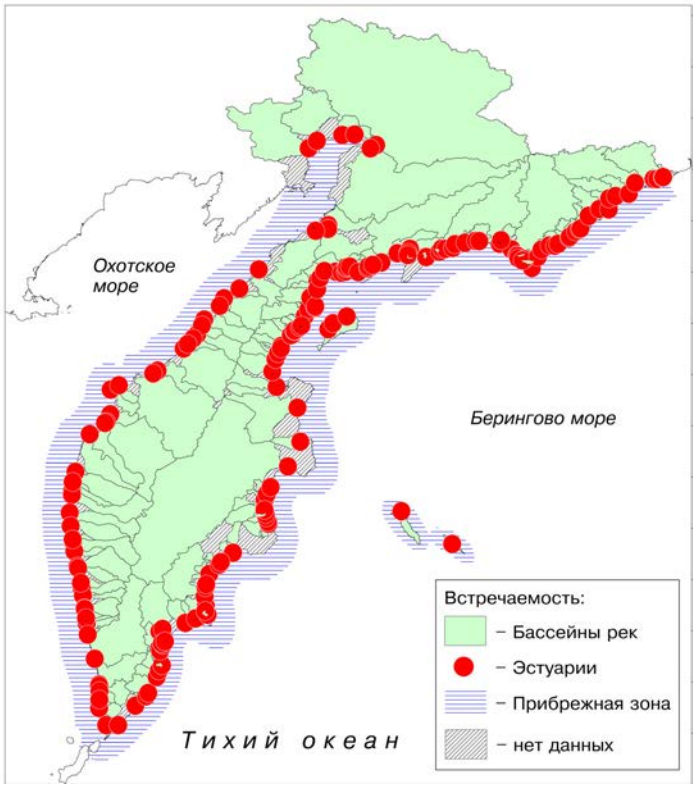
Признаки: *D*VII-XIV 10–16; *A*III-V 8–11; *P*I 13–17; *V*II 8–10; *rb* 7–11; *sb* 14–23; *pc* 14–33; *vert* 55–61; *ll* 69–91. Голова сверху и туловище темно-коричневые с фиолетовым оттенком. Брюхо от начала грудных плавников до анального черное или светло-серое. Чешуя крупная, очень плотно сидящая.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

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

Промысловое значение. Ценный промысловый вид, однако на Камчатке в промышленных масштабах не добывается. Является объектом любительского рыболовства. Летом чаще всего хариуса добывают на спиннинги и удочки, реже — мелкоячейными сетями, а также небольшими закидными неводами. В подледный период его ловят исключительно на удочку. Общая численность неизвестна. Ежегодно к вылову в реках Камчатки рекомендуется 2 т хариуса.

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





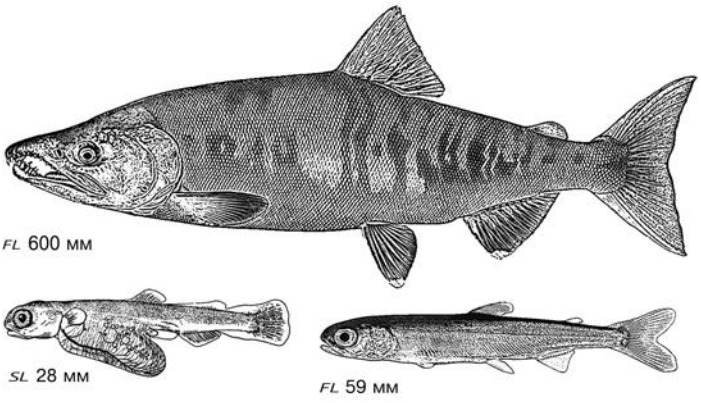
Группировка: *анадромный*

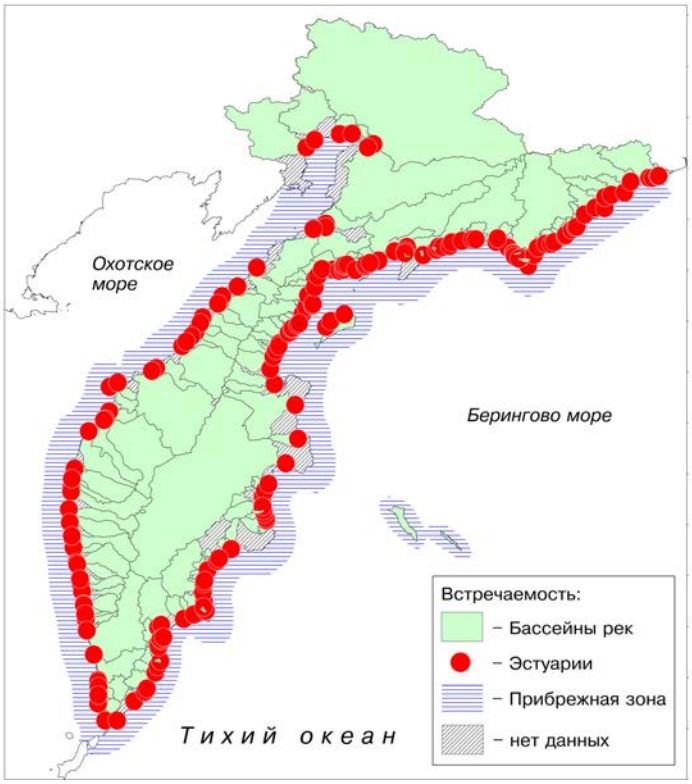
Признаки. *D*III-V 10–13; *A*III-IV 12–16; *P*I 13–15; *V*II 8–10; *rb* 10–13; *sb* 26–33 (иногда до 35; тонкие, длинные); *pc* 88–195; *vert* 65–71; *ll* 144–184. Тело прогонистое, сжатое с боков, у половозрелых самцов с горбом. На спине черные пятнышки; на хвостовом плавнике рисунок из рядов контрастных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

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

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

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





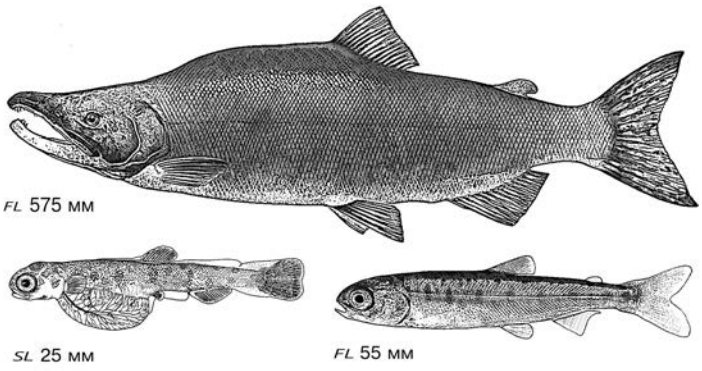
Группировка: *анадромный*

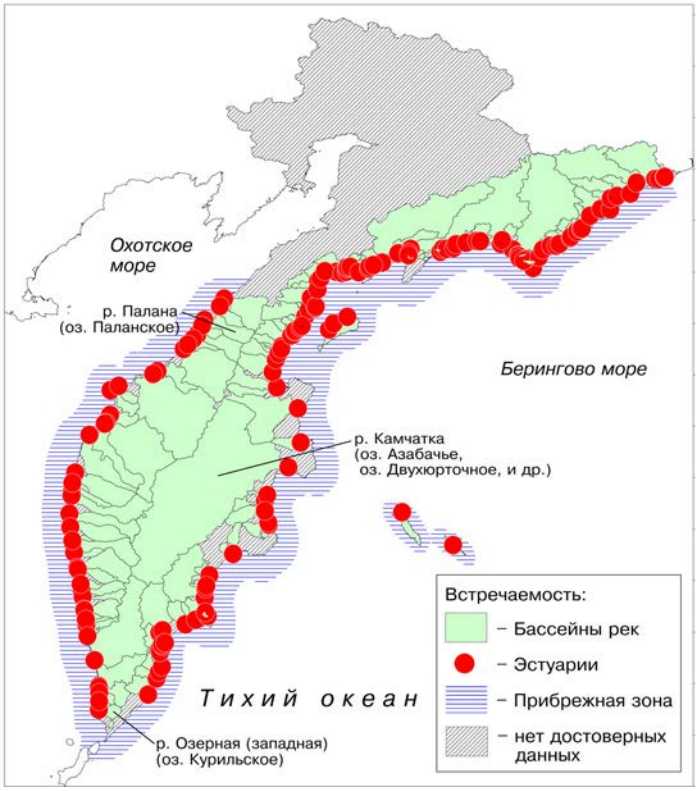
Признаки. *D*III 8–12; *A*III-V 12–15; *P*I 12–16; *V*II 8–10; *rb* 12–16; *sb* 19–25 (27) (короткие и толстые); *pc* 129–233; *vert* 63–70; *ll* 125–148. Тело прогонистое, в брачном наряде голова и плавники чернеют, бока становятся буро-желтыми, и на них проступают 6–8 ярких фиолетово-черных поперечных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

Распространение и образ жизни. Распространена на Камчатке повсеместно и является вторым по численности лососем после горбуши. В крупных реках выделяется до трех сезонных рас: весенняя (заходит на нерест в реки в июне), летняя (ход в июле–августе), составляющая основу промысла, и осенняя (ход в октябре–ноябре). Нерест протекает в основном русле, крупных рукавах и притоках, а также в придаточной системе и лимнокренах на выходах грунтовых вод. Личинки до конца марта – начала апреля находятся в грунте. С апреля до середины мая происходит их массовый выход из бугров при размерах 29–30 мм. Первые 1,5–2 месяца молодь образует скопления на мелководных и хорошо прогреваемых участках вблизи нерестилищ. Подросшие мальки образуют стайки, которые скатываются по реке, как правило, ночью. Молодь может на несколько месяцев задерживаться в реках и эстуариях, но обычно мигрирует в море в возрасте сеголетка (в редких случаях возможна зимовка в крупных реках). Продолжительность морского нагула составляет от 1 до 7 лет (в исключительных случаях до 8). В пище молоди кеты в реках преобладают представители бентоса и бентостока, в эстуариях — нектобентоса, а в прибрежной зоне — зоопланктона. Взрослые рыбы в море питаются в основном зоопланктоном, реже — мелким нектоном. После захода в реки на нерест рыбы питаться прекращают.

Промысловое значение. Важный промысловый объект. Добывается в летний период совместно с другими лососями в прибрежной зоне и в нижнем течении рек. Подходы кеты к побережью Камчатки в 2011–2021 гг. оценивались в пределах ≈8,6–16,5 млн экз., а суммарный ее вылов в те же годы колебался на уровне ≈23,4–51,0 тыс. т.

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





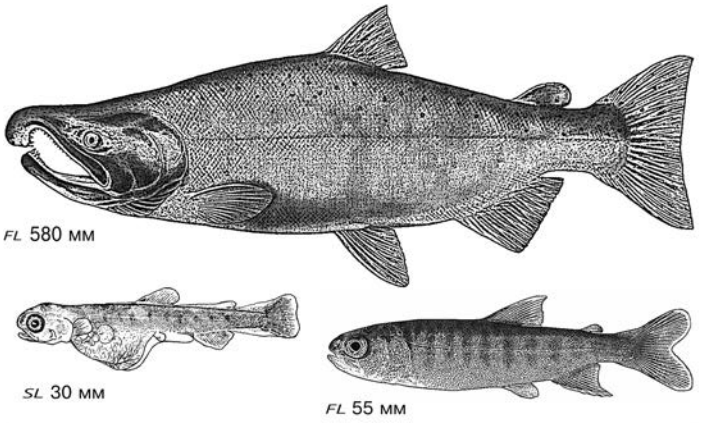
Группировка: *анадромный; собственно пресноводный*

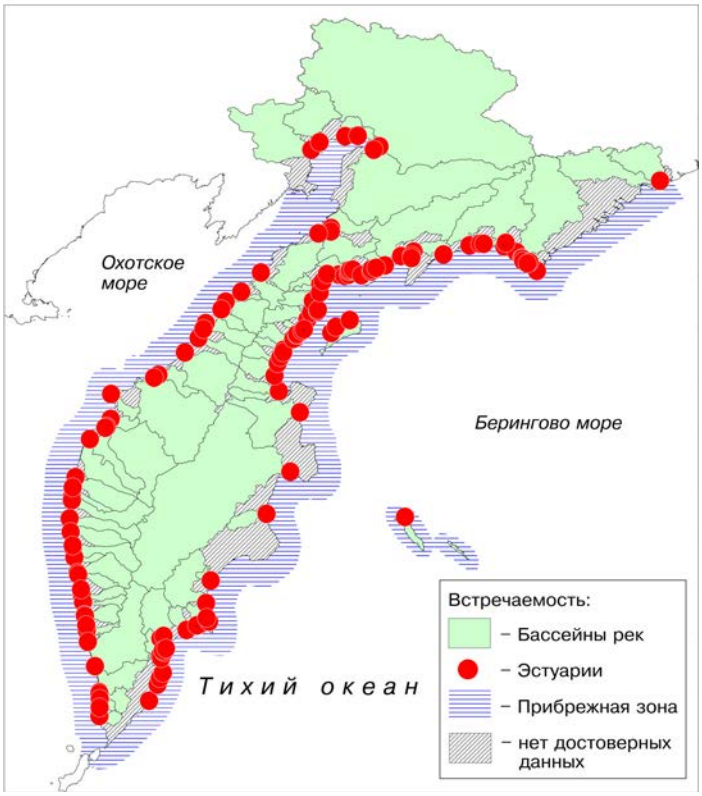
Признаки. *D*III-VI 8–11; *A*III-V 12–16; *P*I 14–16; *V*II 8–10; *rb* 12–16; *sb* 33–39 (30) (частые, длинные, тонкие); *vert* 63–70; *ll* 129–149. Тело прогонистое, удлиненное, сжатое с боков. На хвостовом плавнике пятен и серебристых лучей нет. Во время нереста голова темно зеленая, все туловище и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

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

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

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





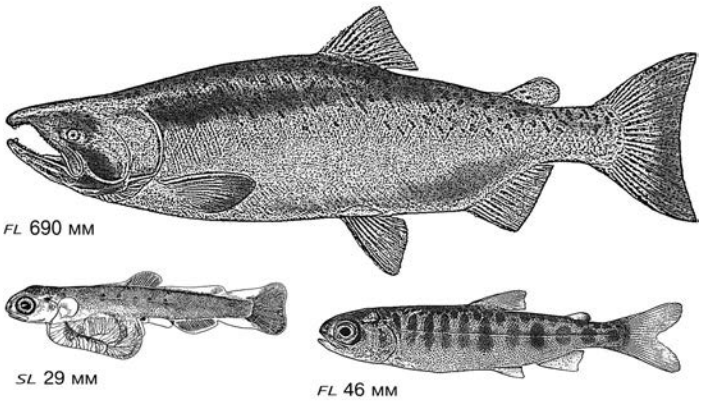
Группировка: *анадромный; собственно пресноводный*

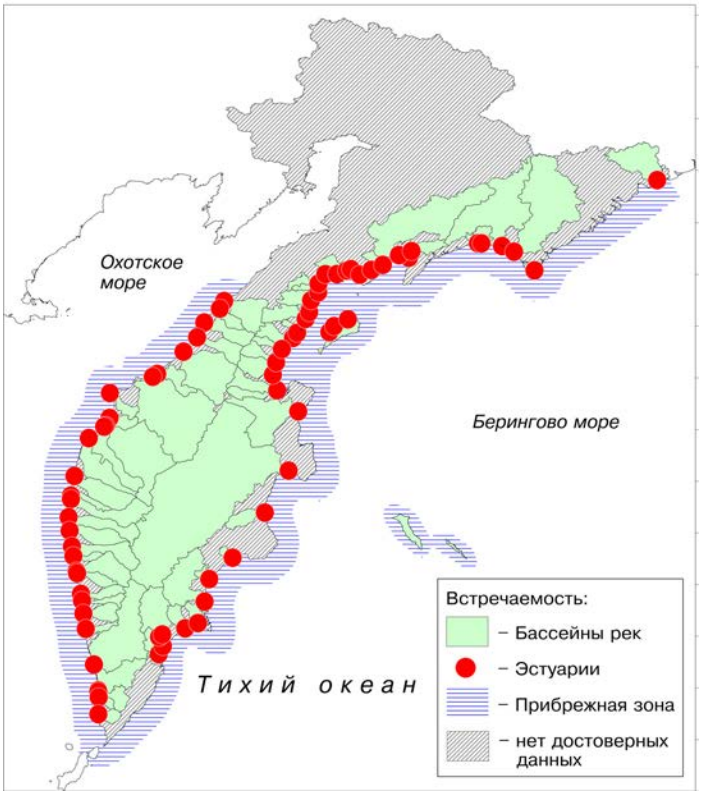
Признаки. *D*II-V 8–10 (11); *A*III-VI 12–15; *P*I 13–15; *V*II 9–10; *rb* 12–14; *sb* 19–25 (чаще 23–25; короткие и массивные); *pc* 43–85; *vert* 63–72; *ll* 120–142. Тело удлиненное, слегка уплощенное с боков. На голове сверху, спине и боках выше боковой линии — редкие темные пятнышки неправильной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

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

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

17. Чавыча *Oncorhynchus tschawytscha* (Walbaum, 1792) [Salmonidae]





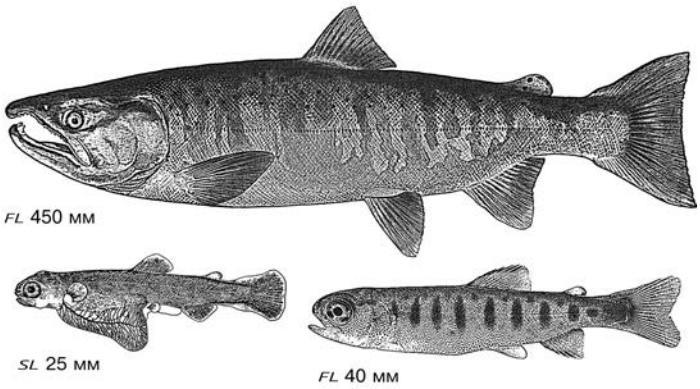
Группировка: *анадромный*

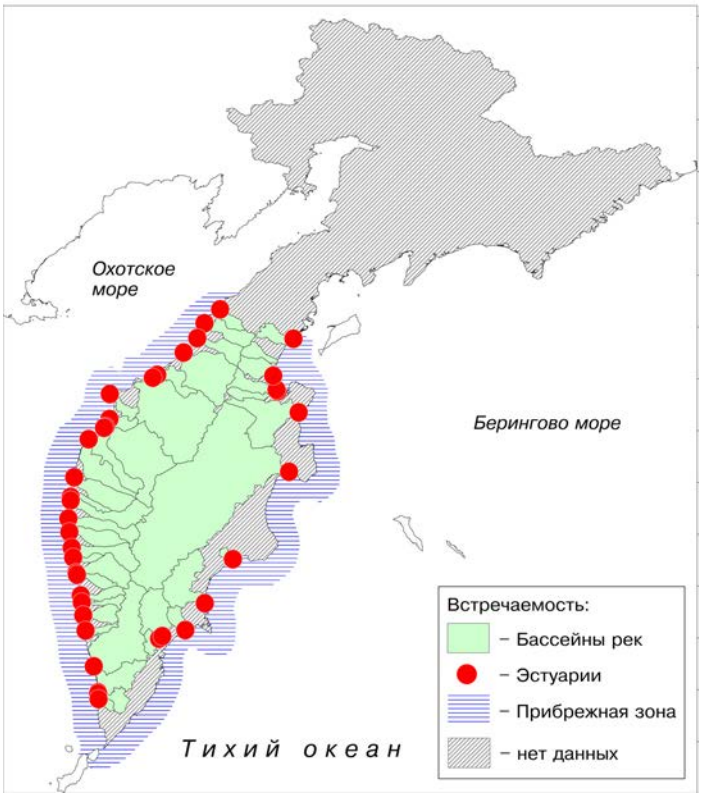
Признаки. *D*IV-VI 10; *A*III-V 14–16; *P*I 14–16; *V*II 9–10; *rb* 16–19; *sb* 21–24 (короткие и толстые); *pc* 117–205; *vert* 68–70; *ll* 139–150. Тело удлиненное, массивное, высокое. В море бока и брюхо светло-серые с металлическим отливом. На спине и боках тела выше боковой линии черные пятнышки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

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

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

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





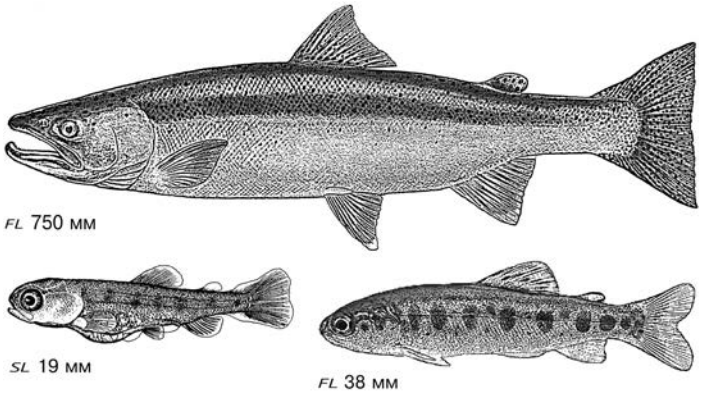
Группировка: *анадромный*

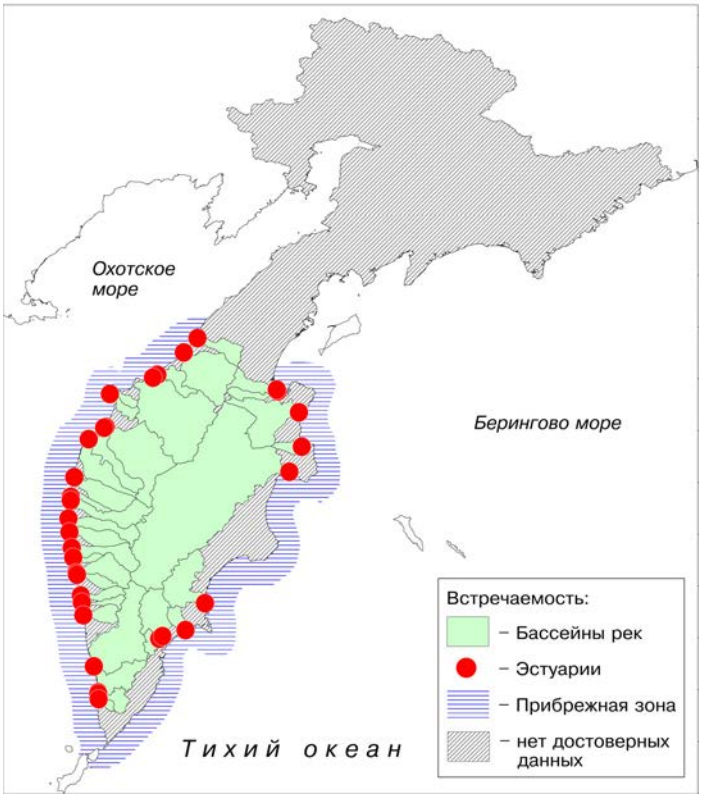
Признаки. *D*III-V (10) 11–13; *A*III-IV 10–14; *P*I 12–14; *V*II 8–9; *rb* 11–15; *sb* 16–22 (короткие и толстые); *pc* 35–76; *vert* 63–68; *ll* 128–145. Тело высокое, хвостовой стебель короткий и высокий. В море окраска серебристая, на спине и плавниках небольшие, округлые, черные пятна. Общий фон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

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

Промысловое значение. Ценный промысловый вид, однако на Камчатке его значение небольшое. За последние 10 лет ежегодный подход симы к побережью Западной Камчатки оценивался в пределах 0,255–90,640 тыс. экз., а вылов колебался на уровне 0,42–5,19 т. Причем в последние годы наметилась тенденция к увеличению численности симы в этом районе. В промысловой статистике для Восточной Камчатки этот вид иногда указан как прилов при промысле других видов лососей, хотя есть вероятность, что в таких случаях за симу по ошибке принимали кижуча.

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





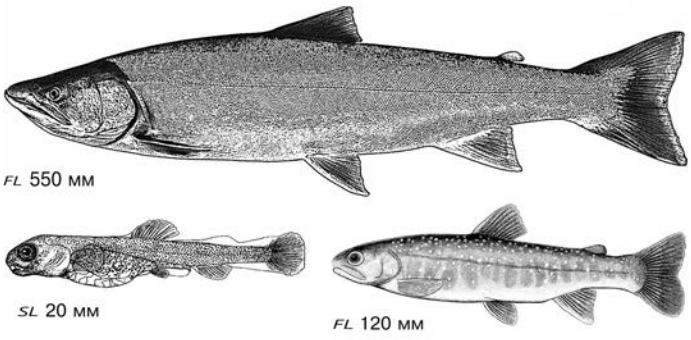
Группировка: *анадромный; собственно пресноводный*

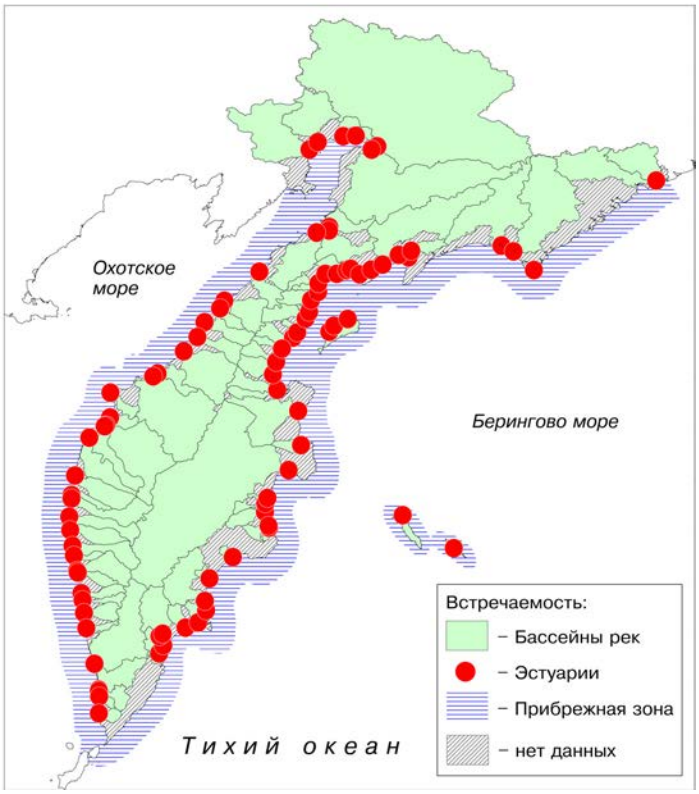
Признаки. *D*III-IV 9–12; *A*III-IV 8–10; *P*I 11–14; *V*II 8–10; *rb* 9–13; *sb* 16–23; *pc* 20–70; *vert* 60–65; *ll* 110–145. Тело прогонистое с маленькой конической головой и высоким хвостовым стеблем. На спине, лопастях спинного и хвостового плавников темные пятнышки; ниже боковой линии их нет.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

Распространение и образ жизни. Представляет собой проходную форму микижи *P. mykiss*. Зарубежные систематики сейчас относят этот вид к роду тихоокеанских лососей (синоним *Oncorhynchus mykiss*), хотя большинство российских ихтиологов по-прежнему считают микижу представителем р. *Parasalmo*. Камчатская микижа на западном побережье края распространена от р. Кошегочек на юге до р. Кахтана на севере. Редко встречается также в некоторых речных бассейнах восточного побережья от р. Паратунки на юге до р. Начики на севере. Характеризуется большой вариацией жизненных стратегий от типично анадромной до пресноводной жилой. Генетическими методами показано единство анадромной (камчатская семга) и жилой (микижа) форм, но выявлена наследственная компонента в реализации проходного образа жизни. Анадромная форма проводит в реке 1–4 года; в море — от 2 до 6 лет. Заходит на нерест в реки с сентября по ноябрь, пик хода в конце октября, часть рыб идет подо льдом. Зимует в низовьях и среднем течении рек на ямах. Ранней весной продолжает миграцию в верховья к нерестилищам. Нерест в конце мая – середине июня на сильном течении, в период паводка. Икру откладывает в бугры из гальки и гравия в местах перехода от ям к перекатам. У анадромной формы возможен многократный нерест (до 5 раз), но большая часть производителей погибает после первого размножения. Мальки выходят из грунта в конце июля и к осени расселяются по речной системе вплоть до эстуариев. Молодь семги в реке питается падающими в воду насекомыми, организмами бентоса и молодью рыб. В море ведет исключительно хищный образ жизни, поедая массовые виды рыб и крупных беспозвоночных.

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

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





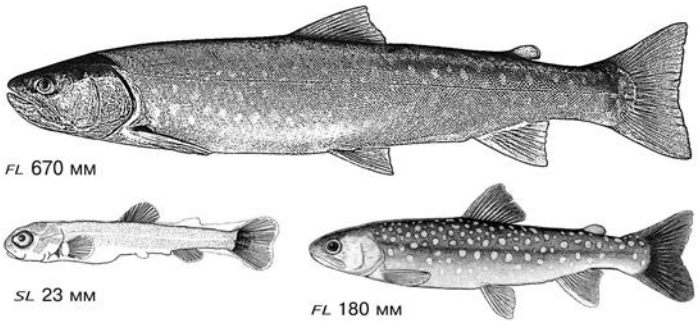
Группировка: *анадромный; собственно пресноводный*

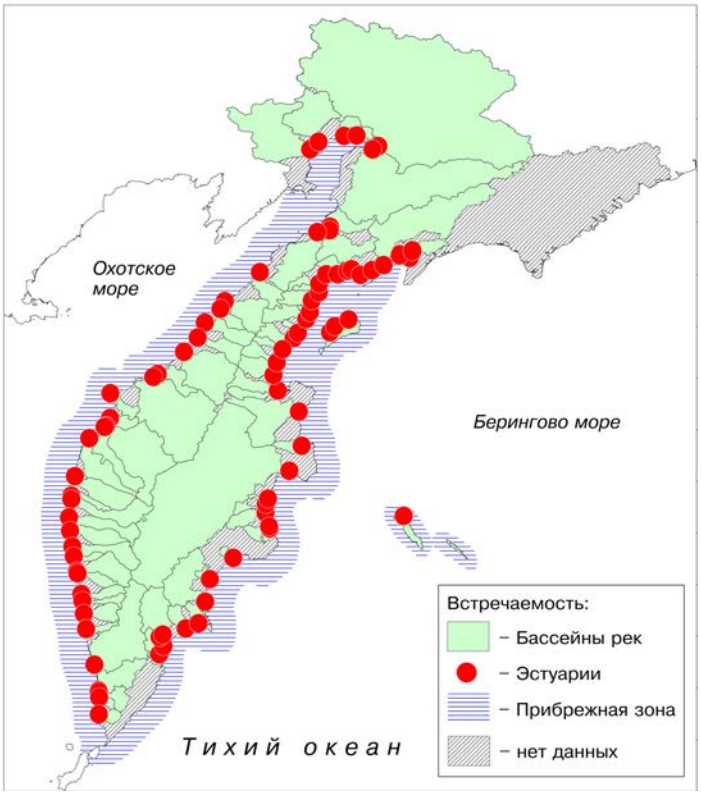
Признаки. *D*IV-V 9–11; *A*III-V 7–10; *P*I 11–15; *V*II 7–10; *rb* 10–13; *sb* 18–27 (длинные и толстые); *pc* 25–35; *vert* 64–69 (чаще 65–68); *ll* 119–147. Тело уплощено с боков, на его боках множественные мелкие розовые и красные пятнышки. В брачном наряде голова и бока чернеют, приобретая фиолетовый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

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

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

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





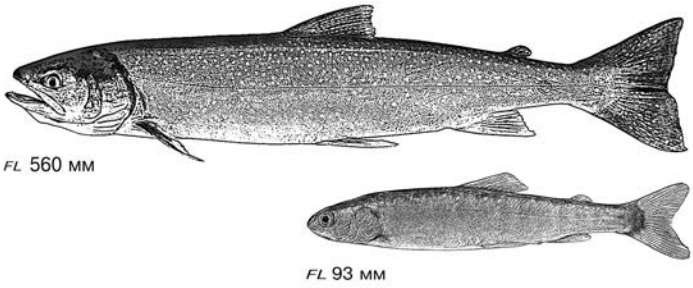
Группировка: *анадромный, собственно пресноводный*

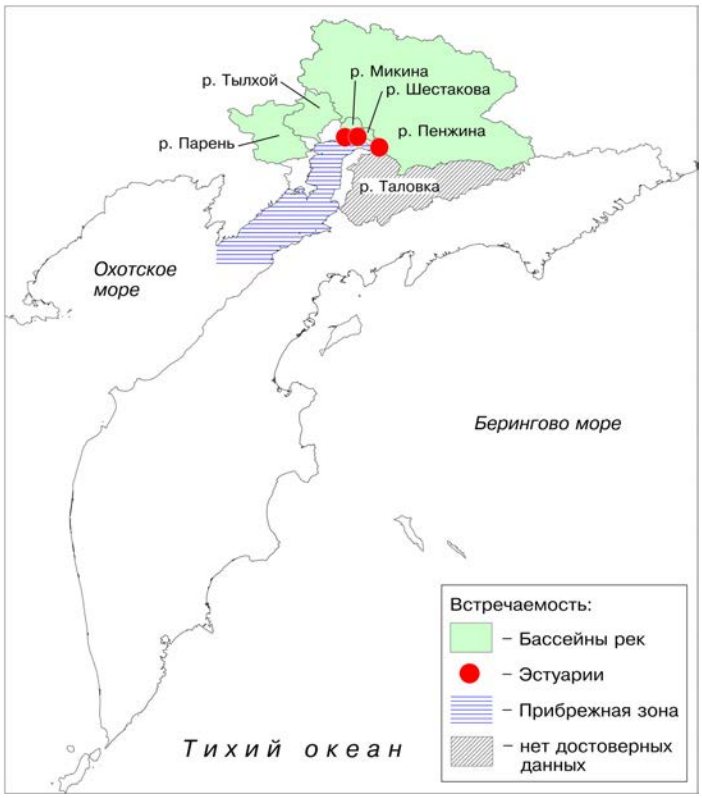
Признаки. *D*IV-V 9–12; *A*II-IV 7–10; *P*I 12–15; *V*II 8–9; *rb* 12–14; *sb* 16–18 (чаще 20; редко сидящие, короткие и толстые); *pc* 14–27; *vert* 60–64; *ll* 115–133. Тело низкое, хвостовой стебель высокий и короткий. В окраске преобладают бурые и палевые тона, на теле крупные светлые пятна. Брачный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

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

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

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





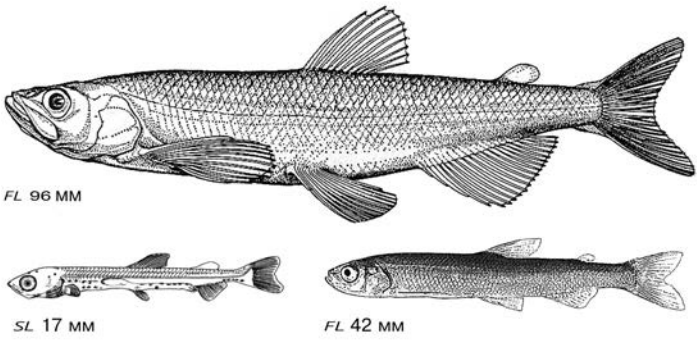
Группировка: *анадромный*

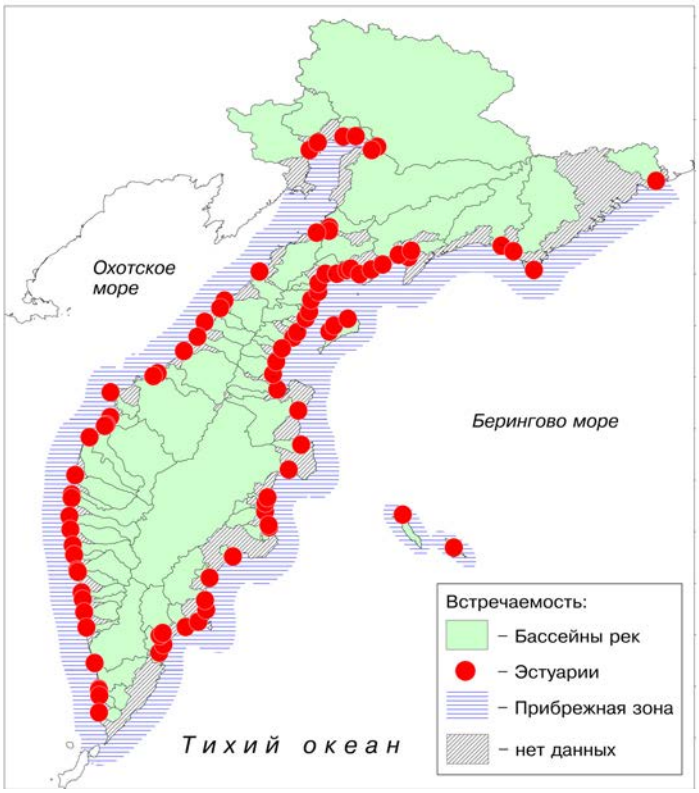
Признаки. *D*III-V 9–11; *A*III-V 8–10; *P*I 13–15; *V*II 9–10; *rb* 11–14; *sb* 21–26 (в среднем 23–24); *pc* 22–31 (26–27); *vert* 68–71 (69–70); *ll* 127–144. Тело удлиненное, невысокое, прогонистое. Пятнистость тела очень высокая, на лопастях плавников мелкие пятнышки. Ротовая полость желтая. В брачном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

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

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

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





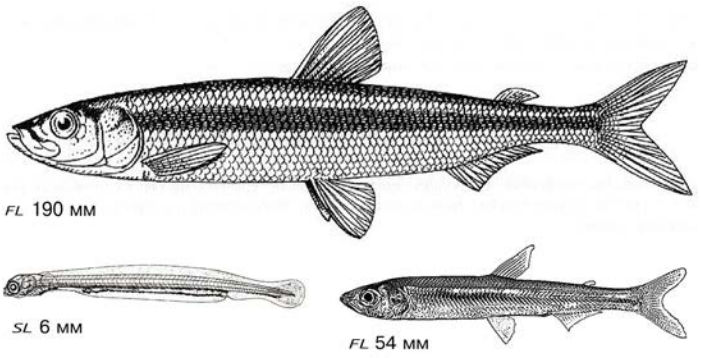
Группировка: *анадромный; собственно пресноводный*

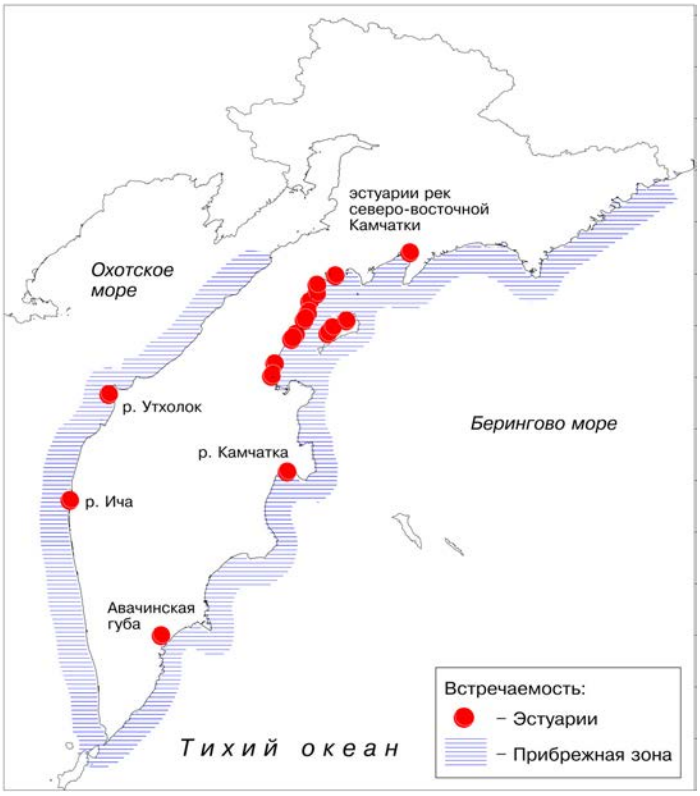
Признаки. *D*II 6–8; *A*III 10–13; *P*I 9–11; *V*II 7; *rb* 6–7; *sb* 28–32; *pc* 2–3; *vert* 52–54; *ll* 10–16. Тело удлиненное, низкое, снизу серебристо-белое; по бокам серебристые полосы. Основания брюшных и спинного плавников расположены на одной вертикали, боковая линия неполная. Рот маленький,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

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

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

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





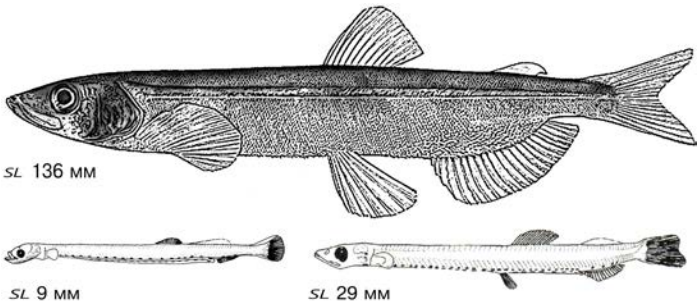
Группировка: *полуанадромный*

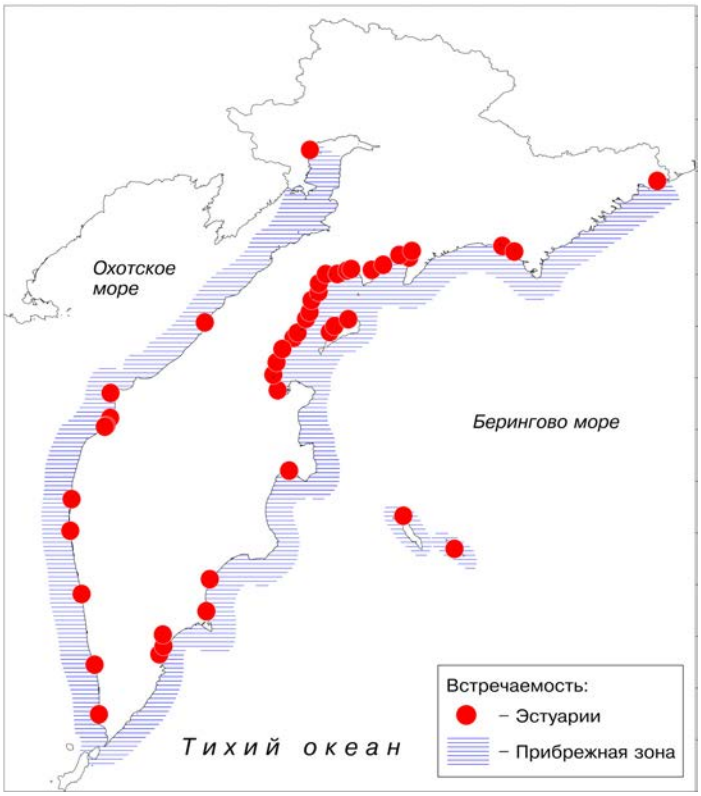
Признаки. *D*II 8–9; *A*III 11–13; *P*I 13–14; *V*II 7; *rb* 7–8; *sb* 31–38; *pc* 4–7; *vert* 61–67; *ll* 5–17. Тело удлиненное. Голова сверху, спина и бока тела темные. Посередине тела от жаберной крышки до основания хвостового плавника расположена относительно широкая темная полоса. Брюхо серебристое,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

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

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

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





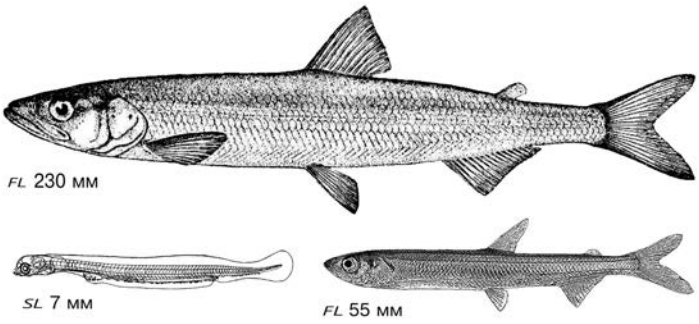
Группировка: *полуанадромный; собственно морской*

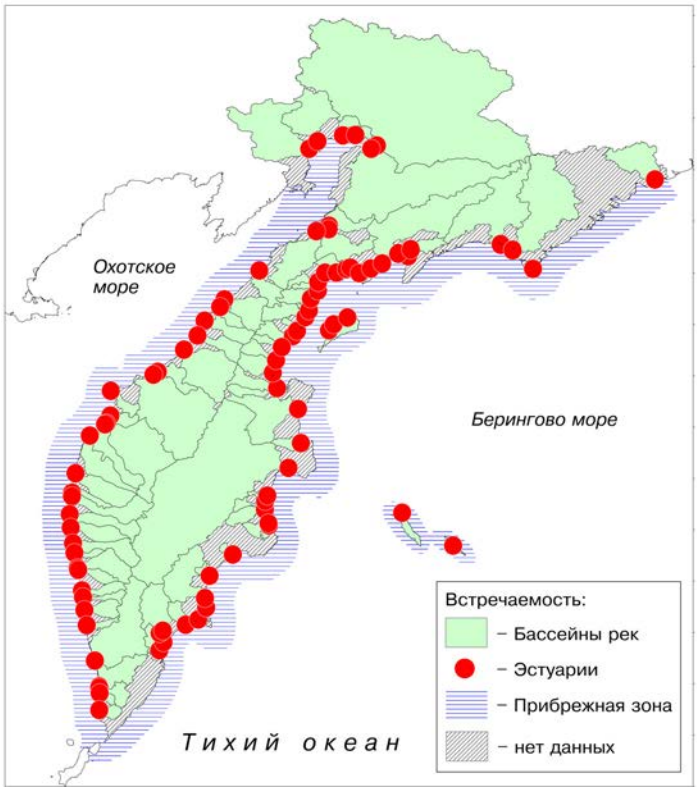
Признаки. *D*II-IV 10–13; *A*IV-V 16–20; *P*I 14–17; *V*I 7–8; *rb* 8–9; *sb* 34–41; *pc* 5–6; *vert* 65–69; *ll* 150–180. Тело удлиненное, прогонистое. Голова равномерно заострена, рот небольшой, зубы мелкие. Анальный плавник длинный, снизу округлый. Чешуя мелкая. Вдоль тела чуть выше боковой линии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

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

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

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





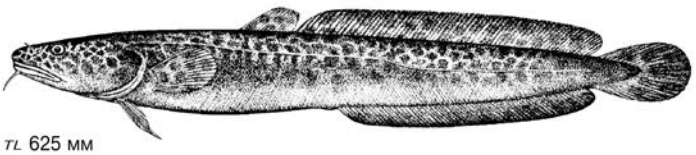
Группировка: *анадромный; полуанадромный*

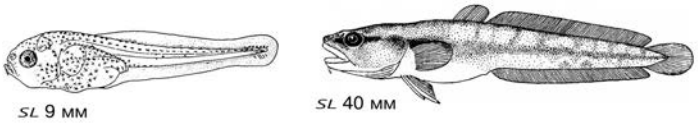
Признаки. *D*I-III 8–9; *A*II-III 12–16; *P*I 10–12; *V*II 7; *rb* 6–8; *sb* 28–32; *pc* 5–7; *vert* 63–66; *ll* 15–28. Голова и туловище сверху и с боков серо-зеленые, темные. Брюхо серебристое с мелкими черными крапинками. Рот большой: верхняя челюсть выходит за задний край глаза, нижняя челюсть длиннее верхней, зубы крупные. Достигает возраста 10–11 лет, длины 36 см, массы 430 г.

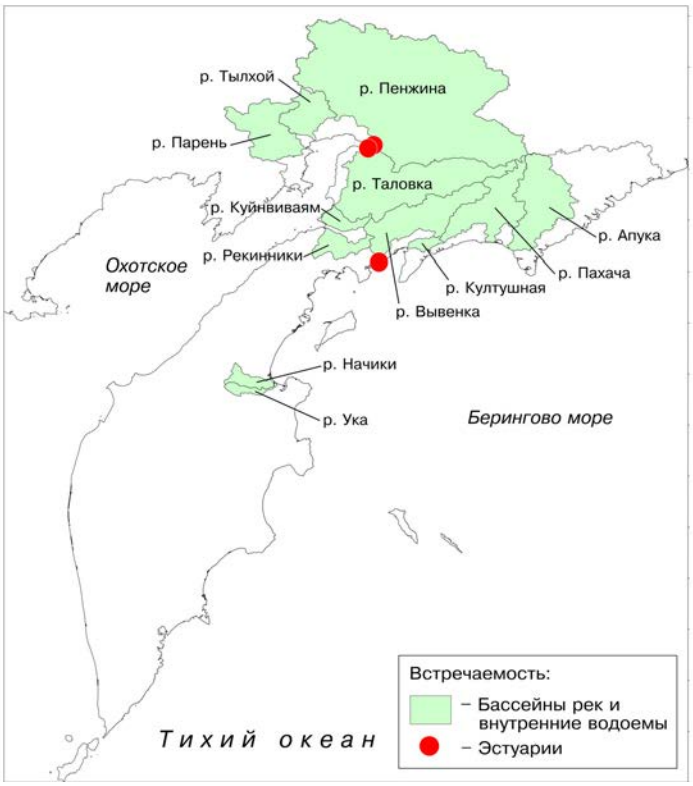
Распространение и образ жизни. На Камчатке широко распространена и многочисленна. Является одним из самых массовых видов рыб в эстуариях региона. Выделяются две экологические группировки: морская и прибрежная. Первая проводит зиму на шельфе вдалеке от берегов, вторая — в солоноватых озерах, эстуариях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

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

27. Налим
Lota lota Hubbs, Schultz, 1941
[Lotidae]







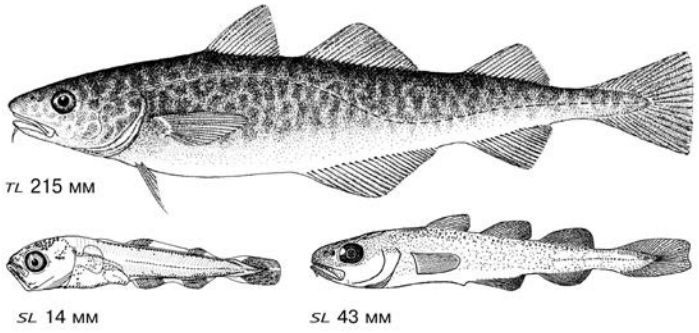
Группировка: *собственно пресноводный*

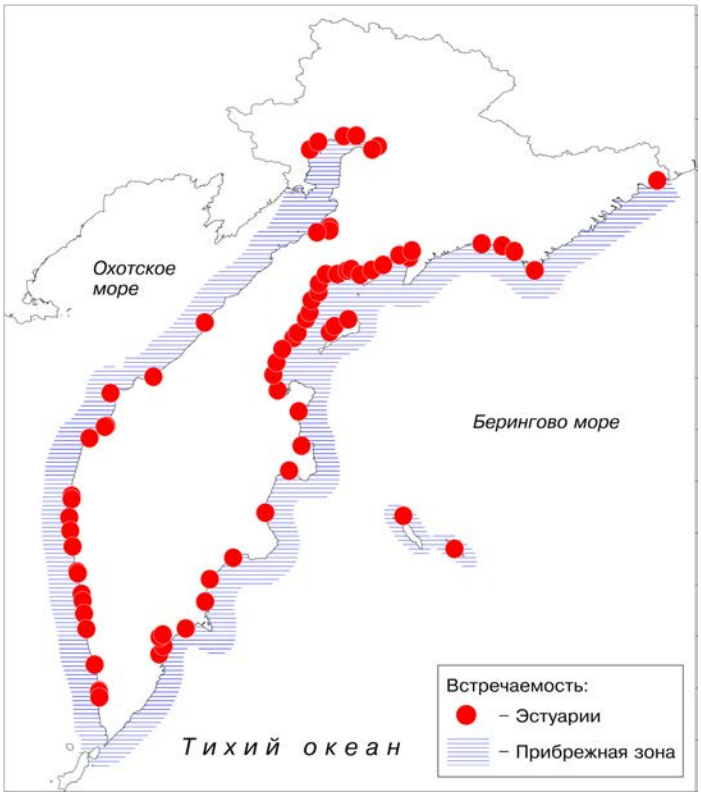
Признаки. *D*I 10–15, *D*II 64–83; *A* 58–78; *P* 17–22; *V* 6–8; *rb* 6–8; *sb* 7–14; *pc* 76–165; *vert* 63–68. Тело удлиненное, округлое в передней части, равномерно суживающееся к задней. Голова широкая, приплюснутая. Окраска боков серо-зеленая, иногда бурая или почти черная; голова снизу и брюхо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

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

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

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





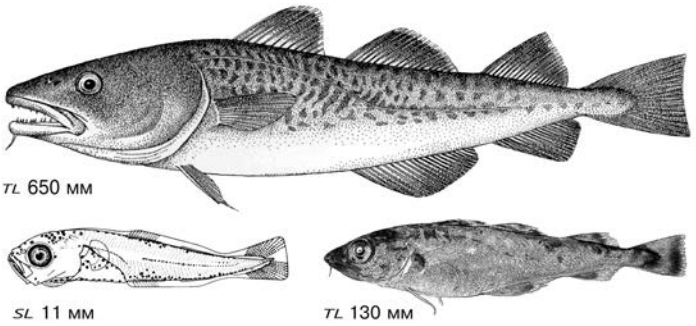
Группировка: *морской эстуарно-зависимый; морской эстуарно-адаптированный*

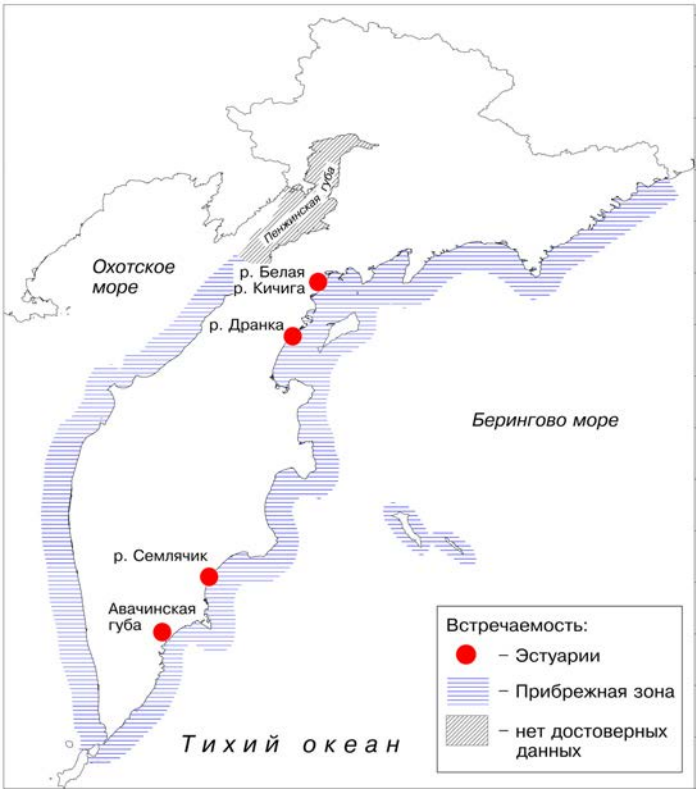
Признаки. *D*I 11–16; *D*II 15–23; *D*III 18–22; *A*I 20–27; *A*II 19–23; *P*I 18–21; *sb* 14–25; *pc* 6; *vert* 57–64. Тело округлое в передней части и равномерно суживается к хвосту с 3 спинными и 2 анальными плавниками. Спина от темно-серо-зеленой до коричневой с темными пятнами на боках, брюхо светлое.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

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

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

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





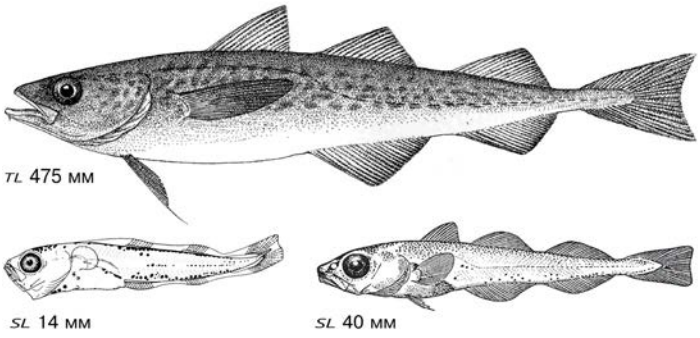
Группировка: *собственно морской*

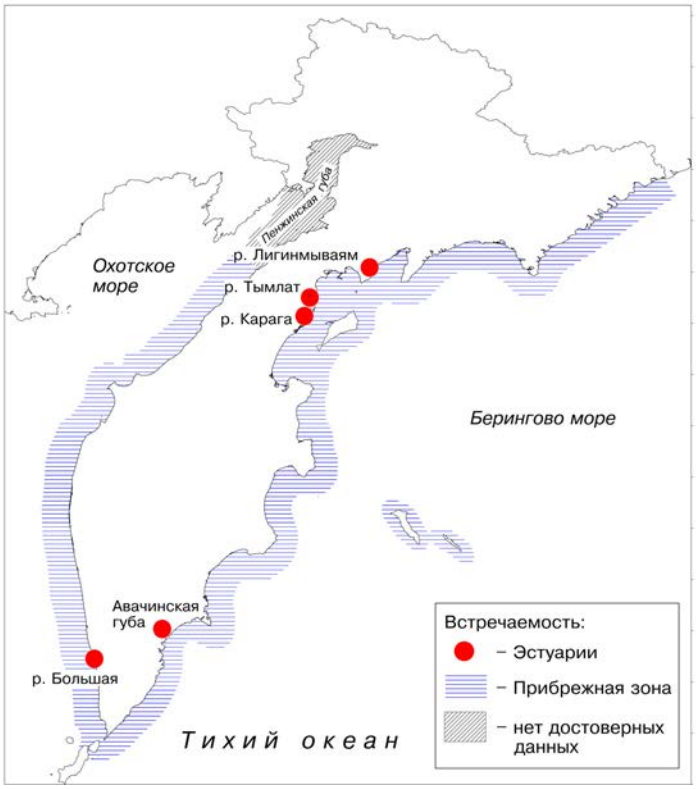
Признаки. *D*I 10–16; *D*II 13–20; *D*III 14–21; *A*I 16–25; *A*II 14–22; *P*I 19–22; *sb* 18–24; *pc* 6–7; *vert* 50–55. Тело удлиненное, вальковатое с низким хвостовым стеблем. Спинных плавников 3, анальных 2. Окраска спины и боков зеленовато-серая, брюхо светлое. Голова широкая с длинным усиком на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

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

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

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





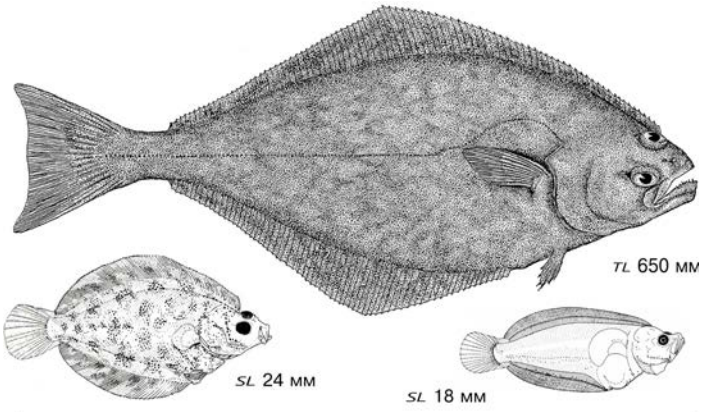
Группировка: *собственно морской*

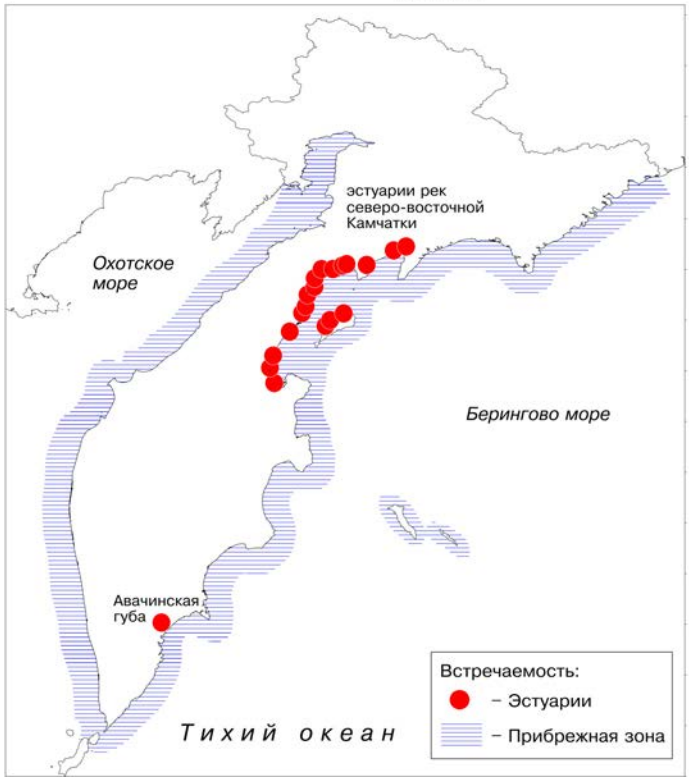
Признаки. *D*I 10–13; *D*II 12–18; *D*III 14–20; *A*I 15–24; *A*II 15–23; *P*I 17–22; *sb* 33–42; *pc* 5–7; *vert* 48–54. Тело прогонистое, голова небольшая. Спинных плавников 3, анальных 2. Окраска тела лилово-оливковая. На поверхности тела многочисленные темные пятна, брюхо светлое. На подбородке очень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

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

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

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





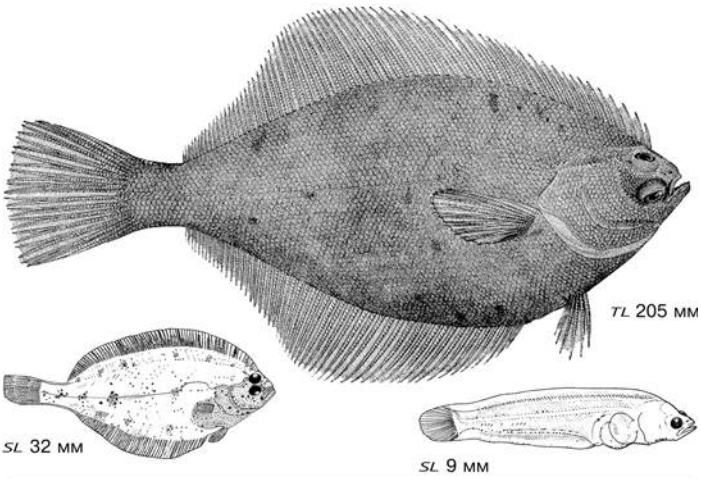
Группировка: *собственно морской*

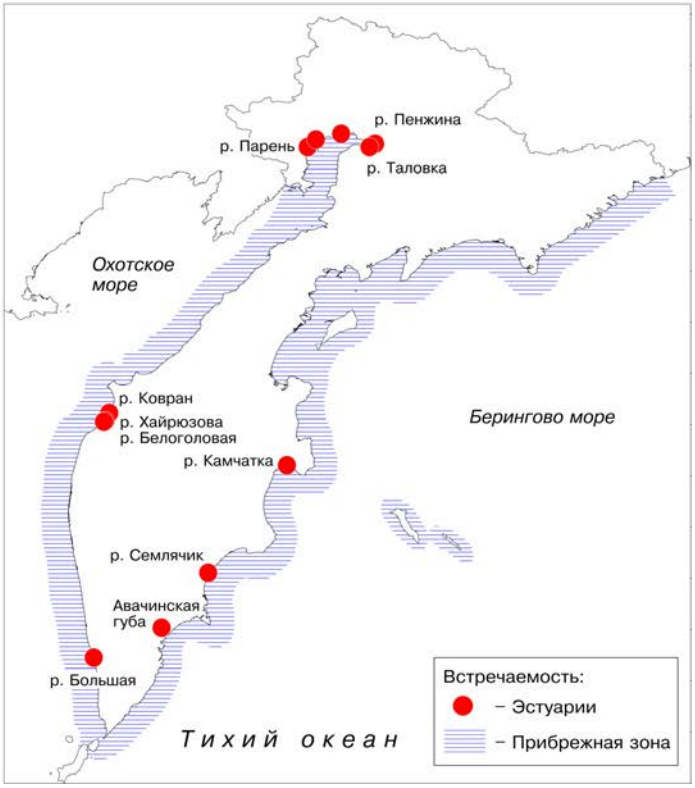
Признаки. *D* 89–109; *A* 64–81; *P* 14–19; *V* 6; *sb* 1–2 + 7–10; *vert* 16 + 35 (49–51); *ll* 145–190. Тело удлиненное, плотное, покрыто мелкой циклоидной чешуей. Рот большой, усаженный крупными острыми зубами. Глазная сторона серая или темно-коричневая, слепая беломраморная. Одна из наиболее крупных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

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

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

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





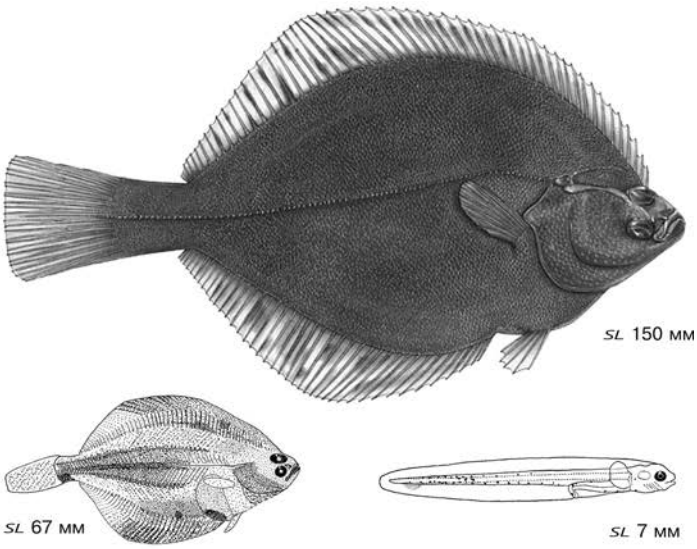
Группировка: *собственно морской*

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

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

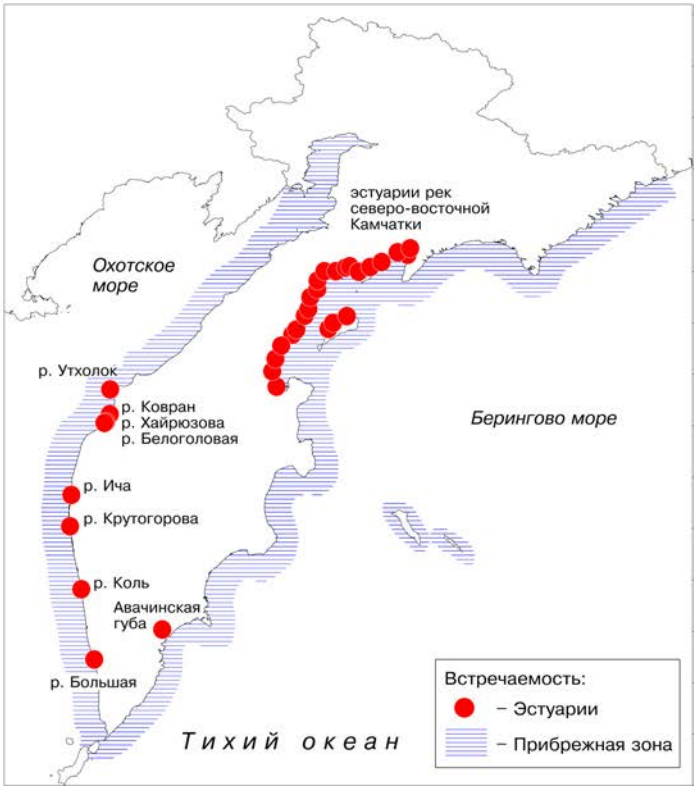
Промысловое значение. Одна из важнейших морских промысловых рыб на Камчатке. Добывается тралами и снюрреводами в основном на шельфе Берингова и Охотского морей, где этот вид зачастую составляет 50–70% общего улова всех камбал. В последние несколько лет промысловый запас желтоперой камбалы в прикамчатских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

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



Группировка: *морской эстуарно-зависимый; морской эстуарно-адаптированный*

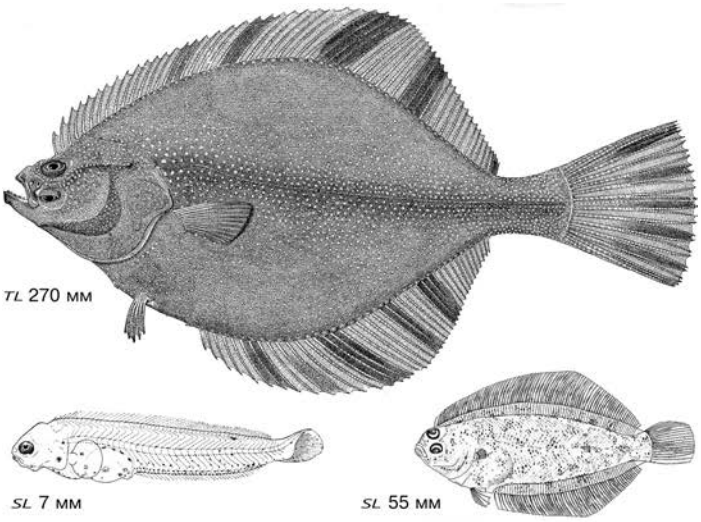
Признаки. *D* 48–64; *A* 33–46; *P* 8–12; *V* 6; *sb* 2–4 + 7–9; *vert* 11–13 + 26–27 (37–41); *ll* 73–100. Тело типичное для камбал, покрыто гладкой циклоидной чешуей. Боковая линия со слабым (почти прямым) изгибом над грудными плавниками. Глазная сторона тела бурая или темно-оливковая с темными расплывчатыми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

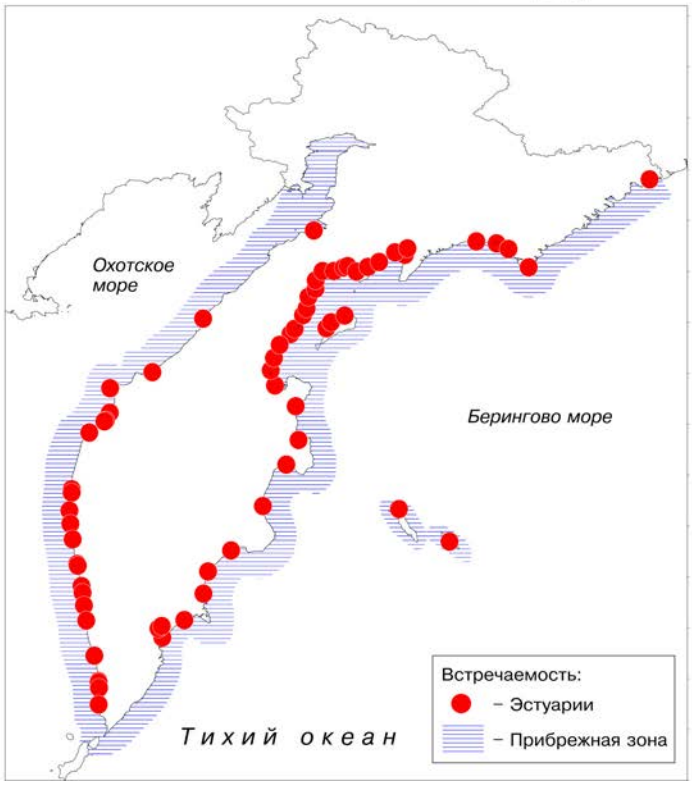


Распространение и образ жизни. Широко распространена в прибрежных водах Камчатки, но относительно немногочисленна. Встречается в большинстве эстуариев региона, однако пока не была отмечена в устьях рек, расположенных на северо-западном побережье (зал. Шелихова и Пенжинская губа). Обитает на мелководье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

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

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





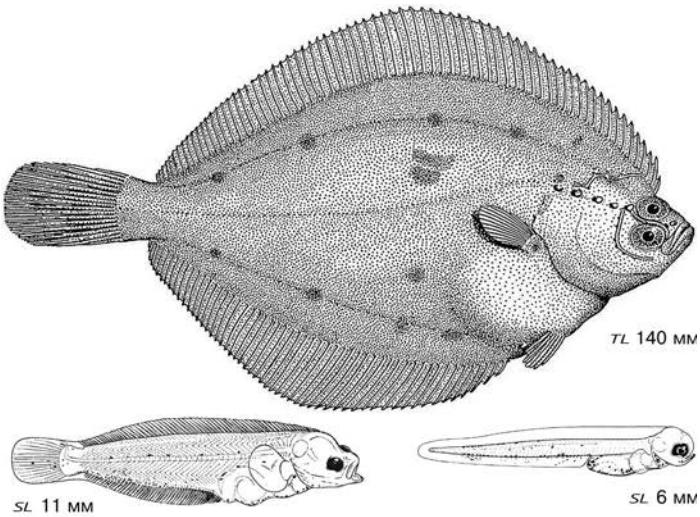
Группировка: *морской эстуарно-зависимый; морской эстуарно-адаптированный*

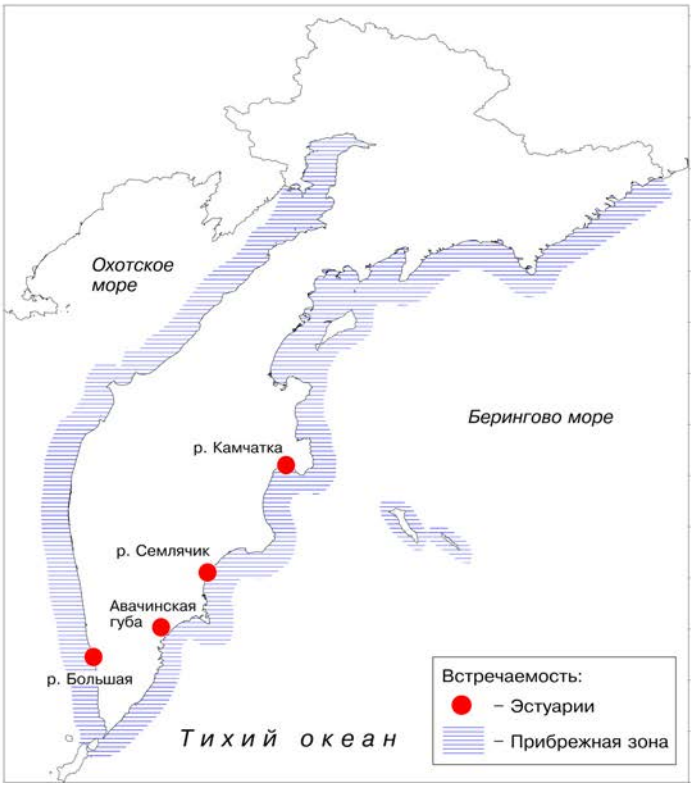
Признаки. *D* 51–68; *A* 35–51; *P* 9–12; *V* 6; *sb* 0–6 + 6–10; *vert* 10–12 + 23–26 (34–38); *ll* 58–83. Тело высокое, обычно левостороннее, густо покрытое (вместо чешуи) шиповатыми звездчатыми пластинками. Окраска глазной стороны коричневая или темно-оливковая, слепая белая. На плавниках яркие черные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

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

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

35. Четырехбугорчатая камбала *Pleuronectes quadrituberculatus* (Pallas, 1814) [Pleuronectidae]





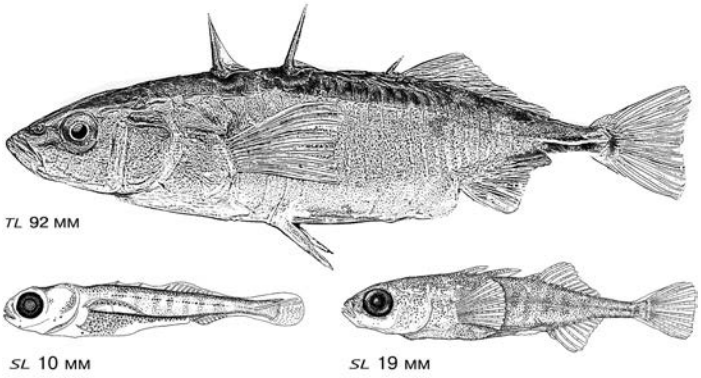
Группировка: *собственно морской*

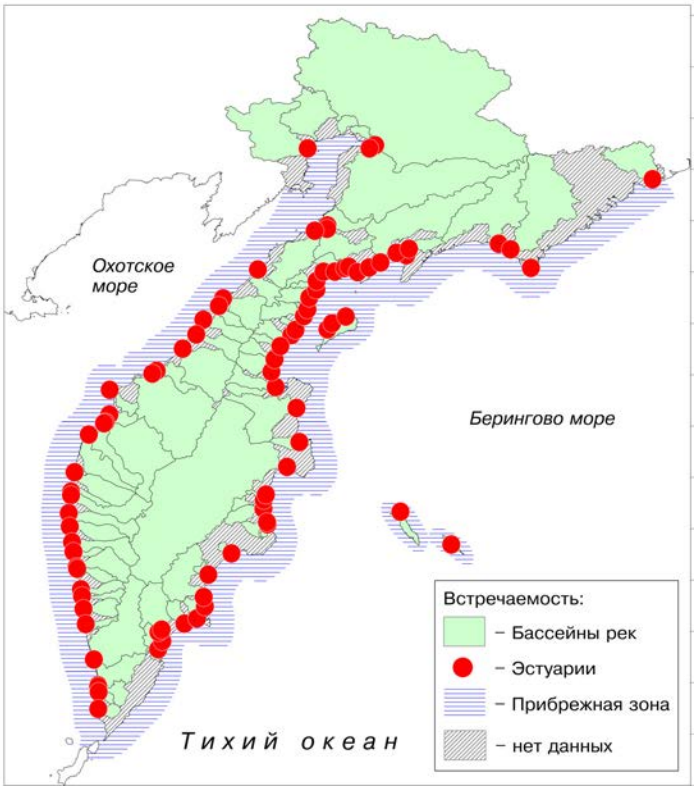
Признаки. *D* 61–74; *A* 46–56; *P* 8–13; *V* 6–7; *sb* 1–4 + 4–7; *vert* 12 + 27–29 (39–42); *ll* 73–88. Тело широкое, относительно толстое, покрытое циклоидной чешуей. От других видов камбал отличается наличием 4–6 костных бугорков позади верхнего глаза (отсюда основное название), а также желтой окраской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

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

Промысловое значение. Важный объект прибрежного рыболовства. В большинстве районов Камчатки является вторым по значимости видом камбал в уловах после желтоперой камбалы (до 15–25%). В целом по Камчатке в последние годы ежегодный промзапас желтобрюхой камбалы оценивался на уровне 40–75 тыс. т., фактический вылов составлял ≈10–13 тыс. т.

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





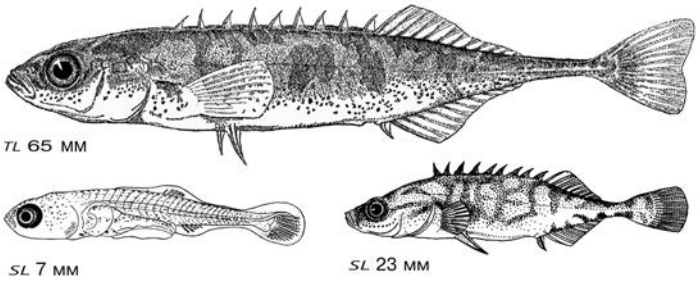
Группировка: *анадромный; собственно пресноводный; собственно морской*

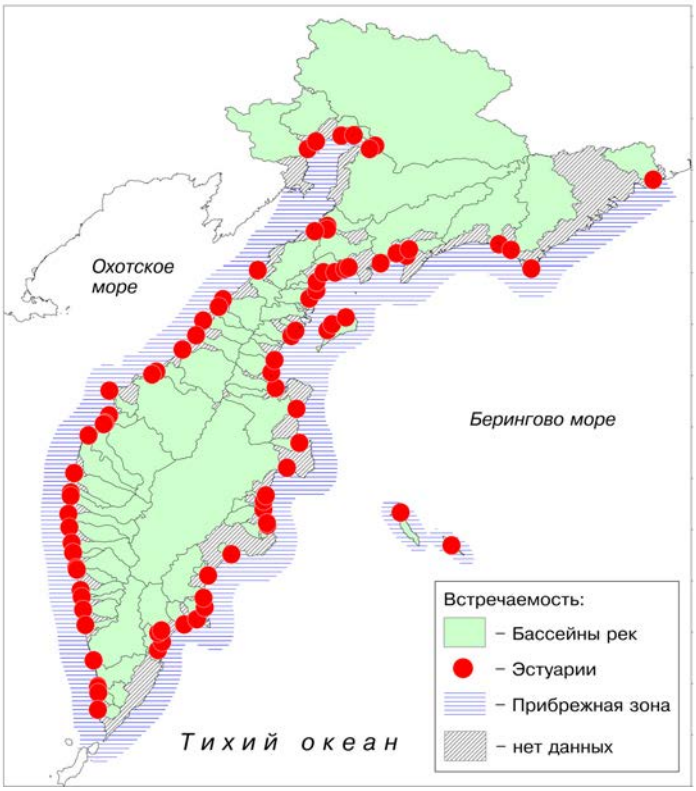
Признаки. *D*III 10–14; *A*I 7–11; *P* 10–11, *V*I 1; *rb* 3; *sb* 19–27; *pc* 1–3; *vert* 30–34; на боках тела 31–35 крупных вертикальных костных пластинок. Тело высокое, уплощенное с боков. Впереди спинного плавника три колючки, брюшные плавники в виде колючек. Зимой окраска серебристо-белая, летом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

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

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

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





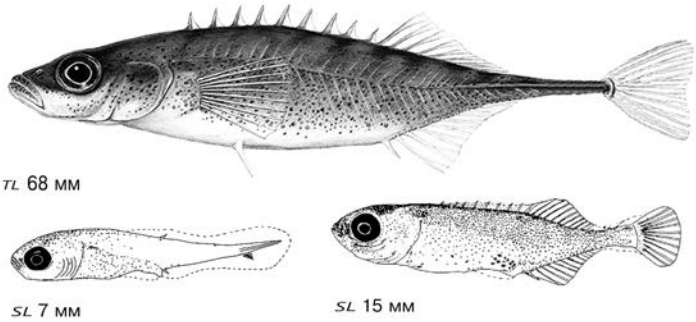
Группировка: *анадромный; собственно пресноводный; полуанадромный*

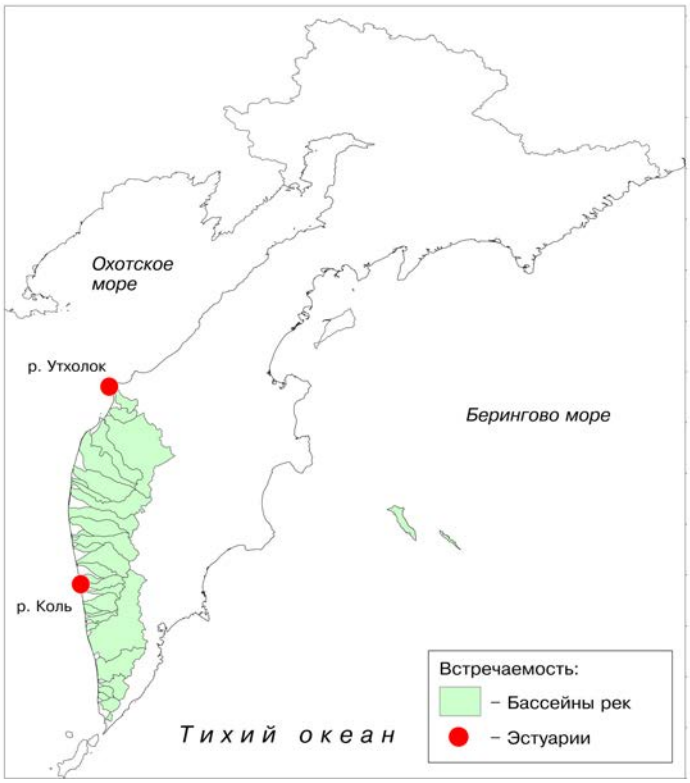
Признаки. *D*IX-XII 9–12; *A*I 8–11; *P* 9–11; *V*I 1; *rb* 3; *sb* 9–14; *pc* 0; *vert* 31–35; боковых пластинок в передней части тела 2–6; на хвостовом стебле 8–15. Тело прогонистое, овальное в поперечном сечении. На спине ряд из 10–12 колючек; брюшные плавники также в виде колючек. Вне нерестового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

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

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

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





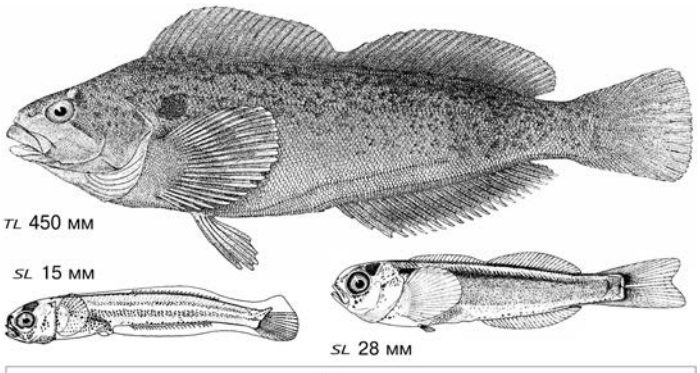
Группировка: *собственно пресноводный; пресноводный эстуарно-адаптированный*

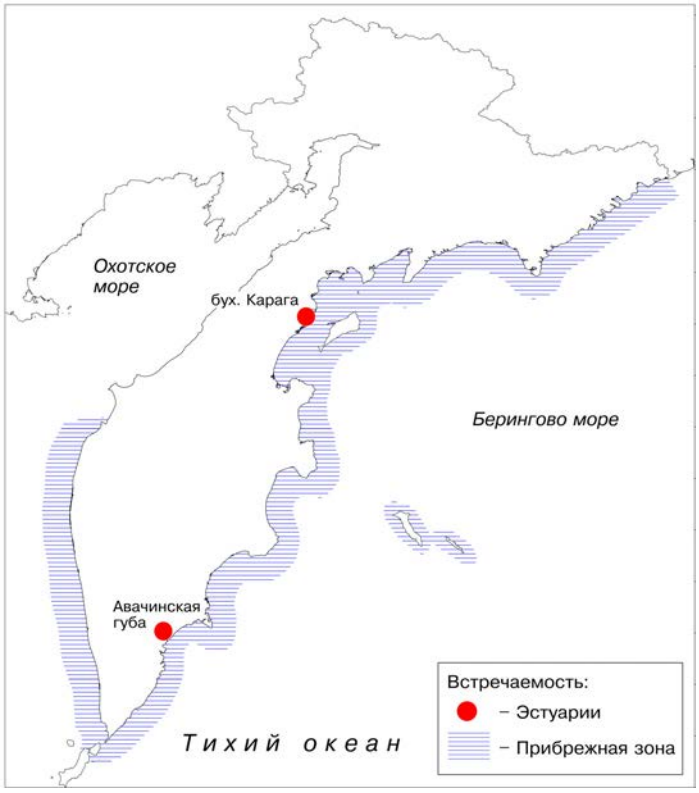
Признаки. *D* VIII-XI 8–13; *A* I 8–11; *P* 9–10; *V* I 1–2; *rb* 3; *sb* 8–12; *pc* 0; *vert* 31–34. Внешне очень похожа на девятииглую колюшку. Отличается от нее полным рядом боковых пластинок, которых обычно 30–34 (аналог морфотипа *trachurus*). Брюшные колючки длинные. Голова сверху и туловище зеленовато-черные,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

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

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

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





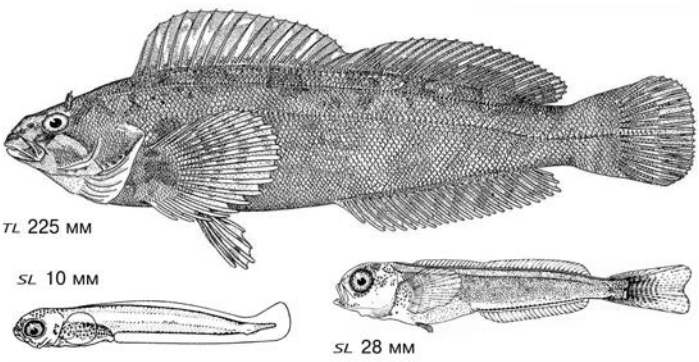
Группировка: *собственно морской*

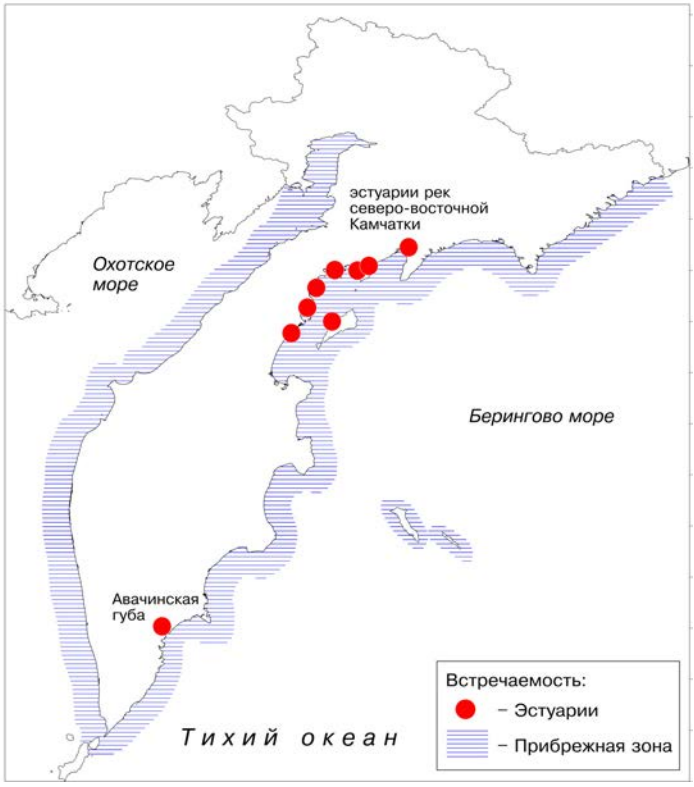
Признаки. *D*XIX-XIII 20–25; *A*0–I 21–25; *P* 18–21; *V*I 5; *sb* 14–18; *pc* 6–7; *vert* 52–57. Тело массивное с притупленной и закругленной головой. Спинной плавник с выемкой посередине, хвостовой — закругленный. Для вида характерна широкая вариация окраски тела — от лимонно-желтой до фиолетовой (у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

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

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

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





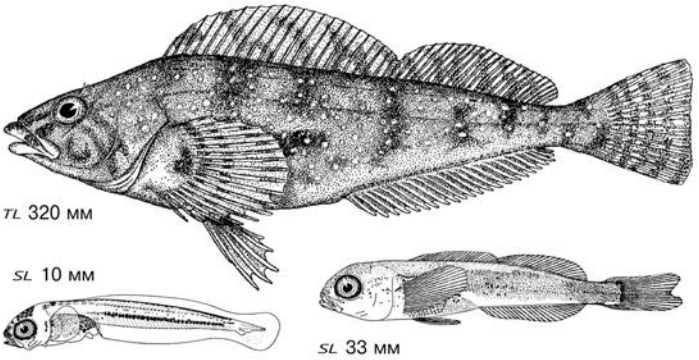
Группировка: *собственно морской*

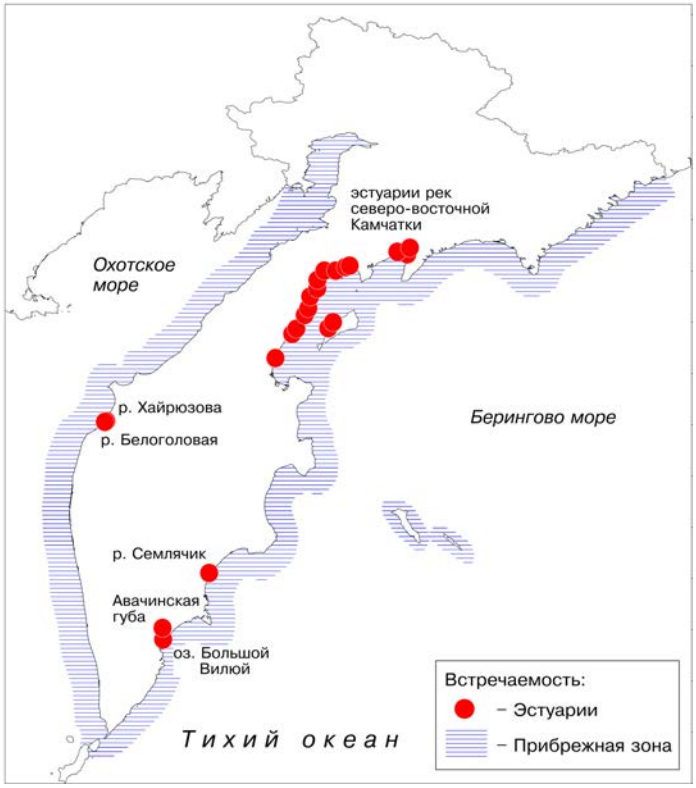
Признаки. *D* XVII-XX 22–25; *A* 23–26; *P* 18–19; *VI* 5; *sb* 14–17; *vert* 50–54. Тело массивное. Хвостовой стебель высокий, толстый, хвост закруглен. Спинной плавник длинный с хорошо заметной выемкой. Окраска зеленовато-бурая или коричневая с бурыми пятнами неправильной формы. Глаза красноватые,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

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

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

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





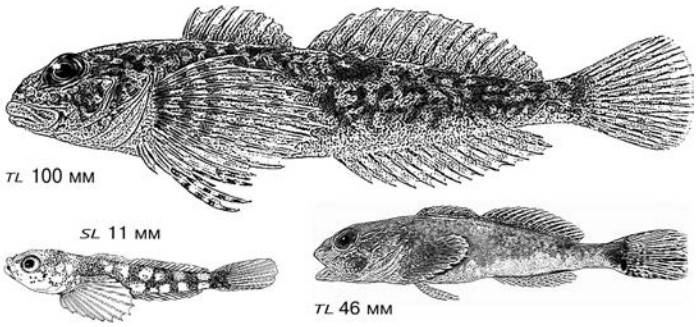
Группировка: *морской эстуарно-адаптированный*

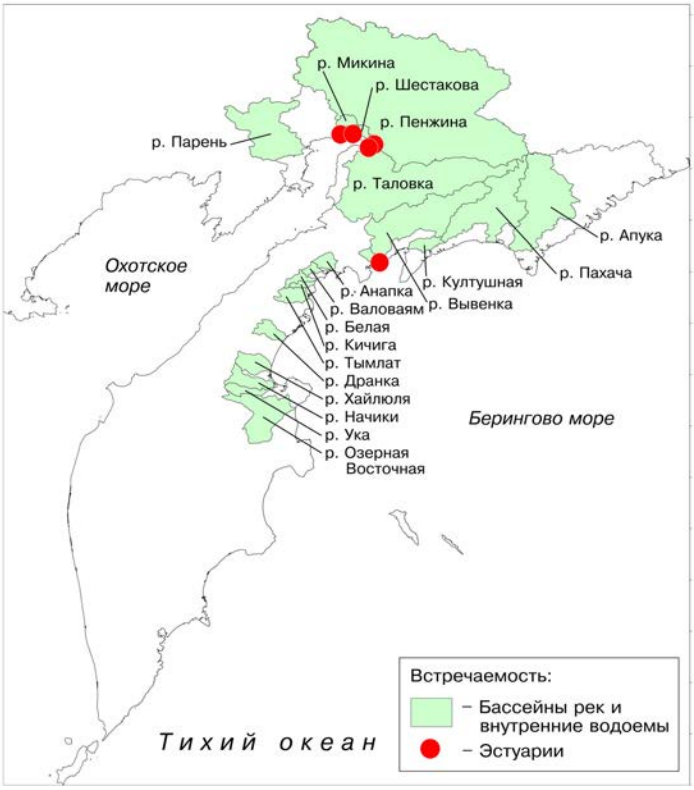
Признаки. *D*XX-XXV 18–22; *A* 22–25; *P* 18–20; *VI* 5; *sb* 16–20; *pc*12–13; *vert* 51–56. Тело стройное, хвостовой стебель невысокий. Хвостовой плавник слегка выемчатый; спинной — длинный, разделен выемкой. Окраска тела коричнево-оливковая с разбросанными по всему телу многочисленными светлыми пятнами.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

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

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

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





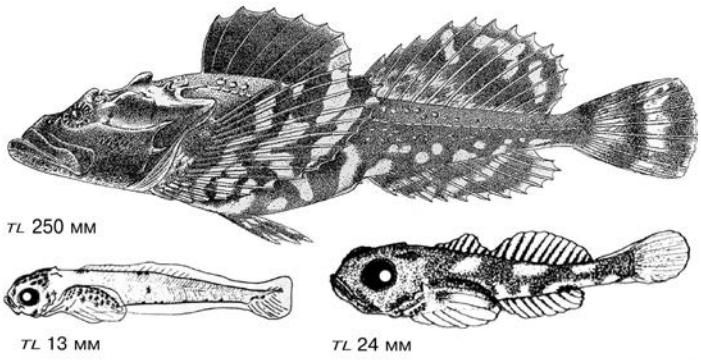
Группировка: *собственно пресноводный*

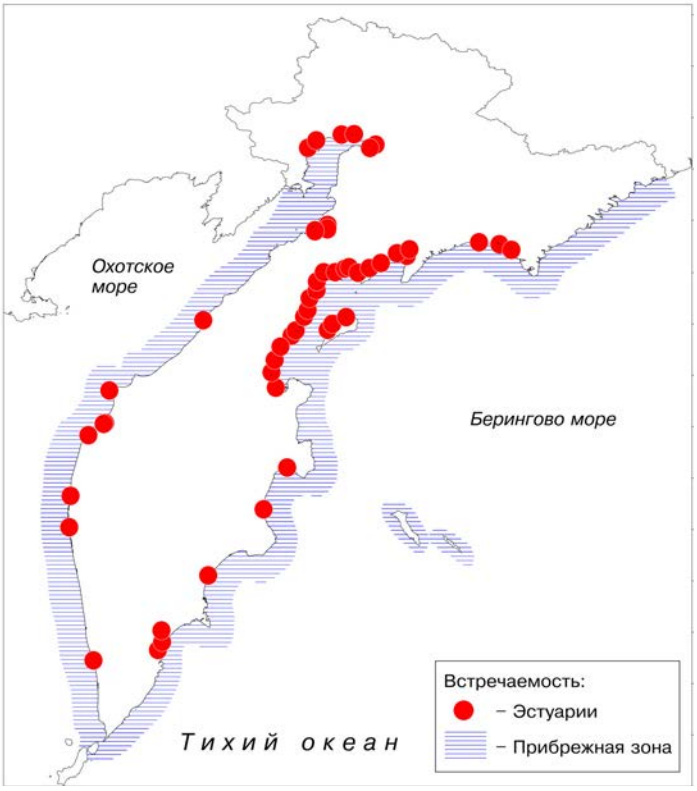
Признаки. *D*I 8–10; *D*II 16–18; *A* 13–14; *P* 12–17; *V*I 4; *rb* 6; *sb* 4–5; *pc* 4–6; *vert* 34–35; число пор в канале боковой линии 12–25. Тело голое, голова крупная, приплюснутая, глаза большие. На голове снизу многочисленные черные пятнышки. Окраска пестрая, изменяется в зависимости от окружающего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

Распространение и образ жизни. Встречается в северных реках Камчатки. Пока был отмечен в бассейнах рек, впадающих в кутовую часть Пенжинской губы (Охотское море), а также в отдельных реках на участке побережья от р. Озерная Восточная на юге до р. Апука на севере (Берингово море). Таксономический статус подкаменщика, обитающего в реках Камчатки, до конца не выяснен, т. к. в составе видовой группы *“Cottus poecilopus”* сейчас известно как минимум 7 видов (Токранов и др., 2019). Для рек Магаданской области *C. poecilopus* был недавно переописан как *C. kolymensis* (Сиделева, Гото, 2009, 2012). Подкаменщика из рек Камчатки традиционно принято считать видом *C. poecilopus* (Черешнев, 1998; Шейко, Федоров, 2000; Атлас-определитель.., 2015). Пресноводный реофильный вид, но может выходить и в солоноватые воды. Многочисленный. Биология изучена слабо. Заселяет русловую часть рек и их притоков от устья до верховьев. В эстуариях обычно встречается только на верхней (пресноводной) их границе. Предпочитает чистые, быстрые ручьи и речки с каменистым грунтом, реже встречается в ледниковых и пойменных озерах. Чувствителен даже к незначительному загрязнению воды. Ведет оседлый, малоподвижный образ жизни, не совершая протяженных сезонных миграций. Взрослые особи обитают под камнями и в других укрытиях, молодь выходит на мелководья. Наиболее многочислен на обширных галечных косах и в речных заливах. Размножение в июне–июле. Самка откладывает икру в виде грозди на внутреннюю поверхность крупного камня, самец ее оплодотворяет и в дальнейшем охраняет, аэрируя грудными плавниками. Личинки, как и взрослые рыбы, ведут донный образ жизни, прячась под камнями. Питается преимущественно бентосными организмами, среди которых доминируют личинки амфибиотических насекомых (хирономиды, типулиды, ручейники, веснянки, поденки), кроме них в пище присутствуют также мелкие моллюски, икра, личинки и мальки рыб. Служит объектом питания хищных пресноводных рыб (щуки, налима и, вероятно, других).

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

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





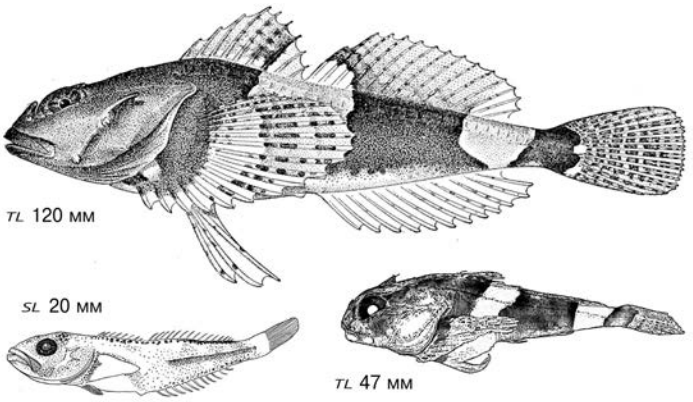
Группировка: *морской эстуарно-зависимый*

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

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

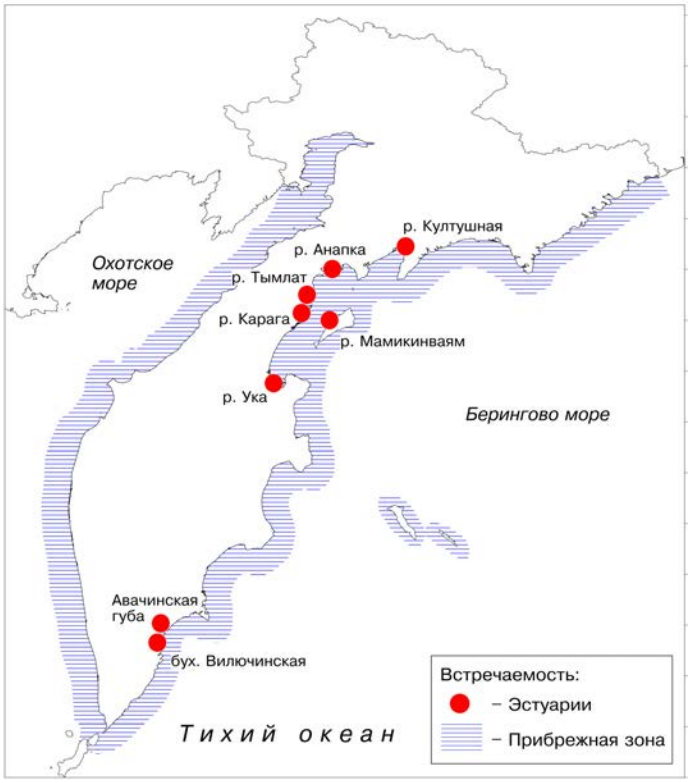
Промысловое значение. Специализированного промысла нет, хотя численность этого вида должна быть довольно велика. Вероятно, некоторое количество широколобки может прилавливаться во время прибрежного промысла вместе с другими видами рогатковых рыб. Может представлять ограниченный интерес как объект местного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

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



Группировка: *морской эстуарно-адаптированный*

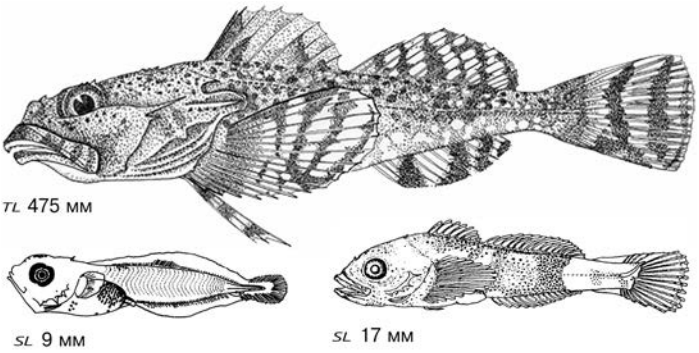
Признаки. *D*VII-IX 12–14; *A* 10–12; *P* 15–18; *VI* 3; *ll* 32–34. Тело голое, только ниже боковой линии имеются многочисленные выступающие из кожи слабо шиповатые чешуевидные придатки. Голова большая, с характерным седловидным профилем (отсюда название). В окраске характерно отсутствие мелких пятен: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

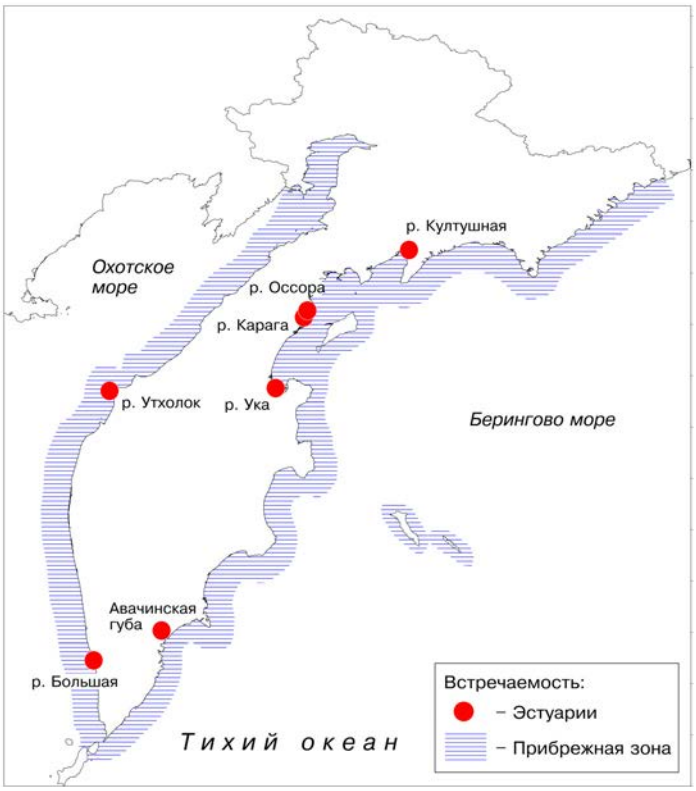


Распространение и образ жизни. Согласно литературным данным, широко распространен в прибрежных водах Камчатки. Литоральный вид. Пока был отмечен только в эстуариях, расположенных на восточном побережье: в бух. Вилючинской и Авачинской губе, а также в некоторых эстуариях Северо-Восточной Камчатки (рр.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

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

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





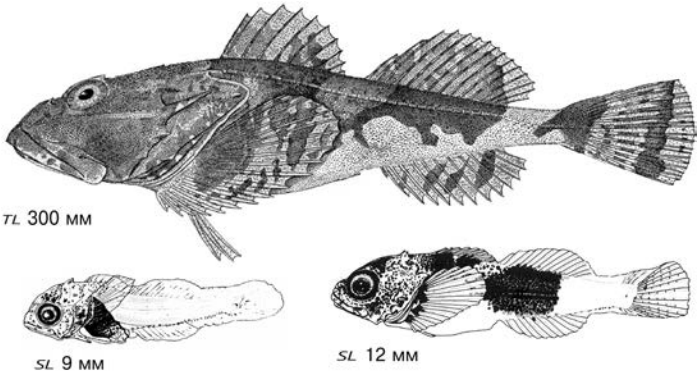
Группировка: *морской эстуарно-адаптированный*

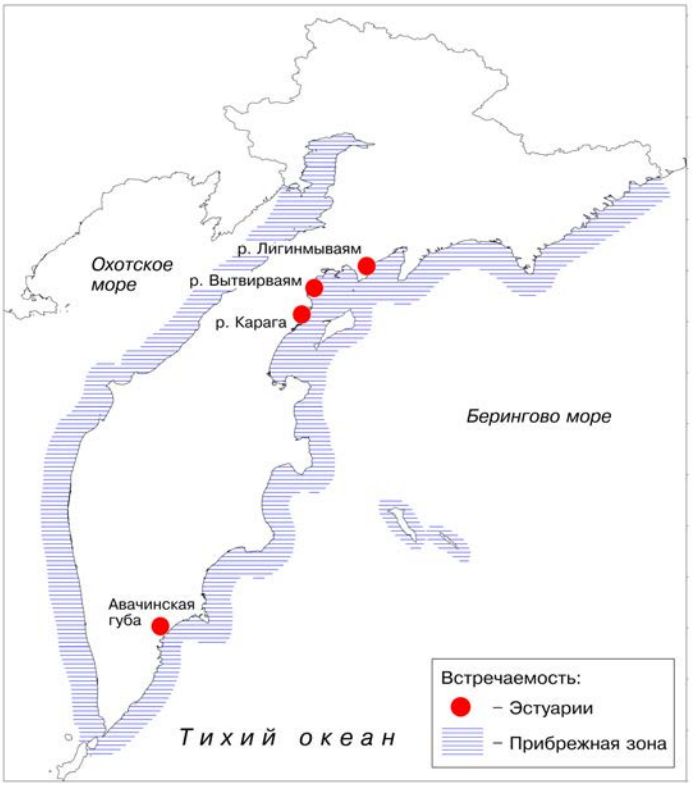
Признаки. *D* VIII-X 14–17; *A* 13–15; *P* 16–18; *VI* 3; *vert* 35–38; *ll* 35–42. Тело вальковатое. Выше боковой линии имеются костные бляшки с зубчиками по краю. На теле мелкие темные пятна и разводы. Голова и нижняя часть тела светлые с белыми пятнами. Все плавники с темными полосами. Крупная рыба: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

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

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

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





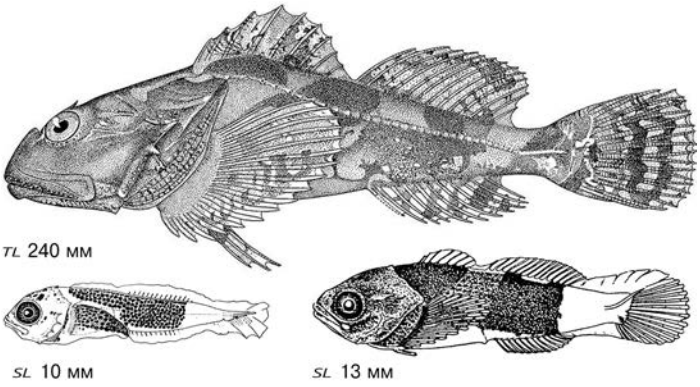
Группировка: *собственно морской*

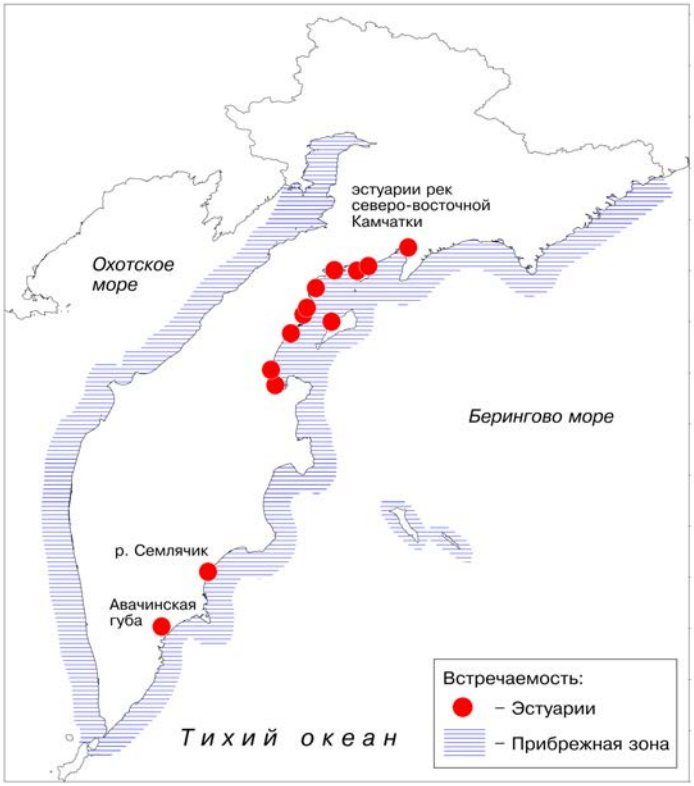
Признаки. *D*VIII-X 13–16; *A* 11–13; *P* 16–18; *VI* 3; *vert* 36–39; *ll* 36–40. Тело массивное, голое, с высокой, неуплощенной головой. На теле широкие поперечные полосы коричневого цвета. Верх головы и бока серые, вдоль боков тела обычно три больших темных пятна. Хвостовой плавник окантован белой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

Распространение и образ жизни. Широко распространен в прибрежных и шельфовых водах Камчатки. Морская донная холодолюбивая рыба. Обитает на шельфе и в верхнем отделе материкового склона в диапазоне глубин от 0 до 650 м (чаще 50–100 м). Совершает сезонные вертикальные миграции: летом смещается на малые глубины для откорма, зимой отходит в нижние участки шельфа и на материковый склон для нереста и зимовки. Неполовозрелые особи, как правило, придерживаются более мелководных участков и часто встречаются в прибрежной зоне. Нерестится в январе–феврале в нижней части шельфа на глубинах 100–170 м на песчаном грунте. Нерест единовременный. Икра донная, клейкая, довольно крупная, различных оттенков: от желтовато-оранжевого до красного. Личинки появляются в планктоне ранней весной вместе с личинками других видов керчаков. К началу лета опускаются на дно и обитают в основном в прибрежной полосе. Личинки могут случайно попадать в эстуарии с приливами, а мальки специально мигрировать туда для нагула. На пелагической стадии личинки питаются зоопланктоном, молодь потребляет преимущественно донных беспозвоночных и мальков массовых видов рыб. Основу рациона взрослых особей составляют бентосные животные (ракообразные, черви, моллюски, иглокожие и др.), а также рыба (молодь трески и камбал, корюшка, сельдь, навага, колюшки), которую они подстерегают из засады.

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

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





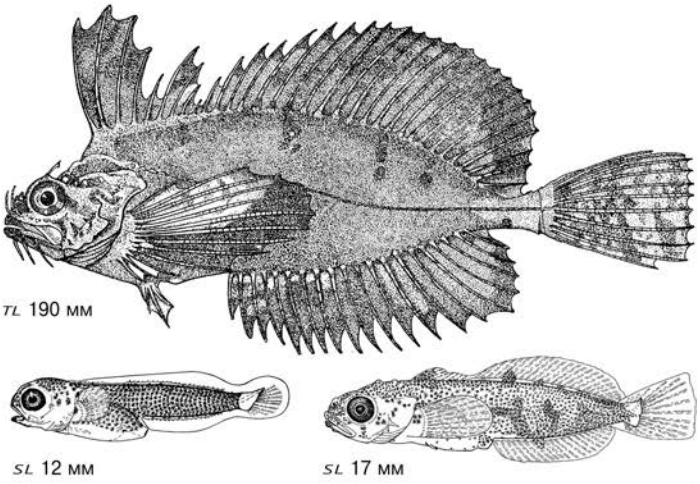
Группировка: *собственно морской*

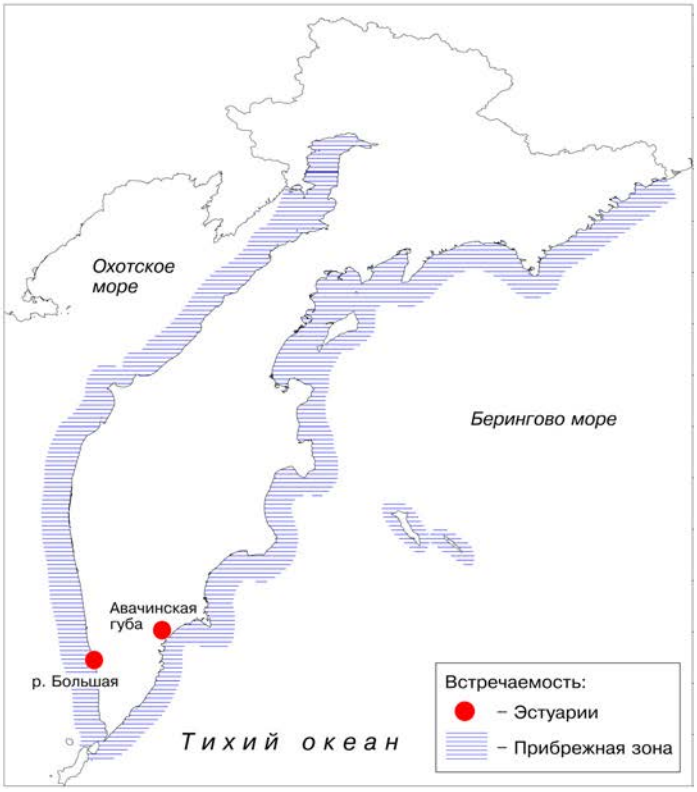
Признаки. *D* VIII-X 14–17; *A* 11–14; *P* 15–18; *VI* 3; *vert* 37; *ll* 34–41. Тело широкое, массивное, слегка уплощенное спереди. На верхней части головы многочисленные бородавчатые поры. Окраска сильно варьирует. На теле темные широкие поперечные перевязи и крупные молочно-белые пятна. На хвостовом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

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

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

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





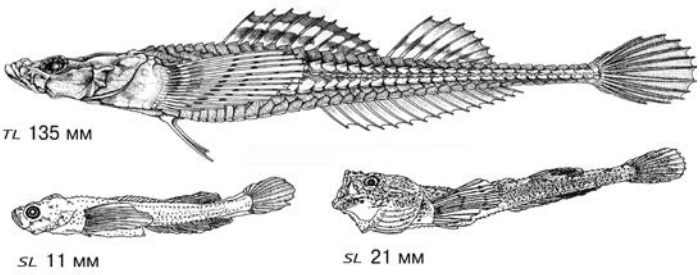
Группировка: *собственно морской*

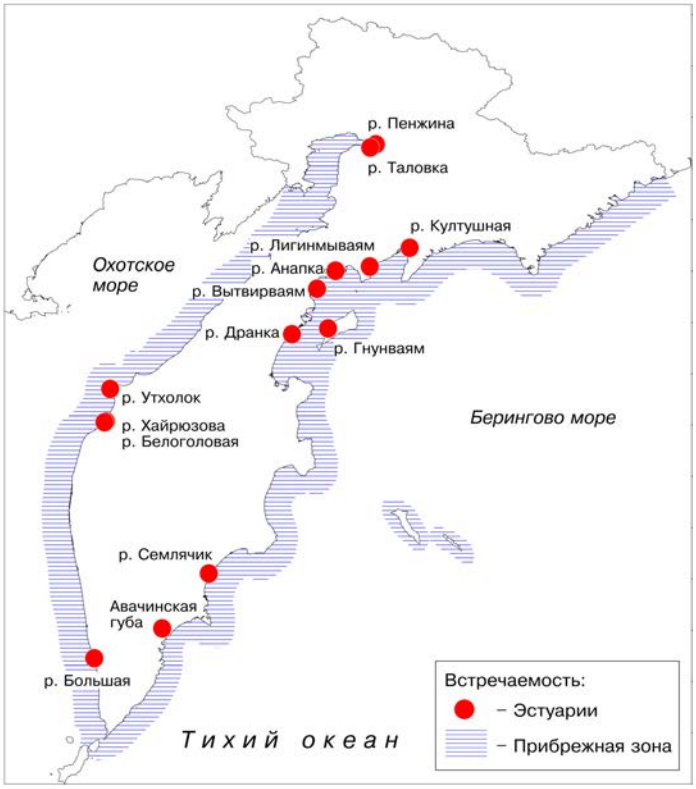
Признаки. *D*VI-X 20–25; *A* 18–22; *P* 11–14; *VI* 3; *vert* 37–39; *ll* 43–57. Тело сравнительно высокое, сжатое с боков, покрыто кожными выростами различной формы и размера. Голова относительно маленькая, на рыле и подбородке расположены длинные усики. Спинные плавники слиты, но с двумя глубокими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

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

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

49. Двенадцатигранная лисичка *Occella dodecaedron* (Tilesius, 1813) [Agonidae]





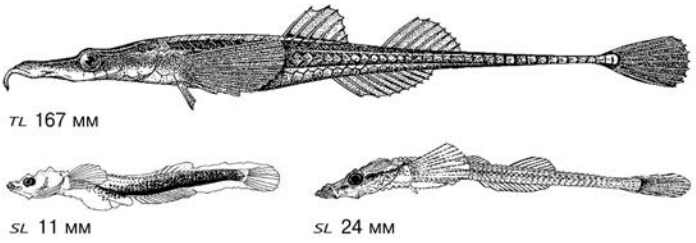
Группировка: *морской эстуарно-адаптированный*

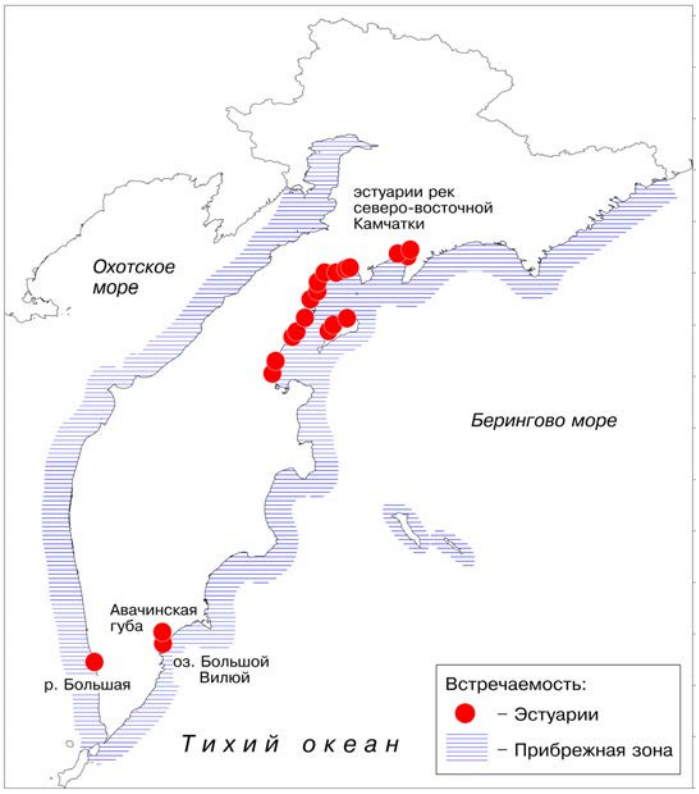
Признаки. *D*VIII-XI 6–9; *A* 13–16; *P* 14–16; *vert* 37–40; *ll* 37–44. Тело спереди сплющенное, постепенно утончающееся к хвосту, покрытое костными пластинками, грани которых образованы шипами с острыми вершинами. Рыло длинное, трубкообразное, заканчивается маленьким, направленным косо вверх ртом.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

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

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

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





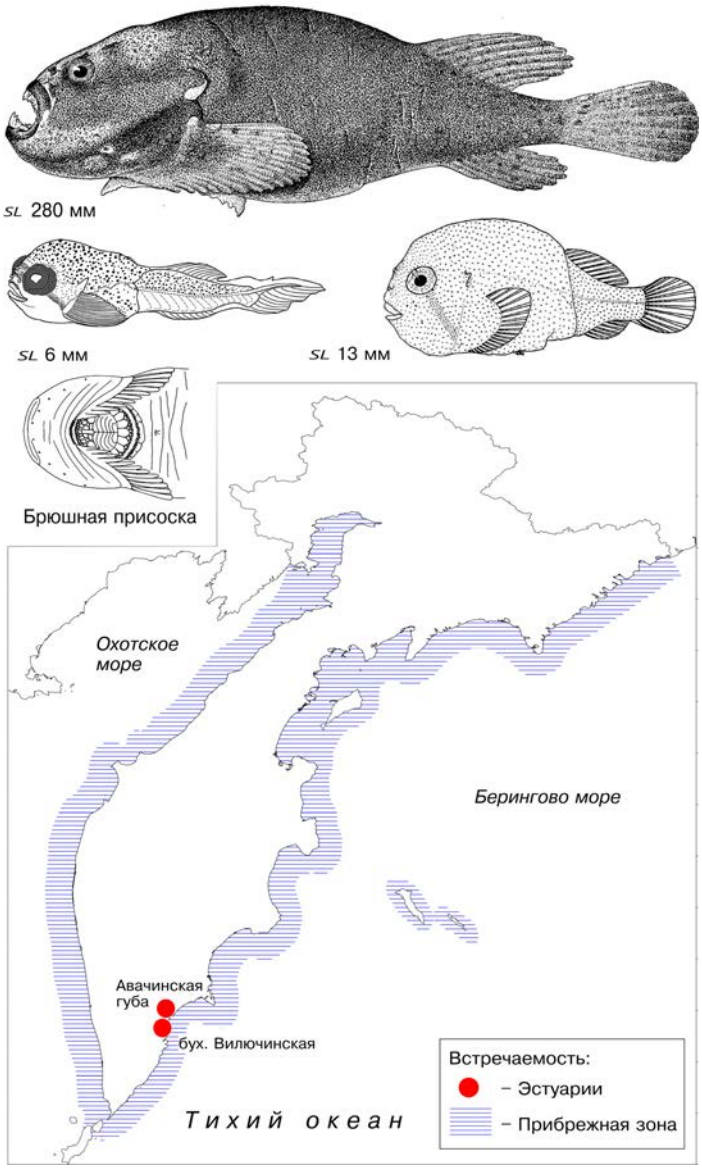
Группировка: *морской эстуарно-адаптированный*

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

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

Промысловое значение. Не имеет.

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



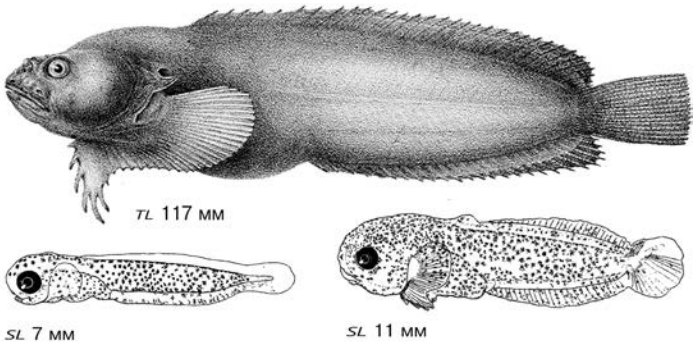
Группировка: *собственно морской*

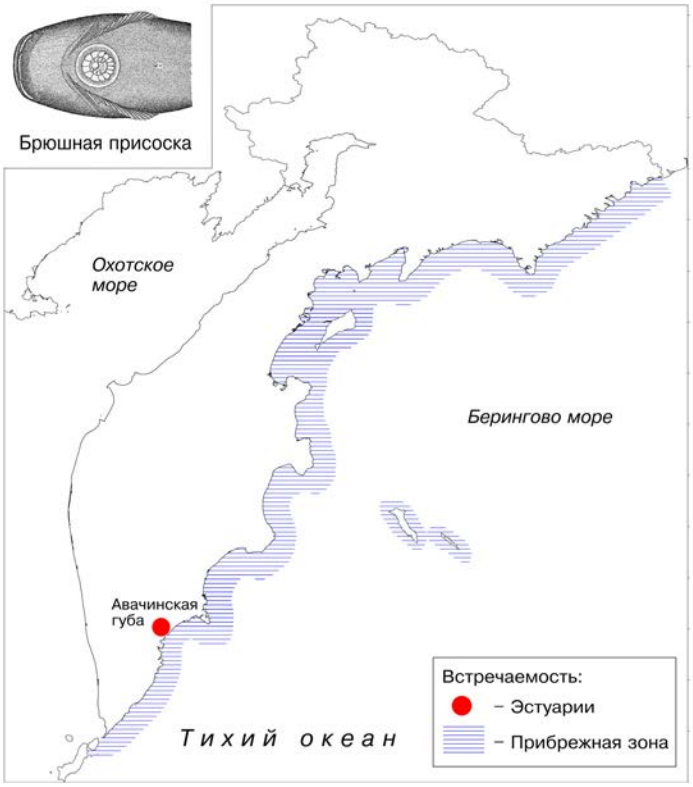
Признаки. *D*IV-VI 8–12; *A* 6–9; *P* 19–22; C 9–12; *vert* 27–29. Тело толстое, голое, имеет шарообразную форму. В случае опасности может заглатывать воду и за счет этого значительно увеличиваться в размерах. Брюшные плавники в виде присоски, которая у самцов крупнее, чем у самок. Окраска темно-коричневая,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

Распространение и образ жизни. Морской эврибатный вид, многочисленный. В водах Камчатки встречается повсеместно, но из эстуариев региона пока был отмечен только в Авачинской губе и в бух. Вилючинской, где является обычным видом на литорали (Токранов, Шейко, 2015). Вполне вероятно, может встречаться и в других камчатских эстуариях, особенно на восточном побережье полуострова. Обитает в широком диапазоне глубин от поверхности до 1700 м. Совершает протяженные сезонные нерестовые миграции. Основную часть жизни проводит в открытых морских водах над большими глубинами. Весной половозрелые особи крупнее 20 см подходят к побережью для нереста. Размножение происходит в конце апреля – начале мая в приливной зоне на глубинах до 2–3 м. Самки откладывают икру между крупными прибрежными камнями с зарослями водорослей и после завершения нереста либо погибают, либо покидают нерестилища. Самцы остаются охранять отложенную икру и берут на себя дальнейшую заботу о потомстве. Выклюнувшиеся предличинки имеют длину 6–7 мм. Личинки после выклева некоторое время малоподвижны, прикрепляются к камням. С ростом переходят к пелагическому образу жизни и могут встречаться даже в поверхностных слоях воды. По достижении длины 20–30 мм молодь отходит от берегов. Пищу рыбы-лягушки в пелагиали составляют преимущественно мелкие медузы и гребневики, а на прибрежных участках — донные беспозвоночные и черви.

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

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





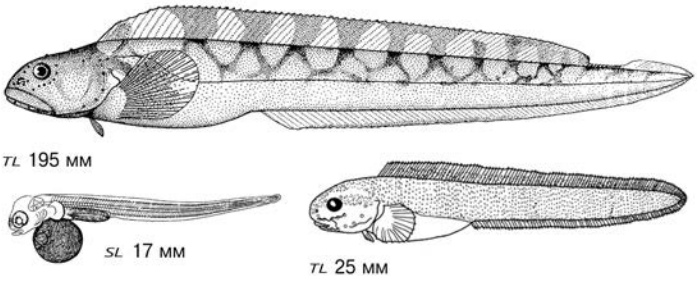
Группировка: *собственно морской*

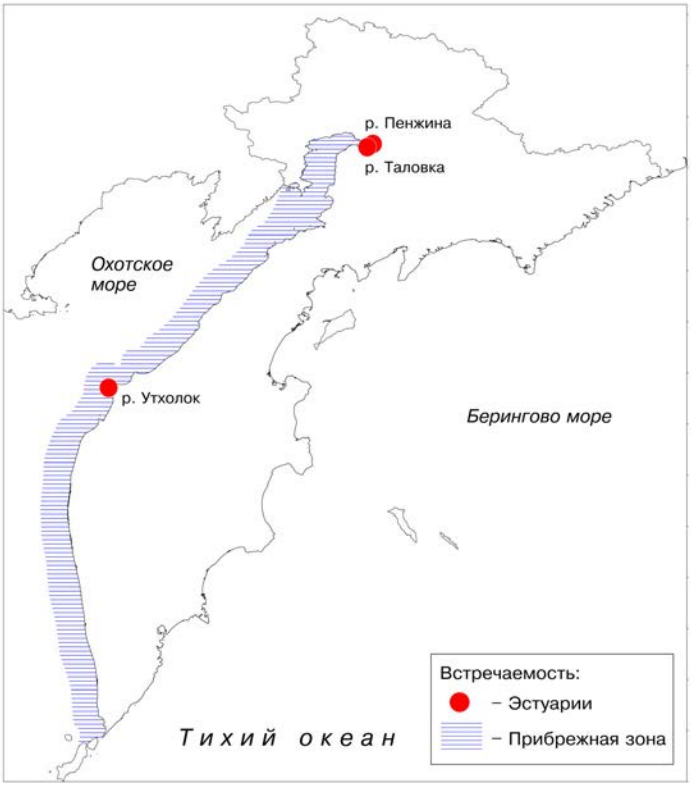
Признаки. *D* 33–35; *A* 25–27; *P* 29–31; *pc* 42–66. Тело имеет «головастиковидную» форму с прозрачной, рыхлой кожей и без колючек. Брюшные плавники образуют присасывательный диск. Окраска сильно варьирует от сплошной оливково-коричневой до фиолетовой с нерезким отливом. Тело и плавники темные, с брюшной стороны бледнее, часто со светло-коричневыми пятнами или мелкими черными крапинками на боках и спине. Небольшая рыбка длиной не более 12–13 см; продолжительность жизни неизвестна.

Распространение и образ жизни. В большинстве литературных источников указано, что на Камчатке трехзубый липарис распространен только у восточного побережья, где является обычным видом на литорали. По последним данным, этот вид был также обнаружен и в Охотском море (по крайней мере, в прибрежной зоне Курильских о-вов с охотоморской их стороны) (Чернова, Назаркин, 2016). Из камчатских эстуариев, как и рыба-лягушка, пока был найден только в Авачинской губе, где обычно встречается симпатрично с другими представителями семейства (липарисом Бражникова *L. brashnikovi*, охотским широколобым *L. latifrons* и малоротым *L. miostomus* липарисами; и др., см. табл. 7), но является среди них самым массовым видом (Токранов, Шейко, 2015). Поэтому вполне вероятно, может встречаться в приливной зоне и в других эстуариях Восточной Камчатки. О биологии этого вида сейчас практически ничего не известно. Установлено только, что трехзубый липарис это литоральный вид, который предпочитает скальные грунты с зарослями водной растительности. Молодь и взрослые особи многочисленны в отливных лужах, где встречаются совместно с другими обычными для этих биотопов видами рыб (мелкими керчаками, стихеями и маслюками). В прибрежной зоне, по-видимому, и проходит весь жизненный цикл трехзубого липариса, поскольку по результатам многочисленных тралений он не встречается на глубинах более 20 м. Наиболее вероятно, что по типу питания этот вид (как и другие небольшие прибрежные липарисы) бентофаг, и основу его пищи составляют мелкие донные беспозвоночные (бокоплавы, креветки, черви и т. п.).

Промысловое значение. Непромысловый вид.

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





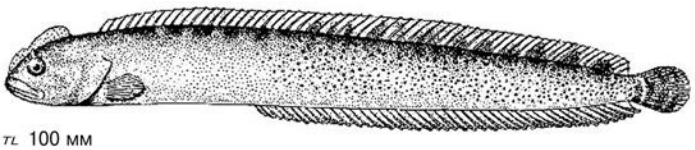
Группировка: *морской эстуарно-адаптированный*

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

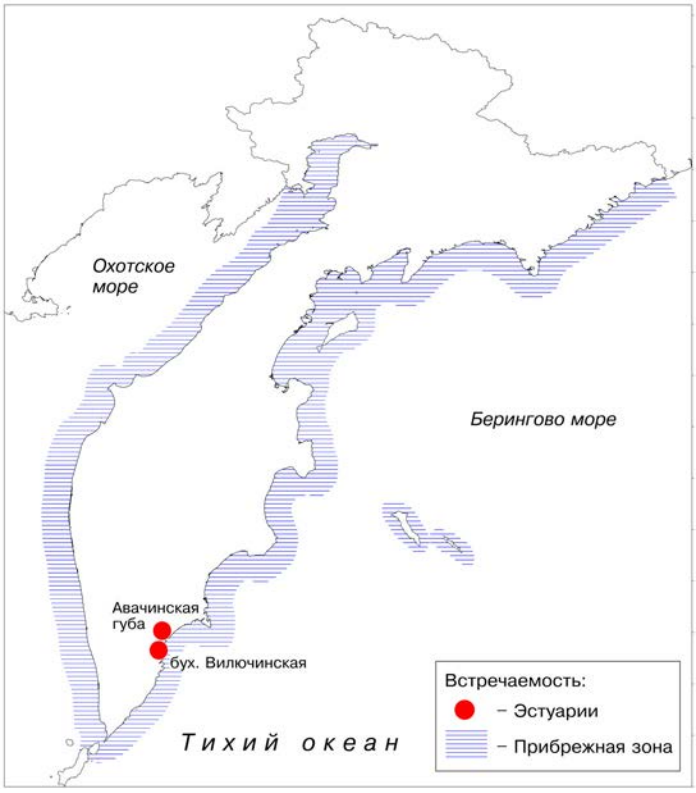
Распространение и образ жизни. По имеющимся литературным данным, восточная бельдюга распространена у западного побережья Камчатки и является здесь обычным видом. Однако ее поимки были указаны пока только для двух эстуариев этого района: устьев рек Пенжина и Таловка, а также р. Утхолок. В то же время, по мнению некоторых систематиков (Черешнев, Поезжалова-Чегодаева, 2011), в Охотском море обитают еще два вида бельдюг, *Z. fedorovi* и *Z. andriashevi*, которых, ввиду их существенного биологического сходства, зачастую путают между собой. Поэтому видовая принадлежность рыб, отмеченных в указанных эстуариях, сейчас дискуссионна. Биология бельдюг в прикамчатских водах мало изучена. В целом известно, что это морские рыбы, которые обитают в литоральной зоне и верхних горизонтах сублиторали (редко глубже 20–30 м). Ведут донный оседлый образ жизни и значительных сезонных миграций не совершают. Предпочитают каменистые и песчаные грунты с зарослями водорослей. Некоторые виды бельдюг способны переносить существенные колебания солености, поэтому часто заходят в устья рек, заливы и лиманы с опресненной водой. Во время отлива могут оставаться в литоральных «ваннах» и под камнями. Относятся к живородящим видам. Спаривание бельдюг в северной части Охотского моря происходит в апреле–мае, вымет мальков — в ноябре–декабре (их средняя длина составляет ≈30 мм). Мальки сразу переходят к донному образу жизни и питаются мелкими придонными ракообразными и их личинками. Взрослые особи потребляют прибрежных беспозвоночных (чаще всего амфипод и мелких моллюсков), икру и мальков рыб. Половозрелые рыбы отличаются агрессивностью (в том числе и по отношению к сородичам) и каннибализмом.

Промысловое значение. В отличие от близкородственной европейской бельдюги *Z. viviparous*, которая является промысловым видом в Европе, бельдюги на Дальнем Востоке России (в том числе и на Камчатке) сейчас промыслового значения не имеют.

54. Морской петушок *Alectrias alectrolophus* (Pallas, 1814) [Stichaeidae]







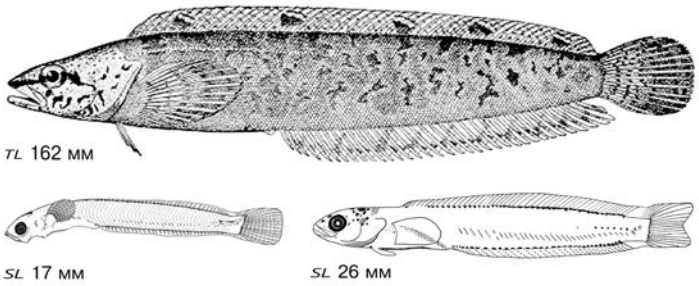
Группировка: *собственно морской*

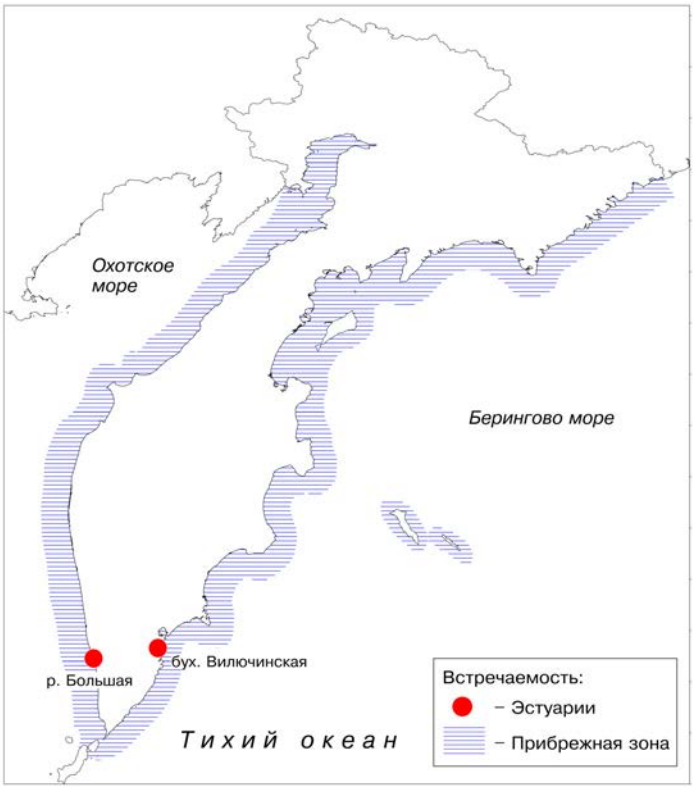
Признаки. *D*LIX-LXVI; *A*I 42–45; *P* 9–11; *V*I 0; *rb* 5; *vert* 65–69. Тело удлиненное, сжатое с боков, равномерно понижающееся к задней части. По голове между глазами проходит высокий кожный гребень. Окраска тела изменчивая, от серой до почти черной или узорчато-пятнистой. Вдоль тела часто проходит темная извилистая линия. Небольшая рыба: достигает длины 14–15 см, массы 16 г, возраста 7 лет.

Распространение и образ жизни. Согласно литературным данным, широко распространен и многочислен у берегов Камчатки. Однако пока был отмечен только в двух морских эстуариях: в Авачинской губе и в бух. Вилючинской. В устья рек, расположенных на западном побережье полуострова, по-видимому, не заходит. Биология неплохо изучена только в районе Авачинской губы. Морской, типично литоральный вид (хотя известны его находки на глубине до 100 м). Постоянно обитает в период открытой воды в приливной зоне, оставаясь здесь в укрытиях под камнями и в лужах во время отливов. В Авачинской губе и у берегов Юго-Восточной Камчатки в галечно-валунных биотопах он считается массовым видом, который в период с мая по сентябрь постоянно встречается в приливно-отливных лужах. Поэтому вполне вероятно, что этот вид можно встретить и в других эстуариях этого района. Нерест петушка в Авачинской губе проходит в апреле. Икра обычно откладывается в один слой правильными рядами на фукусах или на камнях. Есть сведения, что некоторые виды петушков охраняют кладки своей икры, оставаясь рядом с ними до выклева личинок. К началу июня завершается пелагическая стадия развития личинок, и они переходят к донному образу жизни на литорали. По типу питания — бентофаг, потребляющий различных мелких донных беспозвоночных, в первую очередь, бокоплавов, червей и мелких моллюсков. Иногда в питании могут присутствовать личинки и молодь рыб (в том числе своего вида). Существенного и длительного опреснения, по-видимому, не переносит, однако значительно лучше многих других представителей ихтиофауны приспосабливается к загрязнению и стрессовым ситуациям среды обитания.

Промысловое значение. Не имеет.

55. Пятнистый стихей *Stichaeus punctatus* (Fabricius, 1780) [Stichaeidae]





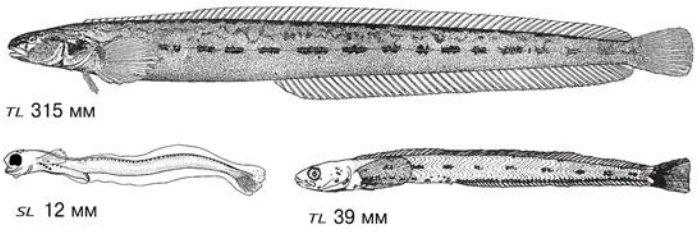
Группировка: *собственно морской*

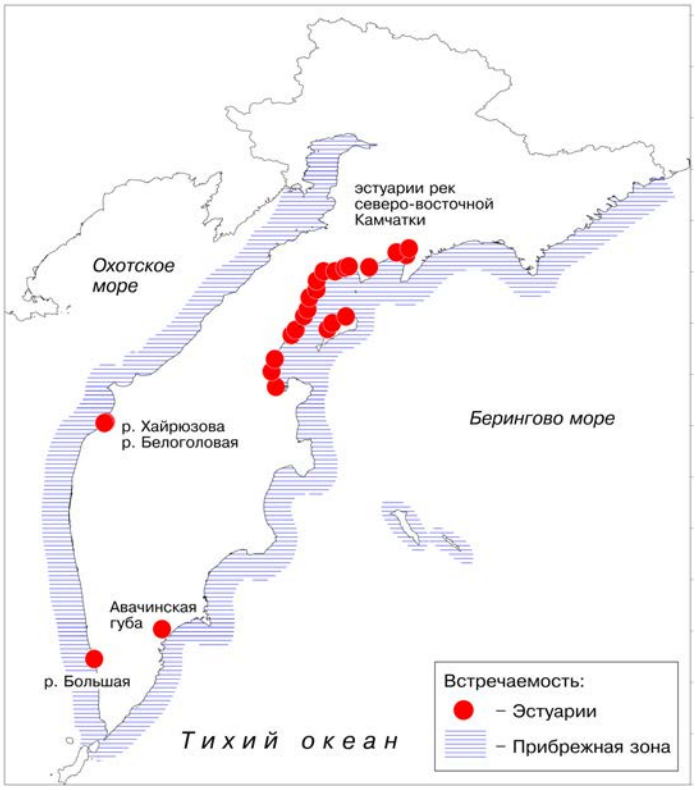
Признаки. *D*XLVI-LI; *A*I-II 32–37; *P* 15–16; *VI* 4; *rb* 6; *vert* 51–55. Тело умеренно удлиненное, сжатое с боков, суживающееся к задней части. Окраска тела и плавников сероватая, на боках есть крупные неясные бурые отметины. На спинном плавнике четыре синеватых пятна большого размера и несколько мелких пятен. Небольшая по размерам рыба: длина до 17,5 см и масса до 25 г; максимальный известный возраст 5 лет.

Распространение и образ жизни. По имеющимся сведениям, широко распространен и многочислен в Охотском и Беринговом морях, а также у Юго-Восточной Камчатки. Вместе с тем достоверно отмечен пока только в двух эстуариях южной части полуострова: в устье р. Большой и в бух. Вилючинской. Отличается высоким морфологическим полиморфизмом. Известно, что северную часть Атлантического океана, Арктику и Берингово море населяет подвид *S. punctatus punctatus*, в Охотском море широко распространен *S. punctatus pulcherrimus*, которые различаются по нескольким меристическим признакам. Биология в дальневосточных морях изучена очень слабо. В целом известно, что пятнистый стихей — это морской сублиторальный вид, который распространен на шельфе от 0 до 100 м, но обычно встречается на глубинах менее 55 м. Ведет донный, вероятно, территориальный образ жизни. Предпочитает биотопы с россыпями камней, покрытых водной растительностью или водорослями, но может обитать и на галечных, песчаных и илистых грунтах. Совершает незначительные миграции: летом смещается на мелководье, к зиме мигрирует на более глубокие участки. Способен переносить незначительное опреснение, поэтому иногда встречается в солоноватой воде. Информация о размножении и раннем развитии отсутствует. Известно, у пятнистого стихея икра донная, достаточно крупная (1,5–2 мм). После вылупления личинки ведут пелагический образ жизни, а затем опускаются на дно. В питании личинок на пелагической стадии преобладают зоопланктонные ракообразные (в основном, копеподы). С началом донного образа жизни рыбы переходят на питание бентосом и нектобентосом, и впоследствии основу их рациона составляют амфиподы, полихеты, изоподы, мизиды и остракоды.

Промысловое значение. Не имеет.

56. Колючий люмпен *Acantholumpenus mackayi* (Gilbert, 1896) [Lumpenidae]





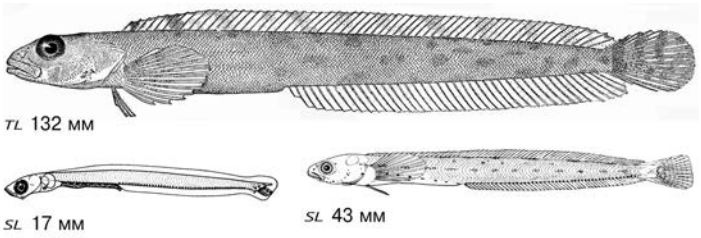
Группировка: *морской эстуарно-адаптированный*

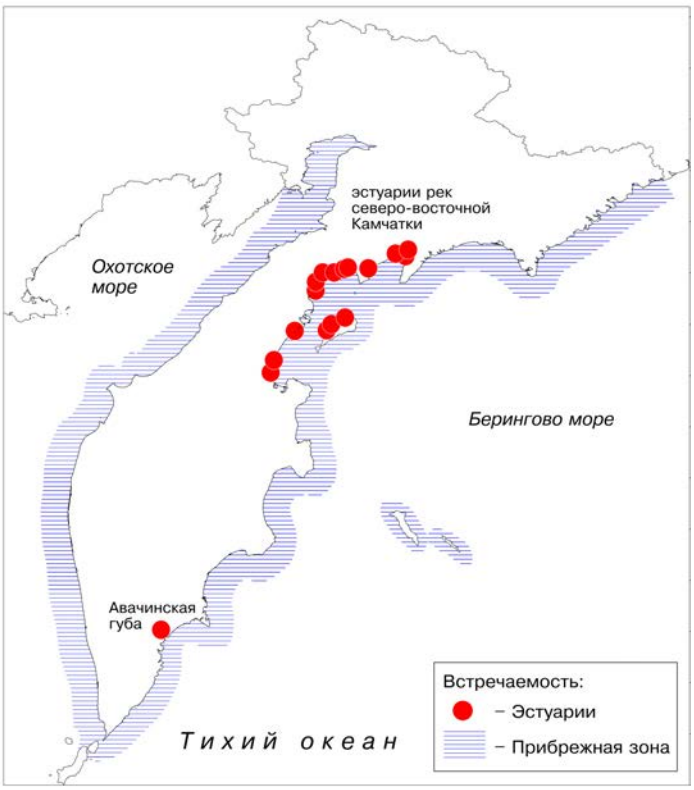
Признаки. *D*LXVIII-LXXVI; *A*II 41–48; *P* 13–16; *VI* 3; *rb* 6; *vert* 76–80. Тело удлиненное, лентовидное. В передней части анального и в брюшных плавниках сильные колючки (отсюда название). Голова низкая и узкая. Под спинным плавником проходит сплошная темная полоса, а по середине тела — прерывистая, с неясным рядом пятен между ними. Наружный край спинного плавника также темный. Наиболее крупный представитель семейства: предельный размер 60 см и возраст 12 лет (обычные длина и масса взрослых рыб 35–40 см и 200–250 г.).

Распространение и образ жизни. На Камчатке широко распространен, но относительно немногочислен. На западном побережье отмечен в эстуариях рек Хайрюзова, Белоголовая и Большая; на восточном — в Авачинской губе, а также в большинстве эстуариев Северо-Восточной Камчатки. Морской вид, не избегающий опресненных вод. Биология практически не изучена. Сейчас известно, что колючий люмпен обитает на шельфе в широком диапазоне глубин от 0 до 200 м. Предпочитает илистые или песчаные грунты. Совершает незначительные сезонные миграции. Летом держится преимущественно на глубинах менее 30 м в пределах сравнительно хорошо прогретых прибрежных вод. С понижением температуры воды в осенне-зимний период отходит на приглубые места. Встречается в морских и солоноватых бухтах и заливах, часто заходит в устья рек. Как и все другие стихеевые, колючий люмпен — это сравнительно малоподвижная донная рыба, обладающая относительно маленьким ртом, что накладывает отпечаток на характер его питания. В пище рыб всех возрастов преобладают в основном мелкие, закапывающиеся в грунт пищевые организмы, в первую очередь, полихеты, несколько реже — амфиподы и небольшие двустворчатые моллюски.

Промысловое значение. Не имеет, хотя является перспективным объектом промысла, т. к. обладает выскими пищевыми качествами. По некоторым оценкам, современная численность колючего люмпена на шельфе Западной Камчатки оценивается на уровне 3 тыс. т. Иногда он встречается в качестве прилова при промысле других видов рыб, и в таких случаях может использоваться в пищу местными рыбаками, которые зачастую путают его с миногой.

57. Стреловидный люмпен *Lumpenus sagitta* Wilimovsky, 1956 [Lumpenidae]





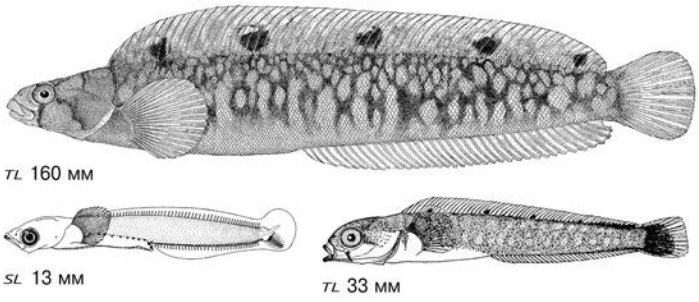
Группировка: *собственно морской*

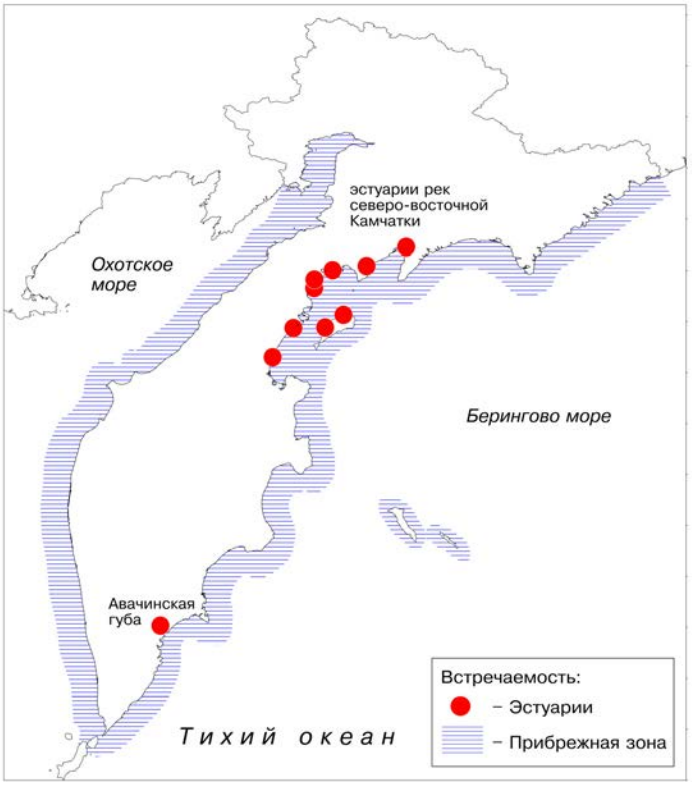
Признаки. *D*LXIV-LXXII; *A*I-II 44–50; *P* 13–17; *V*I 3; *rb* 6; *vert* 75–80. Тело вытянутое, голова крупная, без кожистых придатков. Грудные плавники большие, хвостовой плавник свободный и не слит с анальным и спинным. На боках размытые темные пятна и полосы, в верхней части грудного плавника черное пятно. Лучи спинного плавника имеют темную кайму. Средних размеров рыба: достигает длины 51 см (обычно не более 25–30 см). Предельный известный возраст 8 лет.

Распространение и образ жизни. Морской сублиторальный вид, ведущий придонный образ жизни. Согласно литературным данным, встречается вдоль всего побережья Камчатки и является здесь одним из самых массовых представителей стихеевых рыб. Может переносить существенные изменения солености — от почти пресной до морской. Однако пока был найден только в некоторых эстуариях Северо-Восточной Камчатки, а также в Авачинской губе (но, вероятно, может населять и другие эстуарии этого района). Встречается от берега до глубины 425 м, но в основном обитает на глубинах 20–40 м. Предпочитает песчаные или илистые грунты, но отмечен также и среди зарослей подводной растительности, на мелкой гальке, ракушечнике или голом дне. Совершает незначительные сезонные миграции: летом смещается на мелководье, к зиме уходит обратно на глубину. По имеющимся данным, нерест весной. Как и у других стихеев, после вылупления личинки сначала держатся в толще воды и иногда поднимаются даже к поверхности воды. При длине 48–52 мм происходит метаморфоз, и мальки опускаются в придонные горизонты. Рацион личинок в пелагиали почти полностью состоит из копепод. Основу пищи молоди и взрослых рыб в прибрежной зоне составляют различные донные беспозвоночные (полихеты, гаммарусы, моллюски, остракоды, харпактициды и др.), а также икра и личинки различных донных видов рыб.

Промысловое значение. На Камчатке промыслового значения не имеет. Может попадаться в качестве прилова при промысле других видов морских рыб (например, камбал или минтая). В некоторых районах Дальнего Востока России (например, в Приморье) может встречаться в продаже на рыбных рынках под ошибочным названием «морской угорь».

58. Глазчатый опистоцентр *Opisthocentrus ocellatus* (Tilesius, 1811) [Opisthocentridae]





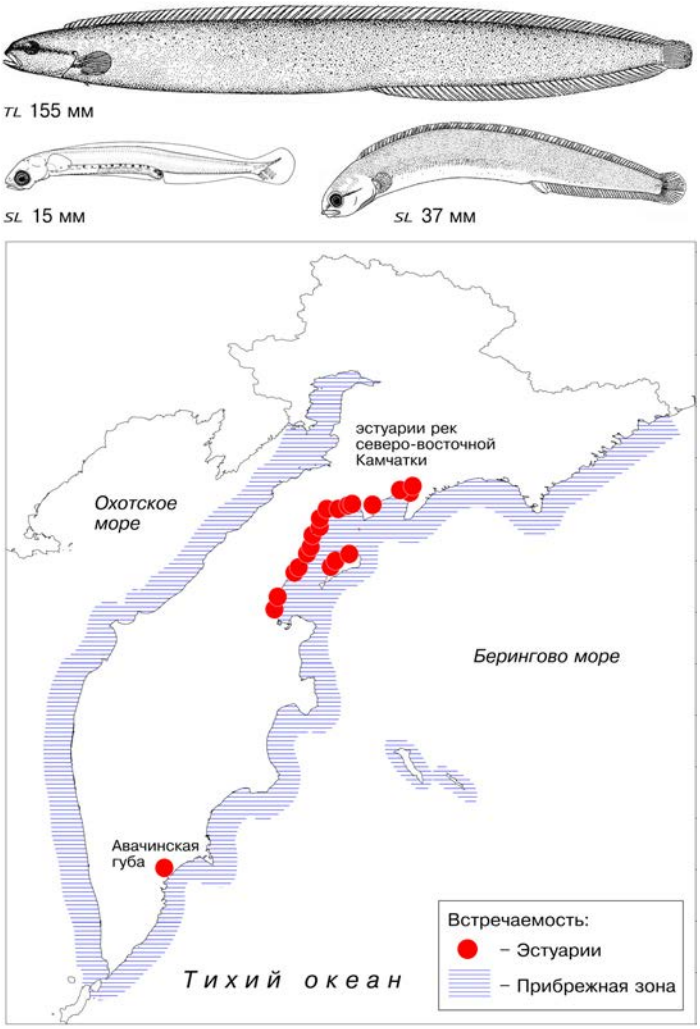
Группировка: *собственно морской*

Признаки. *D*LV-LXII; *A*II 33–39; *P* 18–21; *V* 0; *rb* 5; *vert* 61–67. Тело умеренно удлиненное. Брюшной плавник отсутствует. Спинной плавник длинный, состоит только из колючих лучей. Окраска красновато-серая, на боках сетчатые серые пятна. На спинном плавнике 5–6 глазчатых пятен (отсюда название). Глаз пересечен бурой полоской, направляющейся от затылка к подбородку, такая же полоска отходит от заднего края глаза к углу крышечной кости. Небольшая рыба: достигает длины 17 см, максимальный возраст не установлен.

Распространение и образ жизни. По имеющимся данным, широко распространен вдоль побережья Западной и Восточной Камчатки и является здесь обычным видом. Однако как и стреловидный люмпен, пока был отмечен только в Авачинской губе, а также в некоторых эстуариях Северо-Восточной Камчатки, что, очевидно, связано с наличием здесь подходящих биотопов для его обитания. Донная прибрежная рыба. Образ жизни и биология изучены очень слабо. Установлено, что этот вид кратковременно способен переносить существенные изменения солености. Обитает в литорали и сублиторали от уреза воды до глубины 60 м, среди зарослей ламинарии, красных водорослей, губок, мшанок и асцидий. Чаще всего встречается в зоне валунов и каменных россыпей, поросших морскими травами. Как и другие виды прибрежных стихеев, способен совершать незначительные сезонные миграции в пределах прибрежной зоны, связанные с весенне-летним прогревом и осенне-зимним охлаждением. В более южных районах обитания (например, в водах Приморья) нерест глазчатого опистоцентра проходит в осенне-зимний период на песчано-илистых грунтах. Икра клейкая, откладывается на грунт и охраняется самкой. Диаметр икры 1,9–2,1 мм. Личинки длиной 10–12 мм появляются в планктоне в марте–апреле. Молодь держится в зоне прибрежного водорослевого пояса. В питании личинок на ранних стадиях развития преобладают зоопланктонные ракообразные. Молодь и взрослые особи опистоцентра питаются в основном мелкими придонными беспозвоночными.

Промысловое значение. Не имеет.

59. Длиннобрюхий маслюк *Rhodymenichthys dolichogaster* (Pallas, 1814) [Pholidae]



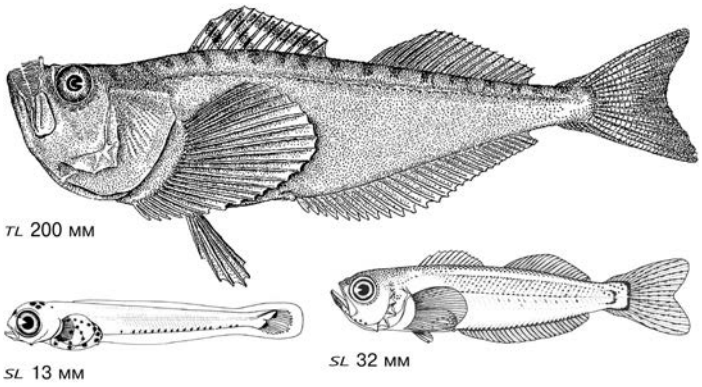
Группировка: *собственно морской*

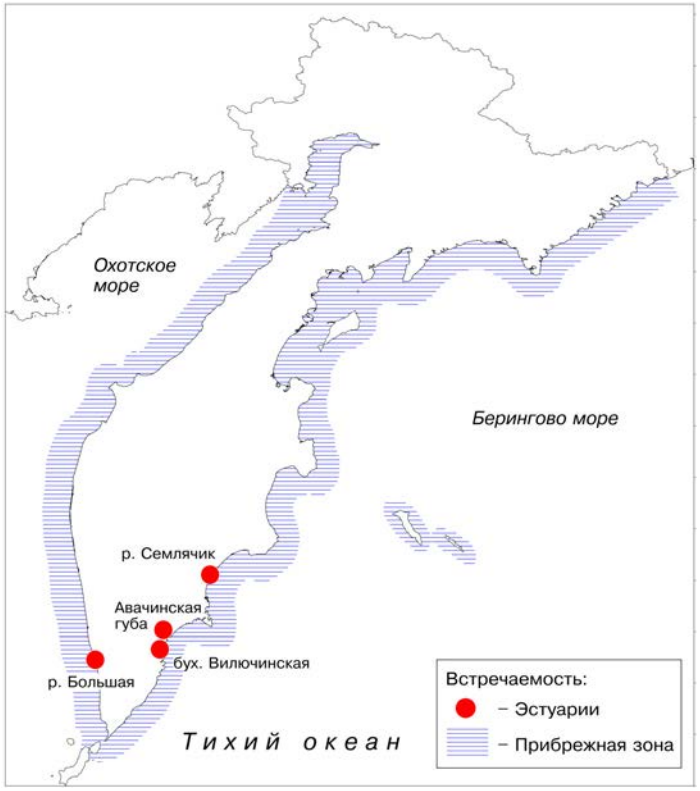
Признаки. *D*LXXX-XCVI; *A*II-III 40–51; *P* 13–15; *V*I 1; *vert* 37–45 + 48–57 (87–101). Тело удлиненное, сильно сжатое с боков. Голова маленькая, без кожистых придатков. Рот небольшой, косой. Окраска красноватая, иногда коричнево-оливковая, по бокам тела мелкие темные пятна и полосы, по середине тела — ряд беловатых округлых пятен. От глаза к основанию грудного плавника проходит темная полоска. Небольшая рыбка с длиной тела до 25 см. Предельный возраст не установлен.

Распространение и образ жизни. Морской сублиторальный вид. У берегов Камчатки широко распространен и многочислен. В связи со скрытным образом жизни, пока был пойман только в некоторых эстуариях, расположенных на восточном побережье Камчатки. В устья рек западного побережья, по-видимому, не заходит и может встречаться здесь только в прибрежной зоне. Биология изучена довольно слабо. Известно, что длиннобрюхий маслюк — очень юркая и подвижная рыба, легко передвигается в воде и среди камней за счет змеевидного изгибания тела. Держится в приливно-отливной зоне и на прибрежном мелководье до глубин 40–50 м. Во время отлива остается в осушной зоне, зарываясь в грунт или прячась под камнями. Грунты в местах обитания этих рыб различные: камни, песок, галька с песком, черный ил. Много длиннобрюхого маслюка в водорослевых поясах вблизи берега (на восточном побережье Камчатки в отдельных литоральных лужах площадью менее одного квадратного метра нередко можно встретить по 2–3 десятка особей этого вида). Размножение происходит поздней осенью. Самки откладывают всего около 100–200 прозрачных бесцветных икринок круглыми комками между камнями или в пустые раковины двустворчатых моллюсков. Кладки некоторое время охраняются обоими родителями. Выклюнувшиеся личинки почти полгода ведут пелагический образ жизни и на этой стадии ветрами и течениями могут относиться далеко от берега. По достижении длины более 30 мм мальки переходят к придонному образу жизни. Питаются маслюки преимущественно мелкими прибрежными рачками, молодью креветок и червями.

Промысловое значение. Непромысловый вид.

60. Обыкновенный волосозуб *Trichodon trichodon* (Tilesius, 1813) [Trichodontidae]





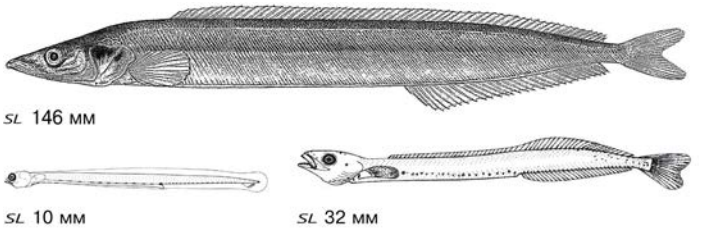
Группировка: *собственно морской*

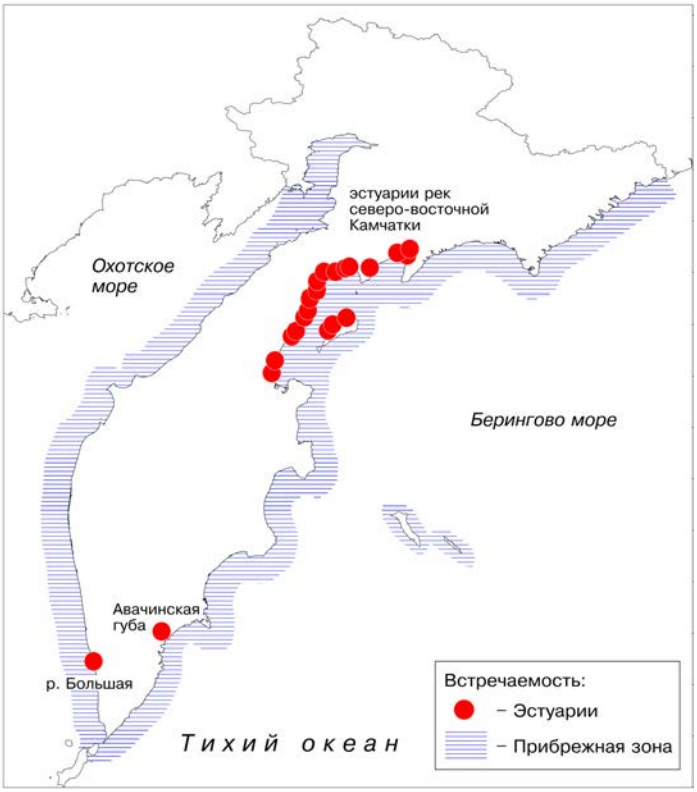
Признаки. *D*XIII-XVI 18–20; *A*I 28–31; *P* 21–24; *V*I 5; *sb* (4–5) + (12–14); *vert* 44–47. Тело продолговатое, сильно сжатое с боков, голое. Рот большой, почти вертикальный, с бахромчатыми губами и острыми тонкими зубами. Спина желтовато-коричневая с коричневыми пятнами, бока и брюхо серебристые. Некрупная рыба: максимальная длина 30–31 см (чаще 16–22 см), масса 150–180 г.

Распространение и образ жизни. Широко распространен в прикамчатских водах, однако пока был отмечен только в отдельных эстуариях, расположенных на юге Камчатки (р. Большая, бух. Вилючинская, Авачинская губа и р. Семлячик). Массовый прибрежноморской вид, ведущий придонный образ жизни. Биология мало изучена. Известно, что она во многом сходна с таковой у близкородственного вида — японского волосозуба *Arctoscopus japonicus*. Обитает в прибрежной зоне на глубинах менее 100–150 м (в летние месяцы — до 30–50 м) на участках с песчаными и песчано-илистыми грунтами. Нередко образует довольно плотные скопления в толще воды и у поверхности. О продолжительности жизни и особенностях нереста обыкновенного волосозуба точных данных нет. Японский волосозуб нерестится в ноябре – середине декабря. Для размножения выходит на прибрежное мелководье на глубины 1–10 м, где самки откладывают на водоросли шаровидный мешок с крупной желтой икрой. После нереста взрослые особи возвращаются на обычные для себя глубины. Выклев личинок происходит весной. Мальки и молодь держатся у берега среди зарослей водорослей и ведут пелагический образ жизни. Достигнув длины 3–4 см, молодь покидает прибрежье, смещаясь на большие глубины, где обитают взрослые особи. Основу пищи волосозуба составляют мелкие придонные ракообразные, а также молодь рыб (бычки, терпуги, песчанка, мойва). Подстерегая добычу, способен зарываться в песок, выставляя на поверхность только глаза и бахромчатый рот.

Промысловое значение. Промысловый вид, однако в России специализированного промысла нет. Может встречаться в качестве прилова при прибрежном промысле других рыб, но в пищу используется крайне редко. Японский волосозуб добывается в некоторых азиатских странах (например, в Японии и Корее), где его суммарные годовые уловы могут составлять до 10–20 тыс. т.

61. Тихоокеанская песчанка *Ammodytes hexapterus* (Pallas, 1814) [Ammodytidae]





Группировка: *собственно морской*

Признаки. *D* 54–63; *A* 24–32; *P* 13–16; *V* 0; *sb* 3–6 + 15–23 (20–28); *vert* 65–74. Тело сильно удлиненное, сжатое с боков. Голова с заостренным рылом. Спинной плавник очень длинный и тянется вдоль всего тела. Окраска серовато-зеленая, темная на спине и более светлая, серебристая на боках и брюхе. Достигает размеров 28 см и 80 г, возраста 10–11 лет.

Распространение и образ жизни. На Камчатке широко распространена и многочисленна, но чаще всего встречается в эстуариях, расположенных на восточном побережье. Морская стайная придонная рыба. Обитает в прибрежных водах преимущественно на глубинах от 30 до 100 м, где в летние месяцы образует плотные нагульные скопления. Распределение тесно связано с температурой воды и расположением донных осадков. Предпочитает участки с песчаным грунтом, в который периодически закапывается (отсюда идет название вида). При изменении внешних условий уходит в места с более благоприятным режимом. Нерест проходит в весенний период при низкой (около нуля) температуре воды. Икра донная, с длительным инкубационным периодом. Мальки и молодь держатся на меньших, чем взрослые рыбы, глубинах. Подросшая молодь в летне-осенний период смещается на более глубоководные участки, присоединяясь к взрослым рыбам. По типу питания песчанка типичный планктофаг. В период летнего нагула интенсивно питается пелагическими ракообразными (копеподами, эвфаузиидами) и другими планктонными организмами, совершая суточные вертикальные миграции: ночью поднимается в толщу воды, днем опускается на грунт. Сама служит важным объектом питания многих донных и пелагических рыб (трески, бычков, некоторых камбал, скатов, акул, лососей), а также птиц и млекопитающих.

Промысловое значение. Является перспективным объектом промысла, однако на Камчатке специализированно не добывается. Ранее в других районах Дальнего Востока (в водах Приморья и у берегов Сахалина) в ходе прибрежного промысла ежегодно вылавливалось до 8–14 тыс. т песчанки. В больших количествах (до 100–150 тыс. т ежегодно) добывается японскими и корейскими рыбаками, использующими для ее лова электросвет и различные ловушки.

Из представленных выше кратких видовых очерков всех рыб камчатских эстуариев можно сделать вывод, что эстуарная ихтиофауна этого региона отличается большим биологическим и экологическим разнообразием. В эстуариях Камчатки можно встретить рыб разных размеров, с разной продолжительностью и образом жизни, обладающих различной численностью, типами миграций, стратегиями размножения и питания. Здесь обитают мелкие виды, размеры тела взрослых особей которых обычно не превышают 100–150 мм и массы 1–10 г (например, представители сем. Ельцовые, Колюшковые, Лисичковые, Стихеевые и др.). Но встречаются и рыбы, достигающие длины более 1 м и массы свыше 10–15 кг (Лососевые, Налимовые, Тресковые, Камбаловые, Щуковые). Присутствуют короткоцикловые виды рыб, например, горбуша (продолжительность жизни которой составляет всего два года) или трехиглая и девятииглая колюшки (живут до пяти лет). Но есть также и долгоживущие виды, предельный возраст которых может достигать 20–40 лет (например, звездчатая и четырехбугорчатая камбалы, палтус, сазан, налим или минтай) (табл. 8).

Для некоторых камчатских рыб эстуарии являются только временными местами обитания на ранних этапах жизни или уже в половозрелом возрасте (главным образом, это относится к анадромным, а также типично пресноводным или морским видам). Другие рыбы могут проводить в эстуариях значительную часть жизненного цикла (например, отдельные виды лососей и гольцов, бычков или камбал, а также корюшки и колюшки) и даже нереститься (сельдь, мойва). Подавляющее большинство рыб, встречающихся в камчатских эстуариях, размножаются путем икрометания, но есть и живородящие виды (например, восточная бельдюга). У большинства рыб икра донная либо откладывается на субстрат или закапывается в грунт, но существуют виды, которые в период размножения строят гнезда и проявляют заботу о потомстве (например, колюшки, терпуги, стихеи, маслюки и др.) (табл. 8). Многие анадромные рыбы после первого нереста погибают (например, все виды тихоокеанских лососей), но подавляющее большинство пресноводных и морских рыб имеют многократный нерест.

Большинство рыб в эстуариях Камчатки обитают на дне или в придонных слоях воды, причем это свойственно как типично донным рыбам (таким как бычки, камбалы, лисички, липарисы, стихеи, маслюки), так и пелагическим видам (сельдь, лососи, корюшки, терпуги). Это обусловлено спецификой гидрологоморфологических условий в этих водных объектах, для которых обычно характерны малые глубины и очень активная динамика вод. По этой же причине в пище большинства камчатских рыб в эстуариях обычно преобладают бентосные и нектобентосные беспозвоночные животные, что, очевидно, связано с высокой биомассой и доступностью именно этих групп организмов не только у дна водоемов, но и в толще воды. Многие молодые и взрослые рыбы в эстуариях Камчатки активно хищничают, поскольку личинки и молодь рыб зачастую имеют здесь очень высокую численность (особенно в периоды размножения массовых полупроходных видов или миграции молоди анадромных рыб из рек в море) и поэтому доступны для хищников. Зоопланктон в эстуариях Камчатки может играть заметную роль в рационе только некоторых типичных планктофагов (сельдь, малоротая корюшка, песчанка).

Основными промысловыми объектами в эстуариях и в прибрежной зоне Камчатского края являются ценные анадромные виды рыб (тихоокеанские лососи, гольцы, корюшки, мойва, озерная сельдь). Наряду с ними наиболее важные объекты промышленного рыболовства в прибрежных районах, прилегающих к устьям камчатских рек — морские промысловые рыбы (тресковые, камбалы, палтусы, прибрежная форма сельди, терпуги, бычки). Их совокупный промышленный вылов на Камчатке может достигать ежегодно нескольких сотен тысяч тонн, что подтверждает их важнейшее значение для рыбной промышленности региона. Несмотря на то, что общий вылов типично пресноводных рыб (сиговые, хариус, щука или налим) на Камчатке относительно невелик (в настоящее время он не превышает нескольких тонн) и они добываются только в рамках любительского рыболовства в отдельных локальных районах (в основном в бассейнах северных рек), однако для местного населения или коренных народов Камчатки эти рыбы всегда были важным дополнительным источником пищи.

Таким образом, роль эстуариев и эстуарных рыб в экосистемах Камчатского края может быть многогранной и во многом зависит как от окружающих условий, так и от собственных биологических и экологических особенностей рыб, а также их хозяйственного значения. Все

Таблица 8. Основные биологические характеристики рыб камчатских эстуариев
Table 8. Main biological characteristics of Kamchatka estuarine fishes

№	Латинское название Latin name	Икра Eggs	Пред-личинки Prolarva	Личинки Larvae	Молодь Juvenile	Неполово-зрелые Immature	Взрослые рыбы Adult fishes				Возраст, лет Age, years		Плодовитость, тыс. икр. Fecundity, thous. eggs.	Тип икры* Type of eggs*
		L_x, мм / mm	L_x, мм / mm	L_x, мм / mm	L_x, мм / mm	L_x, см / cm	L_x, см / cm	W_x, г / g	L_{max}, см / cm	W_{max}, кг / kg	СЗР	MAX		
1	*Lethenteron camtschaticum*	0,5–0,6	3–4	4–12	12–150	15–25	25–35	50–60	79	1,10	3–5	7	80–100	ДОН
2	*Clupea pallasii*	1,3–1,7	5–10	10–35	35–75	7,5–15	15–26	200–300	50	1,09	2–6	19	9–78	СУБ
3	*Carassius gibelio*	1,6–1,8	4–6	6–16	16–70	7–15	15–35	300–500	45	1,75	3–4	15	160–383	СУБ
4	*Cyprinus rubrofuscus*	1,7–2,3	4–6	6–14	14–200	15–30	28–75	1500–2500	100	32,0	3–5	30	90–1800	СУБ
5	*Phoxinus phoxinus*	1,3–1,4	3–7	7–15	15–20	2–4	4–6	1,0–1,2	12	0,032	1–2	5	0,3–1,1	ДОН
6	*Esox lucius*	2,0–3,0	3–15	15–30	30–200	20–40	40–70	500–2300	130	20,0	3–4	15	3–215	СУБ
7	*Coregonus pidschian*	1,8–1,9	8–10	10–20	20–70	7–30	30–45	300–1500	55	3,0	5–9	15	3–50	ДОН
8	*C. nasus*	2,5–4,5	7–18	18–30	30–80	8–30	30–60	400–3000	86	12,0	4–5	16	6–135	ДОН
9	*C. subautumnalis*	нд	8–20	20–25	25–70	7–30	30–40	500–1000	47	1,80	4–6	11	30–180	ДОН
10	*C. sardinella*	1,4–1,6	7–19	19–25	25–80	8–30	30–40	300–700	49	1,30	3–6	13	7–70	ДОН
11	*Prosopium cylindraceum*	2,4–2,9	10–15	15–25	25–100	10–25	25–40	100–600	51	2,00	5–6	10	2–15	ДОН
12	*Thymallus mertensii*	2,5–3,0	8–16	16–26	26–80	8–25	25–40	150–800	52	1,40	4–5	11	3–40	ДОН
13	*Oncorhynchus gorbuscha*	4,0–7,9	19–24	24–30	30–40	4–40	40–50	1100–1300	76	5,50	2	2	0,6–2,9	ГРТ
14	*O. keta*	6,0–10,0	20–25	25–35	35–80	8–50	55–65	2000–3200	90	9,00	3–8	8	0,9–8,0	ГРТ
15	*O. nerka*	4,5–6,6	20–25	25–30	30–100	10–50	55–65	2000–3200	75	4,10	4–6	6	1,2–6,5	ГРТ
16	*O. kisutch*	4,5–7,9	19–24	24–30	30–150	15–55	55–65	2500–3500	80	7,00	3–5	5	1,2–7,6	ГРТ
17	*O. tschawytscha*	6,5–8,0	20–24	25–35	35–150	15–65	65–75	3500–6500	120	30,0	3–6	8	1,7–17,0	ГРТ
18	*O. masou*	4,5–5,0	18–24	24–30	30–150	15–45	45–50	1500–2000	79	9,00	3–4	7	1,4–5,2	ГРТ
19	*Parasalmo mykiss*	4,5–6,0	12–19	19–25	25–150	15–65	65–75	2500–4500	100	12,0	4–5	9	5–13	ГРТ
20	*Salvelinus malma*	3,2–6,0	8–12	12–27	27–100	10–30	30–50	300–1500	120	12,0	4–6	15	1–8	ГРТ
21	*S. leucomaenis*	4,0–6,0	8–15	15–30	30–150	15–40	40–60	400–3500	120	15,0	5–7	17	0,5–20,0	ГРТ
22	*S. levanidovi*	нд	нд	нд	30–100	10–40	40–50	700–1500	67	2,20	5–6	10	2,5–7,5	ГРТ
23	*Hypomesus olidus*	0,9–1,0	3–5	5–6	10–30	3–6	8,5–14,5	4–30	20	0,05	1–2	6	1,2–3,8	СУБ
24	*H. japonicus*	0,9–1,0	6–7	7–15	15–50	5–12	12–22	30–100	25	0,15	1–2	9	8,5–35	СУБ
25	*Mallotus catervarius*	0,8–1,2	4–6	6–40	40–80	8–13	13–16	15–25	23	0,04	1–3	6	3–22	ДОН
26	*Osmerus dentex*	0,8–1,3	4–8	8–30	30–75	7,5–20	20–25	50–150	36	0,43	3–4	11	9–112	СУБ
27	*Lota lota*	0,9–1,0	3–5	5–35	35–150	15–45	45–65	500–2000	120	24,0	3–4	24	50–3000	ДМС
28	*Eleginus gracilis*	0,8–1,7	3–21	21–27	27–130	13–20	20–35	50–350	54	1,30	2	15	5–690	ДМС
29	*Gadus macrocephalus*	0,8–1,4	3–25	25–35	35–180	18–50	50–80	2000–5000	125	25,0	2	17	140–6400	ДМС
30	*G. chalcogrammus*	1,2–1,8	3–25	25–40	40–100	10–30	30–50	300–700	107	5,70	2–3	20	58–1400	ПЛГ
31	*Hippoglossus stenolepis*	2,9–3,8	7–15	15–25	25–120	12–45	45–80	2000–6000	267	345,0	4–14	35	60–4000	ПЛГ
32	*Limanda aspera*	0,8–0,9	2–5	5–15	15–80	8–22	22–35	150–550	49	1,80	3–5	19	295–3600	ПЛГ

Таблица 8. Окончание. Начало на с. 185 / Table 8. The end. Begins on page 185

№	Латинское название Latin name	Икра Eggs	Предличинки Prolarva	Личинки Larvae	Молодь Juvenile	Неполовозрелые Immature	Взрослые рыбы Adult fishes				Возраст, лет Age, years		Плодовитость, тыс. икр. Fecundity, thous. eggs.	Тип икры* Type of eggs*
		L_x, мм / mm	L_x, мм / mm	L_x, мм / mm	L_x, мм / mm	L_x, см / cm	L_x, см / cm	W_x, г / g	L_{max}, см / cm	W_{max}, кг / kg	СЗР	MAX		
33	*Liopsetta glacialis*	1,5–1,7	3–6	6–17	17–105	10,5–15	15–20	50–100	35	0,65	4–5	12	50–200	ДОН
34	*Platichthys stellatus*	0,9–1,3	2–5	5–12	12–70	7–30	30–45	400–1200	91	9,10	3–4	40	99–3670	ПЛГ
35	*Pleuronectes quadrituberculatus*	1,6–2,2	5–8	8–15	15–60	6–25	25–45	300–1400	62	3,50	3–4	22	55–630	ПЛГ
36	*Gasterosteus aculeatus*	1,8–2,0	4–6	6–15	15–40	4–8	8–10	5–10	12	0,015	1	5	0,17–1,00	ГНЗ
37	*Pungitius pungitius*	1,7–1,9	4–5	5–11	11–30	3–5	5–7	1–2,5	9	0,008	1	5	0,35–0,96	ГНЗ
38	*Pungitius sinensis*	1,6–1,7	4–5	5–10	10–20	2–4,5	3,5–6,5	0,5–2	9	0,008	1	5	0,20–0,50	ГНЗ
39	*Hexagrammos lagocephalus*	2,0–2,6	7–15	15–30	30–80	8–35	40–50	850–1500	61	3,00	3–4	12	14–103	ГНЗ
40	*H. octogrammus*	1,5–2,0	7–15	15–30	30–50	5–15	15–25	50–200	42	0,70	2–3	12	1,6–9,0	ГНЗ
41	*H. stelleri*	1,6–1,9	7–15	15–30	30–60	6–17	17–30	70–350	48	1,60	2–3	>6	1,1–12,4	ГНЗ
42	*Cottus poecilopus*	2,0–2,4	5–7	7–12	12–25	2,5–6	6–8	2–6	14	0,02	3–4	8	0,1–0,5	ГНЗ
43	*Megalocottus platycephalus*	2,0–2,5	5–8	8–15	15–80	8–20	20–30	150–450	42	1,10	нд	нд	18–57	ДМС
44	*Microcottus sellaris*	1,8–2,3	6–8	8–12	12–30	3–8	8–12	7–25	17	0,08	нд	нд	нд	ДМС
45	*Myoxocephalus jaok*	1,2–2,6	7–10	10–20	20–100	10–30	30–50	500–2500	74	8,00	4–6	17	22–269	ДМС
46	*M. polyacanthocephalus*	1,5–2,2	7–12	12–20	20–120	12–35	35–65	700–3000	80	9,00	5–7	13	48–423	ДМС
47	*M. stelleri*	1,8–2,2	7–9	9–15	15–80	8–28	28–38	350–1000	62	3,20	3–4	12	1,2–30	ДМС
48	*Blepsias cirrhosus*	3,0–3,2	10–12	12–17	17–35	3,5–13	13–18	30–75	20	0,09	нд	6	0,23–0,40	СУБ
49	*Occella dodecaedron*	1,5–2,0	5–7	7–14	14–40	4–12	12–17	10–30	22	0,07	3–4	9	1,2–5,3	ДМС
50	*Pallasina aix*	1,5–1,8	5–7	7–23	23–40	4–10	10–15	5–20	21	0,06	2–3	5	0,4–0,5	ДМС
51	*Aptocyclus ventricosus*	2,2–2,5	5–6	6–20	20–80	8–20	20–30	600–1100	42	3,00	нд	нд	30–50	ДМС
52	*Liparis callyodon*	1,7–1,8	5–12	12–20	20–30	3–8	8–11	5–15	13	0,02	нд	нд	0,4–0,5	ДМС
53	*Zoarces elongatus*	1,6–2,0	28–30	30–40	40–80	8–20	20–30	50–150	56	0,75	2	10	0,02–0,19	ЖВР
54	*Alectrias alectrolophus*	0,9–1,2	8–12	12–30	30–60	6–8	8–10	3–5	14,5	0,016	2–3	7	0,35–0,75	ГНЗ
55	*Stichaeus punctatus*	1,5–2,0	8–15	15–30	30–80	8–11	11–13	7–12	17,5	0,03	2	5	1,6–2,5	ДОН
56	*Acantholumpenus mackayi*	1,0–1,4	10–15	15–35	35–80	8–35	35–40	200–250	60	0,80	2	14	нд	ДОН
57	*Lumpenus sagitta*	нд	5–20	20–35	35–100	10–25	25–35	60–200	51	0,60	2–3	8	нд	ДОН
58	*Opisthocentrus ocellatus*	1,9–2,1	9–10	10–30	30–50	5–10	10–13	5–11	17	0,025	нд	нд	0,7–3,3	ДОН
59	*Rhodymenichthys dolichogaster*	1,4–3,0	12–14	14–30	30–45	4,5–15	15–20	17–40	25	0,08	нд	нд	0,1–0,2	ДОН
60	*Trichodon trichodon*	3,3–3,5	10–13	13–25	25–70	7–15	15–25	40–215	31	0,43	2–3	8	4,0–7,3	ДМС
61	*Ammodytes hexapterus*	0,7–0,9	4–13	13–35	35–100	10–15	15–20	10–30	28	0,08	2–3	11	6–60	ДМС

Условные обозначения: L_x — средние размеры (диаметр икринок или длина тела рыб); W_x — средняя масса; W_{max} — максимальная масса; СЗР — возраст созревания; MAX — максимальный возраст; нд — нет данных; *: ПЛГ — пелагическая; ДМС — демерсальная; ДОН — донная; СУБ — откладывается на субстрат; ГРТ — закапывается в грунт; ГНЗ — откладывается в гнезда; ЖВР — живородящие.

Notes: L_x – average size (egg diameter or body length of fish); W_x – average weight; W_{max} – maximum weight; СЗР – age of maturity; MAX – maximum age; нд – no data; *: ПЛГ – pelagic; ДМС – demersal; ДОН – benthic; СУБ – eggs are laids on substrate; ГРТ – eggs are buries in the ground; ГНЗ – eggs are laids in the redd; ЖВР – viviparous.

эти факторы в совокупности определяют общие закономерности формирования сообществ рыб в эстуариях Камчатки, а также общее состояние и продуктивность их популяций (включая промысловые виды) и поэтому, безусловно, заслуживают специального изучения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

За всю историю исследований в эстуариях Камчатки, охваченных наблюдениями, было зарегистрировано ≈100 видов рыб, из которых только 1 вид круглоротых и 60 видов рыб (относящиеся к 45 родам и 23 семействам) можно считать представителями собственно эстуарной ихтиофауны этого региона. Именно они в той или иной степени являются эвригалинными и поэтому могут использовать отдельные камчатские эстуарии в качестве местообитаний на разных этапах жизненного цикла. Остальных рыб (порядка 40 видов, главным образом морских) следует считать для эстуариев экзотичными видами.

Современная ихтиофауна камчатских эстуариев сформирована главным образом нативными рыбами, из них только 2 пресноводных вида (карась и сазан) являются инвазивными. Эти рыбы попали в регион в результате акклиматизации во второй половине XX века и к настоящему моменту сформировали дикие популяции только в отдельных речных бассейнах южной и центральной частей п-ова Камчатка.

Основу биологического разнообразия эстуарной ихтиофауны Камчатки (в сумме примерно половину от общего числа видов рыб) составляют рыбы семейств Лососевые (16 видов, или 26%), Рогатковые (6 видов, 10%), Камбаловые (5 видов, 8%) и Корюшковые (4 вида, 7%). Заметную роль в составе эстуарных ихтиоценов региона играют также Колюшковые, Тресковые, Терпуговые и Лисичковые (по 3 вида). Представители других семейств представлены 1 или 2 видами. При этом из всех эстуарных рыб только 15 видов многочисленны и встречаются повсеместно — это горбуша, кета, мальма, малоротая и зубатая корюшки, трехиглая и девятиглая колюшки, а также звездчатая камбала и плоскоголовая широколобка. Другими весьма распространенными рыбами в эстуариях Камчатки являются кунджа, нерка, кижуч, чавыча, дальневосточная навага и полярная камбала. Все они формируют основу численности и/или биомассы ихтиоценов в подавляющем большинстве камчатских эстуариев.

Экологическое разнообразие эстуарных рыб Камчатки в целом небольшое. Из базовых экологических групп в эстуариях региона преобладают морские рыбы (не менее 33 видов, ≈56%). Кроме того, значительную роль в структуре эстуарных ихтиоценов играют также проходные рыбы (1 вид круглоротых и 14 видов рыб, 25%), а минимальный вклад вносят пресноводные жилые рыбы (13 видов, 21%). Рыбы, принадлежащие к группе собственно эстуарных (т. е. таких, у которых весь жизненный цикл проходит в эстуариях), на Камчатке, по всей видимости, отсутствуют. Это, очевидно, связано с региональной спецификой камчатских эстуариев, размеры которых относительно невелики, а их гидролого-морфологические условия не позволяют сформироваться самостоятельной и обособленной ихтиофауне. Поэтому из 14 известных сейчас жизненных стратегий (гильдий) эстуарных рыб, на Камчатке можно выделить только 7. Из них самая распространенная и многочисленная группировка — *анадромные рыбы* (15 видов, 25%), которые в то же время являются и наиболее «зависимыми» от эстуариев. Весьма важный вклад в экологическое разнообразие эстуарной ихтиофауны Камчатского региона вносят также *собственно морские рыбы* (19 видов, 31%). Существенно ниже значение других экологических группировок: *морских эстуарно-адаптированных* (7 видов, 12%); *пресноводных эстуарно-адаптированных*; *собственно пресноводных* (7 и 6 видов, 11 и 10% соответственно); *морских эстуарно-зависимых* (4 вида, 7%) и *полуанадромных* рыб (3 вида, 5%).

Сообщества рыб большинства эстуариев Камчатки в современных условиях формируются под действием природных процессов, среди которых ключевыми внешними факторами являются: 1) морфологическое строение и специфика гидрологического режима в эстуариях различных типов, которые создают внешние условия, необходимые для образования и существования биологических сообществ (в том числе эстуарных ихтиоценов); 2) локальные особенности биологического разнообразия ихтиофауны, от которого зависят состав и структура сообщества рыб в отдельно взятом эстуарии или на отдельном участке побережья.

Сравнительный анализ степени сходства рыбного населения в эстуариях разных гидролого-морфологических типов показал, что на Западной Камчатке (побережье Охотского моря) наиболее близки по этому показателю макроприливные воронкообразные (например, рр. Утхолок и Хайрюзова-Белоголовая), а также мезоприливные лагунно-русловые эстуарии

(рр. Ича, Крутогорова и Коль). Высокая степень сходства ихтиофаун в этих эстуариях объясняется главным образом большим числом одних и тех же видов проходных рыб. Мало отличается от других водных объектов состав ихтиофауны в небольших лагунно-лиманных эстуариях Западной Камчатки (например, рр. Ковран и Озерная), а также в крупных лагунно-русловых эстуариях этого района (р. Большая). В первом случае такие различия обусловлены отсутствием в мелководных лагунных эстуариях некоторых прибрежных морских рыб, а во втором — значительно большим видовым разнообразием рыбного населения в крупных лагунно-русловых эстуариях. Максимальным своеобразием сообществ рыб на Западной Камчатке характеризуется крупнейший гиперприливной эстуарий региона, расположенный в устьях рек Пенжина и Таловка, главным образом за счет пресноводных жилых рыб, которые обитают в бассейне этих рек.

Для мезо- и микроприливных эстуариев Восточной Камчатки (побережье Тихого океана и Берингова моря) характерен больший разброс значений степени сходства ихтиофаун. Среди исследованных эстуариев этого района можно выделить две основные группы водных объектов. К первой относятся несколько лагунно-озерных эстуариев, расположенных на юго-восточном побережье Камчатки (оз. Большой Вилюй, Калыгирь и Семлячик), а также эстуарии двух крупнейших рек Камчатского края (Камчатка и Вывенка). Достаточно близки к ним по видовому составу рыбного населения небольшой фьордовый эстуарий бух. Вилючинской, а также группа эстуариев (главным образом лагунного типа), расположенных в устьях рек Северо-Восточной Камчатки. Сходство этих водных объектов определяется в основном встречаемостью в них одних и тех же видов проходных и морских рыб. Во вторую группу на этом побережье можно включить только один водный объект — Авачинскую губу, которая представляет собой крупнейший и наиболее охваченный фаунистическими исследованиями морской эстуарий региона. Он отличается от всех остальных эстуариев Восточной Камчатки благодаря большому числу видов морских рыб, которые были отмечены в этом водном объекте.

В целом, видовое богатство рыбного населения эстуариев на восточном побережье Камчатки значительно выше, чем на западном. Так, на Восточной Камчатке (с учетом всех рыб, указанных для Авачинской губы) всего зарегистрировано 83 вида, тогда как на Западной Камчатке отмечено лишь 46 видов, причем как минимум 10 из них были представлены редкими пресноводными жилыми рыбами, обитающими только в бассейнах рек на крайнем северо-западе этого региона. Очевидно, данный факт связан с тем, что восточное побережье Камчатки характеризуется более мягкими климатическими условиями, а также большим типологическим разнообразием эстуариев, по сравнению с побережной зоной Охотского моря, по суровости близкого к арктическим морям. Такие условия создают на Восточной Камчатке большое разнообразие местообитаний и экологических ниш, которые могут быть успешно освоены рыбами различных экологических группировок (прежде всего, прибрежными морскими рыбами).

Таким образом, полученные данные позволяют также сделать вывод, что максимальное видовое разнообразие рыб характерно для крупных эстуариев Камчатки, которые в значительной степени открыты со стороны моря, где происходит свободный водообмен с прибрежными морскими участками (например, некоторые морские или русловые эстуарии). В таких водных объектах создается благоприятная среда для проникновения и обитания морских видов рыб. С другой стороны, все проходные или некоторые пресноводные эвригалинные виды, которые воспроизводятся в бассейнах тех же рек, также могут использовать эти же эстуарии в качестве местообитаний на отдельных этапах своего жизненного цикла. В наибольшей степени этот эффект проявляется в эстуариях крупнейших рек Камчатки, значительно более подверженных влиянию пресноводного стока (например, рр. Пенжина, Таловка, Камчатка, Большая, Вывенка). Следует подчеркнуть, что в целом сходные закономерности формирования ихтиофауны эстуариев были отмечены ранее в других регионах мира.

Мы надеемся, что результаты, представленные в настоящей работе, отчасти восполнили пробел в имеющихся сейчас знаниях об эстуариях и эстуарной ихтиофауне Камчатки и будут интересны не только специалистам, изучающим водные биологические ресурсы этого региона, но и ученым более широкого профиля. Тем не менее эти результаты следует считать только первым, своего рода базовым этапом наших исследований. Поэтому уже сейчас можно наметить круг научных задач, которые предстоит решить в будущем. Из них наиболее

важными и актуальными являются следующие темы исследований:

– *история происхождения и пути формирования ихтиофауны*, а также *вопросы зоогеографии рыб* и оценка значения эстуариев в распространении рыб по территории Камчатского края;

– *аутоэкологические исследования*, а именно: детальное изучение биологии и экологии рыб в эстуариях Камчатки (включая биологические показатели рыб; их пространственное распределение и миграции; особенности размножения и развития; питание, энергообмен и рост; состояние здоровья и индивидуальная смертность рыб; воздействие отдельных экологических факторов на рыб в эстуариях);

– *демэкологические исследования*, прежде всего: биологическая структура, численность, биомасса, воспроизводство и общая продуктивность популяций рыб; внутривидовые конкурентные взаимоотношения; популяционная смертность;

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

По нашему мнению, результаты вышеуказанных исследований позволят существенно расширить информацию о рыбах камчатских эстуариев и будут способствовать рациональному хозяйственному освоению и сохранению богатейших рыбных ресурсов Камчатского края — основы сырьевой базы рыбной промышленности этого региона.

СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

Агафонова К.Г. 1964. Гидрохимический режим рек Камчатки // Вопр. географии Камчатки. Вып. 2. С. 46–55.

Адамов А.А., Субботин С.И. 2010. Методическое пособие по учетному лову молоди тихоокеанских лососей бим-тралом 2,0/8,2 м. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 12 с.

Аладин Н.В. 1988. Концепция относительности и множественности зон барьерных соленостей // Журнал общей биологии. Т. 49, № 6. С. 825–833.

Алимов А.Ф. 2000. Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб.: Наука. 147 с.

Андриевская Л.Д. 1998. Условия формирования продукции поколений горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) (Salmonidae) в юго-западной части Берингова моря // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 4. С. 94–97.

Андриашев А.П. 1954. Рыбы северных морей СССР. М., Л.: АН СССР. 566 с.

Антонов Н.П. 2011. Промысловые рыбы Камчатского края: биология, запасы, промысел. М.: ВНИРО. 244 с.

Атлас пресноводных рыб России (в 2 т.). 2003. Под. ред. Ю.С. Решетникова. М.: Наука. 632 с.

Атлас-определитель рыб Камчатки и сопредельных территорий. 2015. Под. ред. Е.В. Есина. М.: ВНИРО. 144 с.

Базаркин В.Н., Бурканов В.Н., Максименков В.В., Токранов А.М. 1991. Опыт экосистемного подхода при исследовании сообществ прибрежных вод Камчатки (на примере эстуария р. Большой) / Проблемы и пути сохранения экосистем севера Тихоокеанского региона: Тез. докл. рабоч. совещ. Петропавловск-Камчатский: АН СССР. С. 99–101.

Балыкин П.А. 2006. Состояние и ресурсы рыболовства в западной части Берингова моря. М.: ВНИРО. 143 с.

Барабанщиков Е.И., Большаков С.Г. 2023. Эстуарно-прибрежные системы — переходная зона между пресноводными и морскими экосистемами // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 10. С. 16–25.

Барабанщиков Е.И., Магомедов Р.А. 2002. Состав и некоторые черты биологии рыб эстуарной зоны рек Южного Приморья // Изв. ТИНРО. Т. 131. С. 179–200.

Берг Л.С. 1932. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 1. Л.: Всесоюз. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. 543 с.

Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. 4-е изд. Ч. 1. М.; Л.: АН СССР. 467 с.

Берега Тихого океана. 1967. Под ред. В.П. Зенковича. М.: Наука. 375 с.

Березовская В.А., Емельянова А.А., Писарева Н.А. 2004. Таксономический состав альгофлор камчатского побережья // Вестник КамчатГТУ. № 3. С. 70–73.

Биота и сообщества дальневосточных морей: лагуны и заливы Камчатки и Сахалина. 1988. Владивосток: ДВО АН СССР. 200 с.

Биоэнергетика и рост рыб. 1983. Ред.: У. Хоар, Д. Рендолл, Д. Бретт. М.: Легк. и пищ. пром-сть. 408 с.

Бирман И.Б. 1985. Морской период жизни и вопросы динамики стад тихоокеанских лососей. М.: Агропромиздат. 208 с.
Богданов В.Д., Карпенко В.И., Норинов Е.Г. 2005. Водные биологические ресурсы Камчатки. Биология, способы добычи, переработка. Петропавловск-Камчатский: Новая Книга. 264 с.
Богданов К.Т., Горбачев В.В., Мороз В.В. 1991. Атлас приливов Берингова, Охотского и Японского морей. Изд. ТОИ ДВО РАН. 29 с.
Богуцкая Н.Г., Насека А.М. 2004. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М.: Тов-во науч. изд. КМК. 389 с.
Бойченко И.Г. 1961. Рельеф дна Карагинского залива // Тр. ИО АН СССР. Т. 50. С. 3–20.
Борец Л.А. 2000. Аннотированный список рыб дальневосточных морей. Владивосток: ТИНРО-Центр. 192 с.
Бугаев А.В., Зикунова О.В., Артюхина Н.Б., Шубкин С.В. 2023б. Аналитический обзор итогов лососевых путин в Камчатском крае в 2018–2022 гг. (прогнозы, промысел, запасы). Сообщение 2 (нерка, кижуч, чавыча) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 68. С. 42–62.
Бугаев А.В., Зикунова О.В., Шпигальская Н.Ю., Артюхина Н.Б., Шубкин С.В., Коваленко М.Н., Лозовой А.П. 2023а. Аналитический обзор итогов лососевых путин в Камчатском крае в 2018–2022 гг. (прогнозы, промысел, запасы). Сообщение 1 (горбуша, кета) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 68. С. 5–41.
Бугаев В.Ф., Вронский Б.Б., Заварина Л.О., Зорбиди Ж.Х., Остроумов А.Г., Тиллер И.В. 2007. Рыбы реки Камчатка. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 459 с.
Бугаев В.Ф., Кириченко В.Е. 2008. Нагульно-выростные озера азиатской нерки (включая некоторые другие водоемы ареала). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 280 с.
Бусарова О.Ю. 2023. Дифференциация проходной мальмы и белого гольца (Salvelinus, Salmonidae) в нижнем течении реки Камчатки / Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : Матер. XXIV Междунар. конф. (8–9 ноября 2023 г.). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 25–28.
Бусарова О.Ю., Коваль М.В. 2017. О разнообразии паразитов камчатского хариуса (*Thymallus arcticus mertensii*) реки Пенжина (бассейн Охотского моря) / Дальневосточные моря и их бассейны: биоразнообразие, ресурсы, экологические проблемы : Сб. матер. II Всерос. конф. с междунар. участием (3–4 октября 2017 г.). С. 20–21.
Бусарова О.Ю., Коваль М.В. 2018а. Паразитофауна молоди пенжинского омуля *Coregonus subautumnalis* (река Пенжина, Камчатский край) / Биологические проблемы Севера : Матер. Междунар. науч. конф. (Магадан, 18–22 сентября 2018 г.). ИБПС ДВО РАН. С. 6–8.
Бусарова О.Ю., Коваль М.В. 2018б. Паразиты обыкновенного валька *Prosopium cylindraecum* реки Пенжина, Камчатка / Актуальные проблемы освоения биологических ресурсов Мирового океана : Матер. V Междунар. науч.-технич. конф. (Владивосток, 22–24 мая 2018 г.). Дальрыбвтуз. С. 46–47.
Бусарова О.Ю., Коваль М.В., Есин Е.В., Маркевич Г.Н. 2019. Разделение трофических ниш молоди лососеобразных рыб в нижнем течении реки Пенжина (Камчатский край, Россия) // Заповедная наука. Т. 4, № 2. С. 83–94.
Буторина Т.Е., Бусарова О.Ю., Коваль М.В. 2018. Паразитофауна полупроходной девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* нижнего течения реки Пенжина // Паразитология. Т. 52, № 3. С. 214–223.
Буторина Т.Е., Бусарова О.Ю., Коваль М.В. 2023. Паразиты рыб гиперприливного эстуария р. Пенжина (бассейн Охотского моря) // Биология внутренних вод. № 1. С. 106–114.
Буторина Т.Е., Коваль М.В. 2018а. О паразитах девятииглой колюшки эстуарной зоны р. Пенжина / Биологические проблемы Севера : Матер. Междунар. науч. конф. (Магадан, 18–22 сентября 2018 г.). ИБПС ДВО РАН. С. 9–11.
Буторина Т.Е., Коваль М.В. 2018б. Паразиты рыб в экосистеме нижнего течения реки Пенжина (Северо-Западная Камчатка) / Прибрежно-морская зона Дальнего Востока России: от освоения к устойчивому развитию : Матер. Всерос. науч. конф. с междунар. участием (Владивосток, 8–10 ноября 2018 г.). ДВФУ. С. 25–26.
Буторина Т.Е., Коваль М.В. 2019. Фауна паразитов обыкновенного гольяна *Phoxinus phoxinus* нижнего течения рек Пенжина и Таловка // Паразитология. Т. 53, № 1. С. 61–72.
Буторина Т.Е., Коваль М.В. 2020. Паразитофауна рыб, симпатрично обитающих в бассейне р. Пенжина, как отражение экологических различий между видами / Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : Матер. XXI Междунар. конф. (18–19 ноября 2020 г.). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 38–41.
Бушуев В.П., Барабанщиков Е.И. 2012. Пресноводные и эстуарные рыбы Приморья. Владивосток: Дальрыбвтуз. 314 с.

Варкентин А.И., Иванов П.Ю., Бугаев А.В., Шевляков Е.А., Корнев С.И. 2016. Резервы рыболовства в прикамчатских водах: состояние запасов, проблемы освоения / Морские биологические исследования: достижения и перспективы : Сб. матер. Всерос. науч.-практич. конф. с междунар. участием (Севастополь, 19–24 сентября 2016 г.). Т. 2. ИМБИ им. А.О. Ковалевского РАН. С. 349–353.

Варнавский В.С. 1990. Смолтификация лососевых. Владивосток: ДВО РАН СССР. 180 с.

Василец П.М. 2000. Корюшки прибрежных вод Камчатки : Дис. … канд. биол. наук. Владивосток: ДВО РАН. 192 с.

Василец П.М., Карпенко В.И., Максименков В.В. 1998. Некоторые сведения об ихтиофауне Авачинской губы / Сб. науч. статей по экологии и охране окружающей среды Авачинской бухты. Петропавловск-Камчатский: Госкомкамчатэкологии. С. 65–70.

Василец П.М., Карпенко В.И., Максименков В.В. 1999. Ихтиофауна эстуариев рек Восточной Камчатки / Пробл. охраны и рац. использ. биоресурсов Камчатки : Тез. докл. обл. науч.-практ. конф. Петропавловск-Камчатский: Госкомкамчатэкология. С. 48–49.

Васьковский М.Г. 1960. Типизация рек Камчатки и некоторые вопросы изучения их стока // Тр. ДВНИГМИ. Вып. 11. С. 130–153.

Введенская Т.Л., Травина Т.Н. 2007. Значение бентосных беспозвоночных в формировании структуры дрифта в реках Западной Камчатки // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 9. С. 40–49.

Виноградов К.А. 1947. Фауна прикамчатских вод Тихого океана : Дис. … докт. биол. наук. Л.: ЗИН АН СССР. Т. 1. 377 с.

Виноградов К.А. 1949а. О сезонных изменениях состава ихтиофауны Авачинской губы (Восточная Камчатка) // Зоологич. журнал. Т. 28, № 6. С. 573–574.

Виноградов К.А. 1949б. Зоогеографический очерк прибрежной морской фауны Юго-Восточной Камчатки // Зоологич. журнал. Т. 28, № 1. С. 99–101.

Владимиров В.И. 1957. К биологической классификации рыб: проходные, полупроходные // Зоологич. журнал. Т. 36, № 8. С. 35–47.

Власова Г.А., Глебова С.Ю. 2008. Сезонная изменчивость поверхностных течений Охотского моря под влиянием синоптических процессов // Изв. ТИНРО. Т. 154. С. 259–269.

Войтович В.В. 1981. Обследование р. Энычаваям. Петропавловск-Камчатский: ГАКО № 210.2.1253. 31 с.

Войтович В.В., Войтович Н.В. 1981. Обследование р. Куюл. Петропавловск-Камчатский: ГАКО № 210.2.1254. 23 с.

Волобуев В.В., Марченко С.Л. 2011. Тихоокеанские лососи континентального побережья Охотского моря (биология, популяционная структура, динамика численности, промысел). Магадан: СВНЦ ДВО РАН. 303 с.

Воскобойникова О.С., Назаркин М.В., Голубова Е.Ю. 2012. Ранние стадии развития рыб северной части Охотского моря // Исслед. фауны морей. Т. 68 (76). (под. ред. А.В. Балушкина). СПб.: ЗИН РАН. 108 с.

Вулканы Камчатки и Курильских островов. 2015. Спец. выпуск журнала «Вестник РФФИ». № 2. 105 с.

Гаврюсева Т.В., Рязанова Т.В. 2018. Гистопатологические изменения внутренних органов звездчатой камбалы *Platichthys stellatus* (Pallas, 1788) как индикатор экологического состояния Авачинской губы (Камчатка) / Загрязнение морской среды: экологический мониторинг, биоиндикация, нормирование : Сб. статей Всерос. науч. конф. с междунар. участием. Севастополь: Колорит. С. 49–55.

Географическое распространение рыб и других промысловых животных Охотского и Берингова морей. 1955. Тр. ИО АН. Т. XIV. М.: Изд. АН СССР. 120 с.

Геология СССР. 1964. Камчатка, Курильские и Командорские острова. Т. 31. Ч. 1. Геологическое описание. М.: Недра. 743 с.

Гершанович Д.Б. 1962. Рельеф и современные осадки беринговоморского шельфа // Тр. ВНИРО. Т. 46. С. 164–189.

Гидрологическая изученность. 1964. Т. 20. Камчатка. Л.: Гидрометеоиздат. 258 с.

Гидрометеорология и гидрохимия морей : монографический справочник. Т. IX: Охотское море. Вып. 1: Гидрометеорологические условия. 1998. Ред. Ф.С. Терзиев. СПб.: Гидрометеоиздат. 345 с.

Гидрометеорология и гидрохимия морей : монографический справочник. Т. X: Берингово море. Вып. 1: Гидрометеорологические условия. 1999. Ред. Ф.С. Терзиев. СПб.: Гидрометеоиздат. 301 с.

Горбанев В.А., Добровольский А.Д. 1972. Некоторые особенности горизонтальной структуры вод западной части субарктического района Тихого океана // Вестник МГУ. Сер. 5 «География». № 6. С. 53–61.

Горин С.Л. 2007. Гидролого-экологические условия эстуариев рек Камчатки в летний период // Вестник МГУ. Сер. 5 «География». № 5. С. 38–44.

Горин С.Л. 2009. Гидролого-морфологические процессы в эстуариях Камчатки : Дис. … канд. геогр. наук. М.: ВНИРО. 193 с.

Горин С.Л. 2012. Эстуарии полуострова Камчатка: теоретические подходы к изучению и гидролого-морфологическая типизация. Итоги 10 лет исследований // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 27. С. 5–12.

Горин С.Л. 2013а. Современные морфологическое строение и гидрологический режим эстуария реки Камчатки // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 31. С. 6–26.

Горин С.Л. 2013б. Гидролого-морфологические процессы в эстуарии реки Большой Вилюй (восточное побережье Камчатки) // Водн. ресурсы. Т. 40, № 1. С. 3–18.

Горин С.Л. 2014. Морфодинамика устья реки Камчатка в XVIII–XX вв. и ее влияние на гидрологический режим устьевых водоемов // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 32. С. 79–88.

Горин С.Л. 2015. Исторические свидетельства о состоянии устьевой области реки Камчатка в XVIII–XX вв. // Тр. ВНИРО. Т. 158. С. 167–185.

Горин С.Л., Коваль М.В. 2014. Гидрологический режим и особенности обитания проходных рыб эстуариев рек Хайрюзова и Белоголовая (Западная Камчатка) в зимний период // Бюллетень № 9 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». Владивосток: ТИНРО-Центр. С. 199–213.

Горин С.Л., Коваль М.В. 2015а. Состояние и перспективы исследований в эстуариях Камчатского края / Фундаментальные проблемы воды и водных ресурсов: Тр. IV Всерос. науч. конф. с междунар. участием (Москва, 15–18 сентября 2015 г.). ИВП РАН. С. 402–405.

Горин С.Л., Коваль М.В. 2015б. О комплексных исследованиях в устьевой области рек Пенжина и Таловка в 2015 г. // Тр. ВНИРО. Т. 158. С. 186–189.

Горин С.Л., Коваль М.В. 2018. Лагуны в приливных устьях рек Камчатки и Корякии / Арктические берега: путь к устойчивости : Матер. XXVII Междунар. береговой конф. (Мурманск, 24–29 сентября 2018 г.). С. 44–47.

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

Горин С.Л., Коваль М.В. 2019б. Различные механизмы удлинения блокирующих аккумулятивных форм (кос) в лагунах Камчатки / Закономерности проявления эрозионных и русловых процессов в различных природных условиях : Матер. V Всерос. науч. конф. с междунар. участием (Москва, 3–6 сентября 2019 г.). М.: Ленард. С. 164–167.

Горин С.Л., Коваль М.В., Ильясов А.К., Корзинин Д.В., Завадский А.С. 2018а. Первые сведения о гидрологическом режиме лагун (эстуариев) в устьях рек Ича и Крутогорова (Западная Камчатка) / Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : Матер. XIX Междунар. конф. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 72–76.

Горин С.Л., Коваль М.В., Козлов К.В., Левашов С.Д., Никулин Д.А., Терский П.Н., Штремель М.Н. 2012. Первые результаты комплексных исследований в эстуариях рек Хайрюзова и Белоголовая (Западная Камчатка) / Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : Матер. XIII Междунар. конф. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 76–80.

Горин С.Л., Коваль М.В., Попрядухин А.А., Степаненко В.М. 2018б. Лагунные озера на берегах Камчатки: разнообразие и изменчивость гидрологического режима под воздействием речного стока, морских приливов, холодного климата и активной морфодинамики / Пресноводные экосистемы — современные вызовы : Тез. докл. Междунар. конф. (Иркутск, 10–14 сентября 2018 г.). С. 163–164.

Горин С.Л., Коваль М.В., Сазонов А.А., Терский П.Н. 2014а. Исследование гидрологического режима гиперприливного устья реки Пенжина / Речной сток: пространственно-временная изменчивость и опасные гидрологические явления : Сб. тр. III Открытой конф. Науч.-образоват. Центра (Москва, 13 ноября 2014 г.). М.: МГУ, ИВП РАН. С. 171–173.

Горин С.Л., Коваль М.В., Сазонов А.А., Терский П.Н. 2015. Современный гидрологический режим нижнего течения реки Пенжины и первые сведения о гидрологических процессах в ее эстуарии (по результатам экспедиции 2014 г.) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 37. С. 33–52.

Горин С.Л., Корзинин Д.В., Коваль М.В., Головлев П.П., Завадский А.С. 2018в. Морфодинамика устья Ичинской лагуны (Западная Камчатка) / Арктические берега: путь к устойчивости : Матер. XXVII Междунар. береговой конф. (Мурманск, 24–29 сентября 2018 г.). С. 48–51.

Горин С.Л., Лепская Е.В., Маркевич Г.Н., Анисимова Л.А. 2014б. Устьевая область реки Камчатка в начале XX века: гидрологический режим,

морфологическое строение, водная биота (по материалам экспедиции Ф.П. Рябушинского) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 32. С. 89–101.

Горин С.Л., Попрядухин А.А., Коваль М.В. 2019а. Гидрологические процессы в лагунно-русловом эстуарии в теплый период года (на примере устья реки Большая, Западная Камчатка) // Водн. ресурсы. Т. 46, №1. С. 2–13.

Горин С.Л., Попрядухин А.А., Коваль М.В. 2019б. Меромиктические озера на берегах Камчатки / География: развитие науки и образования : Коллект. моногр. по матер. Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием «LXXII Герценовские чтения». СПб. С. 286–291.

Горин С.Л., Романенко Ф.А., Коваль М.В. 2016. Первые сведения о зимнем гидрологическом режиме и ледяном покрове в гиперприливном устье реки Пенжина / Ледовые и термические процессы на водных объектах России : Матер. V Всерос. конф. (Владимир, 11–14 октября 2016 г.). Ин-т водных проблем РАН. С. 89–95.

Гребницкий Н.А. 1880. Исследования морской фауны Великого океана в Авачинской губе // Изв. Восточно-сибирского отдела Императорского РГО. Т. XI. № 1–2. С. 83–86.

Гребницкий Н.А. 1897. Список рыб, водящихся у островов Командорских и полуострова Камчатка // Вестник рыбопромышленности. № 6–7. С. 323–339.

Григорьев С.С. 2007. Ранние стадии рыб северо-востока России (прибрежные морские воды и внутренние водоемы): Атлас-определитель (под ред. А.М. Токранова). Владивосток: ДВО РАН. 331 с.

Григорьев С.С., Седова Н.А. 2014. Таксономическое разнообразие морских рыб северо-востока России на основании распределения ранних стадий развития // Вестник КамчатГТУ. № 30. С. 55–63.

Григорьев С.С., Седова Н.А. 2020. Зоогеографическая характеристика морских рыб, обитающих вблизи п-ова Камчатка на основании распределения ранних стадий в планктоне // Вестник СВНЦ ДВО РАН. № 3. С. 94–108.

Григорьев С.С., Седова Н.А., Лозовой А.П., Кожевников А.В. 2020. Ихтиопланктон эстуариев рек западного побережья Камчатки в июне 2018 г. / Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : Матер. XXI Междунар. науч. конф. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 205–208.

Григорьев С.С., Седова Н.А., Токранов А.М. 2023. Описание и экология личинок рыбы-лягушки *Aptocyclus ventricosus* из бухт юго-восточного побережья Камчатки // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : Матер. XXIV Междунар. конф. (8–9 ноября 2023 г.). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 173–177.

Грищенко О.Ф. 2002. Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел). М.: ВНИРО. 247 с.

Гущин А.В., Шаврина И.А. 2018. Современное состояние промысловой ихтиофауны эстуариев южной части Балтийского моря как следствие антропогенного воздействия. Сообщение 2. Куршский залив // Регион. экология. № 2 (52). С. 54–64.

Давыдов Б.В. 1923. Лоция побережий РСФСР Охотского моря и восточного берега полуострова Камчатки с островом Карагинским включительно. Владивосток: Упр. по обеспечению безопасности кораблевождения Дал. Востока. 1498 с.

Дальний Восток и берега морей, омывающих территорию СССР. Геоморфология СССР. 1982. М. 278 с.

Датский А.В., Андронов П.Ю. 2007. Ихтиоцен верхнего шельфа северо-западной части Берингова моря. Магадан: СВНЦ ДВО РАН. 261 с.

Демешкина Ж.В. 1983. Донная растительность лагуны Семячик (Юго-Восточная Камчатка) // Биологические проблемы Севера. Магадан: ДВНЦ АН СССР. Ч. 2. С. 425–426.

Джиллер П. 1988. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир. 184 с.

Дрягин П.А. 1962. Состояние и основные задачи ихтиологических исследований в СССР / Вторая зоологическая конференция БССР. С. 55–63.

Дубина В.А., Файман П.А., Жабин И.А., Пономарев В.И., Кузлякина Ю.А. 2012. Течения Охотского моря по спутниковым данным и результатам численного моделирования // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. Т. 9, № 1. С. 206–212.

Дылдин Ю.В., Орлов А.М. 2016. Ихтиофауна пресных и солоноватых вод острова Сахалин: аннотированный список с таксономическими комментариями. 2. Семейства Cyprinidae–Salmonidae // Вопр. ихтиологии. Т. 56, № 5. С. 525.

Дылдин Ю.В., Орлов А.М. Великанов А.Я., Макеев С.С., Романов В.И., Ганель Л. 2018. Аннотированный список морской и солоноватоводной ихтиофауны залива Анива (Охотское море, о. Сахалин). 1. Семейства Petromyzontidae–Agonidae // Вопр. ихтиологии. Т. 58, № 4. С. 421–449.

Дылдин Ю.В., Орлов А.М. Великанов А.Я., Макеев С.С., Романов В.И., Морузи И.В., Ганель Л.

2020. Ихтиофауна залива Анива (остров Сахалин, Охотское море). Новосибирск: Новосиб. гос. аграрный ун-т. 396 с.

Дылдин Ю.В., Орлов А.М., Ганель Л., Романов В.И., Фрике Р., Васильева Е.Д. 2022. Ихтиофауна пресных и солоноватых вод России и прилегающих территорий: аннотированный список с таксономическими комментариями. 1. Семейства Petromyzontidae–Pristigasteridae // Вопр. ихтиологии. Т. 62, № 3. С. 294.

Дылдин Ю.В., Орлов А.М., Ганель Л., Романов В.И., Фрике Р., Васильева Е.Д. 2023а. Ихтиофауна пресных и солоноватых вод России и прилегающих территорий: аннотированный список с таксономическими комментариями. 2. Отряд Cypriniformes, подотряды Catostomoidei, Cobitoidei и Cyprinoidei // Вопр. ихтиологии. Т. 63, № 4. С. 386.

Дылдин Ю.В., Орлов А.М., Романов В.И. 2023б. Первая таксономическая ревизия ихтиофауны о. Сахалин / Вопросы экологии водоемов и интенсификации рыбного хозяйства Сибири. Томск: Томский гос. ун-т. С. 137–144.

Дьяков Ю.П. 2011. Камбалообразные (Pleuronectiformes) дальневосточных морей России (пространственная организация фауны, сезоны и продолжительность нереста, популяционная структура вида, динамика популяций). Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 438 с.

Дьяков Ю.П., Бугаев А.В. 2023. О промысловой эксплуатации биологических ресурсов в водах Камчатского края // Вестник КамчатГТУ. № 63. С. 66–77.

Дьяков Ю.П., Карпенко В.И., Шевляков Е.А. 2012. Водные биологические ресурсы Камчатки. Динамика, современное состояние, промысел / Мат-лы Всерос. науч. конф., посвящ. 80-летн. юбилею ФГУП «КамчатНИРО». Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. С. 10–21.

Ежегодные и многолетние данные о режиме и качестве вод морей и морских устьев рек. 2018а. Водный кадастр Российской Федерации. Разд. 1. Поверхностные воды (Т. 4. Ч. 1. Охотское море). Обнинск. Росгидромет. (электронная база данных)

Ежегодные и многолетние данные о режиме и качестве вод морей и морских устьев рек. 2018б. Водный кадастр Российской Федерации. Разд. 1. Поверхностные воды (Т. 4. Ч. 1. Берингово море). Обнинск. Росгидромет. (электронная база данных)

Ермакова А.С. 2009. Русловые процессы на реках Камчатки : Автореф. дис. … канд. геогр. наук. М.: МГУ. 24 с.

Есин Е.В., Маркевич Г.Н. 2017. Гольцы рода *Salvelinus* азиатской части Северной Пацифики: происхождение, эволюция, современное разнообразие. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 188 с.

Есин Е.В., Чалов С.Р. 2014. Экологическая классификация рек вулканических территорий Камчатки // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 6. С. 220–238.

Животные и растения залива Петра Великого. 1976. Л.: Наука. 412 с.

Замбриборщ Ф.С. 1990. Ихтиофауна лиманов и их рыбохозяйственное использование / Лиманы Северного Причерноморья. Киев: Наукова думка. С. 170–185.

Захарихина Л.В. 2009. Провинции почв Камчатки, различающиеся составом и возрастом вулканических пеплов, на которых они образованы // Вестник Томского гос. ун-та. Биология. № 2 (6). С. 95–110.

Земнухов В.В. 2008. Ихтиофауна залива Пильтун (Северо-Восточный Сахалин): состав, экология, происхождение : Дис. … канд. биол. наук. Владивосток: ИБМ ДВО РАН. 129 с.

Золотов О.Г. 2012. Обзор биологии терпугов рода *Hexagrammos* прикамчатских вод // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 24. С. 30–67.

Золотов О.Г., Варкентин А.И., Балыкин П.А., Буслов А.В. 2012. Исследования морских промысловых рыб прикамчатских вод // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 25. С. 98–122.

Зюганов В.В. 1991. Семейство колюшковых (Gasterosteidae) мировой фауны. Фауна СССР. Новая серия. Л.: Наука. Т. 5. Вып. 1, № 137. 261 с.

Иванков В.Н., Андреева Н.В., Тяпкина Н.В., Рухлов Ф.Н., Фадеева Н.П. 1999. Биология и кормовая база молоди тихоокеанских лососей в ранний морской период жизни. Владивосток: ДВГУ. 260 с.

Иванова М.Б. 2005. Состав, распределение и количественная характеристика сообществ макробентоса и их модификаций на литорали в районе поселка Усть-Палана (Охотское море, залив Шелихова) // Изв. ТИНРО. Т. 143. С. 270–304.

Иванова М.Б. 2009. Макробентос литорали вершины Пенжинской губы (Охотское море) // Современный мир, природа и человек : Сб. науч. тр. Т. 1, № 2. С. 119–121.

Иванова М.Б., Цурпало А.П. 2015. Макробентос литорали Гижигинской и Ямской губ (залив Шелихова, Охотское море) // Изв. ТИНРО. Т. 182. С. 144–161.

Ивченко В.В., Носкова Е.Д. 1985. Рыбные ресурсы Куршского залива. Калининград: Кн. изд-во. 238 с.
Ильин А.В. 1961. Рельеф дна Камчатского залива // Тр. ИО АН СССР. Т. 50. С. 21–28.
Ионин А.С. 1959. Берега Берингова моря. М.: АН СССР. 357 с.
Кагановский А.Г. 1938. Ихтиологические исследования на Дальнем Востоке за 15 лет советской власти // Вести. ДВФ АН СССР. № 30 (3). С. 191–199.
Кальченко Е.И., Коваль М.В., Попков А.А. 2020. Адаптационные изменения биохимических показателей у молоди кеты из эстуария рек Пенжина и Таловка (Северо-Западная Камчатка) / Физиолого-биохимические и молекулярно-генетические механизмы адаптаций гидробионтов : Тез. докл. на Всерос. конф. с междунар. участием (Борок, 24–28 октября 2020 г.). С. 20.
Камчатский край (общие сведения). 2023. Офиц. сайт Правительства Камчатского края (www.kamgov.ru/overview).
Канаев В.Ф. 1959. Рельеф дна Кроноцкого залива // Тр. ИО АН СССР. Т. 36. С. 5–20.
Каплин П.А., Леонтьев О.К., Лукьянова С.А., Никифоров Л.Г. 1991. Берега. Природа мира. М.: Мысль. 480 с.
Карманов Г.Е. 1990. Особенности режима эстуариев и прибрежных вод в период ската молоди западнокамчатской горбуши в связи с формированием численности нерестовой части стада (Ч. I. Роль приливно-отливных процессов). Петропавловск-Камчатский: Архив КамчатНИРО. Инв. № 5450. 11 с.
Карпенко В.И. 1982. Особенности биологии молоди кижуча, нерки и чавычи в прибрежных водах Восточной Камчатки // Биология моря. № 6. С. 33–41.
Карпенко В.И. 1983. Биология молоди тихоокеанских лососей в прибрежных водах Камчатки : Автореф. дис. … канд. биол. наук. Владивосток. 22 с.
Карпенко В.И. 1998. Ранний морской период жизни тихоокеанских лососей. М.: ВНИРО. 165 с.
Карпенко В.И., Коваленко М.Н., Василец П.М., Багин Б.Н., Кондрашенков Е.Л., Ерохин В.Г., Адамов А.А., Смородин В.П., Максименков В.В., Яковлев В.М. 1997. Методика морских исследований тихоокеанских лососей (методич. пособие). Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 64 с.
Карпенко В.И., Лозовой А.П., Погорелова Д.П., Бонк А.А. 2016. Ихтиофауна и пищевые отношения молоди рыб р. Коль // Материалы по биоразнообразию бассейна реки Коль (Западная Камчатка) : Монография. Петропавловск-Камчатский: КамчатГТУ, Камчатпресс. С. 108–146.
Картографический атлас Камчатского края (часть 2). 2015. Хабаровск: Дальневост. аэрогеодезич. предприятие. 128 с.
Каталог позвоночных Камчатки и сопредельных морских акваторий. 2000. Петропавловск-Камчатский: Камч. печатный двор. 166 с.
Кафанов А.И., Иванова М.Б., Колтыпин М.В. 2004. Состояние изученности литорали российских дальневосточных морей // Биология моря. Т. 30, № 4. С. 320–330.
Кафанов А.И., Кудряшов В.А. 2000. Морская биогеография : Учеб. пособие. М.: Наука. 176 с.
Кафанов А.И., Плехов С.П. 2001. Донные сообщества лагуны Семячик (Кроноцкий биосферный заповедник, Восточная Камчатка) // Биология моря. Т. 27, № 2. С. 121–127.
Кафанов А.Н, Андреева В.В., Саматов А.Д. 1988. Состав и суточная динамика зоопланктона лагуны Семячик (Восточная Камчатка) / Биота и сообщества дальневосточных морей: лагуны и заливы Камчатки и Сахалина. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 155–169.
Кафанов А.Н, Печенева Н.В. 2002. Состав и происхождение биоты лагун Северо-Восточного Сахалина // Изв. ТИНРО. Т. 130. С. 297–328.
Кацыка А.П. 1966. Климат Камчатки / Камчатская область: Сб. статей и очерков по географии. Петропавловск-Камчатский: Дальневост. кн. изд-во. 169 с.
Кириллова Е.А., Кириллов П.И., Павлов Д.С. 2015. Особенности освоения нагульного водоема молодью нерки *Oncorhynchus nerka* в первый год жизни в бассейне Курильского озера / Современное состояние и методы изучения экосистем внутренних водоемов : Сб. матер. Всерос. науч. конф. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. С. 59–65.
Китаев С.П. 1983. К систематике *Coregonus lavaretus* complex Евразии / Лососевые Карелии. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР. Инст. Биологии. С. 18–42.
Клочкова Н.Г. 1998. Водоросли-макрофиты дальневосточных морей России : Автореф. дис. … д-ра биол. наук. Владивосток. 45 с.
Клочкова Н.Г., Березовская В.А. 1997. Водоросли Камчатского шельфа. Распространение, биология, химический состав. Владивосток, Петропавловск-Камчатский: Дальнаука. 155 с.
Клочкова Н.Г., Березовская В.А. 2001. Макрофитобентос Авачинской губы и его антропогенная деструкция. Владивосток: Дальнаука. 208 с.
Клочкова Н.Г., Королева Т.Н., Кусиди А.Э. 2009а. Атлас водорослей-макрофитов прикамчатских

вод. Т. 1. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 217 с.
Клочкова Н.Г., Королева Т.Н., Кусиди А.Э. 2009б. Атлас водорослей-макрофитов прикамчатских вод. Т. 2. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 302 с.
Клочкова Н.Г., Королева Т.Н., Кусиди А.Э. 2009в. Видовой состав и особенности вегетации водорослей-макрофитов в Авачинском заливе. Петропавловск-Камчатский: КамчатГТУ. 165 с.
Коблицкая А.Ф. 1981. Определитель молоди пресноводных рыб. М.: Легкая и пищ. пром-сть. 208 с.
Коваленко М.Н., Адамов А.А., Ким Э.Д. 2008. Орудия учетного лова молоди лососевых и их зона действия // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 10. С. 136–150.
Коваль М.В. 2007. Результаты траловых исследований КамчатНИРО в прибрежных водах Камчатки в июне–августе 2007 г. // Бюллетень № 2 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». Владивосток: ТИНРО-Центр. С. 196–202.
Коваль М.В. 2008. Распределение, миграции и размерно-весовая характеристика молоди тихоокеанских лососей в прибрежных водах Западной Камчатки и в Камчатском заливе в летний период 2004–2007 гг. // Бюллетень № 3 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». Владивосток: ТИНРО-Центр. С. 115–124.
Коваль М.В. 2010. Зоопланктон: состав, структура / в кн. «Эволюция и современное состояние экосистемы западной части Берингова моря», Ростов-на-Дону, Изд. Южн. науч. центра РАН. С. 79–105.
Коваль М.В., Горин С.Л. 2016. Эстуарии Камчатского края. Результаты и перспективы изучения // Морские биологические исследования: достижения и перспективы : Сб. матер. Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием (Севастополь, 19–24 сентября 2016 г.). Т. 2. ИМБИ им. А.О. Ковалевского РАН. С. 315–318.
Коваль М.В., Горин С.Л. 2020. Влияние физико-географических условий на состояние ресурсов анадромных рыб п-ова Камчатка / Моря России: исследования береговой и шельфовой зон : Сб. матер. Всерос. науч. конф. (Севастополь, 21–25 сентября 2020 г.). С. 411–412.
Коваль М.В., Горин С.Л. 2021а. Биологические ресурсы промысловых видов рыб и специфика их освоения в различных эстуариях Камчатского края / Изучение водных и наземных экосистем: история и современность : Тез. докл. Междунар. науч. конф. (Севастополь, 13–18 сентября 2021 г.). Севастополь: ФИЦ ИнБЮМ. С. 568–569.
Коваль М.В., Горин С.Л. 2021б. Условия формирования видового разнообразия ихтиофауны в эстуариях Камчатки / Изучение водных и наземных экосистем: история и современность : Тез. докл. Междунар. науч. конф. (Севастополь, 13–18 сентября 2021 г.). Севастополь: ФИЦ ИнБЮМ. С. 113–115.
Коваль М.В., Горин С.Л., Бугаев А.В., Фролов О.В., Жаравин М.В. 2015в. Многолетняя динамика и современное состояние ресурсов промысловых рыб рек Пенжина и Таловка (Северо-Западная Камчатка) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 37. С.146–163.
Коваль М.В., Горин С.Л., Калугин А.А. 2015а. Экологическая характеристика сообщества молоди рыб и нектобентоса гиперприливного эстуария рек Пенжина и Таловка (Северо-Западная Камчатка) в августе 2014 г. // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 37. С. 164–191.
Коваль М.В., Горин С.Л., Козлов К.В., Никулин Д.А., Штремель М.Н. 2012. Ихтиологические исследования эстуариев рек Хайрюзова, Белоголовая и Ковран (Западная Камчатка) в июле–августе 2012 г. // Бюллетень № 7 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». Владивосток. ТИНРО-Центр. С. 91–106.
Коваль М.В., Горин С.Л., Романенко Ф.А., Лепская Е.В., Полякова А.А., Галямов Р.А., Есин Е.В. 2017. Условия среды и биологическое сообщество гиперприливного эстуария рек Пенжина и Таловка (Северо-Западная Камчатка) в теплое время года // Океанология. Т. 57, № 4. С. 597–610.
Коваль М.В., Горин С.Л., Тепнин О.Б., Коломейцев В.В. 2023. Факторы, влияющие на распределение, миграции, и промысел тихоокеанских лососей в эстуариях и прибрежной зоне Камчатки / Лососевые рыбы: биология, воспроизводство, промысел : Матер. Всерос. науч.-практ. конф. (Мурманск, 23–24 марта 2023 г.). С. 209–216.
Коваль М.В., Есин Е.В., Бугаев А.В., Карась В.А., Горин С.Л., Шатило И.В., Погодаев Е.Г., Шубкин С.В., Заварина Л.О., Фролов О.В., Жаравин М.В., Коптев С.В. 2015б. Пресноводная ихтиофауна рек Пенжина и Таловка (Северо-Западная Камчатка) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 37. С. 53–145.
Коваль М.В., Есин Е.В., Горин С.Л., Галямов Р.А., Кошель В.Е. 2018б. Видовое разнообразие, рас-

пространение и расселение рыб в реках бассейна Пенжинской губы // Вопр. ихтиологии. Т. 58, № 6. С. 648–658.

Коваль М.В., Маркевич Г.Н., Субботин С.И., Базаркин Г.В. 2010а. Результаты исследований молоди тихоокеанских лососей в эстуарии реки Камчатка и прилегающих водах Камчатского залива в летний период 2010 г. // Бюллетень № 5 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». Владивосток: ТИНРО-Центр. С. 215–225.

Коваль М.В., Морозова А.В. 2013. Состав ихтиофауны, распределение и пищевые отношения массовых видов рыб в эпипелагиали Камчатского залива в период нагула молоди тихоокеанских лососей // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 31. С. 106–121.

Коваль М.В., Субботин С.И., Лозовой А.П. 2010б. Траловые исследования КамчатНИРО в прибрежных водах Западной и Восточной Камчатки в июле–августе 2010 г. // Бюллетень № 5 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». Владивосток: ТИНРО-Центр. С. 133–140.

Коваль М.В., Субботин С.И., Маркевич Г.Н. 2010в. Опыт применения бим-трала с целью оценки роли озера Нерпичье (эстуарий реки Камчатки) как нагульного водоема для молоди тихоокеанских лососей / Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : Матер. XI Междунар. конф. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 173–177.

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

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

Колпаков Н.В. 2018. Эстуарные экосистемы северо-западной части Японского моря: структурно-функциональная организация и биоресурсы. Владивосток: ТИНРО-Центр. 428 с.

Колпаков Н.В., Долганова Н.Т., Надточий В.А., Надточий В.В., Гусарова И.С., Галышева Ю.А., Лукьянова О.Н., Милованкин П.Г., Безруков Р.Г., Богачева С.В. 2010. Экосистемные исследования биоресурсов прибрежных и эстуарных вод Южного Приморья / ТИНРО – 85. Итоги десятилетней деятельности. 2000–2010 гг. : Сб. науч. тр. Владивосток: ТИНРО-Центр. С. 103–128.

Колпаков Н.В., Милованкин П.Г. 2010. Распределение и сезонные изменения обилия рыб в эстуарии реки Раздольная (залив Петра Великого, Японское море) // Вопр. ихтиологии. Т. 50, № 4. С. 495–509.

Комаров В.Л. 1950. Ботанический очерк Камчатки. Избранные сочинения. Т. 6. М.; Л.: АН СССР. С. 5–52.

Комплексная программа рыбохозяйственных исследований на Дальневосточном бассейне в 2012–2016 гг. 2012. Владивосток. ТИНРО-Центр. 149 с.

Кондратюк В.И. 1974. Климат Камчатки. М.: Гидрометеоиздат. 204 с.

Коновалова Г.В. 2000. Суточная динамика сетного фитопланктона лагуны Семячик Кроноцкого залива (Камчатка) в августе 1982 г. // Биология моря. Т. 26, № 1. С. 45–48.

Красная книга Камчатского края. 2018. Т. 1. Животные (под ред. А.М. Токранова). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 196 с.

Крашенинников С.П. 1755. Описание земли Камчатки. Т.1. СПб.: Изд-во Императорской Академии Наук. 438 с. Источник электронной копии: ПБ. Место хранения оригинала: ГМЗ «Гатчина».

Крашенинников С.П. 1786. Описание земли Камчатки. Т.2. СПб.: Изд-во при Императорской Академии Наук. 319 с. Источник электронной копии: ПБ. Место хранения оригинала: ГМЗ «Гатчина».

Кудерский Л.А., Шурухин А.С., Попов А.Н., Богданов Д.В., Яковлев А.С. 2008. Рыбное население эстуария реки Невы / Экосистема эстуария реки Невы: Биологическое разнообразие и экологические проблемы. М.: Тов-во науч. изданий КМК. С. 223–240.

Кузищин К.В., Семенова А.В., Груздева М.А., Павлов Д.С. 2018. Разнообразие жизненных стратегий и генетическая изменчивость микижи *Parasalmo mykiss* (Walbaum) реки Утхолок (Северо-Западная Камчатка) / Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Матер. XIX Междунар. науч. конф. Петропавловск-Камчатский: КФ ТИГ ДВО РАН. С. 87–91.

Кузнецов В.В. 1960. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. М.: АН СССР. 322 с.

Кузнецов В.В. 2014. Популяционная структура и экология солоноватоводных сигов моря Лаптевых. М.: ВНИРО. 256 с.

Кузнецов В.В., Кузнецова Е.Н., Ключарева Н.Г., Гангус И.А., Белорусцева С.А., Широков Д.А. 2011. Экология размножения сиговых рыб Coregonidae в Обской губе Карского моря. М.: ВНИРО. 136 с.
Куксина Л.В. 2013. Сток взвешенных наносов рек Камчатского края : Дис. … канд. геогр. наук. М.: МГУ. 215 с.
Куксина Л.В. 2018. Сезонная изменчивость расхода и мутности воды на реках Камчатского края // Вестник Московского университета. Сер. 5: География. № 4. С. 57–67.
Куксина Л.В. 2019. Изменчивость характеристик стока взвешенных наносов рек Камчатского края // Изв. РАН. Серия географич. № 1. С. 52–61.
Куксина Л.В., Алексеевский Н.И. 2016. Особенности пространственно-временной изменчивости водного стока рек Камчатского края // Водн. ресурсы. Т. 43, № 3. С. 1–11.
Куренков И.И. 1965. Зоогеография пресноводных рыб Камчатки // Вопр. географии Камчатки. Вып. 3. С. 25–34.
Куренков И.И. 1967. Гидробиологический очерк оз. Нерпичьего (Восточная Камчатка) // Изв. ТИНРО. Т. 57. С. 170–186.
Куренков И.И. 1984. Биологические ресурсы внутренних водоемов Камчатки / Биологические ресурсы внутренних водоемов Сибири и Дальнего Востока. М.: Наука. С. 87–98.
Куренков И.И. 2005. Зоопланктон озер Камчатки. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 178 с.
Куренцов А.И. 1963. Зоогеография Камчатки / Фауна Камчатской области. М.-Л.: АН СССР. С. 4–60.
Кусакин О.Г. 1989. Пояс жизни: рассказ о шельфе Охотского моря. Хабаровск: Кн. изд-во. 208 с.
Кусакин О.Г., Иванова М.Б. 2002. Состав, распределение и количественная характеристика макробентоса литорали беринговоморского побережья Камчатки (заливы Карагинский и Олюторский) // Изв. ТИНРО. Т. 130. С. 266–296.
Кусакин О.Г., Иванова М.Б., Цурпало А.П. 1997. Список видов животных, растений и грибов литорали дальневосточных морей России. Владивосток: Дальнаука. 168 с.
Кучерявый А.В. 2008. Внутривидовая структура тихоокеанской миноги *Lethenteron camtschaticum* и ее формирование в реках Западной Камчатки (на примере р. Утхолок) : Дис.… канд. биол. наук. М.: МГУ. 198 с.
Кучерявый А.В. 2014. Структура сообщества миног Камчатки // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 6. С. 348–359.
Лабай В.С., Атаманова И.А., Заварзин Д.С., Мотылькова И.В., Мухаметова О.Н., Никитин Д.Н. 2014. Водоемы острова Сахалин: от лагун к озерам. Южно-Сахалинск: Сах. обл. краеведч. музей. 208 с.
Лебедев В.Н. 1919. Воды Юго-Восточной Камчатки. Ч. 2. Текущие воды. СПб. 130 с.
Леванидов В.Я. 1952. Об осморегуляторной способности покатной молоди осенней кеты // Изв. ТИНРО. Т. 37. С. 252–253.
Леванидов В.Я. 1981. Экосистемы лососевых рек Дальнего Востока / Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 3–21.
Леванидов В.Я., Леванидова И.М., Николаева Е.Т. 1978а. Бентические сообщества рек Корякского нагорья, Пенжины и Северо-Западной Камчатки / Систематика и биология пресноводных организмов северо-востока Азии. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 3–26.
Леванидов В.Я., Леванидова И.М., Николаева Е.Т. 1978б. Годовая динамика бентоса р. Кирпичная (Юго-Восточная Камчатка) / Систематика и биология пресноводных организмов северо-востока Азии. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 27–36.
Леванидова И.М., Кохменко Л.В. 1970. Количественная характеристика бентоса текучих водоемов Камчатки // Изв. ТИНРО. Т. 73. С. 88–99.
Лепская Е.В., Тепнин О.Б., Коломейцев В.В., Устименко Е.А., Сергеенко Н.В., Виноградова Д.С., Свириденко В.Д., Походина М.А., Щеголькова В.А., Максименков В.В., Полякова А.А., Галямов Р.С., Горин С.Л., Коваль М.В. 2014. Исторический обзор исследований и основные результаты мониторинга Авачинской губы в 2013 г. // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 34. С. 5–21.
Линдберг Г.У. 1935. О нахождении иваси и анчоуса на Камчатке // Природа. № 5. С. 47–48.
Линдберг Г.У., Легеза М.И. 1965. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей (Часть 2: Teleostomi. XII. Acipenseriformes – XXVIII. Polynemiformes). М., Л.: Наука. 392 с.
Литвиненко Ю.С., Захарихина Л.В. 2020. Гидрогеохимическое районирование речной сети Камчатки // Водн. ресурсы. Т. 47, № 2. С. 182–195.
Литке Ф.П. 1834. Путешествие, совершенное по повелению императора Николая I на военном шлюпе Синявин в 1826, 1827, 1828 и 1829 годах. СПб. URL: https://elib.rgo.ru/handle/123456789/213187 (2017).
Литораль Берингова моря и Юго-Восточной Камчатки (под ред. О.Г. Кусакина). 1978. М.: Наука. 175 с.
Лозовой А.П., Климов А.В., Коваль М.В. 2018. Траловые исследования КамчатНИРО в прибреж-

ных водах Западной Камчатки в июле–августе 2018 г. // Бюллетень изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке № 13. Владивосток: ТИНРО-Центр. С. 229–235.
Лососи–2021. 2020. Прогноз промысловой обстановки, распределения, возможного изъятия гидробионтов на Дальневосточном рыбохозяйственном бассейне (путинный прогноз). Владивосток: ТИНРО. 102 с.
Лососи–2023. 2022. Путинный прогноз. Владивосток: Тихоок. фил. ФБГНУ «ВНИРО» (ТИНРО). 100 с.
Лоция Охотского моря. 1998. Вып. 1. Южная часть моря. Гл. управление навигации и картографии Минобороны РФ (№ 1406). СПб. 390 с.
Лоция Охотского моря. 1999. Вып. 2. Северная часть моря. Гл. управление навигации и картографии Минобороны РФ (№ 1407). СПб. 326 с.
Макеева А.П., Павлов Д.С., Павлов Д.А. 2011. Атлас молоди пресноводных рыб России. М.: Тов-во науч. изданий КМК. 383 с.
Максименков В.В. 2007. Питание и пищевые отношения молоди рыб, обитающих в эстуариях рек и прибрежье Камчатки. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 278 с.
Максименков В.В. 2018. Зоопланктон Авачинского залива в апреле 2018 г. / Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : Матер. XIX Междунар. науч. конф. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 240–242.
Максименков В.В., Карпенко В.И., Василец П.М. 2000. Классификация эстуариев рек Карагинского залива Берингова моря по видовому составу рыб / Проблемы охраны и рац. использ. биоресурсов Камчатки : Докл. обл. науч.-практич. конф. Петропавловск-Камчатский: Камчатрыбвод. С. 39–45.
Максименков В.В., Максименкова Т.В., Коваль М.В. 2008. Кормовая база молоди тихоокеанских лососей в прибрежных водах Западной Камчатки в весенне-летний период 2004–2007 гг. // Бюллетень № 3 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». Владивосток: ТИНРО-Центр. С. 174–181.
Максименков В.В., Полякова А.А. 2014. О зоопланктоне Авачинской бухты (Восточная Камчатка) / Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : Матер. XIV Междунар. науч. конф. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 190–192.
Маркевич Г.Н., Панфилова П.Н. 2014. Современное состояние и многолетние изменения ихтиофауны эстуария реки Камчатка // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 32. С. 21–34.
Марченко С.Л. 2023. Жизненные стратегии тихоокеанских лососей. Сообщение 1. Разнообразие жизненных форм // Изв. ТИНРО. Т. 203, Вып. 4. С. 770–786.
Матишов Г.Г., Болтачев А.Р., Степаньян О.В., Старцев А.В., Карпова Е.П., Статкевич С.В., Аблязов Э.Р., Прищепа Р.Е. 2017. Современное таксономическое разнообразие и пространственное распределение сообществ рыб и высших ракообразных экотона эстуарной зоны реки Дон // Наука юга России. Т. 13, № 1. С. 84–101.
Матишов ГГ., Гаргопа Ю.М., Бердников СВ., Дженюк С.Л. 2006. Закономерности экосистемных процессов в Азовском море. М.: Наука. 304 с.
Матковский А.К. 2006. Рыбы Обской и Тазовской губы Карского моря / Экология рыб Обь-Иртышского бассейна. М.: Тов-во науч. изданий КМК. С. 311–325.
Матюшин В.М. 1982. К ихтиофауне литорали Восточной Камчатки // Биология моря. № 4. С. 60–62.
Матюшин В.М. 1989. Изменения литоральной ихтиофауны Авачинской губы как показатель степени антропогенного воздействия / Рациональное использование ресурсов Камчатки, прилегающих морей и развитие производительных сил до 2010 г. : Матер. V Регион. науч.-практ. конф. Петропавловск-Камчатский: ДВО АН СССР. Т. 1. С. 58–59.
Мельник Н.А. 2021. Эндемичные гольцы (Salvelinus, Salmonidae) бассейна реки Камчатки (морфология, экология и происхождение) : Дис. … канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН. 173 с.
Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука. 254 с.
Мешкова М.Г., Смирнов Б.П. 2003. Ихтиофауна озера Большой Вилюй / Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : Матер. IV науч. конф. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. С. 71–76.
Микодина Е.В. 2006. К вопросу об ареале и численности сахалинского осетра в связи с выбором мест для вселения заводской молоди / Аквакультура осетровых рыб: достижения и перспективы развития : Матер. докл. IV Междунар. науч.-практ. конф. М.: ВНИРО. С. 205–208.
Микодина Е.В. 2023. Осетровые как редкие рыбы Камчатки / Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : Матер. XXIV Междунар. конф. (8–9 ноября 2023 г.). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 152–155.

Микодина Е.В., Хрисанфов В.Е., Пресняков А.В., Новосадов Г.А., Млынар Е.В. 2012. Морфология, распространение и видовой статус осетров *Acipenser mikadoi* Hilgendorf, 1892 и *Acipenser medirostris* Ayres, 1854 в территориальных водах Дальнего Востока РФ // Рыбное хозяйство. № 4. С. 74–77.
Михайлов В.Н. 1997. Устья рек России и сопредельных стран: прошлое, настоящее и будущее. М.: ГЕОС. 413 с.
Михайлов В.Н. 1998. Гидрология устьев рек. М.: МГУ. 176 с.
Михайлов В.Н., Горин С.Л. 2012. Новые определения, районирование и типизация устьевых областей рек и их частей – эстуариев // Водн. ресурсы. Т. 39, № 3. С. 243–257.
Михайлов В.Н., Горин С.Л., Михайлова М.В. 2009. Новый подход к определению и типизации эстуариев // Вестник Московского университета. Серия 5: География. № 5. С. 3–11.
Михайлов В.Н., Михайлова М.В., Магрицкий Д.М. 2018. Основы гидрологии устьев рек : Учеб. пособие. М.: Триумф. 314 с.
Многолетние данные о режиме и ресурсах поверхностных вод суши. 1987. Т. I. РСФСР. Вып. 18. Бассейны рек Камчатской области. Л.: Гидрометеоиздат. 385 с.
Моисеев П.А. 1989. Биологические ресурсы Мирового океана. М. 368 с.
Моисеев Р.С., Ширков Э.И., Егина Л.В., Ширкова Е.Э., Дьяков М.Ю. 2003. Сохранение численности и биологического разнообразия камчатских популяций лососей: социально-экономические аспекты // Тр. Камчат. фил-ла Тихоокеанского ин-та геогр. ДВО РАН. Вып. 4. Петропавловск-Камчатский: Камч. печатный двор. С. 97–119.
Мороз В.В., Богданов К.Т. 2007. Атлас приливов Берингова, Охотского, Японского и Восточно-Китайского морей. Тихоок. океанологич. ин-т им. В.И. Ильичева ДВО РАН.
Мухаметова О.Н. 2008. Ихтиопланктон лагунных озер юго-восточной части о. Сахалин : Дис. … канд. биол. наук. Южно-Сахалинск: СахНИРО. 23 с.
Мягких К.А. 2015. Акклиматизация и промысел серебряного карася *Carassius auratus gibelio* во внутренних водоемах Камчатки / Современное состояние и методы изучения экосистем внутренних водоемов : Сб. матер. Всерос. науч. конф., посвящ. 100-летию со дня рожд. И.И. Куренкова (Петропавловск-Камчатский, 7–9 октября 2015 г.). КамчатНИРО. С. 213–218.
Науменко А.Т., Лобков Е.Г., Никаноров А.П. 1986. Кроноцкий заповедник. М.: Агропромиздат. 192 с.
Науменко Н.И. 2001. Биология и промысел морских сельдей Дальнего Востока. Петропавловск-Камчатский: Камч. печатный двор. 330 с.
Нельсон Д.С. 2009. Рыбы мировой фауны. М.: Книж. дом Либроком. 880 с.
Нешатаев В.Ю., Чернягина О.А., Нешатаева В.Ю., Кораблев А.П., Кузьмина Е.Ю. 2008. Флора и растительность проектируемого лососевого заказника «Утхолок» (Западная Камчатка) / Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : Докл. VIII Междунар. науч. конф. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 141–166.
Нешатаева В.Ю. 2009. Растительность полуострова Камчатка. М.: Изд-во науч. изданий КМК. 537 с.
Нешатаева В.Ю. 2011. Растительный покров полуострова Камчатка и его геоботаническое районирование // Тр. Карельского науч. центра РАН. № 1. С. 3–22.
Никольский Г.В. 1950. Частная ихтиология. М.: Советская наука. 436 с.
Никольский Г.В. 1974а. Экология рыб. Изд. 3-е, доп. М.: Высшая школа. 367 с.
Никольский Г.В. 1974б. Теория динамики стада рыб. М.: Пищ. пром-сть. 447 с.
Новиков Н.П., Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М. 2002. Рыбы Приморья. Владивосток: Дальрыбвтуз. 552 с.
Одум Ю. 1975. Основы экологии. М.: Мир. 741 с.
Одум Ю. 1986. Экология. М.: Мир. В 2-х томах: Т. 1. 328 с. Т. 2. 376 с.
Опасные русловые процессы и среда обитания лососевых рыб на Камчатке. 2014. С.Р. Чалов, В.Н. Леман, А.С. Чалова (ред.). М.: ВНИРО. 240 с.
Орлов А.М., Байталюк А.А., Пеленев Д.В. 2014. Особенности распределения и размерный состав тихоокеанской миноги *Lethenteron camtschaticum* в Северной Пацифике // Океанология. Т. 54, № 2. С. 200–215.
Остроумов А.Г. 1962. Пресноводные рыбы Камчатки // Рыбоводство и рыболовство. № 3. С. 23–25.
Отчет о результатах обследования лососевых рек п-ова Камчатка в 1950 году (реки Ича, Кихчик, Андриановка, Кимитина, Китильгина и др.). 1950. Петропавловск-Камчатский: ГАКО № 210.1.440. 106 с.
Отчет о рыбохозяйственном обследовании р. Ичи (западное побережье Камчатки, 1986 г.). 1987. Петропавловск-Камчатский: ГАКО № 210.2.1571. 73 с.
Отчет экспедиции Главрыбвода по обследованию р. Кихчик и р. Воровской в 1949 году. 1949. КамчатскГосрыбвод. Петропавловск-Камчатский: ГАКО № 210.1.435. 265 с.

Отчет экспедиции Камчатгосрыбвода по рыбохозяйственному обследованию рр. Макарьевки и Каюм в 1960 году. 1960а. Камчатрыбвод. Петропавловск-Камчатский: ГАКО № 210.1.533. 94 с.
Отчет экспедиции Камчатгосрыбвода по рыбохозяйственному обследованию реки Дранки в 1960 году. 1960б. Камчатрыбвод. Петропавловск-Камчатский: ГАКО № 210.2.538. 116 с.
Отчет экспедиции Камчатгосрыбвода по рыбохозяйственному обследованию рек: Хайлюля (Карагинского р-на), Кахтаны (Тигильского р-на) и р. Сайчик (Соболевского р-на) в 1976 году. 1976. Камчатрыбвод. Петропавловск-Камчатский: ГАКО № 210.2.1001. 185 с.
Отчет экспедиции Камчатрыбвода по рыбохозяйственному обследованию р. Вывенка в 1959 г. 1959. Петропавловск-Камчатский. Камчатрыбвод. ГАКО № 210.1.505 125 с.
Отчет экспедиции Камчатрыбвода по рыбохозяйственному обследованию рек Анапки и Валоваям Карагинского района и р. Култушной Олюторского района в 1966 г. 1967. Петропавловск-Камчатский: Отдел Гидрометфонда Камчатского УГМС. Инв. № 173. 144 с.
Отчет экспедиции Камчатрыбвода по рыбохозяйственному обследованию рек Опала, Голыгина и Кошегочек Усть-Большерецкого района в 1967 году. 1968. Петропавловск-Камчатский: Камчатрыбвод. Отдел Гидрометфонда Камчатского УГМС. Инв. № 182. 27 марта 2001. 109 с.
Отчет экспедиции Камчатрыбвода по рыбохозяйственному обследованию рек Белоголовой и Морошечной Тигильского района в 1968 году. 1969. Петропавловск-Камчатский: Камчатрыбвод. Отдел Гидрометфонда Камчатского УГМС. Инв. № 181. 27 марта 2001. 166 с.
Отчет экспедиции Камчатрыбвода по рыбохозяйственному обследованию реки Апуки Олюторского района в 1969 году. 1970а. Петропавловск-Камчатский: Камчатрыбвод. Инв. № 180. 147 с.
Отчет экспедиции Камчатрыбвода по рыбохозяйственному обследованию р. Колпаковой Соболевского района и р. Сопочной Тигильского района в 1970 году. 1970б. Камчатрыбвод. Петропавловск-Камчатский: ГАКО № 210.2.668. 219 с.
Отчет экспедиции Камчатрыбвода по рыбохозяйственному обследованию рек Кинкиль и Лесная Тигильского района в 1971 году. 1972а. Камчатрыбвод. Петропавловск-Камчатский: ГАКО № 210.2.704. 180 с.
Отчет экспедиции Камчатрыбвода по рыбохозяйственному обследованию р. Брюмки и Удовой в 1972 году. 1972б. Камчатрыбвод. Петропавловск-Камчатский: ГАКО № 210.2.745. 180 с.
Отчет экспедиции Камчатрыбвода по рыбохозяйственному обследованию рек Белой, Кичиги, Тымлат в 1973 году. 1973. Камчатрыбвод. Петропавловск-Камчатский: ГАКО № 210.2.780. 110 с.
Отчет экспедиции Камчатрыбвода по рыбохозяйственному обследованию реки Воямполки Тигильского района в 1974 году. 1974. Петропавловск-Камчатский: Камчатрыбвод. Отдел Гидрометфонда Камчатского УГМС. Инв. № 185. 27 марта 2001. 65 с.
Отчет экспедиции Камчатрыбвода по рыбохозяйственному обследованию рек Коль (Соболевского района) и Аманина (Тигильского район) в 1978 году. 1978. Камчатрыбвод. Петропавловск-Камчатский: ГАКО № 210.2.1098. 109 с.
Отчет экспедиции Камчатрыбвода по рыбохозяйственному обследованию рек Таловки, Рекинники (Пенжинского района) и Кехты (Соболевского района) в 1979 году. 1980. Петропавловск-Камчатский: ГАКО № 210.2.1237. 99 с.
Отчет экспедиции Камчатрыбвода по рыбохозяйственному обследованию реки Маламваям в 1983 году. 1984. Камчатрыбвод. Петропавловск-Камчатский: ГАКО № 210.2.1330. 210 с.
Отчет экспедиции по обследованию нерестилищ рек Уки и Начики за 1954 год. 1954б. Книга II. Камчатрыбвод. Петропавловск-Камчатский: ГАКО № 210.1.471. 121 с.
Отчет экспедиции по обследованию нерестовых рек Камчатки за 1955 год (Книга I. Р. Панкара). 1955а. Камчатгосрыбвод. Петропавловск-Камчатский: ГАКО № 210.1.479. 97 с.
Отчет экспедиции по обследованию нерестовых рек Камчатки за 1955 год (Книга II. Р. Пымта). 1955б. Камчатгосрыбвод. Петропавловск-Камчатский: ГАКО № 210.1.480. 56 с.
Отчет экспедиции по обследованию нерестовых рек Камчатки за 1955 год (Книга III. Р. Карага). 1955в. Камчатгосрыбвод. Петропавловск-Камчатский: ГАКО № 210.1.481. 105 с.
Отчет экспедиции по обследованию нерестовых рек Камчатки за 1955 год (Книга VI. Р. Авача). 1955г. Камчатгосрыбвод. Петропавловск-Камчатский: ГАКО № 210.1.482. 69 с.
Отчет экспедиции по обследованию неристилищ реки Хайлюли за 1954 год. 1954а. Книга I. Камчатрыбвод. Петропавловск-Камчатский: ГАКО № 210.1.470. 91 с.
Отчет экспедиции по рыбохозяйственному обследованию реки Пахачи в 1964 году. 1964. Камчатрыбвод. Петропавловск-Камчатский: ГАКО № 210.2.329. 130 с.
Отчет экспедиции по рыбохозяйственному обследованию реки Тигиль в 1981 году. 1981. Кам-

чатрыбвод. Петропавловск-Камчатский: ГАКО № 210.2.329. 128 с.
Оценка состояния запаса и обоснование прогнозируемого объема вылова тихоокеанских лососей р. *Oncorhynchus* в Камчатском крае на 2021 г. 2020. Петропавловск-Камчатский. КамчатНИРО. 312 с.
Ошурков В.В. 1986. Изучение структуры и распределения сообществ гидробионтов на шельфе Восточной Камчатки и в сопредельных водах / Отчет о научн.-иссл. работе Лаборатории гидробиологии Камчатского отдела Института биологии моря ДВНЦ АН РАН. Петропавловск-Камчатский: Отдел Гидрометфонда Камчатского УГМС. Инв. № 906. 183 с.
Ошурков В.В. 2000. Сукцессии и динамика эпибентосных сообществ верхней сублиторали бореальных вод. Владивосток: Дальнаука. 206 с.
Павлов Д.С., Кириллов П.И., Кириллова Е.А., Кузищин К.В., Груздева М.А., Кучерявый А.В., Пичугин М.Ю. 2016. Состояние биоразнообразия лососевых рыб, рыбообразных и среды их обитания в бассейне реки Утхолок. М.: Тов-во науч. изданий КМК. 197 с.
Павлов Д.С., Кириллова Е.А., Кириллов П.И., Нездолий В.К. 2015. Покатная миграция, поведение и распределение молоди рыб в низовьях реки Озерной (Юго-Западная Камчатка) // Изв. РАН. Сер. биол. № 1. С. 52–62.
Павлов Д.С., Савваитова К.А. 2010. Внутривидовая структура у рыб. Анадромия и резидентность у лососевых рыб (Salmonidae) / Актуальные проблемы современной ихтиологии. М.: Тов-во науч. изданий КМК. С. 33–61.
Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузищин К.В., Букварева 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., Кузищин 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 лососевых рек разного типа // Вопр. ихтиологии. Т. 48, № 1. С. 42–49.
Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузищин 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., Кузищин К.В., Груздева М.А., Стэнфорд Д.А. 2009. Состояние и мониторинг биоразнообразия лососевых рыб и среды их обитания на Камчатке (на примере территории заказника «Река Коль»). М.: Тов-во науч. изданий КМК. 156 с.
Панин К.И. 1936. О нахождении дальневосточной сардины-иваси *Sardinops sagax melanosticta* (Temm. et Schl.) в водах Восточной Камчатки // Доклады АН СССР. Т. 3, № 1. С. 41–44.
Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д. 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Тов-во науч. знаний КМК. 733 с.
Пильганчук О.А., Шпигальская Н.Ю., Денисенко А.Д., Савенков В.В. 2019. Генетическая дифференциация нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792) бассейна р. Камчатки // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 53. С. 41–56.
Пичугин М.Ю. 2014. Морфологические и биологические особенности двух видов девятииглых колюшек рода *Pungitius* (Gasterosteiformes) из водоемов Западной Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 54, № 1. С. 9–24.
Пичугин М.Ю., Павлов Д.С., Савваитова К.А. 2008. Жизненный цикл и структура популяций трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (сем. Gasterosteidae) в реках Северо-Западной Камчатки (на примере реки Утхолок) // Вопр. ихтиологии. Т. 48, № 2. С. 211–220.
Плехов С.П. 1999. Донные фитоценозы лагуны Семячнк (Кроноцкий залив, Юго-Восточная Камчатка) // Биология моря. Т. 25, № 2. С. 155–158.
Подлесных А.В. 1968. Принципиальное отличие проходных костистых рыб от непроходных // Вопр. ихтиологии. Т. 8, вып. 2. С. 212–215.
Поезжалова-Чегодаева Е.А. 2011. Систематика и биология бельдюг рода *Zoarces* (Zoarcidae) северной части Охотского моря : Автореф. дис. … канд. биол. наук. Петропавлвоск-Камчатский. 26 с.
Полонский В.Ф., Лупачев Ю.В., Скриптунов Н.А. 1992. Гидролого-морфологические процессы в устьях рек и методы их расчета (прогноза). СПб.: Гидрометеоиздат. 383 с.
Полутов И.А. 1960. Морские промысловые рыбы Камчатки. М.: Рыбное хозяйство. 33 с.
Полутов И.А., Лагунов И.И., Никулин П.Г., Вереин В.Д., Дроздов В.Г. 1966. Промысловые рыбы Камчатки. Петропавловск-Камчатский: Дальневост. кн. изд-во. 126 с.
Пономарев С.А. 2004. Питание и пищевые взаимоотношения рыб прибрежных экосистем Кандалакшского залива Белого моря : Дис. … канд. биол. наук. М. 157 с.
Попов А.М. 1934. Промысловые ресурсы Камчатки и их эксплуатация // Природа. № 9. С. 66–68.
Попов А.М. 1935. О фауне Авачинской губы и ее распределении по биоценозам // Доклады АН СССР. Т. 4 (9), № 8–9 (77). С. 353–356.

Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть. 376 с.
Прозоров А.А. 1902. Экономический обзор Охотско-Камчатского края. СПб. 388 с.
Промысловые рыбы России. 2006. В двух томах (под ред. О.Ф. Гриценко, А.Н. Котляра, Б.Н. Котенева). М.: ВНИРО. 1280 с.
Промысловые рыбы СССР (Атлас цветных рисунков). 1949. Ред. Л.С. Берг, А.С. Богданов, Н.И. Кожин, Т.С. Расс. М.: ВНИРО. Пищепромиздат. 231 с.
Разумовский В.И. 1928. Отчет по обследованию острова Карагинский для возможного промышленного развития островного хозяйства. АКО. Петропавловск-Камчатский: ГАКО № 544.1.115. 102 с.
Расс Т.С. 1955. Распространение промысловых рыб в Охотском море // Тр. ИО АН СССР. Т. 14. С. 9–11.
Ресурсы поверхностных вод СССР. 1973. Л.: Гидрометеоиздат. Т. 20: Камчатка. 368 с.
Решетников Ю.С. 1980. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука. 300 с.
Решетников Ю.С., Богданов В.Д. 2011. Особенности воспроизводства сиговых рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 51, № 4. С. 502–525.
Романенко Ф.А. 2015. Рельеф и рыхлые отложения нижнего течения реки Пенжины и прилегающей части Пенжинской губы // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 37. С. 7–20.
Ростов И.Д., Юрасов Г.И., Рудых Н.И., Мороз В.В., Дмитриева Е.В., Ростов В.И., Набиуллин А.А., Храпченков Ф.Ф., Бунин В.М. 2001. Атлас по океанографии Берингова, Охотского и Японского морей. Владивосток: ТОИ ДВО РАН. 106 с.
Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях. 1961. М.: АН СССР. 262 с.
Самойлов И.В. 1952. Устья рек. М.: Географгиз. 526 с.
Самойлова Г.С., Шапиро М.Н., Соловьев А.В., Горячко М.Д., Пучков П.И., Лебединцев А.И., Пташинский А.В., Горячко М.Д., Прокинова А.Н. 2016. Камчатский край // Большая российская энциклопедия. URL: https://old.bigenc.ru/geography/text/2039707.
Сарычев Г.А. 1802. Путешествие флота капитана Сарычева по Северовосточной части Сибири, Ледовитому морю и Восточному океану, в продолжение осьми лет, при Географической и Астрономической морской Экспедиции, бывшей под начальством флота Капитана Биллингса с 1785 по 1793 год (в 2-х ч.). СПб.: Изд. Шнора. 410 с.
Сарычев П.Д., Сарычева Л.П. 1982. Сообщества Семячикского лимана (Восточная Камчатка) / Биология шельфовых зон Мирового океана. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. Ч. 1. С. 63–64.
Сарычев П.Д., Сарычева Л.П. 1983а. Ихтиофауна Семячинского лимана (Восточная Камчатка) / Биологические ресурсы шельфа, их рациональное использование и охрана: Тез. докл. II Регион. конф. молодых ученых и специалистов Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 65.
Сарычев П.Д., Сарычева Л.П. 1983б. Неритический планктон прилежащего к Семячикскому лиману участка Кроноцкого залива (Восточная Камчатка) / Биологические ресурсы шельфа, их рациональное использование и охрана: Тез. докл. II Регион. конф. молодых ученых и специалистов Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 65–66.
Саушкина Д.Я. 2019. Ихтиопланктон Авачинской губы в 2014–2017 гг. // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 55. С. 126–137.
Сафронов С.Г. 1987. О межгодовой и многолетней изменчивости планктонного сообщества в северной части Карагинского залива / Биологические ресурсы Камчатского шельфа, их рациональное использование и охрана: Тез. докл. науч.-практ. конф. (Петропавловск-Камчатский, 15–16 октября 1987 г.). С. 113–115.
Сафронов С.Г. 1991. Особенности сезонных изменений биомассы планктона в восточной части Охотского моря / Исслед. биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа : Сб. науч. тр. Вып. 1, ч. 2. Петропавловск-Камчатский: КоТИНРО. С. 188–199.
Сафьянов Г.А. 1987. Эстуарии. М.: Мысль, 190 с.
Сафьянов Г.А. 1996. Геоморфология морских берегов. М.: МГУ. 400 с.
Севастьянов А. 1819. О породах семги, имеющей на спине горб // Умозрит. Иссл. Имп. Академии Наук. Т. V. С. 313–319.
Севастьянов А. 1821. Описание породы семги, называемой в Камчатке пестряком или мыкызом (*Salmo purpuratus*) // Тр. Академии Наук. Ч. I. С. 197–200.
Семенов В.Н. 1988а. Систематика и экология морских бассейнов Севера на разных этапах изоляции. Апатиты: Изд. Кольского филиала АН СССР. 45 с.
Семенов В.Н. 1988б. Классификация морских бассейнов Бореально-Арктической зоны: экологический подход. Апатиты: Изд. Кольского филиала АН СССР. 26 с.
Семко Р.С. 1936. Отчет о поездке на Малое Саранное озеро в апреле 1936 г. КамчатНИРО. Петропавловск-Камчатский: ГАКО № 480.3.99. 7 с.

Сиделева В.Г., Гото А. 2009. Видовой статус и переописание трех видов группы *Cottus poecilopus* (Cottidae) Евразии // Вопр. ихтиологии. Т. 49, № 5. С. 617–631.
Сиделева В.Г., Гото А. 2012. Новый вид подкаменщика *Cottus kolymensis* sp. nova (Scorpaeniformes: Cottidae) из рек Колымского края // Вопр. ихтиологии. Т. 52, № 3. С. 288–294.
Слюнин Н.В. 1900. Охотско-Камчатский край (естественно-историческое описание) (в 2-х т.). СПб. 690 с.
Сметанин А.Н. 1993. Гидрохимический фон лососевых рек Камчатки. Петропавловск-Камчатский: Мин-во охраны окружающей среды и природных ресурсов Камч. края. 25 с.
Сметанин А.Н. 2011. Функциональная структура биоты в природных экосистемах Камчатки : Дис. … докт. биол. наук. М.: Российский гос. аграрный заочный ун-т. 316 с.
Сметанин А.Н. 2022. Формирование и структура биоты природных экосистем Камчатки. М.: Инфра-М. 183 с.
Солдатов В.К., Линдберг Г.У. 1930. Обзор рыб дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. Т. 5. 576 с.
Состояние морских экосистем, находящихся под влиянием речного стока. 2005. Владивосток: Дальнаука. 261 с.
Состояние морских экосистем, находящихся под влиянием речного стока реки Амур. 2009. Владивосток: Дальнаука. 240 с.
Состояние промысловых ресурсов Дальневосточного рыбохозяйственного бассейна (материалы к прогнозу общего допустимого вылова гидробионтов на 2021 г.). 2020. Владивосток: ТИНРО. 176 с.
Социально-экономический профиль Камчатского края – 2020. 2021. Под ред. Е.Б. Веприковой, Р.В. Гулидова. Хабаровск: ФАНУ «Востокгосплан». 51 с.
Спасский Н.Н. 1940. Характеристика состояния озера Калыгир (В. Камчатка) в связи с замором рыбы, имеющим место в озере в зиму 1938–39 года / Отчет о работах на озере летом 1939 г. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. Инв. № 182. 27 с.
Столяров А.П. 2011. Структурно-функциональная организация эстуарных экосистем Белого моря : Дис. … канд. биол. наук. М. 399 с.
Столяров А.П. 2017. Эстуарные экосистемы Белого моря. Владимир: Калейдоскоп. 360 с.
Таранец А.Я. 1937. Краткий определитель рыб советского Дальнего Востока и прилежащих вод // Изв. ТИНРО. Т. XI. С. 5–50.
Терентьев Д.А., Михалютин Е.А., Матвеев А.А. 2013. Современное состояние запасов, многолетняя динамика распределения и размерной структуры массовых промысловых видов рыб на шельфе западного побережья Камчатки в летний период // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 30. С. 5–27.
Тилезиус В.Г. 1812. Описание некоторых новых рыб, открытых во время путешествия вокруг света // Умозрит. Исслд. Имп. Сиб. Академии Наук. Т. III. С. 218–303.
Тиллер И.В. 2017. Биология и динамика численности проходной мальмы *Salvelinus malma* (Walbaum) Камчатки. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 96 с.
Токранов А.М. 1994. Состав сообщества рыб эстуария р. Большая (Западная Камчатка) // Вопр. ихтиологии Т. 34, № 1. С. 5–12.
Токранов А.М. 2004а. Ихтиологические и рыбохозяйственные исследования в прибрежных водах и внутренних водоемах Камчатки в XVIII–XX веках: Аннотир. библиогр. указатель. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 740 с.
Токранов А.М. 2004б. О «бесчешуйном звере» и других обитателях камчатских вод. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 152 с.
Токранов А.М. 2005. Распределение и некоторые черты биологии восточной бельдюги *Zoarces elongatus* (Zoarcidae) в прикамчатских водах Охотского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 45, № 1. С. 62–69.
Токранов А.М. 2009. Особенности биологии донных и придонных рыб различных семейств в прикамчатских водах : Автореф. дис. … докт. биол. наук. Петропавловск-Камчатский: Камчат. фил-л Тихоокеан. ин-та геогр. 84 с.
Токранов А.М. 2012. Сиговые рыбы Камчатки: итоги изучения и проблемы сохранения / Матер. XXIX Крашенниковских чтений. Петропавловск-Камчатский: Камч. краевая науч. библ-ка им. С.П. Крашенинникова. С. 255–258.
Токранов А.М. 2015. Мигранты в дальневосточных морях России // Тр. ВНИРО. Т. 156. С. 146–159.
Токранов А.М. 2016. Находки осетровых рыб (Acipenseridae) в водоемах Камчатки в конце XX – начале XXI веков // Вопр. ихтиологии. Т. 56, № 3. С. 371–376.
Токранов А.М. 2020а. Биоразнообразие литоральных рыб прикамчатских вод / Биологическое разнообразие: изучение, сохранение, в осстановление, рациональное использование : Матер. II Междунар. науч.-практ. конф. (Керчь, 27–30 мая 2020 г.). Симферополь: ИТ «АРИАЛ». С. 476–479.

Токранов А.М. 2020б. Ихтиофауна литорали прикамчатских вод и сопредельной северо-западной части Берингова моря // Вестник КамчатГТУ. Вып. 53. С. 66–80.
Токранов А.М., Бугаев В.Ф. 2001. Сообщество рыб приустьевой зоны р. Камчатка / Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : Сб. матер. II Науч. конф. Петропавловск-Камчатский: Камшат. С. 97–98.
Токранов А.М., Винников А.В., Федоров В.В., Шейко Б.А. 1996. Рыбы прибрежных вод Северо-Западной Камчатки / Ресурсы традиционного природопользования народов Севера и Дальнего Востока России. Петропавловск-Камчатский: Камшат. С. 81–82.
Токранов А.М., Липнягов С.В., Ким О.О. 2019. Подкаменщик рода *Cottus* Linnaeus (Cottidae) из бассейна р. Ука (Северо-Восток Камчатки) // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 8. С. 166–174.
Токранов А.М., Максименков В.В. 1994. Функциональная структура сообщества рыб эстуария р. Большой (Западная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 34, № 1. С. 5–12.
Токранов А.М., Мурашева М.Ю. 2017. Ихтиофауна литорали Авачинской губы (Юго-Восточная Камчатка) / Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : Матер. XVIII Междунар. науч. конф. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 292–297.
Токранов А.М., Мурашева М.Ю. 2018а. Ихтиофауна литорали Авачинской губы (Юго-Восточная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 58, № 4. С. 422–427.
Токранов А.М., Мурашева М.Ю. 2018б. Изменение ихтиофауны Авачинской губы (Юго-Восточная Камчатка) в результате антропогенного воздействия и трансформации прибрежных ландшафтов // Трешниковские чтения-2018: Современная географ. картина мира и технологии географ. образования : Матер. Всерос. науч.-практ. конф. Ульяновск: УлГПУ им. И.Н. Ульянова. С. 207–208.
Токранов А.М., Мурашева М.Ю. 2021. Состав литоральной ихтиофауны северо-восточной части Авачинской губы (Юго-Восточная Камчатка) в 2014–2021 гг. / Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : Матер. XXII Междунар. науч. конф. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 168–172.
Токранов А.М., Орлов А.М. 2015. Теплолюбивые и восточнотихоокеанские мигранты в ихтиофауне тихоокеанских вод Северных Курильских островов и Камчатки в XX–XXI веках // Российский журнал биол. инвазий. № 3. С. 50–70.
Токранов А.М., Орлов А.М., Шейко Б.А. 2005. Промысловые рыбы материкового склона прикамчатских вод. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 52 с.
Токранов А.М., Транбенкова А.Г., Шейко Б.А. 2000. Современный состав ихтиофауны Авачинской губы // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : Матер. регион. науч. конф. Петропавловск-Камчатский: Камч. печатный двор. С. 141–143.
Токранов А.М., Шейко Б.А. 2002. Изучение ихтиофауны Авачинской бухты в XX в. / Изучение и освоение Камчатки в XX веке: Матер. XIX Крашенинниковских чтений. Петропавловск-Камчатский: Камч. обл. науч. библиотека. С. 117–121.
Токранов А.М., Шейко Б.А. 2015. Современный состав ихтиофауны Авачинской губы (Юго-Восточная Камчатка) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 36. С. 48–54.
Транбенкова А.Г. 1999. Изменение ихтиофауны Авачинской губы как следствие антропогенного воздействия / Экологические проблемы Северной Пацифики: Матер. студ. эколог. конф. Петропавловск-Камчатский. С. 100–103.
Трофимов И.К. 2004. Озерные сельди Камчатки : Автореф. дис. … канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО-Центр. 24 с.
Трофимов И.К. 2005. Озерная форма сельди: ее происхождение и распространение // Изв. ТИНРО. Т. 142. С. 64–81.
Трофимов И.К., Науменко Н.И. 2000. Некоторые аспекты биологии тихоокеанской сельди *Clupea pallasi pallasi* озер Нерпичье и Калыгирь (Восточная Камчатка) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 5. С. 12–18.
Тупоногов В.Н., Кодолов Л.С. 2014. Полевой определитель промысловых и массовых видов рыб дальневосточных морей России. Владивосток: Русский Остров. 336 с.
Упрямов В.Е. 1991. Разработка рыбоводно-биологического обоснования возможности проведения горно-эксплуатационных работ по добыче золота из россыпей в бассейне р. Пенжины Камчатской области. Петропавловск-Камчатский: Архив КамчатНИРО. Инв. № 5356. 17 с.
Упрямов В.Е. 1992. Разработка рыбоводно-биологического обоснования возможности проведения горно-эксплуатационных работ по добыче золота из россыпей р. Белая (бассейн р. Пенжины) Камчатской области. Петропавловск-Камчатский: Архив КамчатНИРО. Инв. № 5437. 33 с.

Фадеев Н.С. 2005. Справочник по биологии и промыслу рыб северной части Тихого океана. Владивосток: ТИНРО-Центр. 366 с.
Файман П.А. 2015. Сезонная изменчивость циркуляции вод Охотского моря, рассчитанная на основе стационарной модели океана // Вестник ДВО РАН. № 6. С. 21–28.
Федорец Ю.В. 2014. Ихтиофауна различных биотопов прибрежного мелководья и эстуариев рек залива Петра Великого // Изв. Самарского науч. центра РАН. Т. 16, № 1 (4). С. 1180–1184.
Федоров В.В., Парин Н.В. 1998. Пелагические и бентопелагические рыбы тихоокеанских вод России. М.: ВНИРО. 156 с.
Федоров В.В., Черешнев И.А., Назаркин М.В., Шестаков А.В., Волобуев В.В. 2003. Каталог морских и пресноводных рыб северной части Охотского моря. Владивосток: Дальнаука. 204 с.
Флора и фауна острова Матуа (средние Курильские острова) : Атлас-определитель. 2020. Т. 1. Море. Череповец: ООО «Интрон». 496 с.
Френкель С.Э. 2013. Зоопланктон пелагиали эстуарных водоемов реки Камчатки в 2009–2011 годах // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 31. С. 74–88.
Хен Г.В. 1988. Сезонная и межгодовая изменчивость вод Берингова моря и ее влияние на распределение и численность гидробионтов : Дис. … канд. геогр. наук. Владивосток: ТИНРО. 160 с.
Хлебович В.В. 1962. Особенности состава водной фауны в зависимости от солености среды // Журнал общей биологии. Т. 23, № 2. С. 90–97.
Хлебович В.В. 1965. К физиологии эвригалинности: критическая соленость внешней и внутренней среды / Вопросы гидробиологии. Т. 1. М.: Наука. С. 440–441.
Хлебович В.В. 1974. Критическая соленость биологических процессов. Л.: Наука. 235 с.
Хлебович В.В. 1986. К биологической типологии эстуариев Советского Союза // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 141. С. 5–16.
Хлебович В.В. 1989. Критическая соленость и хорогалиникум: современный анализ понятий // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 196. С. 5–11.
Храпченков Ф.Ф. 2000. Структура Камчатского течения и его особенности // Метеорология и гидрология. № 3. С. 70–77.
Царик В.В., Мушегов А.Н., Гаврилов А.И., Ломовцев В.М., Иванов П.С., Ларин В.К. 1975. Отчет экспедиции Камчатрыбвода по рыбохозяйственному обследованию рек Пенжина (Тигильского района) и Сайчик (Соболевского района) в 1975 г. Петропавловск-Камчатский: Отдел Гидрометфонда Камчатского УГМС. Инв. № 186. 122 с.
Чебанова В.В. 2002. Кормовая база молоди лососей в бассейнах рек Большая и Паратунка (Камчатка) // Тр. ВНИРО. Т. 141. С. 229–239.
Чебанова В.В. 2008. Бентос лососевых рыб Камчатки : Автореф. дис. … докт. биол. наук. М.: ВНИРО. 49 с.
Чебанова В.В. 2013. Динамика распределения и обилия макрозообентоса в озерной системе Нерпичье-Култучное (эстуарий р. Камчатки) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 31. С. 89–97.
Челноков Ф.Г. 1990. Ихтиологическое обследование водоемов в районе Аметистового месторождения в 1989 г. и предварительная оценка возможного ущерба рыбному хозяйству от его детальной разведки / Отчет о НИР. Петропавловск-Камчатский: Архив КамчатНИРО. Инв. № 5288. 57 с.
Челноков Ф.Г. 1992. Результаты ихтиологических исследований, выполненных КоТИНРО в районе Аметистового месторождения Камчатской области в 1989–1991 годах. Петропавловск-Камчатский: Архив КамчатНИРО. Инв. № 5432. 87 с.
Челноков Ф.Г., Упрямов В.Е., Введенская Т.Л. 1991. Предварительные данные о составе ихтиофауны и биологии рыб в водоемах района Аметистового месторождения и заключение о возможности проведения его детальной разведки в связи с интересами рыбного хозяйства / Отчет о НИР. Петропавловск-Камчатский: Архив КамчатНИРО. Инв. № 5360. 90 с.
Чередников С.Ю., Власенко Е.С., Жердев Н.А., Кузнецова И.Д., Лукьянов С.В. 2020. Лимитирующие факторы абиотической среды и биологические особенности важнейших промысловых мигрантов Азовского моря // Водн. биоресурсы и среда обитания. Т. 3, № 1. С. 27–41.
Черешнев И.А. 1996а. Биологическое разнообразие пресноводной ихтиофауны Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука. 197 с.
Черешнев И.А. 1996б. Аннотированный список рыбообразных и рыб пресных вод Арктики и сопредельных территорий // Вопр. ихтиологии. Т. 36, вып. 5. С. 597–608.
Черешнев И.А. 1998. Биогеография пресноводных рыб Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука. 130 с.
Черешнев И.А. 2008. Пресноводные рыбы Чукотки. Магадан: СВНЦ ДВО РАН. 324 с.
Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. 2002. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука. 496 с.
Черешнев И.А., Поезжалова-Чегодаева Е.А. 2011. Систематика и биология бельдюг рода *Zoarces*

(Zoarcidae, Pisces) северной части Охотского моря. Магадан: СВНЦ ДВО РАН. 184 с.
Черешнев И.А., Шестаков А.В., Скопец М.Б. 2001а. Определитель пресноводных рыб Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука. 128 с.
Черешнев И.А., Шестаков А.В., Скопец М.Б., Коротаев Ю.А., Макоедов А.Н. 2001б. Пресноводные рыбы Анадырского бассейна. Владивосток: Дальнаука. 336 с.
Чернова Н.В., Назаркин М.В. 2016. Новый для фауны Охотского моря вид липаровых рыб — липарис Палласа *Liparis callyodon* (Liparidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 56, № 5. С. 508–512.
Чернявский В.И. 1981. Циркуляционные системы Охотского моря // Изв. ТИНРО. Т. 105. С. 13–19.
Чернягина О. А., Якубов В.В. 2004. Материалы к флоре Северо-Западной Камчатки // Тр. Камч. филиала ТИГ ДВО РАН. Петропавловск-Камчатский: Камч. печатный двор. Кн. изд-во. С. 345–380.
Четвергов А.В., Архандеев М.В., Ильинский Е.Н. 2003. Состав, распределение и состояние запасов донных рыб у Западной Камчатки в 2000 г. // Тр. КФ ТИГ ДВО РАН. Вып. 4. С. 227–256.
Шевляков Е.А., Маслов А.В. 2011. Реки, определяющие воспроизводство тихоокеанских лососей на Камчатке, как реперы для оценки заполнения нерестового фонда // Изв. ТИНРО. Т. 164. С. 114–139.
Шейко Б.А., Федоров В.В. 2000. Класс Cephalaspidomorphi – Миноги. Класс Chondrichthyes – Хрящевые рыбы. Класс Holocephali – Цельноголовые. Класс Osteichthyes – Костные рыбы / Каталог позвоночных животных Камчатки и сопредельных морских акваторий. Петропавловск-Камчатский: Камч. печатный двор. С. 7–69.
Шестаков А.В. 2018. Особенности биологии двух симпатричных видов сигов — сига-востряка *Coregonus anaulorum* и сига-пыжьяна *C. lavaretus pidschian* (Coregonidae) р. Анадырь / Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : Матер. XIX Междунар. конф. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 392–395.
Шкаберда О.Л. 2014. Современные тенденции изменения климата Камчатки : Дис. … канд. биол. наук. Владивосток: ДВФУ. 235 с.
Шмидт П.Ю. 1904. Рыбы восточных морей Российской империи. СПб.: Рус. Имп. Геогр. Общ. 466 с.
Шмидт П.Ю. 1950. Рыбы Охотского моря. М.: АН СССР. 370 с.
Шубников Д.А. 1976. Типы миграционных циклов проходных и полупроходных рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 16. Вып. 4 (99). С. 587–591.
Шубников Д.А. 1977. Прибрежно-эстуарное сообщество рыб северной части Индийского океана и экологические связи ее компонентов // Вопр. ихтиологии. Т. 17, вып. 5 (106). С. 824–842.
Шуваева Ю.Э., Чернягина О.А. 2016. Материалы по флоре водных и прибрежно-водных местообитаний в окрестностях биостанции «Река Коль» / Матер. по биоразнообразию бассейна реки Коль (Западная Камчатка) : Моногр. Петропавловск-Камчатский: КамчатГТУ, Камчатпресс. С. 20–43.
Шунтов В.П. 2022. Биология дальневосточных морей России: монография в 3-х т. Владивосток: ТИНРО. 1365 с.
Экологические рыбохозяйственные исследования в Вислинском заливе Балтийского моря. 1992. Сб. науч. тр. Калининград: АтлантНИРО. 199 с.
Экология промысловых видов рыб Баренцева моря (коллективная монография). 2001. Апатиты: КНЦ РАН. 461 с.
Экосистема Карского моря – новые данные экспедиционных исследований. 2015. Матер. науч. конф. (Москва, 27–29 мая 2015 г.). М.: АПР. 320 с.
Экосистема эстуария реки Невы: Биологическое разнообразие и экологические проблемы. 2008. М.: Тов-во науч. изданий КМК. 477 с.
Эстуарий. 2017. Большая российская энциклопедия (БРЭ) (гл. ред. Ю.С. Осипов). Т. 35. М.: Большая российская энциклопедия. С. 481.
Якубов В.В. 2007. Растения Камчатки (Полевой атлас). М. 257 с.
Якубов В.В., Чернягина О.А. 2004. Каталог флоры Камчатки (сосудистые растения). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 165 с.
Яржомбек А.А., Козлов А.В. 2010. Экология рыб. Калуга: Эйдос. 146 с.
Able K. 2005. A reexamination of fish estuarine dependence: evidence for connectivity between estuarine and ocean habitats // Estuar. Coast. Shelf Sci. Vol. 64. P. 5–17.
Able K., Fahay M. 1998. The first year in the life of estuarine fishes in the middle Atlantic bight. Rutgers Univ. Press, New Brunswick. 342 p.
Able K., Fahay M. 2010. Ecology of estuarine fishes: temperature waters of the Western North Atlantic. The Johns Hopkins Univ. Press. Baltimore. 566 p.
Alaska Arctic marine fish ecology catalog. 2016. Thorsteinson L.K., Love M.S. (eds.). U.S. Geological Survey Scientific Investigations Report 2016–5038 (OCS Study, BOEM 2016–048). 768 p.
Atlas of Pacific Salmon. 2005. State of Salmon. Printed by Dynagraphics. Portland. Oregon. USA. 150 p.
Attrill M.J., Rundle S.D. 2002. Ecotone or ecocline: Ecological boundaries in estuaries // Estuar. Coast. Shelf Sci. Vol. 55. P. 929–936.

Barletta M., Lima A. 2019. Systematic Review of Fish Ecology and Anthropogenic Impacts in South American Estuaries: Setting Priorities for Ecosystem Conservation // Front. Mar. Sci. Vol. 6. Art. 237. P. 1–29.
Barnes R.S.K. 1974. Estuarine Biology // The Institute of Biology's Studies in Biology. No. 49. Edward Arnold. London. 76 p.
Basset A., Barbone E., Elliott M., Li Bai-Lian, Jørgensen S.E., Lucena-Moya P., Pardo I., Mouillot D. 2013. A unifying approach to understanding transitional waters: fundamental properties emerging from ecotone ecosystems // Estuar. Coast. Shelf Sci. Vol. 132. P. 5–16.
Beadle L.C. 1972. Physiological problems for animal life in estuaries / In: The Estuarine Environment. Applied Science Publishers. London. P. 51–60.
Beechey F.W. 1839. The zoology of captain Beechey's Voyage; compiled from the collection and notes made by capt. Beechey, the officer and naturalist of the expedition during a voyage to the Pacific and Bering Strait performed in H.M.S. "Blossom" under the command of capt. F.W. Beechey in the years 1825, 26, 27, and 28. London.
Blaber S.J.M. 1973. Temperature and salinity tolerance of juvenile *Rhabdosargus holubi* (Steidachner) (Teleostei: Sparidae) // J. Fish Biol. Vol. 5. P. 593–599.
Blaber S.J.M. 1974a. Osmoregulation in juvenile *Rhabdosargus holubi* (Steindachner) (Teleostei: Sparidae) // J. Fish Biol. Vol. 6. P. 797–800.
Blaber S.J.M. 1974b. The population structure and growth of juvenile *Rhabdosargus holubi* (Steindachner) (Teleostei: Sparidae) in a closed estuary // J. Fish Biol. Vol. 6. P. 455–460.
Blaber S.J.M. 1985. The ecology of fishes of estuaries and lagoons of the Indo-Pacific with particular reference to Southeast Africa / In: Fish Community Ecology in Estuaries and Coastal Lagoons. Universidad Nacional Autónoma de México. México. P. 247–266.
Blaber S.J.M. 1991. Deep sea, estuarine and freshwater fishes: life history strategies and ecological boundaries // Southern Afr. J. Aquat. Sci. № 17. P. 2–11.
Blaber S.J.M. 1997. Fish and fisheries of tropical estuaries. London; New York : Chapman & Hall. 367 p.
Blaber S.J.M. 2000. Tropical Estuarine Fishes: Ecology, Exploitation and Conservation. Oxford: Blackwell Science. 384 p.
Blaber S.J.M. 2013. Fishes and fisheries in tropical estuaries: The last 10 years // Estuar. Coast. Shelf Sci. Vol. 135. P. 57–65.
Blaber S.J.M., Barletta M. 2016. A review of estuarine fish research in South America: what has been achieved andwhat is the future for sustainability and conservation? // J. Fish Biol. P. 1–32. doi:10.1111/jfb.12875
Blaber S.J.M., Brewer D.T., Salini J.P. 1989. Species composition and biomasses of fishes in different habitats of a tropical northern Australian estuary: their occurrence in the adjoining sea and estuarine dependence // Estuar. Coast. Shelf Sci. Vol. 29. P. 509–531.
Blaber S.J.M., Brewer D.T., Salini J.P. 1995. Fish communities and the nursery role of the shallow inshore waters of a tropical bay in the Gulf of Carpentaria, Australia. Estuarine // Coastal and Shelf Science. Vol. 40. P. 177–193.
Busby M.S. 1998. Guide to the identification of larval and early juvenile poachers (Scorpaeniformes: Agonidae) from the Northeastern Pacific Ocean and Bering Sea. U.S. Dep. Commer. NOAA Tech. Rep. NMFS 137. 88 p.
Cameron W.M., Pritchard D.W. 1963. Estuaries // In "The Sea". New York: Wiley. Vol. 2. P. 306–324.
Chao L.N., Pereira L.E., Vieira J.P., Bemvenuti M.A., Cunha L.P.R. 1982. Vol. 5: Relacao Preliminar dos Peixes Estuarinos e Marinhos da Lagoa dos Patos e Regiao Costeira Adjacent // Rio Grande do Sul, Brasil: Atlantica, Rio Grande. P. 67–75.
Coasts and Estuaries: The Future. 2019. Eds E. Wolanski, J.W. Day, M. Elliott, R. Ramachandran. Elsevier. 701 p.
Costanza R., d'Arge R., de Groot R., Farber S., Grasso M., Hannon G., Limburg K.E., Naeem S., O'Neill R.V., Paruelo J., Raskin R.G., Sutton P.C., Van den Belt M., Van den Belt H. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital // Nature. Vol. 387. P. 253–260.
Cowan J.H., Yáñez-Arancibia A., Sanchez-Gil P., Deegan L. 2013. Chapter 13. Estuarine nekton / In: Estuarine Ecology (2nd Edition). Wiley-Blackwell. USA. P. 327–355.
Dalrymple R.W., Zaitlin B.A., Boyd R. 1992. Estuarine facies models: conceptual models and stratigraphic implications // Journal of Sedimentary Petrology. № 62. P. 113–1146.
Davis J.L. 1964. A morphogenetic approach to world shorelines // Zeitschrift für Geomorphologie. № 8. P. 127–142.
Day J.H. 1964. The origin and distribution of estuarine animals in South Africa // In: Davis D.H.S. (Ed.), Ecological Studies in Southern Africa. Monographia Biologicae 24. P. 59–173.
Day J.W., Hall C.A.S.., Kemp W.M., Yáñez-Arancibia A. 1989. Estuarine Ecology. John Wiley & Sons Inc., Hoboken. NJ. 558 p.
Dionne J.C. 1963. Towards a more adequate definition of the St. Lawrence estuary // Zeitschrift für Geomorphologie. № 7. P. 36–44.

Dyer K.R. 1986. Coastal and estuarine sediment dynamics. N.Y.: WileyInterscience Publ. 342 p.
Dyer K.R. 1997. Estuaries. A Physical Introduction. Chichester: John Wiley and Sons. 195 p.
Ecology of Tropical Oceans. 1987. Eds A. Longhurst, D. Pauly. San Diego: Academic Press. 407 p.
Ecology, behaviour and conservation of the charrs, genus *Salvelinus*. 2002. (Eds P. Magnan, C. Audet, H. Glemet, M. Legault, M.A. Rodriguez, E.B. Taylor) // Environmental biology of fishes. Vol. 64 (1–3). Springer-Science+Business Media. B.V. 360 p.
Elliott M., Dewailly F. 1995. Structure and components of European estuarine fish assemblages // Netherlands Journal of Aquatic Ecology. № 29. P. 397–417.
Elliott M., McLusky D.S. 2002. The need for definition in understanding estuaries // Estuar. Coast. Shelf Sci. № 55. P. 815–827.
Elliott M., Quintino V. 2007. The estuarine quality paradox, environmental homeostasis and the difficulty of detecting anthropogenic stress in naturally stressed areas // Mar. Pollut. Bull. Vol. 54. P. 640–645.
Elliott M., Whitfield A.K. 2011. Challenging paradigms in estuarine ecology and management // Estuar. Coast. Shelf Sci. Vol. 94. P. 306–314.
Elliott M., Whitfield A.K., Potter I.C., Blaber S.J.M., Cyrus D.P., Nordlie F.G., Harrison T.D. 2007. The guild approach to categorizing estuarine fish assemblages: A global review // Fish and Fisheries. № 8. P. 241–268.
Encyclopedia of estuaries (ed. M. Kennish). 2016. Springer Dordrecht. Heidelberg. New York. London. 760 p.
Eschmeyer W.N., Herald E.S. 1983. A field guide of Pacific coast fishes of North America. Houghton Mifflin Company. Boston. New-York. 336 p.
Estuaries of the World. 2014–2021. Series Eds: Montagna P., Ducrotoy J.P. Springer Nature Switzerland. URL: https://www.springer.com/series/11705.
Estuaries. 1967. Ed. G.H. Lauff. Washington (DC): AAAS Publication N 83. 757 p.
Estuaries: classification, ecology and human impacts (ed. S.J. Jordan). 2012. Nova Science Publ. Inc. New York. 363 p.
Estuarine and Coastal Sciences Series. 2021. Series Eds: S. Mitchell, M. Elliott. Elsevier Ltd. AE Amsterdam. Netherlands. URL: https://www.elsevier.com/search-results?labels=books&bookseries=Estuarine%20and%20Coastal%20Sciences%20Series.
Estuarine Ecology. 2012. 2nd ed. Eds: J.W. Day, B.C. Crump, W.M. Kemp, A. Yáñez-Arancibia. New York: Wiley-Blackwell. 568 p.
Evaluation of nursery function of mangroves and seagrass beds for tropical decapods and reef fishes: patterns and underlying mechanisms. 2009. Nagelkerken I. (ed.) Springer. Dordrecht. P. 357–400.
Evermann B.W., Goldsborough E.L. 1907. Fishes of Alaska // Bull. Bur. Fish. (for 1906). № 26. P. 219–360.
Fairbridge R.W. 1980. The estuary: its definition and geodynamic cycle / Chemistry and biogeochemistry of estuaries. N.Y.: John Wiley and Sons. P. 1–37.
Fauna of Mahanadi Estuary (Orissa). 1998. Estuarine Ecosystem Series N3. Zoological Survey of India, Calcutta. 218 p.
Fish and Fisheries in Estuaries: A Global Perspective (2 Vol. 2nd ed.). 2022. Eds: A.K. Whitfield, K.W. Able, S.J.M. Blaber, M. Elliott. Wiley-Blackwell. UK. 1104 p.
Fish Community Ecology in Estuaries and Coastal Lagoons: Towards Ecosystem Integration. 1985. A. Yáñez-Arancibia (ed.). Instituto Ciencias del Mary Limnologia. Mexico (DF): UNAM Press. 654 p.
Fishes in Estuaries. 2002. Eds.: Elliott M., Hemingway K. Blackwell Science Ltd. Oxford. 636 p.
Franco A., Elliott M., Franzoi P., Torricelli P. 2008. Life strategies of fishes in European estuaries: the functional guild approach // MEPS. Vol. 354. P. 219–228.
Freshwater fishes of North America (Vol. 2). 2020. Ed. by M.L. Warren, Jr., B.M. Burr. Johns Hopkins University Press. 911 p.
Fricke R., Eschmeyer W. 2024. Eschmeyer's catalog of fishes. Institute for Biodiversity Science and Sustainability, California Academy of Sciences. USA. URL: https://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp. Дата доступа: 09.01.2024.
Garcia M.L., Jaureguizar A.J., Protogino L.C. 2010. From fresh water to slope: fish community ecology in the Río de la Plata and the sea beyond // Latin American J. of Aquatic Research. Vol. 38. P. 81–94.
Gillanders B.M., McMillan M.N., Reis-Santos P., Baumgartner L.G., Brown L.R., Conallin J., Feyrer F.V., Henriques S., James N.C., Jaureguizar A.G., Pessanha A.L.M., Vasconcelos R.T., Vu A.V., Walther B., Wibowo A. 2022. Chapter 5. Climate Change and Fishes in Estuaries / In: Fish and Fisheries in Estuaries: A Global Perspective (2nd ed.). Wiley-Blackwell. UK. P. 380–457.
Green J. 1968. The biology of estuarine animals. Sidgwick & Jackson. London. 401 p.
Greenwood M.F.D. 2007. Nekton community change along estuarine salinity gradients: can salinity zones be defined? // Estuaries and Coasts. Vol. 30. № 3. P. 537–542.
Haedrich R.L. 1983. Estuarine fishes. Chapter 7 / In: Ecosystems of the World. N26 Estuarine and Enclosed Seas. Elsevier. Amsterdam. P. 183–207.

Harrison T.D. 2005. Ichthyofauna of South African estuaries in relation to the zoogeography of the region // Smithiana Bulletin. № 6. P. 1–27.
Harrison T.D., Whitfield A.K. 2008. Geographical and typological changes in fish guilds of South African estuaries // J. Fish Biol. Vol. 73. P. 2542–2570.
Harrison T.D., Whitfield A.K. 2022. Global biogeography of estuary-associated fishes // J. Mar. Biolog. Assoc. U.K. Vol. 102. P. 1–19.
Hart J.L. 1973. Pacific fishes of Canada // Can. J. Fish. Aquat. Sci. Vol. 180. Fisheries research of Canada. Ottawa. 740 p.
Hedgpeth J.W. 1959. Some preliminary considerations of the biology of inland mineral waters // Arch. Oceanogr. e Limnol. Vol. 11. P. 111–141.
Hjertager A., Ekeli K.O., Fekjan J. 2013. Fisker saltvannsog ferskvannsarter i Norge. Shibsted Forlag AS. Oslo. 340 p.
Jordan D.S., Gilbert C.H. 1899. The fishes of Bering Sea, being a special report in Part III, "Report of Fur-Seal Investigations", 1896–97. Sec. XVIII. P. 433–492.
Kannappan T., Karthikeyan M.M. 2013. Diversity of fishes in relation to physico-chemical properties of Manakudy estuary, Southwest coast of India // Int. J. Biodivers. Conserv. Vol. 5 (7). P. 396–407.
Karleskint G.Jr., Turner R., Small J.W. Jr. 2010. Introduction to Marine Biology (3th ed.). Brooks/Cole, Cengage Learning. Canada. 581 p.
Kendall A.W., Vinter B. 1984. Development of Hexagrammids (Pisces: Scorpaeniformes) in the Northeastern Pacific Ocean. NOAA Tech. Rep. NMFS 2. U.S. Department of Commerce. National Marine Fisheries Service. 44 p.
Kennish M.J. 1990. Ecology of Estuaries. Vol. 2. Biological Aspects. CRC Press. Boca Raton. 264 p.
Ketchum B.H. 1983. Estuarine characteristics / Estuaries and enclosed seas. Amsterdam. P. 1–14.
Khan R.A. 2003. Fish faunal resources of Sunderban Estuaries System with special reference to the biology of some commercially important species // Rec. zool. Surv. India. Occ. Paper N209: 150 p.
Kinne O. 1971. Salinity: 3. Animals: 1. Invertebrates // In: Kinne O. (Ed.) Marine ecology: a comprehensive, integrated treatise on life in oceans and coastal waters: 1. Environmental factors: 2. P. 821–995.
Kittlitz F.H. 1858. Denkwurdigkeiten einer Reise nach dem Russischen Amerika, nach Mikronesien und nach Kamtschatka. Gotha. 2 vol.
Koval M.V., Erokhin V.G., Dekshtein A.B., Subbotin S.I., Gorodovskaya S.B., Shershneva V.I., Morozova A.V. 2011. Basic results of juvenile Pacific salmon study in coastal waters of Kamchatka during summer, 2004–2007, and 2010 // NPAFC Doc. 1332. 41 p.
Koval M.V., Gorin S.L. 2013. Influence of the Conditions in the Hairuzova and Belogolovaya Estuaries (Western Kamchatka) on Total Pacific Salmon Abundance // NPAFC Tech. Rep. No. 9. P. 222–227.
Koval M.V., Gorin S.L. 2019. The Role of environmental conditions in various types of estuaries for the productivity of Pacific salmon populations of Kamchatka // NPAFC Tech. Rep. No. 15. P. 90–93.
Koval M.V., Gorin S.L. 2021. Effect of hydromorphological conditions in estuaries and coastal waters on migrations, fishing and productivity of anadromous fishes of Kamchatka Peninsula (Far East of Russia) / Estuaries and coastal seas in the Anthropocene (Structure, functioning, service and management) (6–10 September 2020, Hull, UK). P. 425.
Koval M.V., Gorin S.L., Vasilenko A.V., Dubynin V.A., Klimov A.V. 2018. Biology of juvenile ozernovskaya sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* (the Ozernaya River, Basin of the Kurilskoe Lake) during downstream migration and early marine period of life // NPAFC Tech. Rep. No. 11. P. 29–38.
Langsdorff G.I. 1812. Remarcues sur le Kamschatka et sur ses productions naturelles / Mem. de la Soc. Nat. Moscou. P. 97–102.
Lepage M., Capderrey C., Elliott M., Meire P. 2022. Chapter 8. Estuarine Degradation and Rehabilitation / In: Fish and Fisheries in Estuaries: A Global Perspective (2nd ed.). Wiley-Blackwell. UK. P. 458–552.
Levings D. 2016. Ecology of Salmonids in Estuaries around the World: adaptations, habitats, and conservation. The University of British Columbia Press. Vancouver. 372 p.
Levy D.A., Levings C.D. 1978. A description of the fish community of the Squamish River estuary, British Columbia: relative abundance, seasonal changes, and feeding habits of salmonids // Fish. Mar. Serv. Rep. N1475. 63 p.
Little C. 2000. The Biology of Soft Shores and Estuaries. Biology of habitats. Oxford: Oxford University Press. 264 p.
Marcinkevicius M., Gosztonyi A. 2013. Early life history of three Patagonian zoarcids // Revista de Biologia Marina Y Oceanografia. N 48 (2). P. 285–292.
Marliave J., Peden A. 1989. Larvae of Liparis fucensis and Liparis callyodon: is the "cottoid bubblemorp" phylogenetically significant? // Fishery Bulletin U.S. N 87. P. 735–743.
Martino E., Able K.W. 2003. Fish assemblages across the marine to low salinity transition zone of a temperate estuary // Estuar. Coast. Shelf Sci. Vol. 56. P. 967–985.
Matarese A.C., Kendall A.W., Blood D.M., Vinter B.M. 1989. Laboratory guide to early life history stages of the Northeast Pacific fishes / NOAA Tech. Rep.

NMFS 80. US Department of Commerce. National Marine Fisheries Service (NMFS). 652 p.
McHugh J.L. 1967. Estuarine Nekton // American Association for the Advancement of Science Publications N. 83. Washington, DC. P. 581–620.
McHugh J.L. 1976. Estuarine fisheries: Are they doomed? / In M. Wiley (Ed.). Estuarine Processes. New York, NY: Academic Press. P. 15–27.
McLusky D.S., Elliott M. 2004. The Estuarine Ecosystem: Ecology, Threats and Management: third ed. University Press, Oxford. 214 p.
Mecklenburg C.W., Lynghammar A., Johannesen E., Byrkjedal I., Christiansen J.S., Dolgov A.V., Karamushko O.V., Mecklenburg T.A., Møller P.R., Steinke D., Wienerroither R.M. 2018. Marine Fishes of the Arctic Region (Vol. I–II). Conservation of Arctic Flora and Fauna. Akureyri. Iceland. 739 p.
Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Sheiko B.A., Steinke D. 2016. Pacific arctic marine fishes. Conservation of Arctic Flora and Fauna. Akureyri. Iceland. 406 p.
Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Thorsteinson L.K. 2002. Fishes of Alaska. American Fisheries Society. Bethesda. Maryland. 1085 p.
Mehl J.A.P. 1973. Ecology, osmoregulation and reproductive biology of the white steenbras *Lithognathus lithognathus* (Teleostei: Sparidae) // Zoologica Africana. Vol. 8. P. 157–230.
Moyle P.B., Cech J.J. 1982. Fishes: An Introduction to Icthyology. Prentice Hall. Englewood Cliffs. NJ. 592 p.
Moyle P.B., Stompe D.K. 2022. Non-native Fishes in Estuaries / In: Fish and Fisheries in Estuaries: A Global Perspective (2nd ed.). Wiley-Blackwell. UK. P. 684–705.
Nelson J.S., Grande T.C., Wilson M.V.H. 2016. Fishes of the World (5th ed.). John Wiley and Sons. Hoboken. NJ. 707 p.
Newell B.S., Barber W.E. 1975. Estuaries important to Australian fisheries // Australian Fisheries. Vol. 34. P. 17–20.
Nicolas D., Lobry J., Lepage M., Sautour B., Le Pape O., Cabral H.N., Uriarte, A., Boët P. 2010. Fish under influence: a macroecological analysis of relations between fish species richness and environmental gradients among European tidal estuaries // Estuar. Coast. Shelf Sci. Vol. 86. P. 137–147.
Officer C.B. 1976. Physical oceanography of estuaries (and associated coastal waters). New York: A Wiley Interscience Publ. 465 p.
Pallas P.S. 1787. Piscium novae species descritae // Nova Acta Sc. Ac. Petrop. t. I. P. 347–359.
Pallas P.S. 1811. Zoographia Rosso-Asiatica. Vol. 3. 1811–1831.
Patrick R. 1994. Rivers of United States. Vol. 1: Estuaries. John Willey & Sons Publ. New York. 825 p.
Pauly D. 1982. The fishes and their ecology / In: Pauly D., Mines A.N. (Eds.). Small-scale Fisheries of San Miguel Bay, Philippines: Biology and Stock Assessment. ICLARM Technical Rep. 7. P. 15–33.
Pauly D., Yáñez-Arancibia A. 1994. Fisheries in coastal lagoons. In: Kjerfve B. (ed.). Coastal Lagoon Processes. Oceanography series N60. Amsterdam. The Netherlands: Elsevier. P. 377–400.
Pauly D., Yáñez-Arancibia A. 2013. Fisheries in lagoon-estuarine ecosystems // In: Estuarine Ecology. 2nd ed. New York: Wiley Interscience. P. 465–482.
Pearcy W.G. 1992. Ocean ecology of North Pacific salmonids. Univ. Washington. 179 p.
Perillo G.M. 1995. Definitions and geomorphologic classifications of estuaries // Geomorphology and Sedimentology of Estuaries. Developments in Sedimentology. № 53. P. 17–47.
Perillo G.M.E., Piccolo M.C. 2011. Global variability in estuaries and coastal settings // In: Treatise on estuarine and coastal science. Vol. 1. Academic Press. P. 7–36.
Perillo G.M.E., Piccolo M.C., PinoQuivira M. 1999. What do we know about the geomorphology and physical oceanography of South American estuaries? // In: Estuaries of South America: Their Geomorphology and Dynamics. Springer Verlag. Berlin. Germany. 223 p.
Pihl L., Cattrijsse A., Codling I., Mathieson S., McLusky D.S., Roberts C. 2002. Habitat use by fishes in estuaries and other brackish areas / In: Fishes in Estuaries. Blackwell Science. Oxford. P. 10–53.
Popov A.M. 1933. Fishes of Avatcha Bay on the southern coast of Kamchatka // Copeia. No. 2. P. 59–67.
Potter I.C., Beckley L.E., Whitfield A.K., Lenanton R.C.J. 1990. Comparisons between the role played by estuaries in the life cycles of fishes in temperate Western Australia and southern Africa // Environmental Biology of Fishes. Vol. 28. P. 143–178.
Potter I.C., Claridge P.N., Warwick R.M. 1986. Consistency of seasonal changes in an estuarine fish assemblage // Marine Ecology Progress Series. Vol. 32. P. 217–228.
Potter I.C., Tweedley J.R., Elliott M., Whitfield A.K. 2015. The ways in which fish use estuaries: a refinement and expansion of the guild approach // Fish and Fisheries. N 16. P. 230–239.
Potter I.C., Warwick R.M., HallN N.G., Tweedley J.R. 2016. The physico-chemical characteristics, biota and fisheries of estuaries / In: Freshwater fisheries ecology. John Wiley&Sons. Ltd. UK. P. 48–79.
Pritchard D.W. 1952. Estuarine hydrography // Adv. Ecophys. № 1. P. 243–280.

Pritchard D.W. 1967. What Is An Estuary: Physical Viewpoint // Estuaries. Ed. G.H. Lauff. Washington (DC): AAAS Publication. Vol. 1. P. 149–176.
Ray G.C, Hayden B.P., McCormick-Ray M.G., Smith T.M. 1997. Land-seascape diversity of the USA east coastal zone with particular reference to estuaries. In: Ormond R.G.F., Gage J.D., Angel M.V. (ed.). Marine Biodiversity: Patterns and Processes. Cambridge. UK: Cambridge University Press. P. 337–371.
Ray G.C. 1997. Do the metapopulation dynamics of estuarine fishes influence the stability of shelf ecosystems // Bull. Mar. Sci. N 60 (3). P. 1040–1049.
Ray G.C. 2005. Connectivities of estuarine fishes to the coastal realm // Estuar. Coast. Shelf Sci. Vol. 64. P. 18–32.
Reid G.K. 1961. Ecology of Inland Waters and Estuaries. Reinhold. NY. 375 p.
Rename A. 1934. Die Brackwasserfauna // Zool. Anz. (Suppl.). Bd. 7. S. 34–74.
Rendahl H. 1931. Ichthyologische Ergebnisse der Schwedischen Kamtchatka Expedition // Arkiv for Zoologi. Bd. 22A. H. 4. № 18. P. 1–76.
Richardson S.L. 1981. Current knowledge of larvae of sculpins (Pisces: Cottidae and Allies) in Northeast Pacific genera with notes on intergeneric relationships // Fishery Bulletin. Vol. 79, N 1. P. 103–121.
Rohde K. 1992. Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause // Oikos. Vol. 65. P. 514–527.
Schelske C.L., Odum E.P. 1962. Mechanisms maintaining high productivity in Georgia estuaries // Proc. Gulf. Caribb. Fish. Inst. N 14. P. 75–80.
Schulte P.M. 2007. Responses to environmental stressors in an estuarine fish: Interacting stressors and the impacts of local daptation // J. Therm. Biol. Vol. 32. N 3. P. 152–161.
Scott W.B., Crossman E.J. 1973. Freshwater fishes of Canada // Fisheries Research Board of Canada. Bull. 184. 966 p.
Stejneger L. 1896. The Russian fur-seal islands // Bull. U. S. Fish a. F. Comm. P. 1–148.
Steller G.W. 1753. Observationes generales universam historiam piscium concermentes // Novi Comment. Ac. Sc. Imp. Petropol. t. III. P. 405–419.
Steller G.W. 1774. Beschreibung von dem Lande Kamtchatka. Frankfurt. 234 c.
Stickney R. 1984. Estuarine ecology of the Southeastern United States and Gulf of Mexico. USA. Texas A&M University Press. 310 p.
Syvitski J.M., Harvey N., Wolanski E., Burnett W.C., Perillo G.M., Gornitz V., Bokuniewicz H., Huettel M., Moore W.S., Saito Y., Taniguchi M., Hesp P., Yim W.W.-S., Salisbury J., Campbell J., Snoussi M., Haida S., Arthurton R., Gao S. 2005. Dynamics of the coastal zone // Coastal Fluxes in the Anthropocene. Springer. Berlín. P. 39–94.
Takenouti A.Y., Ohtani K. 1974. Currents and water masses in the Bering Sea: A review of Japanese work / In Oceanography of the Bering Sea with emphasis on renewable resources. Proc. of an Int. Symp. for Bering Sea study. Hokodate, Japan, 31 Jan. – 4 Feb. 1972. Vail-Ballou Press, Inc. USA. P. 39–57.
The Venice system for the classification of marine waters according to salinity. 1959 / Symposium on the classification of brackish waters (Venice, 8–14 April 1958). P. 346–347.
Thorstad E.B., Økland F, Aarestrup K., Heggberget T.G. 2008. Factors affecting the within-river spawning migration of Atlantic salmon, with emphasis on human impacts // Rev. Fish. Biol. Fisheries. Vol. 18. P. 345–371.
Tilesius W.G. 1810. Piscium camtschaticorum descriptiones et icones // Mem. Ac. Imp. St. Ptb. t. II. P. 335–375.
Tilesius W.G. 1811. Piscium camtschaticorum descriptiones et icones // Mem. Ac. Imp. St. Ptb. t. III. P. 225–385.
Tokuya K., Amaoka K. 1980. Studies on larval and juvenile blennies in the coastal waters of Southern Hokkaido (Pisces: Blennioidei) // Bull. of the Faculty of Fisheries. Hokkaido Univ. Vol. 31. N 1. P. 16–49.
Treatise on estuarine and coastal science. 2011. Vol. 1–12. Eds D. McLusky, E. Wolanski. Academic Press. 4594 p.
Valle-Levinson A.V. 2010. Definition and Classification of Estuaries // In "Contemporary Issues in Estuarine Physics". Cambridge: Cambridge University Press. P. 1–11.
Van Der Laan R. 2023. Freshwater fish list. 37th Edition. Jan. 2023. ALMERE. The Netherlands. ISSN: 2468–9157. 1120 p.
Vasconcelos R.P., Reis-Santos P., Cabral H.N., Costa J.L., Costa M.J. 2011. River coast connectivity, estuarine nursery function and coastal fisheries // In: Treatise on estuarine and coastal science 2011. Vol. 10. Academic Press. P. 81–107.
Wallace J.H. 1975. The estuarine fishes of the east coast of South Africa. Part 1. Species composition and length distribution in the estuarine and marine environments. Part 2. Seasonal abundance and migrations // Investigational Report of the Oceanographic Research Institute. Vol. 40. P. 1–72.
Wallace J.H., Kok H.M., Beckley L.E. 1984a. Inshore small-mesh trawling survey of the cape south coast. Part 2. Occurrence of estuarine associated fishes // S. Afr. J. Zool. Vol. 19. P. 165–169.
Wallace J.H., Kok H.M., Beckley L.E., Bennett B., Blaber S.J.M., Whitfield A.K. 1984b. South African

estuaries and their importance to fishes // S. Afr. J. Sci. Vol. 80. P. 203–207.
Wallace J.H., Van der Elst R.P. 1975. The estuarine fishes of the east coast of South Africa. Part 4. Occurrence of juveniles in estuaries. Part 5. Ecology, estuarine dependence and status // Investigational Report of the Oceanographic Research Institute. Vol. 42. P. 1–63.
Whitfield A.K. 1994. An estuary-association classification for the fishes of Southern Africa // S. Afr. J. Sci. Vol. 90. P. 411–417.
Whitfield A.K. 1998. Biology and ecology of fishes in the southern African estuaries. Ichthyological monographs of the J.L.B. Smith. Institute of Ichthyology. № 2. 223 p.
Whitfield A.K. 1999. Ichthyofaunal assemblages in estuaries: A South African case study // Reviews in Fish Biology and Fisheries. N 9. P. 151–186.
Whitfield A.K. 2015. Why are there so few freshwater fish species in most estuaries? // J. Fish Biol. Vol. 86. P. 1227–1250.
Whitfield A.K. 2019. Fishes of Southern African Estuaries: From Species to Systems. Smithiana Monograph. No. 4. Publ. by SAIAB. 495 p.
Whitfield A.K. 2020. Fish species in estuaries – from partial association to complete dependency // J. Fish Biol. Vol. 97. Iss. 4. P. 1262–1264.
Whitfield A.K. 2021. Estuaries – how challenging are these constantly changing aquatic environments for associated fish species? // Environ. Biol. Fish. Vol. 104. P. 517–528.
Whitfield A.K., Able K.W., Barletta M., Blaber S.J.M., Harrison T.D. 2023b. Life-history guilds of fishes associated with estuaries: Opportunism versus dependency // Estuar. Coast. Shelf Sci. Vol. 292. 108456. 10.1016/j.ecss.2023.108456.
Whitfield A.K., Able K.W., Blaber S.J.M., Elliott M. 2022a. Chapter 1. Introduction // In: Fish and Fisheries in Estuaries: A Global Perspective (2nd ed.). Wiley-Blackwell. UK. P. 255–331.
Whitfield A.K., Able K.W., Blaber S.J.M., Elliott M., Franco A., Harrison T.D., Houde E.D. 2022b. Chapter 5. Feeding ecology and trophic dynamics // In: Fish and Fisheries in Estuaries: A Global Perspective (2nd ed.). Wiley-Blackwell. UK. P. 255–331.
Whitfield A.K., Blaber S.J.M. 1976. The effects of temperature and salinity on *Tilapia rendalli* Boulenger 1896 // J. Fish Biol. Vol. 9. P. 99–104.
Whitfield A.K., Elliott M. 2002. Fishes as indicators of environmental and ecological changes within estuaries: a review of progress and some sug gestions for the future // J. Fish Biol. Vol. 61. P. 229–250.
Whitfield A.K., Elliott M. 2011. Ecosystem and biotic classifications of estuaries and coasts // In: Treatise on estuarine and coastal science. (Vol. 1). Academic Press. P. 99–124.
Whitfield A.K., Elliott M., Basset A., Blaber S.J.M., West R.J. 2012. Paradigms in estuarine ecology – A review of the Remane diagram with a suggested revised model for estuaries // Estuar. Coast. Shelf Sci. Vol. 97. P. 78–90.
Whitfield A.K., Gillanders B.M., Able K.W. 2023a. Climate change effects on fish populations // In: Climate change and estuaries (1st ed.). CRC Press. Boca Raton. P. 475–505.
Wolanski E., Elliott M. 2011. Ecosystem and biotic classifications of estuaries and coasts // In: Treatise on estuarine and coastal science 2011. (Vol. 1). Academic Press. P. 99–124.
Wolanski E., Elliott M. 2016. Estuarine Ecohydrology: An Introduction (2 ed.). Elsevier Science. 322 p.
Wootton R.J. 1990. Ecology of Teleost Fishes. Chapman and Hall. London. 404 p.
Wootton R.J. 1992. Fish ecology. Springer, Dordrecht. 212 p.

REFERENCES

Agafonova K.G. Hydrochemical regime of Kamchatka rivers. *Voprosy geografii Kamchatki*, Petropavlovk-Kamchatsky, 1964, vol. 2, pp. 46–55. (In Russian)
Adamov A.A., Subbotin S.I. *Metodicheskoe posobie po uchetnomu lovu molodi tihookeanskih lososei bimtralom 2.0/8.2m* [Methodological guide for survey fishing of juvenile Pacific salmon with 2.0/8.2 m beam trawl]. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchat-NIRO, 2010, 12 p.
Aladin N.V. The concept of relativity and multiplicity of barrier salinity zones. *Zhurnal Obshchei Biologii*, 1988, vol. 49, № 6, pp. 825–833. (In Russian)
Alimov A.F. *Elementy teorii funktsionirovaniya vodnykh ekosistem* [Elements of the theory of functioning of aquatic ecosystems]. SPb.: Nauka, 2000, 147 p.
Andrievskaya L.D. Conditions for the formation of production of generations of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) (Salmonidae) in the south-western part of the Bering Sea. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*, 1998, vol. 4, pp. 94–97. (In Russian)
Andriyashev A.P. *Ryby severnyh morej SSSR* [Fishes of the Northern seas of the USSR]. Moscow, Leningrad: Publ. of the USSR Academy of Sciences, 1954, 566 p.
Antonov N.P. *Promyslovye ryby Kamchatskogo kraya: biologiya, zapasy, promysel* [Commercial fish of the Kamchatka Territory: biology, stocks, fishing]. Moscow: VNIRO, 2011, 244 p.

Atlas presnovodnykh ryb Rossii [Atlas of Russian Freshwater Fishes In Two Volume. (Ed.: Yu.S. Reshetnikov]. Moscow: Nauka, 2003, 632 p.
Atlas-opredelitel ryb Kamchatki i sopredelnykh territoriy. [Atlas-identifier of fishes of Kamchatka and adjacent territories. (Ed.: E.V. Esin)]. Moscow: VNIRO, 2015, 144 p.
Bazarkin V.N., Burkanov V.N., Maximenkov V.V., Tokranov A.M. Experience of ecosystem approach in studying communities of Kamchatkan coastal waters (based on case study of the Bolshaya R. estuary). *Problems and ways of preservation of ecosystems of the North Pacific region: Proc. of the workshop*. Petropavlovsk-Kamchatsky: USSR Academy of Sciences, 1991, pp. 99–101. (In Russian)
Balykin P.A. *Sostoyaniye i resursy rybolovstva v zapadnoy chasti Beringova morya* [Status and resources of fisheries in the western part of the Bering Sea]. Moscow: VNIRO, 2006, 143 p.
Barabanschikov E.I., Bolshakov S.G. Estuarine-coastal systems – a transition zone between freshwater and marine ecosystems. *Vladimir Ya. Levanidov's Biennial Memorial Meetings*. Vladivostok, 2023, vol. 10, pp. 16–25. (In Russian)
Barabanschikov E.I., Magomedov R.A. Composition and some features of fish biology in the estuarine zone of rivers in southern Primorye. *Izvestiya TINRO*, 2002, vol. 131, pp. 179–200. (In Russian)
Berg L.S. *Ryby presnykh vod SSSR i sopredelnykh stran* [Freshwater fish from the USSR and neighboring countries]. Part 1. Leningrad: VNIORKH, 1932, 543 p.
Berg L.S. *Ryby presnykh vod SSSR i sopredelnykh stran* [Freshwater fish from the USSR and neighboring countries]. Part 1. Moscow, Leningrad: Publ. of the Academy of Sciences of the USSR, 1948, 467 p. (In Russian)
Berega Tikhogo okeana [Coasts of the Pacific Ocean. (ed. by V.P. Zenkovich)]. Moscow: Nauka, 1967, 375 p.
Berezovskaya V.A., Emelyanova A.A., Pisareva N.A. Taxonomic composition of algal floras of Kamchatka coast. *Bulletin of Kamchatka State Technical University*, 2004, № 3, pp. 70–73. (In Russian)
Biota i soobshchestva dalnevostochnykh morey: laguny i zalivy Kamchatki i Sakhalina [Biota and communities of the Far-Eastern seas: lagoons and bays of Kamchatka and Sakhalin]. Vladivostok: FEB AS USSR, 1988, 200 p.
Bioenergetika i rost ryb [Bioenergetics and fish growth. (Eds.: W. Hoare, D. Randall, D. Brett)]. Moscow: Light and food industry, 1983, 408 p.
Birman I.B. *Morskoy period zhizni i voprosy dinamiki stad tikhookeanskikh lososey* [Marine period of life and matters of stock dynamics of Pacific salmon]. Moscow: Agropromizdat, 1985, 208 p.
Bogdanov V.D., Karpenko V.I., Norinov E.G. *Vodnye biologicheskie resursy Kamchatki: Biologiya, sposoby dobychi, pererabotka* [Aquatic biological resources of Kamchatka: Biology, ways of fishing, processing]. Petropavlovsk-Kamchatsky: Novaya Kniga, 2005, 264 p.
Bogdanov K.T., Gorbachev V.V., Moroz V.V. *Atlas prilivov Beringova, Okhotskogo i Yaponskogo morey* [Atlas of the tides of the Bering, Okhotsk and Japanese seas]. Publ. by POI of the Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, 1991, 29 p.
Bogutskaya N.G., Naseka A.M. Catalogue of Agnathans and Fishes of Fresh and Brackish Waters of Russia with comments on nomenclature and taxonomy. Moscow: KMK Scientific Press, 2004, 389 p. (In Russian)
Boychenko I.G. The relief of the bottom of the Karaginsky Gulf. *Transactions of the Institute of Oceanography*, 1961, vol. 50, pp. 3–20. (In Russian)
Borets L.A. *Annotirovannyi spisok ryb dalnevostochnykh morei* [Annotated List of Fishes from Far Eastern Seas]. Vladivostok: TINRO-Center, 2000, 192 p.
Bugaev A.V., Zikunova O.V., Artukhina N.B., Shubkin S.V. Analytical review of the results of salmon fisheries in Kamchatka Territory in 2018–2022 (forecasts, fisheries, stocks). Communication 2 (sockeye salmon, coho salmon, chinook salmon). *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*, 2023, vol. 68, pp. 42–62. (In Russian)
Bugaev A.V., Zikunova O.V., Shpigalskaya N.Yu., Artukhina N.B., Shubkin S.V., Kovalenko M.N., Lozovoy A.P. Analytical review of the results of salmon fisheries in Kamchatka Territory in 2018–2022 (forecasts, fisheries, stocks). Communication 1 (pink salmon, chum salmon). *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*, 2023, vol. 68, pp. 5–41. (In Russian)
Bugaev V.F., Vronsky B.B., Zavarina L.O., Zorbidi Zh.H., Ostroumov A.G., Tiller I.V. The fishes of the Kamchatka River (ed. by V.F. Bugaev). Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2007, 459 p. (In Russian)
Bugaev V.F., Kirichenko V.E. Rearing and spawning lakes for Asian sockeye salmon stocks (including several additional water bodies in range). Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2008, 280 p. (In Russian)
Busarova O.Yu. The differentiation of anadromous Dolly Varden and white charr (Salvelinus, Salmonidae) in the lower reaches of the Kamchatka River. Materials of the XXIV international scientific conference *Conservation of biodiversity of Kamchatka and*

coastal waters. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2023, pp. 25–28. (In Russian)
Busarova O.Yu., Koval M.V. Diversity parasites of *Thymallus arcticus mertensii* of the Penzhina Rriver, the Sea of Okhotsk basin (*Thymallus arcticus*). Proceedings of the Second All-Russian Conference with International Participation "*Far Eastern seas and their basins: biodiversity, resources, environmental problems*". Vladivostok, 3–4 October, 2017, pp. 20–21. (In Russian)
Busarova O.Yu., Koval M.V. Parazitofauna of the young of the Penzin omul *Coregonus subautumnalis* (the Penzhina River, the Kamchatka Region). Proceedings of International Scientific Conference "*Biological problems of the North*". Magadan: IBPN FEB RUS (September 18–22, 2018), 2018a, pp. 6–8. (In Russian)
Busarova O.Yu., Koval M.V. The parasites of *Prosopium cylindraecum* of the River Penzhina, Kamchatka. Proceedings of the V International scientific-technical conference "*Actual problems of development of biological resources of the World Ocean*" (FESTU, Vladivostok, May 22–24, 2018), 2018б, pp. 46–47. (In Russian)
Busarova O.Yu., Koval M.V., Esin E.V., Markevich G.N. Trophic segregation in multispecies community of salmonids in the Penzhina river lower course (Kamchatsky krai, Russia). *Nature Conservation Research*, 2019, vol. 4 (2), pp. 83–94. (In Russian)
Butorina T.E., Busarova O.Yu., Koval M.V. Parasite fauna in ninespine stickleback *Pungitius pungitius*, from downstreams of the Penzhina River. *Parazitologiya*, 2018, vol. 52 (3), pp. 214–223. (In Russian)
Butorina T.E., Busarova O.Yu., Koval M.V. Fish parasites in a hypettidal estuary of the Penzhina River (the Sea of Okhotsk Basin). *Inland Water Biology*, 2023, vol. 1, pp. 106–114. (In Russian)
Butorina T.E., Koval M.V. Parasites in nine-spined sticklebacks from downstreams of the Penzhina River. Proceedings of International Scientific Conference "*Biological problems of the North*" (IBPN FEB RUS, Magadan, September 18–22, 2018), 2018a, pp. 9–11. (In Russian)
Butorina T.E., Koval M.V. Parasites in lower stream ecosystem of the Penzhina River (North-West Kamchatka). Proceedings of Russian scientific conference with international participation "*Coastal and marine zone of the Russian Far East: from exploration to the sustainable development*" (FEFU, Vladivostok, November 8–10, 2018), 2018b, pp. 25–26. (In Russian)
Butorina T.E., Koval M.V. Parasite fauna in minnow *Phoxinus phoxinus* from downstreams of the Penzhina and Talovka Rivers. *Parazitologiya*, 2019, vol. 53 (1), pp. 61–72. (In Russian)
Butorina T.E., Koval M.V. Parasite fauna of fish sympatrically inhabiting the Penzhina river basin as a reflection of ecological differences between species. Proceedings of the XXI International Scientific Conference "*Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters*". Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2020, pp. 38–41.
Bushuev V.P., Barabanschikov E.I. *Presnovodnye i estuarnye ryby Primoriya: spravochnik* [Freshwater and Estuarine Fishes of Primorsky Krai: A Reference Book]. Vladivostok: Dalrybvtuz Publ., 2012, 314 p.
Varkentin A.I., Ivanov P.Yu., Bugaev A.V., Shevlyakov E.A., Korbev S.I. Fishery reserves in the waters adjacent to Kamchatka peninsula: condition of stocks, catch problems. *Marine biological research: achievements and perspectives*: in 3 vol. Proceedings of All-Russian Scientific-Practical Conference with International Participation dedicated to the 145th anniversary of Sevastopol Biological Station (Sevastopol, 19–24 September, 2016). Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika, 2016, vol. 2, pp. 349–353. (In Russian)
Varnavsky V.S. *Smoltifikatsiya lososevyh* [Salmonid smoltification]. Vladivostok: FEB RAS USSR, 1990, 180 p.
Vasilets P.M. *Koryushki pribrezhnykh vod Kamchatki* [Smelts of coastal waters of Kamchatka].Cand. Sci. (Biol.) Dissertation, Vladivostok: FEB RAS, 2000, 192 p.
Vasilets P.M., Karpenko V.I., Maksimenkov V.V. Some information about the ichthyofauna of Avacha Bay. *Collection of scientific articles on ecology and environmental protection of Avacha Bay*. Petropavlovsk-Kamchatsky: Goskomekologiya, 1998, pp. 65–70. (In Russian)
Vasilets P.M., Karpenko V.I., Maximenkov V.V. Estuarine ichthyofauna of East Kamchatkan rivers. Abstracts of Regional scientific-practical conference "*Problems of protection and rational use of biological resources of Kamchatka*". Petropavlovsk-Kamchatsky: Goskomekologiya, 1999, pp. 48–49.
Vaskovsky M.G. Typization of Kamchatka rivers and some issues of their flow study. *Proceedings of Far Eastern Regional Hydrometeorological Research Institute*, 1960, vol. 11, pp. 130–153. (In Russian)
Vvedenskaya T.L., Travina T.N. The role of benthos invertebrates in forming the structure of drift in the rivers of West Kamchatka. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*, 2007, vol. 9, pp. 40–49.
Vinogradov K.A. Fauna of the Pacific Ocean waters off Kamchatka. Dissertation of Doctor of Biological Sciences. Leningrad: ZIN AS USSR, 1947, vol. 1, 377 p.

Vinogradov K.A. Seasonal changes of ichthyofauna composition of Avacha Bay (Eastern Kamchatka). *Zoologichesky Zhurnal*, 1949, vol. 28 (6), pp. 573–574.
Vinogradov K.A. Zoogeographic sketch of the coastal marine fauna of South-Eastern Kamchatka. *Zoologichesky Zhurnal*, 1949b, vol. 28 (1), pp. 99–101. (In Russian)
Vladimirov V.I. On the biological classification of fishes: through-running and semi-through-running ones. *Zoologichesky Zhurnal*, 1957, vol. 36 (8), pp. 35–47. (In Russian)
Vlasova G.A., Glebova S.Yu. Seasonal variability of surface currents Sea of Okhotsk under the influence of synoptic processes. *Izvestiya TINRO*, 2008, vol. 154, pp. 259–269. (In Russian)
Voytovich V.V. *Obsledovanie r. Enychavayam* [Survey of the Enychavayam River]. Petropavlovsk-Kamchatsky: State archive of the Kamchatka Region, 1981, № 210.2.1253, 31 p. (In Russian)
Voytovich V.V., Voytovich N.V. *Obsledovanie r. Kuyl* [Survey of the Kuyl River]. Petropavlovsk-Kamchatsky: State archive of the Kamchatka Region, 1981, № 210.2.1254, 23 p. (In Russian)
Volobuev V.V., Marchenko S.L. Pacific salmon of the continental coast of the Okhotsk Sea (biology, population structure, abundance dynamics, fishery). Magadan: NESC FEB RAS Publ., 2011, 303 p. (In Russian)
Voskoboynikova O.S., Nazarkin M.V., Golubova E.Yu. Earlier stages of fishes from the northern part of the Okhotsk Sea. *Explorations of the Fauna of the Seas* (ed. A.V. Balushkin). St. Petersburg: Zoological Institute RAN, 2012, vol. 68 (76), 108 p. (In Russian)
Volcanoes of Kamchatka and the Kuril Islands. *Special issue of "RFBR Journal"*, 2015, № 2, 105 p.
Gavruseva T.V., Ryazanova T.V. Pathomorphological alterations of stellate flounder organs *Platichthys stellatus* (Pallas, 1788) as indicators of ecological status of Avachinskaya Bay (Kamchatka). *Pollution of marine environment: ecological monitoring, bioassay, standardization*:collection of the papers of the Russian scientific conference with international participation. Sevastopol: Colorit, 2018, pp. 49–55. (In Russian)
Geographical distribution of fishes and other commercial animals of the Sea of Okhotsk and the Bering Sea. *Transactions of the Institute of Oceanography*, 1955, vol. XIV, Moscow: AS USSR, 120 p. (In Russian)
Geology of the USSR. Kamchatka, Kuril and Commander Islands. Geological description. Moscow: Nedra, 1964, vol. 31, part 1, 743 p. (In Russian)
Gershanovich D.B. Relief and modern sediments of the Bering Sea shelf. *Trudy VNIRO,* 1962, vol. 46, pp. 164–189. (In Russian)
Hydrological review. Vol. 20. Kamchatka. Leningrad: Gidrometeoizdat, 1964, 258 p.
Gidrometeorologiya i gidrokhimiya morey : monograficheskiy spravochnik. T. IX: Okhotskoye more. Vyp. 1: Gidrometeorologicheskiye usloviya [Hydrometeorology and hydrochemistry of the seas: a monographic reference book. Vol. IX: The Sea of Okhotsk]. Issue 1: Hydrometeorological conditions. (Ed. F.S. Terziev). St. Petersburg: Gidrometeoizdat, 1998, 345 p.
Gidrometeorologiya i gidrokhimiya morey : monograficheskiy spravochnik. T. X: Beringovo more. Vyp. 1: Gidrometeorologicheskiye usloviya. [Hydrometeorology and hydrochemistry of the seas: a monographic reference book. Vol. X: The Bering Sea. Issue 1: Hydrometeorological conditions]. (Ed. F.S. Terziev). St. Petersburg: Gidrometeoizdat. 1999, 301 p.
Gorbanev V.A., Dobrovolsky A.D. Some features of aquatic horizontal structure in the western part of the Pacific Ocean subarctic district. *Moscow University Bulletin, Series Geography*, 1972, № 6, pp. 53–61. (In Russian)
Gorin S.L. Hydrological and ecological conditions in the river estuaries of Kamchatka in summer period. *Moscow University Bulletin, Series Geography,* 2007, № 5, pp. 38–44. (In Russian)
Gorin S.L. *Gidrologo-morfologicheskiye protsessy v estuariyakh Kamchatki* [Hydrological and morphological processes in the estuaries of Kamchatka]. Diss. Cand. Geogr. Sciences. Moscow: VNIRO. 193 p.
Gorin S.L. Kamchatka's estuaries: theoretical approaches and hydrological-morphological typing. Ten-year research outcomes. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*, 2012, vol. 27, pp. 5–12. (In Russian)
Gorin S.L. Present-day morphological structure and hydrological conditions of the Kamchatka River Estuary. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*, 2013a, vol. 31, pp. 6–26. (In Russian)
Gorin S.L. Hydrological-morphological processes in the estuary of the Bolshoi Vilyui River (Eastern Kamchatka Coast). *Water resources*, 2013b, vol. 40 (1), pp. 3–18. (In Russian)
Gorin S.L. Morphodynamics of Kamchatka River mouth area in the XVIII–XX centuries and effects. on hydrological regime of tributary system within the area. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2014, vol. 32, pp. 79–88. (In Russian)
Gorin S.L. Historical evidence on the condition of the Kamchatka River estuary area in the XVIII–XX centuries. *Trudy VNIRO*, 2015, vol. 158, pp. 167–185. (In Russian)

Gorin S.L., Koval M.V. Hydrological regime and particularities of diadromous fishes habitat in the Hairuzova and Belogolovaya estuaries (Western Kamchatka) during winter. *Bulletin "Concept of the Far Eastern Basin Program for the Study of Pacific Salmon"*, Vladivostok: TINRO-Center, 2014, № 9, pp. 199–213. (In Russian)

Gorin S.L., Koval M.V. Modern and prospective studies in estuaries of Kamchatka krai. Proceedings of the Fourth All-Russian Scientific Conference with International Participation "*Fundamental Studies of Water and Water Resources*", Moscow, September 15–18, 2015. Moscow, WPI RAS, 2015a, pp. 402–405. (In Russian)

Gorin S.L., Koval M.V. Multidisciplinary research in the Penzhina and Talovka river mouth in 2015. *Trudy VNIRO*, 2015b, vol. 158, pp. 186–189. (In Russian)

Gorin S.L., Koval M.V. Tidal lagoons in Kamchatka and Koryakiya. Materials of XXVII International coastal conference "*Arctic shores: shore-up to sustainability*" (Murmansk, September 24–29), 2018, pp. 44–47.

Gorin S.L., Koval M.V. Summer hydrological processes in the estuaries of the rivers Icha and Krutogorova and adjacent waters of the Sea of Okhotsk. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*, 2019a, vol. 55, pp. 146–173. (In Russian)

Gorin S.L., Koval M.V. Various mechanisms of lengthening of blocking accumulative forms (braids) in the lagoons of Kamchatka. *The manifestation patterns of erosion and fluvial processes under various environmental conditions*: The Proceedings of the V All-Russian Scientific Conference with International Participation. Moscow: Lomonosov Moscow State University, 3–6 September, 2019b, pp. 164–167. (In Russian)

Gorin S.L., Koval M.V., Ilyasov A.K., Korzinin D.V., Zavadsky A.S. The first facts about Icha and Krutogorova estuaries (West Kamchatka). Materials of XIX International scientific conference "*Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters*". Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2018a, pp. 72–76. (In Russian)

Gorin S.L., Koval M.V., Kozlov K.V., Levashov S.D., Nikulin D.A. Terskii P.N., Shtremel M.N. The first results of complex study in estuaries of the Khairusovo and Belogolovaya rivers (West Kamchatka). Materials of XIII International scientific conference "*Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters*". Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2012, pp. 76–80. (In Russian)

Gorin S.L., Koval M.V., Popryadukhin A.A., Stepanenko V.M. Coastal lakes of the Kamchatka peninsula: variety of the hydrological conditions created by rivers, tides, local climate and coastal processes. Abstracts of International Conference "*Freshwater Ecosystems – Key Problems"*, Irkutsk (September 10–14, 2018). Irkutsk, 2018, pp. 163–164. (In Russian)

Gorin S.L., Koval M.V., Sazonov A.A., Terskii P.N. The study of hydrological regime of hypertidal Penzhina River mouth area. Proceedings of the 3rd open Conference of Research and education center "*River flow: spatial-temporal variations and dangerous hydrological phenomena*". Moscow: Lomonosov Moscow State University, WPI RAS, 2014, pp. 171–173. (In Russian)

Gorin S.L., Koval M.V., Sazonov A.A., Terskii P.N. Modern hydrological regime of the lower stream of the Penzhina River and the first data on hydrological processes in its estuaries according to the expedition of 2014. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*, 2015, vol. 37, pp. 33–52. (In Russian)

Gorin S.L., Korzinin D.V., Koval M.V., Golovlev P.P., Zavadsky A.S. Morphodynamics of River Mouth of Icha's Lagoon (Western Kamchatka). Materials of the XXVII International Coastal Conference "*Arctic shores: shore-up to sustainability*" (Murmansk, September 24–29, 2018), 2018, pp. 48–51.

Gorin S.L., Lepskaya E.V., Markevich G.N., Anisimova L.A. Mouth area of the Kamchatka River at the beginning of the XX-th century: hydrological conditions, morphological structure, aquatic biota (according to the research material of F.P. Ryabushinskiy's expedition*). The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*, 2014b, vol. 32, pp. 89–101. (In Russian)

Gorin S.L., Popryadukhin A.A., Koval M.V. Hydrological processes in a lagoon-channel estuary in the warm season: case study of the mouth of the Bol'shaya R., Western Kamchatka. *Water resources,* 2019, vol. 46 (1), pp. 2–13. (In Russian)

Gorin S.L., Popryadukhin A.A., Koval M.V. Meromictic lakes at the Kamchatka Peninsula coast. *Geography: development of science and education*. Scientific-Practical Conference LXXII Herzen readings. SPb., 2019, pp. 286–291. (In Russian)

Gorin S.L., Romanenko F.A., Koval M.V. The first information about winter hydrological regime and ice cover in the Penzhina hypertidal river mouth. Proceedings of the Fifth All-Russian Conference "*Ice and thermal processes on water bodies of Russia*" (11–14 October 2016, Vladimir). Water Problems Institute RAS, 2016, pp. 89–95. (In Russian)

Grebnitsky N.A. Studies of the marine fauna of the Great Ocean in Avacha Bay. *Bulletin of the East-Sib. Branch of Russian Geografical Society*, 1880, Issue 11, № 1–2, pp. 83–86. (In Russian)
Grebnitsky N.A. List of fish taking away from the islands of the Commander and the Kamchatka Peninsula. *Fishing Industry Bulletin*, 1897, № 6–7, pp. 323–339. (In Russian)
Grigoryev S.S. *Rannie stadii ryb severo-vostoka Rossii (pribrezhnye morskie vody i vnutrennie vodoemy): atlas-opredelitel* [Early Stages of Fish in the Northeast of Russia (Coastal Sea Waters and Inland Waters): Atlas for Identification] (ed. A.M. Tokranov). Vladivostok: FEB RUS Publ., 2007, 331 p.
Grigoryev S.S., Sedova N.A. Taxonomic variety of marine fishes near North Eastern Russia based on distribution of their early stages of development. *Bulletin of Kamchatka State Technical University*, 2014, № 30, pp. 55–63. (In Russian)
Grigoryev S.S., Sedova N.A. Zoogeographic characterization of marine fishes living near Kamchatka Peninsula based on the distribution of early stages in plankton. *Vestnik SVNTS DVO RAN*, 2020, № 3, pp. 94–108. (In Russian)
Grigoryev S.S., Sedova N.A., Lozovoy A.P., Kozhevnikov A.V. Ichthyoplankton off estuaries of rivers along the western coast of Kamchatka Peninsula on June 2018. Materials of XXI international scientific conference "*Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters*". Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2020, pp. 205–208. (In Russian)
Grigoryev S.S., Sedova N.A., Tokranov A.M. Description and ecology of larvae of smooth lumpsucker *Aptocyclus ventricosus* from Avachinskaya and Vilyuchinskaya Bays (south-eastern coast of Kamchatka Peninsula). Materials of XXIV international scientific conference "*Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters*". Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2023, pp. 173–177. (In Russian)
Gritsenko O.F. Diadromous Fishes of Sakhalin (Systematics, Ecology, Fisheries). Moscow: VNIRO Publ., 2002, 247 p. (In Russian)
Guschin A.V., Shavrina I.A. Modern state of commercial ichthyofauna from the estuaries in the southern part of the Baltic Sea as the result of anthropogenic influence. Communication 2. The Curonian lagoon. *Regional ecology*, 2018, № 2 (52), pp. 54–64. (In Russian)
Davydov B.V. Lotsiya of the coasts of the RSFSR of the Sea of Okhotsk and the eastern coast of the peninsula of Kamchatka with the Karaginsky Island inclusive. Vladivostok: Dep. to ensure the safety of navigation Far East, 1923, [8], XLII, 1498 p. (In Russian)
Dalnyi Vostok I berega morei, omyvauschih terriroriyu SSSR [The Far East and the shores of the seas washing the territory of the USSR]. Moscow: Geomorphology of the USSR, 1982, 278 p. (In Russian)
Datsky A.V., Andronov P.Yu. Upper shelf ichthyocenose in the northwestern part of the Bering Sea. Magadan: NESC FEB RAS, 2007, 261 p. (In Russian)
Demeshkina Zh.V. Bottom vegetation of the Semyachik Lagoon (South-Eastern Kamchatka). *Biological problems of the North*. Magadan: NESC AS USSR, 1983, part 2, pp. 425–426. (In Russian)
Giller P. *Struktura soobshchestv i ekologicheskaya nisha* [Community Structure and the Niche]. Moscow: Mir Publ., 1988, 184 p.
Dryagin P.A. Status and basic objectives of ichthyologic researches in the USSR. *The second zoological conference of BSSR*. 1962, pp. 55–63. (In Russian)
Dubina V.A., Fayman P.A., Zhabin I.A., Ponomarev V.I., Kuzlyakina Yu.A. The Okhotsk Sea currents: satellite imagery and numerical simulation. *Current problems in remote sensing of the Earth from space*, 2012, vol. 9 (1), pp. 206–212. (In Russian)
Dyldin Yu.V., Orlov A.M. Ichthyofauna of fresh and brackish waters of Sakhalin Island: an annotated list with taxonomic comments: 2 Cyprinidae – Salmonidae families. *Journal of Ichthyology*, 2016, vol. 56 (5), pp. 525. (In Russian)
Dyldin Yu.V., Orlov A.M., Velikanov A.Ya., Makeev S.S., Romanov V.I., Ganel L. An annotated list of the marine and brackish-water ichthyofauna of Aniva Bay (Sea of Okhotsk, Sakhalin Island): 1. Petromyzontidae–Agonidae families. *Journal of Ichthyology*, 2018, vol. 58 (4), pp. 421–449. (In Russian)
Dyldin Yu.V., Orlov A.M., Velikanov A.Ya., Makeev S.S., Romanov V.I., Moruzi I.V., Ganel L. Ichthyofauna of the Aniva Bay (the Sakhalin Island, the Sea of Okhotsk). Novosibirsk: Novosibirsk State Agrarian University, Zolotoy kolos, 2020, 396 p. (In Russian)
Dyldin Yu.V., Orlov A.M., Ganel I., Romanov V.I., Frike R., Vasiliyeva E.D. Ichthyofauna of the fresh and brackish waters of Russia and adjacent areas: annotated list with taxonomic comments. 1. Families Petromyzontidae–Pristigasteridae. *Journal of Ichthyology*, 2022, vol. 62 (3), pp. 294. (In Russian)
Dyldin Yu.V., Orlov A.M., Ganel I., Romanov V.I., Frike R., Vasiliyeva E.D. Ichthyofauna of the fresh and brackish waters of Russia and adjacent areas: annotated list with taxonomic comments. 2. Order Cypriniformes, suborders Catostomoidei, Cobitoidei and Cyprinoidei. *Journal of Ichthyology*, 2023, vol. 63 (4), pp. 386. (In Russian)
Dyldin Yu.V., Orlov A.M., Romanov V.I. The first taxonomic revision of the ichthyofauna of Sakhalin Is-

land. In Voprosy ekologii vodoemov i intensifikatsii fisheries of Siberia. *Issues of ecology of water bodies and intensification of fishery in Siberia.* Tomsk: Tomsk State University Press, 2023, pp. 137–144. (In Russian)
Dyakov Yu.P. Flatfish (Pleuronectiformes) of the far eastern seas of Russia (spatial organization of fauna, seasons and duration of spawning, population structure of the species, population dynamics). Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2011, 438 p. (In Russian)
Dyakov Yu.P., Bugaev A.V. On commercial exploitation of biological resources in waters of Kamchatka Territory. *Bulletin of Kamchatka State Technical University*, 2023, vol. 63, pp. 66–77. (In Russian)
Dyakov Yu.P., Karpenko V.I., Shevlyakov E.A. Aquatic biological resources of Kamchatka. Dynamics, current state, trades. *Proceedings of the All-Russian Scientific conference dedicated to the 80th anniversary of KamchatNIRO*. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2012, pp. 10–21. (In Russian)
Ezhegodnye dannye o rezhime i kachestve vod morei i morskikh ustiev rek (EDM) [Annual Data on the Regime and Quality of Water in the Seas and Marine Estuaries]. Gosudarstvennyi vodnyi kadastr. [State Water Cadaster]. Part 1. Surface waters (Vol. 4. Part 1. The Sea of Okhotsk). Obninsk: Rosgidromet, 2018a. (Electronic database). (In Russian)
Ezhegodnye dannye o rezhime i kachestve vod morei i morskikh ustiev rek (EDM) [Annual Data on the Regime and Quality of Water in the Seas and Marine Estuaries]. Gosudarstvennyi vodnyi kadastr. [State Water Cadaster]. Part 1. Surface waters (Vol. 4 Part 1. The Bering Sea]. Obninsk: Rosgidromet, 2018a. (electronic database). (In Russian)
Ermakova A.S. Channel processes on the rivers of Kamchatka. Thesis of Candidate Disstertation (Geogr.). Moscow: MSU Publ., 2009, 24 p. (In Russian)
Esin E.V., Markevich G.N. Charrs of genus *Salvelinus* of Asian North Pacific: origin, evolution and modern diversity. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2017, 188 p. (In Russian)
Esin E.V., Chalov S.R. Ecological classification of the rivers within Kamchatka volcanic territories. *Vladimir Ya Levanidov's Biennial*. Vladivostok: FEB RAS, 2014, vol. 6, pp. 220–238. (In Russian)
Zhivotnye i rasteniya zaliva Petra Velikogo [Animals & plants of Peter the Great Bay]. Leningrad: Nauka Publ., 1976, 412 p. (In Russian)
Zambriborsch F.S. Ichthyofauna and fishery utilization of brackish waters. *Limany severnogo Prichernomorya* [Brackish lagoons of the Northern Black Sea]. Kiev: Naukova Dumka, 1990, pp. 170–185.
Zakharikhina L.V. Kamchatka soils provinces distinguishing by the composition and age of volcanic ashes on which they are formed. *Biology*, № 2 (6), 2009, pp. 95–110.
Zemnukhov V.V. Ichthyofauna of Piltun Bay (North-East Sakhalin): composition, ecology, origin. Dissertation for the Candidate of Biological Sciences. Vladivostok: NSCMB FEB RAS, 2008, 129 p.
Zolotov O.G. Review of greenling (genus *Hexagrammos*) biology in Kamchatkan and adjacent waters. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean,* 2012, vol. 24, pp. 30–67. (In Russian)
Zolotov O.G., Varkentin A.I., Balykin P.A., Buslov A.V. Researches of marine commercial fishes in the waters adjacent Kamchatka. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean,* 2012, vol. 25, pp. 98–122. (In Russian)
Zuganov V.V. *Semeystvo kolushkovyh (Gasterosteidae) mirovoi fainy. Fauna SSSR. Novaya seriya.* [The stickleback family, Gasterosteidae in the fauna of the world. Fauna USSR. New series]. Leningrad: Nauka, 1991, vol. 5 (1), № 137, 261 p.
Ivankov V.N., Andreeva N.V., Tyapkina N.V., Ryhlov F.N., Fadeev N.P. Biology and Food Resources of Pacific Salmon in the Early Marine Period of Life. Vladivostok: FESU, 1999, 260 p.
Ivanova M.B. Species composition, distribution and quantitative parameters of intertidal macrozoobenthos communities and their modifications in the area Ust-Palana (Shelikhov Bay, Okhotsk Sea). *Izvestiya TINRO*, 2005, vol. 143, pp. 270–304. (In Russian)
Ivanova M.B. Macrozoobenthos of the Penzhina Bay top littoral (Okhotsk Sea). Proceedings of the XXII International Scientific and Practical Conference "*Modern world: nature and man*". 2009, vol. 1, № 2, pp. 119–121. (In Russian)
Ivanova M.B., Tsurpalo A.P. Macrozoobenthos of the intertidal zone in the Gizhiginskaya Guba and Yamskaya Guba (Shelikhov Bay, Okhotsk Sea). *Izvestiya TINRO*, 2015, vol. 182, pp. 144–161. (In Russian)
Ivchenko V.V., Noskova E.D., Samohvalova et al. *Rybnye resursi Kurshskogo zaliva* [Fish resources of the Curonian Lagoon]. Kaliningrad Knizhn. Izd., 1985, 238 p.
Ilyin A.V. The relief of the Kamchatka Gulf bottom. *Transactions of the Institute of Oceanography AS USSR*, 1961, vol. 50, pp. 21–28.
Ionin A.S. *Berega Beringova morya* [The coasts of the Bering Sea]. Moscow: Acad. of Sciences of the USSR, 1959, 357 p. (In Russian)
Kaganovsky A.G. Ichthyological researches in the Far East for 15 years of Soviets. *News of the FEB AS USSRb*, 1938, № 30 (3), pp. 191–199. (In Russian)

Kalchenko E.I., Koval M.V., Popkov A.A. Adaptation changes in biochemical parameters in juvenile chum salmon from the Penzhin and Talovka river estuaries (Northwest Kamchatka). Theses of reports of the II All-Russian Conference with international participation *Physiological biochemical and molecular-genetic mechanisms of adaptations of hydrobionts* (October 24–28). Borok, 2020, pp. 20. (In Russian)
Kamchatsky krai (obschie svedeniya) [Kamchatka Territory (general information)]. 2023. Oficial site of of the Government of the Kamchatka Territory (www.kamgov.ru/overview).
Kanaev V.F. Bottom relief of the Kronotsky Gulf. *Transactions of IOAS USSR*, 1959, vol. 36, pp. 5–20.
Kaplin P.A., Leontyev O.K., Lukyanova S.A., Nikiforov L.G. Berega. *Priroda mira* [The shores. Nature of ther World]. Moscow: Mysl, 1991, 480 p.
Karmanov G.E. *Osobennosti rejima estuariev i pribrezhnykh vod v period skata molodivzapadnokamchatskoi gorbushi v sbyazi s formirovaniem chislennisti nerestovoi cvhasti stada (ch. I. Rol' prilivnootlivnyh protsessov)* [Peculiarities of estuarine and coastal water regime during the period of juvenile Western Kamchatka pink salmon run in connection with the formation of spawning stock abundance (part I. Role of tidal processes)]. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO Archive, 1990, № 5450, 11 p.
Karpenko V.I. Biological peculiarities of juvenile coho, sockeye and chinook salmon in the coastal waters of East Kamchatka. *Russian journal of Marine Biology*, 1982, № 6, pp. 33–41.
Karpenko V.I. Biology of juvenile Pacific salmon in coastal waters of Kamchatka. Author's abstract of the dissertation for the Candidate of Biological Sciences. Vladivostok, 1983, 22 p. (In Russian)
Karpenko V.I. *Ranniy morskoy period zhiznitihookeanskih lososey* [Early marine life of Pacific salmonids]. Moscow: VNIRO, 1998, 165 p.
Karpenko V.I. , Kovalenko M.N., Vasilets P.M., Bagin B.N., Kondrashenkov E.L., Erokhin V.G., Adamov A.A., Smorodin V.P., Maksimenkov V.V., Yakovlev V.M. *Metodika morskih issledovaniy tihookeanskih lososey (metodicheskoe pososbie)* [Methods of marine research of Pacific salmon (methodological manual)]. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 1997, 64 p.
Karpenko V.I., Lozovoy A.P., Pogorelova D.P., Bonk A.A. Ichthyofauna and food relations of juvenile fishes of the Kol' River. *Materials on biodiversity of the Kol River basin (Western Kamchatka*). Monograph. (Edited by E.G. Lobkov and V.I. Karpenko). Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2016, pp. 108–146. (In Russian)
Kartograficheskiy atlas Kamchatskogo kraya [Cartographic atlas of Kamchatka Krai]. Part 2. Khabarovsk: Far Eastern Aerogeodetic Enterprise, 2015, 128 p.
Catalog of vertebrates of Kamchatka and adjacent waters. Petropavlovsk-Kamchatsky: KPD, 2000, 166 p.
Kafanov A.I., Ivanova M.B., Koltypin M.V. The state of littoral studies in the Russian Far Eastern seas. *Russian journal of Marine Biology*, 2004, vol. 30 (4), pp. 320–330. (In Russian)
Kafanov A.I., Kudryashov V.A. *Morskaya biogeografiya:Uchebnoye posobie* [Marine biogeography: Textbook]. Moscow: Nauka, 2000, 176 p.
Kafanov A.I., Plekhov S.P. Bottom communities of Semyachik Lagoon (Kronotsky Biosphere Reserve, Eastern Kamchatka)]. *Russian journal of Marine Biology*, 2001, vol. 27 (2), pp. 121–127. (In Russian)
Kafanov A.I., Andreeva V.V., Samatov A.D. Composition and daily dynamics of zooplankton in Semyachik Lagoon (Eastern Kamchatka). *Biota and communities of the Far-Eastern seas: lagoons and bays of Kamachatka and Sakhalin*. Vladivostok: FEB AS USSR, 1988, pp. 155–169.
Kafanov A.I., Pecheneva N.V. Composition and origin of lagoon biota of Northeastern Sakhalin. *Izvestiya TINRO*, 2002, vol. 130, 297–328. (In Russian)
Katsyka A.P. *Klimat Kamchatki. Kamchatskaya oblast: sbornik statey I ocherkov po geografii* [Climate of Kamchatka. Kamchatka Region: Collection of articles and essays on geography]. Petropavlovsk-Kamchatsky: Dalnevostochnoe knizhnoe Izd., 1966, 169 p.
Kirillova E.A., Kirillova P.I., Pavlov D.S. Peculiarities of the first year dispersion of juvenile sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* in the basin of Kurilskoye Lake. *The current state and methods of studying the ecosystems of inland water bodies:* Proceedings of the I All-Russian Scientific Conference (Petropavlovsk-Kamchatsky, October 7–9, 2015). Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2015, pp. 59–65. (In Russian)
Kitaev S.P. *K sistematike Coregonus lavaretus complex Evrazii* [Towards the systematics of Coregonus lavaretus complex in Eurasia]. Lososevye (Salmonidae) Karelii [Salmonids of Karelia]. Petrozavodsk: Karelian Branch of AS USSR, 1983, pp. 18–42.
Klochkova N.G. Macrophytic algae of the Far-Eastern Seas of Russia. Extended Abstract of Doctoral (Biol.) Dissertation, Vladivostok, 1998, 45 p. (In Russian)
Klochkova N.G., Berezovskaya V.A. Algae of the Kamchatka shelf. Distribution, biology, chemical composition.Vladivostok, Petropavlovsk-Kamchatsky: Dalnauka, 1997, 155 p. (In Russian)

Klochkova N.G., Berezovskaya V.A. *Macrofitobentos Avachinskoi guby i ego antropogennaya destruktsiya* [Macrophytobenthos of Avachinskaya Bay and Its Anthropogenic Destruction]. Vladivostok: Dalnauka, 2001, 208 p.

Klochkova N.G., Koroleva T.N., Kusidi A.E. Marine algae of Kamchtka and surrounding areas. Vol. 1. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2009, 217 p. (In Russian)

Klochkova N.G., Koroleva T.N., Kusidi A.E. Marine algae of Kamchtka and surrounding areas. Vol. 2. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2009, 302 p. (In Russian)

Klochkova N.G., Koroleva T.N., Kusidi A.E. Species composition and peculiarities of vegetation of the macroalgae in Avachinsky Gulf. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatGTU, 2009c, 165 p. (In Russian)

Koblitskaya A.F. *Opredelitel molodipresnovodnyh ryb* [Determinant of juvenile freshwater fish]. Moscow, 1981, 208 p.

Kovalenko M.N., Adamov A.A., Kim E.D. Gears of survey fishing of juvenile salmons and the zone where the gears can operate. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*, 2008, vol. 10, pp. 136–150. (In Russian)

Koval M.V. Results of trawl surveys of KamchatNIRO in the coastal waters of Kamchatka in June–August 2007. *Bulletin № 2. Realization of the concept of the Far Eastern basin program for the study of Pacific salmon*. Vladivostok: TINRO-Centre, 2007, pp. 196–202. (In Russian)

Koval M.V. Distribution, migration and size- weight characteristic of juvenile Pacific salmon in the coastal waters of West Kamchatka and in the Kamchatsky Gulf in summer period 2004–2007. *Bulletin № 3. Realization of the concept of the Far Eastern basin program for the study of Pacific salmon.* Vladivostok: TINRO-Centre, 2008, pp. 115–124. (In Russian)

Koval M.V. Zooplankton: composition, structure. *Evolution and mosern state of the ecosystem of the Western Bering Sea*. Rostov-on-Don, SSC RAS Publ., 2010, pp. 79–105. (In Russian)

Koval M.V., Gorin S.L. Estuaries of the Kamchatka Region: results and perspectives of study. *Marine biological research: achievements and perspectives*. Proceedings of All-Russian scientific-practical conference with international participation (September 19–24, 2016, Sevastopol). Vol. 2, 2016, pp. 315–318. (In Russian)

Koval M.V., Gorin S.L. Effect of physiographic conditions on the state of anadromous fish resources of Kamchatka Peninsula. Proceedings of All-Russian Scientific Conference "*Russian Seas: studies of coastal and shelf zones"* (XXVIII Coastal Conference) (September 21–25, 2020, Sevastopol). 2020, pp. 411–412. (In Russian)

Koval M.V., Gorin S.L. Biological resources of commercial fish species and specifics of their exploitation in different estuaries of Kamchatka Region. *Study of Aquatic and Terrestrial Ecosystems: History and Contemporary State*. Proceedings of International scientific conference dedicated to the 150th anniversary of the Sevastopol Biological Station (September 13–18, 2021, Sevastopol). Sevastopol: IBSS, 2021, pp. 568–569. (In Russian)

Koval M.V., Gorin S.L. Conditions for the formation of species diversity of the ichthyofauna in Kamchatka estuaries. *Study of Aquatic and Terrestrial Ecosystems: History and Contemporary State*. Proceedings of International scientific conference dedicated to the 150th anniversary of the Sevastopol Biological Station (September 13–18, 2021, Sevastopol). Sevastopol: IBSS, 2021, pp. 113–115. (In Russian)

Koval M.V., Gorin S.L., Bugaev A.V., Frolov O.V., Zharavin M.V. Longterm dynamics and modern state of commercial fish resource in the Penzhina and Talovka Rivers (Northwest Kamchatka). *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*, 2015, vol. 37, pp.146–163. (In Russian)

Koval M.V., Gorin S.L., Kalugin A.A. Ecological characteristic of nectobenthos and juvenile fish community of hypertidal estuary of Penzhina and Talovka Rivers (Northwest Kamchatka) in August 2014. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*, 2015, vol. 37, pp. 164–191. (In Russian)

Koval M.V., Gorin S.L., Kozlov K.V., Nikulin D.A., Shtremel M.N. Ichtyological studies of the estuaries Hayruzova, Belogolovaya and Kovran Rivers (West Kamchatka) in July–August 2012. *Bulletin № 7. Realization of the concept of the Far Eastern basin program for the study of Pacific salmon*. Vladivostok: TINRO-Centre, 2012, pp. 91–106. (In Russian)

Koval M.V., Gorin S.L., Romanenko F.A., Lepskaya E.V., Polyakova A.A., Galyamov R.A., Esin E.V. Environmental conditions and biological community of the Penzhina and Talovka hypertidal estuary (Northwest Kamchatka) in the ice-free season. *Oceanology*, 2017, vol. 57 (4), pp. 597–610. (In Russian)

Koval M.V., Gorin S.L., Tepnin O.B., Kolomeytsev V.V. Factors determining distribution, migrations and fishing of Pacific salmon in estuaries and coastal zone of Kamchatka. Papers from the Russian

National Scientific Conference "*Salmonoids: biology, reproduction, fisheries*" (Murmansk, March 23–24, 2023). 2023, pp. 209–216. (In Russian)
Koval M.V., Esin E.V., Bugaev A.V., Karas V.A., Gorin S.L., Shatilo S.L., Pogodaev E.G., Shubkin S.V., Zavarina L.O., Frolov O.V., Zharavin M.V., Koptev S.V. Freshwater ichthyofauna of the Penzhina and Talovka Rivers (Northwest Kamchatka). *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*, 2015, vol. 37, pp. 53–145. (In Russian)
Koval M.V., Esin E.V., Gorin S.L., Galyamov R.A., Koshel V.E. Fish species diversity, distribution, and dispersal in the rivers of the Penzhina Bay catchment area. *Journal of Ichthyology*, 2018b, vol. 58 (6), pp. 648–658. (In Russian)
Koval M.V., Markevich G.N., Subbotin S.I., Bazarkin G.V. Results of studies of juvenile Pacific salmon in estuary of the Kamchatka River and adjacent waters of the Kamchatsky Gulf in summer 2010. *Bulletin № 5. Realization of the concept of the Far Eastern basin program for the study of Pacific salmon*. Vladivostok: TINRO-Centre, 2010a, pp. 215–225. (In Russian)
Koval M.V., Morozova A.V. Fish fauna, spatial distribution and interspecific food relations of abundant fish stocks in the epipelagial of the Kamchatka Gulf during growth period of juvenile Pacific salmon. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*, 2013, vol. 31, pp. 106–121. (In Russian)
Koval M.V., Subbotin S.I., Lozovoy A.P. Trawl surveys of KamchatNIRO in the coastal waters of West and East Kamchatka in July–August 2010. *Bulletin № 5. Realization of the concept of the Far Eastern basin program for the study of Pacific salmon*. Vladivostok: TINRO-Centre, 2010b, pp. 133–140. (In Russian)
Koval M.V., Subbotin S.I., Markevich G.N. The experience of application the beam trawl for estimation of the role of Nerpichiye Lake (estuary of Kamchatka River) as a nursery basin for juvenile Pacific salmon. Proceedings of the XI International Scientific Conference "*Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters*" Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2010, pp. 173–177. (In Russian)
Koval M.V., Tepnin O.B., Gorin S.L. By the question of the hydrological regime of the northern part of Kamchatsky Bay and the opportunities of the impact of the trap nets fishing for the escapment of sockeye salmon spawners in Kamchatka River in 2018. *Bulletin of Pacific salmon studies in Far East,* 2018a, № 13. Vladivostok: TINRO-Center, pp. 222–228. (In Russian)
Koval M.V., Tepnin O.B., Gorin S.L., Fadeev E.S., Zikunova O.V., Lepskaya E.V., Shubkin S.V., Rudakova S.L., Pilganchuk O.A., Gorodovskaya S.B. Factors determining spawning run dynamics and current state of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* resources in the Kamchatka River. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*, 2020, vol. 57, pp. 5–66. (In Russian)
Kolpakov N.V. *Estuarnye ekosistemy severo-zapadnoi chaste Yaponskogo moray: strukturno-funktsionalnaya organizatsiya i bioresursi* [Estuarine ecosystems of the northwestern part of the Sea of Japan: structural and functional organization and bioresources]. Vladivostok: TINRO-Center, 2018, 428 p.
Kolpakov N.V., Dolganova N.T., Nadtochiy V.A., Nadtochiy V.V., Gusarova I.S., GalyshevaYu.A., Lukyanova O.N., Milovankin P.G., Bezrukov R.G., Bogacheva S.V. Ecosystem studies of bioresources in coastal and estuarine waters of Southern Primorye. *TINRO – 85. Results of the One-Decade Activity. 2000–2010*. Vladivostok: TINRO-Centre, 2010, pp. 103–128. (In Russian)
Kolpakov N.V., Milovankin P.G. Distribution and seasonal changes in fish abundance in the estuary of the Razdol'naya River (Peter the Great Bay), Sea of Japan. *Journal of Ichthyology*, 2010, vol. 50 (4), pp. 495–509. (In Russian)
Komarov V.K. *Botanicheski ocherk Kamchatki. Izbrannye sochineniya. T.6* [Botanical Sketch of Kamchatka. Selected Works. Vol. 6]. Moscow, Leningrad: AS USSR Publ., 1950, pp. 5–52.
Kompleksnaya programma rybokhozyaystvennykh issledovaniy na Dalnevostochnom basseyne v 2012–2016 gg. [The comprehensive fisheries research program in the Far East basin in 2012–2016]. Vladivostok: TINRO-Center, 2012, 149 p.
Kondratyuk V.I. *Klimat Kamchatki* [Climate of Kamchatka]. Moscow: Gidrometeoizdat, 1974, 204 p.
Konovalova G.V. Daily dynamics of net phytoplankton in Semyachik Lagoon (Kronotskii Bay, Kamchatka) in August 1982. *Russian journal of Marine Biology*, 2000, vol. 26 (1), pp. 45–48. (In Russian)
Red data book of Kamchatskiy Krai. Vol. 1. Animals (ed. by A.M. Tokranov). Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2018, 196 p.
Krasheninnikov S.P. *Opisanie zemli Kamchatki.* [A Description of the Land of Kamchatka]. St. Petersburg: Imperial Academy of Science, 1755, 438 p.
Krasheninnikov S.P. *Opisanie zemli Kamchatki. T.2* [A Description of the Land of Kamchatka. Vol. 2]. St. Petersburg: Imperial Academy of Science, 1786, 319 p.
Kudersky L.A., Shurukhin A.S, Popov A.N., Bogdanov D.V., Yakovlev A.S. Fishes of the Neva River estuary. *Ecosystem of the Neva River estuary: biodiver-*

sity and ecological problems (ed. by A.F. Alimov, S.M. Golubkov). Moscow: KMC Press, 2008, pp. 223–240. (In Russian)
Kuzischin K.V., Semenova A.V., Gruzdeva M.A., Pavlov D.S. Life history strategy and genetic diversity in mikizha, *Parasalmo mykiss* (Walbaum) from the Utkholok River (North-Western Kamchatka). Proceedings of the XIX International Scientific Conference *"Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters"*. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2018, pp. 87–91. (In Russian)
Kuznetsov V.V. *Beloe more i biologicheskie osobennosti ego flory i fauny* [The White Sea and the Biological Features of its Flora and Fauna]. Moscow: USSR Academy of Sciences, 1960, 322 p.
Kuznetsov V.V. Population structure and ecology of saltish water Whitefishes from the Laptev Sea. Moscow: VNIRO Publ., 2014, 256 p. (In Russian)
Kuznetsov V.V., Kuznetsova E.N., Klochareva N.G., Gangus I.A., Belorustseva S.A., Shirokov D.A. Reproductive ecology of whitefishes Coregonidae in the in the Gulf of Ob of the Kara Sea. Moscow: VNIRO Publ., 2011, 136 p. (In Russian)
Kuksina L.V. The suspended sediment discharge of the rivers of Kamchatka Territory. Dissertation for the degree of Candidate of Geographical Sciences. Moscow: Moscow State University Publishing House, 2013, 215 p. (In Russian)
Kuksina L.V. Seasonal variability of water discharge and suspended sediment concentration for rivers of the Kamchatka Krai. *Moscow University Bulletin. Serial 5, Geography*, 2018, № 4, pp. 57–67. (In Russian)
Kuksina L.V. Suspended sediment yield characteristics variability in rivers of Kamchatka Krai. *Izvestiya RAS, Geographical series*, 2019, № 1, pp. 52–61. (In Russian)
Kuksina L.V., Alexeevsky N.I. Space and time variations of the runoff of Kamchatka Krai rivers. *Water resources*, 2016, vol. 43 (3), pp. 1–11. (In Russian)
Kurenkov I.I. Zoogeography of freshwater fishes of Kamchatka. *Voprosy geografii Kamchatki*, 1965, vol. 3, pp. 25–34.
Kurenkov I.I. Hydrobiological essay of the Lake Nerpichye (East Kamchatka). *Izvestiya TINRO*, 1967, vol. 57, pp. 170–186. (In Russian)
Kurenkov I.I. Biological resources of inland water bodies of Kamchatka. *Biological resources of inland water bodies of Siberia and Far East*. Moscow: Nauka, 1984, pp. 87–98. (In Russian)
Kurenkov I.I. *Zooplankton ozer Kamchatki* [Zooplankton of Kamchatka lakes]. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2005, 178 p.
Kurentsov A.I. *Zoogeografiya Kamchatki. Fauna Kamchatskoi oblasti* [Zoogeography of Kamchatka. Fauna of the Kamchatka Region]. Moscow, Leningrad: AS USSR Publ., 1963, pp. 4–60.
Kusakin O.G. *Poyas zhizni: raskaz o shelfe Okhotskogo morya* [Belt of life: a story about the shelf of the Sea of Okhotsk]. Khabarovsk. Kn. izdatelstvo, 1989, 208 p.
Kusakin O.G., Ivanova M.B. Composition, distribution and quantitative characterization of the macrobenthos of the littoral of the Bering Sea coast of Kamchatka (Karaginsky and Olyutorsky bays). *Izvestiya TINRO*, 2002, vol. 130, pp. 266–296. (In Russian)
Kusakin O.G., Ivanova M.B., Tsurpalo A.P. *Spisok vidov zhivotnyh, rasteniy I gribov litorali dalnevostochnyh morei Rossii* [A check-list of Animals, Plants and Fungi from the Intertidal Zone of Far Eastern Seas of Russia]. Vladivostok: Dalnauka, 1997, 168 p.
Kucheryavyy A.V. The intraspecific structure of the Arctic lamprey *Lethenteron camtschaticum* and its formation in the rivers of Western Kamchatka (Utkholok R.) Dissertation of Candidate of Biological Sciences. Moscow, 2008, 198 p.
Kucheryavyy A.V. Structure of the lamprey community in Kamchatka. *Levanidov's biennial memorial meetings.* Issue 6. Vladivostok: FSC of Biodiversity FEB RAS, 2014, pp. 348–359. (In Russian)
Labay V.S., Atamanova I.A., Zavarzin D.S., Motylkova I.V., Mukhametova O.N., Nikitin D.N. *Vodoyemy ostrova Sakhalin: ot lagun k ozeram* [Reservoirs of Sakhalin Island: from lagoons to lakes]. Yuzhno-Sakhalinsk, 2014, 208 p.
Lebedev V.N. *Vody yugo-vostochnoi Kamchatki. Ch. 2. Tekuschie vody* [Waters of Southeastern Kamchatka. Part 2. Running Waters]. St. Petersburg, 1919, 130 p.
Levanidov V.Ya. On the osmoregulatory ability of the autumn juvenile chum salmon migrants. *Izvestiya TINRO*, 1952, vol. 37, pp. 252–253. (In Russian)
Levanidov V.Ya. Ecosystems of Far Eastern Salmon Rivers. *Bespozvonochnye zhivotnye v ekosistemakh lososevykh rek Dal'nego Vostoka* [Invertebrate Animals in Ecosystems of Far Eastern Salmon Rivers]. Vladivostok: FESCA of Sciences of the USSR, 1981, pp. 3–21. (In Russian)
Levanidov V.Ya., Levanidova I.M., Nikolayeva E.T. Benthic communities of the rivers of the Koryak Plateau, Penzhina and Northwestern Kamchatka. *Systematics and biology of water invertebrates in Northeastern Asia*. Vladivostok: FESCA of Sciences of the USSR, 1978a, pp. 3–26. (In Russian)
Levanidov V.Ya., Levanidova I.M., Nikolayeva E.T. Annual dynamics of zoobenthos in the Kirpichnaya River (Kamchatka Peninsula). *Systematics and biology of water invertebrates in Northeastern Asia*. Vladivostok: FESCA of Sciences of the USSR, 1978b, pp. 27–36. (In Russian)

Levanidova I.M., Kokhmenko L.V. Quantitative characterization of the running waters of Kamchatka. *Izvestiya TINRO*, 1970, vol. 73, pp. 88–99. (In Russian)
Lepskaya E.V., Tepnin O.B., Kolomeytsev V.V., Ustimenko E.A., Sergeenko N.V., Vinogradova D.S., Sviridenko V.D., Pohodina M.A., Schegolkova V.A., Maximenkov V.V., Polyakova A.A., Galyamov R.S., Gorin S.L., Koval M.V. Historical review of studies of Avachinskaya Bay and principal results of complex ecological monitoring 2013. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*, 2014, vol. 34, pp. 5–21. (In Russian)
Lindberg G.U. The occurrence of ivasi and anchovy near Kamchatka. *Priroda*, 1935, № 5, pp. 47–48. (In Russian)
Lindberg G.U., Legeza M.I. Fishes of the Sea of Japan and the Adjacent Areas of the Sea of Okhotsk and the Yellow Sea (Russian Translations Series) (Part 2: Teleostomi. XII. Acipenseriformes – XXVIII. Polynemiformes). Moscow, Leningrad: Nauka, 1965, 392 p. (In Russian)
Litvinenko Yu.S., Zakharikhina L.V. Hydrogeochemical zoning of the river network of Kamchatka. *Water resources*, 2020, vol. 47, № 2, pp. 182–195. (In Russian)
Litke F.P. *Puteshestvie sovershennoe po poveleniu G.I. Nikolaya I na voennom shlyupe Sinyavin v 1826, 1828 I 1829 godah* [Voyage made at the command of G.I. Nicholas I on the sloop Sinyavin in 1826, 1827, 1828 and 1829]. St. Petersburg, 1834. Available at: https://elib.rgo.ru/handle/123456789/213187 (2017).
Litoral Beringova moray I yugo-vostochnoi Kamchatki [The littoral of the Bering Sea and Southeastern Kamchatka] (ed. O.G. Kusakin). Moscow: Nauka, 1978, 175 p.
Lozovoy A.P., Klimov A.V., Koval M.V. Trawl survey of KamchatNIRO in the coastal waters of Western Kamchatka in July–August 2018. *Bulletin of Pacific salmon studies in Far East № 13.* Vladivostok: TINRO-Center, 2018, pp. 229–235. (In Rissian)
Lososi-2021. Prognoz promyslovoj obstanovki, raspredeleniya, vozmozhnogo iz"yatiya gidrobiontov na Dal'nevostochnom rybohozyajstvennom bassejne (putinniy prognoz) [Salmon-2021. Forecast of fishing situation, distribution, possible removal of hydrobionts at the Far Eastern Fisheries Basin (fishery campaign forecast)]. Vladivostok: TINRO, 2020, 102 p. (In Russian)
Lososi-2023. Putinniy prognoz [Salmon-2021. Fishery campaign forecast]. Vladivostok: TINRO, 2022, 100 p. (In Russian)
Lotsiya Okhotskogo moray. Yuzhnaya chast moray [Lotiya Okhotsk Sea. Southern part of the sea]. Main Directorate of Navigation and Cartography of the Ministry of Defense of the Russian Federation (No. 1406), vol. 1. St. Petersburg, 1998, 390 p.
Lotsiya Okhotskogo moray. Severnaya chast moray [Lotiya Okhotsk Sea. Northern part of the sea]. Main Directorate of Navigation and Cartography of the Ministry of Defense of the Russian Federation (No. 1407), vol. 2. St. Petersburg, 1999, 326 p.
Makeeva A.P., Pavlov D.S., Pavlov D.A. Atlas of larvae and juveniles of freshwater fishes of Russia. Moscow: KMK Publ., 2011, 383 p. (In Russian)
Maximenkov V.V. Feeding and Food Chains of the Fish Juveniles Inhabiting the River Estuaries and Coasts of Kamchatka. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2007, 278 p. (In Russian)
Maximenkov V.V. Zooplankton of Avacha Gulf in April 2018. Proceedings of the XIX International scientific conference *"Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters"*. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2018, pp. 240–242. (In Russian)
Maximenkov V.V., Karpenko V.I., Vasilets P.M. Classification of river estuaries of the Bering Sea by fish species composition. Abstracts of regional scientific-practical conference *"Problems of protection and rational use of Kamchatka bioresourses"*. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatrybvod, 2000, pp. 39–45. (In Russian)
Maximenkov V.V., Maximenkova T.V., Koval M.V. Forage base of juvenile Pacific salmon in the coastal waters of West Kamchatka in spring-summer period 2004–2007. *Bulletin № 3. Realization of the concept of the Far Eastern basin program for the study of Pacific salmon*. Vladivostok: TINRO-Centre, 2008, pp. 174–181. (In Russian)
Maximenkov V.V., Polyakova A.A. About zooplankton of Avacha Bay (Eastern Kamchatka). Proceedings of the XV International scientific conference *"Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters"*. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2014, pp. 190–192. (In Russian)
Markevich G.N., Panfilova P.N. Present-day state and long-term changes of the ichthyofauna compositon of the Kamchatka River estuary. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*, 2014, vol. 32, pp. 21–34. (In Russian)
Marchenko S.L. Life strategies of Pacific salmon. Communication 1. Diversity of life forms. *Izvestiya TINRO*, 2023, vol. 203 (4), pp. 770–786. (In Russian)
Matishov G.G., Boltachev A.R., Stepanyan O.V., Startsev A.V., Karpova E.P., Statkevich S.V., Ablyazov E.R., Prischepa R.E. The modern taxonomic diversity and spatial distribution of the fish and

some malacostracan communities of the ecotone of the don river estuary. *Nauka Yuga Rossii*, 2017, vol. 13, № 1, pp. 84–101. (In Russian)
Matishov G.G., Gargopa Yu.M., Berdnikov S.V., Dzhenyuk S.L. *Zakonomernosti ecosistemnyh protsessov v Azovskom more* [Regularities of ecosystem processes in the Sea of Azov]. Moscow: Nauka, 2006, 304 p. (In Russian)
Matkovsky A.K. Fishes of the Obskaya and Tazovskaya Bays of the Kara Sea. *Ekologiya ryb Ob'-Irtyshskogo bassejna* [Ecology of fish in the Ob-Irtysh basin]. Moscow: KMK Publ., 2006, pp. 311–325. (In Russian)
Matyushin V.M. Ichthyofauna of inter-tidal zone of Eastern Kamchatka. *Russian journal of Marine Biology*, 1982, № 4, pp. 60–62. (In Russian)
Matyushin V.M. Changes in the littoral ichthyofauna of the Avacha Bay as an indicator of the degree of anthropogenic impact. Materials of V Regional scientific-practical conference *"Rational use of resources of Kamchatka, Adjacent Seas, and development of industrial forces until 2010"*. Vol. 1. Petropavlovsk-Kamchatsky: FEB AS of USSA, 1989, vol. 1, pp. 58–59. (In Russian)
Melnik N.O. *Endemichnye goltsi (Salvelinus, Salmonidae) basseina reki Kamchatka (morfologiya, ekologiya I proishozhdenie)* [Endemic char (Salvelinus, Salmonidae) of the Kamchatka River basin (morphology, ecology and origin)]. Dissertation for the Candidate of Biological Sciences. Moscow: IEE RAS, 2021, 173 p.
Metodicheskoe posobie po izucheniyu pitaniya i pishchevykh otnoshenij ryb v estestvennykh usloviyakh [Methodological guide for the study of nutrition and food relations of fish in natural conditions]. Moscow: Nauka, 1974, 254 p. (In Russian)
Meshkova M.G., Smirnov B.P. Ichthyofauna of Bolshoy Viluy Lake. Proceedings of the IV International scientific conference *"Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters"*. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2003, pp. 71–76. (In Russian)
Mikodina E.V. To a question on areal and population size of the Sakhalin sturgeon related with choice of the places for introduction of farm juveniles. Proceedings of IV International scientific-practical conference *"Sturgeon Aquaculture: Achievements and Prospects of Development"*, Astrakhan', 2006, pp. 205–208. (In Russian)
Mikodina E.V. Sturgeon as Kamchatka rare fishes. Proceedings of the XXIV International scientific conference *"Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters"*. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2023, pp. 152–155. (In Russian)
Mikodina E.V., Khrisanfov V.E., Presnyakov A.V., Novosadov G.A., Mlynar E.V. Morphology, distribution, and species status of *Acipenser mikadoi* Hilgendorf, 1892, and *Acipenser mediorostris* Ayres, 1854 in territorial waters of Russian Far East. *Rybnoe Khozyaistvo*, 2012, № 4, pp. 74–77. (In Russian)
Mikhailov V.N. *Ustiya rek Rossii i sopredelnykh stran: proshloe, nastoyashchee i budushchee* [River mouths in Russia and neighboring countries: the past, present, and future]. Moscow: GEOS, 1997, 413 p. (In Russian)
Mikhailov V.N. *Gidrologiya ustyev rek* [Hydrology of river mouths]. Moscow: Moscow State University Publ., 1998, 176 p. (In Russian)
Mikhailov V.N., Gorin S.L. New definitions, regionalization, and typification of river mouth areas and estuaries as their parts. *Water resources*, 2012, vol. 39, № 3, pp. 243–257. (In Russian)
Mikhailov V.N., Gorin S.L., Mikhailova M.V. New approach to the definition of estuaries and their typology. *Moscow University Bulletin, Serial 5 Geography*, 2009, № 5, pp. 3–11. (In Russian)
Mikhailov V.N., Mikhailova M.V., Magritsky D.M. *Osnovy gidrologii ust'ev rek: uchebnoe posobie* [Fundamentals of estuary hydrology: a textbook]. Moscow: Triumf Publ., 2018, 314 p. (In Russian)
Mnogoletnie dannye o rezhume I resursah poverkhnostnyh vod sushi. T.I. RSFSR. Vypusk 18. Basseiny rek Kamchatskoi oblasti [Long-term data on the regime and resources of land surface water. State Water Cadastre. Vol. 1 (RSFSR), issue 18 (river basins of the Kamchatka Region)]. Leningrad: Hydrometeoizdat, 1987, 385 p. (In Russian)
Moiseev P.A. *Biologicheskie resursy Mirovogo okeana* [The Living Resources of the World Ocean]. Moscow: Pischevaya Promyshlennost Press, 1989, 368 p. (In Russian)
Moiseev R.S., Shirkov E.I., Egina L.V., Shirkova E.E., Dyakov M.Yu. Conservation of the number and biological diversity of Kamchatka salmon populations: socio-economic aspects. *Proceedings of the KF TIG FEB RAS*, vol. 4, 2003, pp. 97–119. (In Russian)
Moroz V.V., Bogdanov K.T. *Atlas prilivov Beringova, Okhotskogo, Yaponskogo I Vostochno-Kitayskogo morey* [Atlas of tides in the Bering Sea, Okhotsk Sea and Japan/East Sea]. V.I. Il'ichev Pacific Oceanological Institute of the Far Eastern Branch of RAS, 2007.
Mukhametova O.N. *Ikhtioplankton lagunnyh ozer yugo-vostochnoi chaste o. Sakhalin* [Ichthyoplankton of lagoonal lakes in the southeastern part of Sakhalin Island]. Author's abstract of dissertation for the Candidate of Biological Sciences. Yuzhno-Sakhalinsk: SakhNIRO, 2008, 23 p.

Myagkih K.A. Acclimatization and fisheries of prussian carp *Carassius auratus gibelio* in the inland water bodies of Kamchatka. *The current state and methods of studying the ecosystems of inland water bodies*: Proceedings of the I All-Russian scientific conference (Petropavlovsk-Kamchatsky, October 7–9, 2015). Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2015, pp. 213–218. (In Russian)

Naumenko A.T., Lobkov E.G., Nikanorov A.P. *Kronockij zapovednik* [Kronotsky Reserve]. Moscow: Agropromizdat, 1986, 192 p.

Naumenko N.I. *Biologiya i promysel morskikh seldey Dalnego Vostoka* [Biology and fisheries on marine herring of the Far-Eastern Seas]. Petropavlovsk-Kamchatsky, 2001, 330 p.

Nelson D.S. Fishes of the World. Moscow: Librocom, 2009, 880 p. (In Russian)

Neshataev V.Yu., Chernyagina O.A., Neshataeva V. Yu., Korablev A.P., Kuzmina E.Yu. Flora and vegetation of the planned salmon reserve territory "Utkholok". Proceedings of the VIII International Scientific Conference of *"Conservation of biodiversity Kamchatka and coastal waters"*. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2008, pp. 141–166. (In Russian)

Neshataeva V.Yu. *Rastitelnost poluostrova Kamchatka* [Vegetation of the Kamchatka Peninsula]. Moscow: KMK Publ., 2009, 537 p. (In Russian)

Neshataeva V.Yu. The plant cover of the Kamchatka Peninsula and its geobotanical subdivision. *Proceedings of the Karelian Scientific Center of RAS*, 2011, № 1, pp. 3–22. (In Russian)

Nikolsky G.V. *Chastnaya ihtiologiya* [Private ichthyology]. Moscow: Sovetskaya nauka, 1950, 436 p.

Nikolsky G.V. *Ekologiya ryb* [The ecology of fishes]. 3rd edition supplemented. Moscow: Vysshaya shkola, 1974a, 367 p.

Nikolsky G.V. *Teoriya dinamiki stada ryb* [Theory of fish stock dynamics]. Moscow: Pishchevaya promyshlennost, 1974b, 447 p.

Novikov N.P., Sokolovsky A.S., Sokolovskaya T.G., Yakovlev Yu.M. *Ryby Primoriya* [Fishes of Primorye]. Vladivostok: Dalrybvtuz, 2002, 552 p.

Odum Yu. *Osnovy ekologii* [Basic ecology]. Moscow: Mir, 1975, 741 p.

Odum Yu. Ecology: In 2 vol. Moscow: Mir, 1986. Vol. 1, 328 p. Vol. 2, 376 p.

Opasnye ruslovye protsessy i sreda obitaniya lososevykh ryb na Kamchatke [Hazardous channel processes and habitat of salmons in Kamchatka]. Eds: S.R. Chalov, V.N. Leman, A.S. Chalova. Moscow: VNIRO, 2014, 240 p.

Orlov A.M., Baytalyuk A.A., Pelenev D.V. Distribution and size composition of the Arctic lamprey *Lethenteron camtschaticum* in the North Pacific. *Oceanology*, 2014, vol. 54, № 2, pp. 200–215. (In Russian)

Ostroumov A.G. Freshwater fishes of Kamchatka. *Rybovod. Rybolov.,* 1962, № 3, pp. 23–25. (In Russian)

Otchet o rezultatah obsledovaniya lososevyh rek p-va Kamchatka v 1950 godu (reki Icha, Kikhchik, Andrianovka, Kimitina, Kitilgina i dr. [Report on the results of survey of salmon rivers of Kamchatka Peninsula in 1950 (Icha, Kikhchik, Andrianovka, Kimitina, Kitilgina, etc.)]. Petropavlovsk-Kamchatsky: State Archive of Kamchatka Oblast, 1950, № 210.1.440, 106 p.

Otchet o rybohozyaistvennom obsledovanii r. Ichi (Zapadnoe poberezhye Kamchatki, 1986 g.) [Report on fishery survey of the Icha River (West Coast of Kamchatka, 1986)]. Petropavlovsk-Kamchatsky: State Archive of Kamchatka Oblast, 1987, № 210.2.1571, 73 p.

Otchet ekspeditsii Glavrybvoda po obsledovaniyu r. Kikhchik I r. Vorovskoi v 1949 godu [Report of the Glavrybvod expedition on the survey of the Kikhchik and Vorovskoy rivers in 1949]. Kamchatgosrybvod. Petropavlovsk-Kamchatsky: State Archive of Kamchatka Oblast, 1949, № 210.1.435, 265 p.

Otchet ekspeditsii Kamchatgosrybvoda po rybohozyaistvennomu obsledovaniyu rr. Makaryevki I Kayum v 1960 godu [Report of the Kamchatgosrybvod expedition on fishery survey of Makarievka and Kayum rivers in 1960]. Kamchatrybvod. Petropavlovsk-Kamchatsky: State Archive of Kamchatka Oblast, 1960a, № 210.1.533, 94 p.

Otchet ekspeditsii Kamchatgosrybvoda po rybohozyaystvennomu obsleovaniyu reki Dranki v 1960 godu [Report of the Kamchatgosrybvod expedition on fishery survey of the Dranka River in 1960]. Kamchatrybvod. Petropavlovsk-Kamchatsky: State Archive of Kamchatka Oblast, 1960b, № 210.2.538, 116 p.

Otchet ekspeditsii Kamchatgosrybvoda po rybohozyaystvennomu obsleovaniyu rek: Khailulya (Karaginskogo r-na), Kakhtany (Tigilskogo r-na) i r. Saichik (Sobolevskogo r-na) v 1976 godu [Report of the Kamchatgosrybvod expedition on fishery survey of the rivers: Hailulya (Karaginsky district), Kakhtany (Tigilsky district) and Saichik (Sobolevsky district) in 1976]. Kamchatrybvod. Petropavlovsk-Kamchatsky: State Archive of Kamchatka Oblast, 1976, № 210.2.1001, 185 p.

Otchet ekspeditsii Kamchatrybvoda po rybohozyaystvennomu obsleovaniyu r. Vyvenka d 1959 g. [Report of Kamchatrybvod expedition on fishery survey of Vyvenka River in 1959]. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatrybvod, 1959, 125 p.

Otchet ekspeditsii Kamchatgosrybvoda po rybohozyaystvennomu obsleovaniyu rek: Anapki I Valovayam Karaginskogo raiona I reki Kultushnoi Olyutorskogo rayona v 1966 g. [Report of the Kamchatrybvod expedition on fishery survey of the Anapka and Valovaya rivers of the Karaginsky district and the Kultushnoy River of the Olyutorsky district in 1966]. Petropavlovsk-Kamchatsky: Department of Hydromet Fund of Kamchatka Hydrometeorological Service Administration, 1967, № 173, 144 p.

Otchet ekspeditsii Kamchatrybvoda po rybohozyaystvennomu obsleovaniyu rek Opala, Golygina I Koshegochek Ust-Bolsheretskogo rayona v 1967 godu [Report of Kamchatrybvod expedition on fishery survey of Opala, Golygina and Koshegochek rivers of Ust-Bolsheretsky district in 1967]. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatrybvod. Department of Hydromet Fund of Kamchatka Hydrometeorological Service Administration, 1968, № 182, March 27, 2001, 109 p.

Otchet ekspeditsii Kamchatrybvoda po rybohozyaystvennomu obsleovaniyu rek Belogolovoi I Moroshechnoi Tigilskogo raiona v 1968 godu [Report of Kamchatrybvod expedition on fishery survey of Belogolovaya and Moroshechnaya rivers of Tigilsky district in 1968]. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatrybvod. Department of Hydromet Fund of Kamchatka Hydrometeorological Service Administration, 1969, № 181, March 27, 2001, 166 p.

Otchet ekspeditsii Kamchatrybvoda po rybohozyaystvennomu obsleovaniyu reki Apuki Olutorskogo raiona v 1969 godu [Report of Kamchatrybvod expedition on fishery survey of the Apuki River of Olyutorsky district in 1969]. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatrybvod, 1970a, № 180, 147 p.

Otchet ekspeditsii Kamchatrybvoda po rybohozyaystvennomu obsleovaniyu r. Kolpakovoi Sobolevskogo raiona I r. Sopochnoi Tigilskogo raiona v 1970 godu [Report of the Kamchatrybvod expedition on fishery survey of the Kolpakova River, Sobolevsky district and the Sopochnaya River of Tigilsky district in 1970]. Kamchatrybvod. Petropavlovsk-Kamchatsky: State Archive of Kamchatka Oblast, 1970b, № 210.2.668, 219 p.

Otchet ekspeditsii Kamchatrybvoda po rybohozyaystvennomu obsleovaniyu rek Kinkil' I Lesnaya Tigilskogo raiona v 1971 godu [Report of Kamchatrybvod expedition on fishery survey of Kinkil and Lesnaya rivers of Tigil district in 1971]. Kamchatrybvod. Petropavlovsk-Kamchatsky: State Archive of Kamchatka Oblast, 1972a, № 210.2.704, 180 p.

Otchet ekspeditsii Kamchatrybvoda po rybohozyaystvennomu obsleovaniyu r. Bryumki I Udovoi v 1972 godu [Report of the Kamchatrybvod expedition on fishery survey of the Brumka and Udovaya rivers in 1972]. Kamchatrybvod. Petropavlovsk-Kamchatsky: State Archive of Kamchatka Oblast, 1972b, № 210.2.745, 180 p.

Otchet ekspeditsii Kamchatrybvoda po rybohozyaystvennomu obsleovaniyu rek Beloi, Kichigi, Tymlat v 1973 godu [Report of Kamchatrybvod expedition on fishery survey of Belaya, Kichiga, Tymlat rivers in 1973]. Kamchatrybvod. Petropavlovsk-Kamchatsky: State Archive of Kamchatka Oblast, 1973, № 210.2.780, 110 p.

Otchet ekspeditsii Kamchatrybvoda po rybohozyaystvennomu obsleovaniyu reki Voyampolki Tigilskogo raiona v 1974 godu [Report of Kamchatrybvod expedition on fishery survey of the Voyampolka River of Tigilsky district in 1974]. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatrybvod. Department of Hydromet Fund of Kamchatka Hydrometeorological Service Administration, 1974, № 185, March 27, 2001, 65 p.

Otchet ekspeditsii Kamchatrybvoda po rybohozyaystvennomu obsleovaniyu rek Kol' (Sobolevskogo raiona) I Amanina (Tigilskogo raiona) v 1978 godu [Report of Kamchatrybvod expedition on fishery survey of Kol (Sobolevsky district) and Amanina (Tigilsky district) rivers in 1978]. Kamchatrybvod. Petropavlovsk-Kamchatsky: State Archive of Kamchatka Oblast, 1978, № 210.2.1098, 109 c.

Otchet ekspeditsii Kamchatrybvoda po rybohozyaystvennomu obsleovaniyu rek Talovki, Rekinniki (Penzhinskogo raiona) i Kekhty (Sobolevskogo raiona) v 1979 godu [Report of Kamchatrybvod expedition on fishery survey of Talovka, Rekinniki (Penzhinsky district) and Kekhty (Sobolevsky district) rivers in 1979]. Petropavlovsk-Kamchatsky: State Archive of Kamchatka Oblast, 1980, № 210.2.1237, 99 p.

Otchet ekspeditsii Kamchatrybvoda po rybohozyaystvennomu obsleovaniyu reki Malamvayam v 1983 godu [Report of Kamchatrybvod expedition on fishery survey of the Malamvayam River in 1983]. Kamchatrybvod. Petropavlovsk-Kamchatsky: State Archive of Kamchatka Oblast, 1984, № 210.2.1330, 210 p.

*Otchet ekspeditsii po obsleovaniyu nerestilisch rek Uki I Nachiki za 1954 god. Kniga IIya [*Report of the expedition on survey of spawning grounds of the rivers Uka and Nachiki for 1954. Book II-II]. Kamchatrybvod. Petropavlovsk-Kamchatsky: State Archive of Kamchatka Oblast, 1954b, № 210.1.471, 121 p.

Otchet ekspeditsii po obsleovaniyu nerestovyh rek Kamchatki za 1955 god (Kniga I. r. Pankara) [Report of the expedition on survey of spawning rivers of Kamchatka for 1955 (Book I. Pankara River)]. Kamchatgosrybvod. Petropavlovsk-Kamchatsky: State Archive of Kamchatka Oblast, 1955a, № 210.1.479, 97 p.

Otchet ekspeditsii po obsleovaniyu nerestovyh rek Kamchatki za 1955 god (Kniga II. r. Pymta) [Report of the expedition on survey of spawning rivers of Kamchatka for 1955 (Book II. Pymta River)]. Kamchatgosrybvod. Petropavlovsk-Kamchatsky: State Archive of Kamchatka Oblast, 1955b, № 210.1.480, 56 p.
Otchet ekspeditsii po obsleovaniyu nerestovyh rek Kamchatki za 1955 god (Kniga III. r. Karaga) [Report of the expedition on survey of spawning rivers of Kamchatka for 1955 (Book III. Karaga River)]. Kamchatgosrybvod. Petropavlovsk-Kamchatsky: State Archive of Kamchatka Oblast, 1955c, № 210.1.481, 105 p.
Otchet ekspeditsii po obsleovaniyu nerestovyh rek Kamchatki za 1955 god (Kniga VI. r. Avacha) [Report of the expedition on survey of spawning rivers of Kamchatka for 1955 (Book VI. Avacha River)]. Kamchatgosrybvod. Petropavlovsk-Kamchatsky: State Archive of Kamchatka Oblast, 1955d, № 210.1.482, 69 p.
Otchet ekspeditsii po obsleovaniyu nerestilisch reki Hailuli za 1954 god. Kniga I-ya [Report of the expedition to survey the spawning grounds of the Hailuli River for 1954. Book Ist]. Kamchatrybvod. Petropavlovsk-Kamchatsky: State Archive of Kamchatka Oblast, 1954a, № 210.1.470, 91 p.
Otchet ekspeditsii po rybohozyaystvennomu obsleovaniyu reki Pakhachi v 1964 godu [Report of the expedition on fishery survey of the Pakhachi River in 1964]. Kamchatrybvod. Petropavlovsk-Kamchatsky: State Archive of Kamchatka Oblast, 1964, № 210.2.329, 130 p.
Otchet ekspeditsii po rybohozyaystvennomu obsleovaniyu reki Tigil v 1981 godu [Report of the expedition on fishery survey of the Tigil River in 1981]. Kamchatrybvod. Petropavlovsk-Kamchatsky: State Archive of Kamchatka Oblast, 1981, № 210.2.329, 128 p.
Otsenka sostoyaniya zapasa i obosnovaniye prognoziruemogo obiema vylova tihookeanskih lososey r. Oncorhynchu v Kamchatskom krae na 2021 g., Ohkotskoe more [Assessment of stock condition and justification of the forecasted catch of Pacific salmon *Oncorhynchus* in Kamchatka Territory in 2021, the Sea of Okhotsk]. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2020, 312 p.
Oshurkov V.V. *Izuchenie struktury i raspredeleniya soobschestv gidrobiontov na shelfe Vostochnoi Kamchatki I v sopredelnyh vodah* [Studies of the structure and distribution of hydrobiont communities on the shelf of East Kamchatka and in adjacent waters]. Report of the Laboratory of Hydrobiology of the Kamchatka Department of the Institute of Marine Biology, FEB RAS, on scientific and research work. Petropavlovsk-Kamchatsky: Department of Hydromet Fund of Kamchatka Hydrometeorological Service Administration, 1986, № 906, 183 p.
Oshurkov V.V. *Suktsesii i dinamika epibentosnyh soobschestv verhney sublitorali borealnyh vod* [Successions and dynamic of epibenthic communities from the boreal upper subtidal zone]. Vladivostok: Dalnauka, 2000, 206 p.
Pavlov D.S., Kirillova E.A., Kirillov P.I., Kuzischin K.V., Gruzdeva M.A., Kucheryavyi A.V., Pichugin M.Y. *Sostoyaniye bioraznoobraziya lososevykh ryb i ryboobraznykh i sredy ikh obitaniya v basseine reki Utkholok* [The Status of biodiversity of salmonids, piscivores, and their habitat in the Utkholok River basin]. Moscow: KMK, 2016, 197 p.
Pavlov D.S., Kirillova E.A., Kirillov P.I., Nezdoliy V.K. Downstream migration, behavior, and distribution of fish fry in the lower reaches of the Ozernaya River. *Biology Bulletin*, 2015, N 1, pp. 52–62. (In Russian)
Pavlov D.S., Savvaitova K.A. Intraspecific structure in fish. Anadromy and residency in salmonids (Salmonidae). *Actual problems of modern ichthyology.* M.: Scientific publications KMK, 2010, pp. 33–61. (In Russian)
Pavlov D.S., Savvaitova K.A., Kuzischin K.V., Bukvareva E.N., Vericheva P.E., Zvyegintsev V.B, Maksimov S.V., Ozhero Z. *Strategiya sohraneniya kamchatskoi mikizhi* [A Strategy for the conservation of Kamchatka trout]. Moscow: IEE RAS, 2007, 32 p.
Pavlov D.S., Savvaitova K.A., Kuzischin K.V., Gruzdeva M.A., Maltsev A.Yu., Stenford D.A. Diversity of life strategies and population structure of Kamchatka trout *Parasalmo mykiss* in the ecosystems of small salmon rivers of various types. *Journal of Ichthyology*, 2008, vol. 48 (1), pp. 42–49. (In Russian)
Pavlov D.S., Savvaitova K.A., Kuzishchin K.V., Gruzdeva M.A., Pavlov S.D., Mednikov B.M., Maksimov S.V. *Tikhookeanskiye blagorodnyye lososi i foreli Azii* [The Pacific noble salmons and trouts of Asia]. Moscow: Nauchnyi mir, 2001, 200 p.
Pavlov D.S., Savvaitova K.A., Kuzishchin K.V., Gruzdeva M.A., Stenford D.A. *Sostoyaniye i monitoring bioraznoobraziya lososevykh ryb i sredy ikh obitaniya na Kamchatke (na primere territorii zakaznika "Reka Kol'")* [Status and monitoring of biodiversity of salmon fish and their habitat in Kamchatka (on the example of the territory of the Kol River Nature Reserve)]. Moscow: KMK Scientific Publications Company, 2009, 156 p.
Panin K.I. The occurence of the Far Eastern ivasisardine (*Sardinops sagax melanosticta* Temm. et Schl.) in the waters of East Kamchatka. *Doklady*

AN SSSR, 1936, vol. 3 (12), № 1 (96), pp. 41–44. (In Russian)
Parin N.V., Evseenko S.A., Vasilyeva E.D. Fishes of Russian Seas: Annotated Catalogue. Moscow: KMK, 2014, 733 p. (In Russian)
Pilganchuk O.A., Shpigalskaya N.Yu., Denisenko A.D., Savenkov V.V. Genetic differentiation of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792) in the basin of Kamchatka River. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*, 2019, vol. 53, pp. 41–56. (In Russian)
Pichugin M.Yu. Morphological and biological specific features of two species of nine-spined sticklebacks of the genus *Pungitius* (Gasterosteiformes) from water bodies of Western Kamchatka. *Journal of Ichthyology*, 2014, vol. 54 (1), pp. 9–24.
Pichugin M.Yu., Pavlov D.S., Savvaitova K.A. Life cycle and structure of populations of three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* (Fam. Gasterosteidae) in rivers of Northwestern Kamchatka (with reference to the Utkholok River). *Journal of Ichthyology*, 2008, vol. 48 (2), pp. 211–220. (In Russian)
Plekhov S.P. Bottom phytocenoses of the Semyachik Lagoon (Kronotsky Bay, Southeastern Kamchatka). *Russian journal of Marine Biology*, 1999, vol. 25, № 2, pp.155–158. (In Russian)
Podlesnykh A.V. Fundamental difference between diadromous bony fishes and non-diadromous fishes. *Journal of Ichthyology*, 1968, vol. 8 (2), pp. 212–215. (In Russian)
Poezzhalova-Chegodaeva E.A. *Systematika I biologiya beldug roda Zoarces (Zoarcidae) severnoi chaste Ohotskogo morya* [Systematics and biology of Zoarces (Zoarcidae) Eelpouts from the Northern sea of Okhotsk]. Author's abstract of the dissertation for the Candidate of Biological Sciences. Petropavlovsk-Kamchatsky, 2011, 26 p.
Polonsky V.F., Lupachev Yu.V., Skripunov N.A. *Gifrologo-morfologicheskie protsessy v ustyah rek i metody ikh rascheta (prognoza)* [Hydrological and morphological processes in river mouths and methods of their calculation (forecasting)]. St. Petersburg: Gidrometeoizdat, 1992, 383 p.
Polutov I.A. *Morskiye promyslovye ryby Kamchatki* [Marine commercial fish of Kamchatka]. Moscow: Pishchevaya prom-st, 1960, 33 p.
Polutov I.A., Lagunov I.I., Nikulin P.G., Verein V.D., Drozdov V.G. *Promyslovyye ryby Kamchatki* [Commercial fish of Kamchatka]. Petropavlovsk-Kamchatsky: Dalnevost. knizhn.izdatelstvo, 1966, 126 p.
Ponomarev S.A. *Pitanie I pischevye vzaimoonosheniya ryb pribrezhnyh ekosistem Kandalakshskogo zaliva Belogo moray* [Feeding and food relationships of fishes of coastal ecosystems of the Kandalaksha Gulf of the White Sea]. Dissertation for the Candidate of Biological Sciences. Moscow, 2004, 157 p.
Popov A.M. Commercial resources of Kamchatka and their use. *Priroda,* 1934, № 9, pp. 66–68. (In Russian)
Popov A.M. On the fauna of Avacha Bay and its distribution among biocenoses. *Reports of the USSR Academy of Sciences*, 1935, vol. 4 (9), no. 8–9 (77), pp. 353–356. (In Russian)
Pravdin I.F. *Rukovodstvo po izucheniyu ryb* [Fish study guide]. Moscow: Pischevaya promyshlennost, 1966, 376 p.
Prozorov A.A. *Ekonomicheskyi obzor Ohotsko-Kamchatskogo kraya* [Economic overview of the Okhotsk-Kamchatka territory]. St. Petersburg, 1902, 388 p. (In Russian)
Commercial fishes of Russia. In two volumes (eds by O.F. Gritsenko, A.N. Kotlyar, B.N. Kotenev). Moscow: VNIRO, 2006, 1280 p. (In Russian)
Promyslovye Ryby SSSR (Atlas Tsvetnykh Risunkov Ryb) [Commercial Fish of the USSR. Atlas of Colored Fish Drawings]. Eds: L.S. Berg, A.S. Bogdanov, N.I. Kozhin. Moscow: VNIRO, 1949, 231 p. (In Russian)
Razumovsky V.I. *Otchet po obsledovaniyu ostrova Karaginskiy dlya vozmozhnogo promyshlennogo razvitiya ostrovnogo khozyaistva. AKO* [Report on survey of Karaginsky Island for possible industrial development of the island economy. Joint Stock Kamchatka Company]. Petropavlovsk-Kamchatsky: State Archive of Kamchatka Oblast, 1928, № 544.1.115, 102 p.
Rass T.S. Distribution of commercial fishes in the Sea of Okhotsk. *Transactions of the Institute of Oceanography AS USSR*, 1955, vol. 14, pp. 9–11. (In Russian)
Surface Water Resources of the USSR. Vol. 20, Kamchatka. Leningrad: Gidrometeoizdat, 1973, 368 p. (In Russian)
Reshetnikov Yu.S. *Ekologiya i sistematika sigovykh ryb* [Ecology and Systematics of Coregonid Fishes]. Moscow: Nauka, 1980, 300 p.
Reshetnikov Yu.S., Bogdanov V.D. Peculiarities of whitefish reproduction. *Journal of Ichthyology*, 2011, vol. 51, № 4, pp. 502–525. (In Russian)
Romanenko F.A. Relief and loose sediments of the Penzhina River downstream and the adjacent part of Penzhinskaya Bay. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*, 2015, vol. 37, pp. 7–20. (In Russian)
Rostov I.D., Yurasov G.I., Rudykh N.I., Moroz V.V., Dmitrieva E.V., Rostov V.I., Nabiullin A.A., Khrap-

chenkov F.F., Bunin V.M. 2001. Atlas of the oceanography of the Bering, Okhotsk and Japan seas. Vladivostok: Pacific Oceanological Institute FEB RAS. 106 p. (In Russian)
Rukovodstvo po izucheniyu pitaniya ryb v estestvennykh usloviyah [Methodological guide for the study of fish feeding in natural conditions]. Moscow: AS USSR, 1961, 262 p.
Samoylov I.V. *Ust'ya rek* [River mouths]. Moscow: Geografgiz, 1952, 526 p.
Samoylova G.S., Shapiro M.N., Solovyev A.A., Goryachko M.D., Puchkov P.I., Lebedincev A.I., Ptashinskyi A.V., Goryachko M.D., Prokinova A.N. *Kamchatskiy krai* [Kamchatka Territory]. *Bolshaya rossiyskaya entsiklopediya* [The Great Russian Encyclopedia]. 2016, electronic version (https://bigenc.ru/geography/text/2039707).
Sarychev G.A. Captain Sarychevs journey through the north-eastern part of Siberia, the Arctic Sea and the Eastern Ocean under the command of Captain Billings from 1785 to 1793 (in 2 volumes). St. Petersburg: Shnora, 1802, 410 p.
Sarychev P.D., Sarycheva L.P. Communities of Semyachik Estuary (East Kamchatka). *Biology of Shelf Zones of the World Ocean*, Proc. II All-Union Conference on Marine Biology. Vladivostok: FESC AS USSR, 1982, vol. 1, pp. 63–64. (In Rissian)
Sarychev P.D., Sarycheva L.P. Ichthyofauna of the Semyachinsky estuary (Eastern Kamchatka). *Biol. Resources of shelf, rational use and protection*: Abstracts of the II Regional conf. of young scientists and specialists of Far East. Vladivostok: FESC AS USSR, 1983a, p. 65. (In Russian)
Sarychev P.D., Sarycheva L.P. Neritic plankton from a part of Kronotsky Gulf adjacent to Semyachik liman (East Kamchatka). *Biological resources of the Shelf, their rational use and protection.* Abstracts of proceedings of the 2nd regional conference. Vladivostok: FESC AS USSR, 1983b, pp. 65–56. (In Russian)
Saushkina D.Ya. The ichthyoplankton of Avachinskaya Bay in 2014–2017. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*, 2019, vol. 55, pp. 126–137. (In Russian)
Safronov S.G. About interannual and multiyear variability of the plankton community in the northern part of the Karaginsky Gulf. *Biological resources of Kamchatkan shelf, their rational use and protection*: Abstracts of scient.-pract. conference. Petropavlovsk-Kamchatsky, 1987, pp. 113–115. (In Russian)
Safronov S.G. Specifics of seasonal changes of plankton biomass in the eastern part of the Sea of Okhotsk. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*, 1991, vol. 1 (2), pp. 188–199. (In Russian)
Safyanov G.A. *Estuarii* [Estuaries]. Moscow: Mysl, 1987, 190 p.
Safyanov G.A. *Geomorfologiya morskikh beregov* [Geomorphology of seashores]. Moscow: MSU, 1996, 400 p.
Sevastyanov A. *O porodakh semgi, imeuschey na spine gorb* [On the kinds of trout with a hump on the back]. *Umozrit. Issled. Imp. Akademii Nauk*, 1819, vol. 5, pp. 313–319.
Sevastyanov A. *Opisanie porody semgi, nazxyvaemoi v Kamchatke pestryakom ili mykyzom (Salmo purpuratus)* [Descripotion of the kind of trout, named in Kamchatka as pestryak or mykyz (*Salmo purpuratus*)]. *Proceedings of the Academy of Sciences*, 1821, vol. I, pp. 197–200.
Semenov V.N. *Sistematika i ekologiya morskikh basseinov Severa na raznykh etapakh izolyatsii* [The systematics and ecology of sea basins of the North at different stages of isolation]. Apatity: Izd. of the Kola Branch of the Academy of Sciences of the USSR, 1988, 45 p.
Semenov V.N. *Klassifikatsiya morskikh basseinov boreal'no-arkticheskoi zony: ekologicheskii podkhod* [Classification of Sea Basins of the Boreal-Arctic Zone: an Ecological Approach]. Apatity: Izd. of the Kola Branch of the Academy of Sciences of the USSR, 1988b, 26 p.
Semko R.S. *Otchet o poezdke na Maloe Sarannoe ozero v aprele 1936 g.* [Report about trip to Maloe Sarannoe Lake in April of 1936]. Petropavlovsk-Kamchatsky: State Archive of Kamchatka Oblast, 1936, № 480.3.99, 7 p.
Sideleva V.G., Goto A. Specific status and redescription of three species of group *Cottus poecilopus* (Cottidae) in Eurasia. *Journal of Ichthyology*, 2009, vol. 49, № 5, pp. 617–631. (In Russian)
Sideleva V.G., Goto A. New species of sculpin *Cottus kolymensis* sp. nova (Scorpaeniformes: Cottidae) from the rivers of Kolyma Region. *Journal of Ichthyology*, 2012, vol. 52, № 3, pp. 288–294. (In Russian)
Slunin N.V. *Ohotsko-Kamchatskij kraj. Estestvenno-istoricheskoe opisanie. (v 2kh tomah)* [Okhotsk-Kamchatka Krai (natural-historical description) in 2 volumes]. SPb., 1900, 690 p.
Smetanin A.N. *Gidrohimicheskiy fon lososevykh rek Kamchatki* [Hydrochemical background of salmon rivers of Kamchatka]. Petropavlovsk-Kamchatsky, 1993, 25 p.
Smetanin A.N. *Funktsional'naya struktura bioty v prirodnykh ekosistemakh Kamchatki* [Functional structure of biota in natural ecosystems of Kamchatka]. Dissertation for the Candidate of Biological Sci-

ences. Moscow: Russian State Agrarian Extramural University, 2011, 316 p.
Smetanin A.N. *Formirovanie I struktura bioty prirodnykh ekosistem Kamchatki* [Formation and structure of biota of natural ecosystems of Kamchatka]. Moscow: Infra-M, 2022, 183 p. (In Russian)
Soldatov V.K., Lindberg G.U. A review of the fishes of the seas of the Far East. *Izvestiya TINRO*, 1930, vol. 5, 576 p.
Condition of marine ecosystems influenced by the river flow. FEB RAS, Vladivostok: Dalnauka, 2005, 261 p.
Condition of marine ecosystems influenced by the Amur River flow. Vladivostok: Dalnauka, 2009, 240 p.
State of commercial resources of the Far Eastern fishery basin. Materials for the forecast of the total catch of hydrobionts for 2021. Vladivostok: NTO TINRO; TINRO-Center, 2020, 176 p. (In Russian)
The socio-economic profile of the Kamchatka Krai – 2020 (Eds: R.V. Gulidov, E.B. Veprikova). Khabarovsk: The Eastern State Planning Center, 2021, 51 p. (In Russian)
Spassky N.N. *Kharakteristika sostoyaniya ozera Kalyhyr' (V. Kamchatka) v svyazi s zamorom ryby, imeuschim mesto v ozere v zimu 1938/39 goda. Otchet o rabotakh na ozere letom 1939 g.* [Characterization of the state of Lake Kalygir (E. Kamchatka) in connection with the fish freezing that took place in the lake in the winter of 1938/39. Report on works on the lake in the summer of 1939]. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 1940, № 182, 27 p.
Stolyarov A.P. The structural-functional organization of the White Sea estuary ecosystems. Dissertation for the Candidate of Biological Sciences. Moscow, 2011, 399 p.
Stolyarov A.P. *Estuarnye ekosistemy Belogo moray* [Estuarine ecosystems of the White Sea]. Vladimir: Kalejdoskop, 2017, 360 p.
Taranets A.Ya. Brief identification key of fishes of the Soviet Far East and adjacent waters. *Izvestiya TINRO*, 1937, vol. XI, pp. 5–50. (In Russian)
Terentyev D.A., Mikhalyutin E.A., Matveev A.A. The current state of stocks, long-term dynamics of distribution and size structure of mass commercial fish species on the shelf of the western coast of Kamchatka in the summer period. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*, 2013, vol. 30, pp. 5–27. (In Russian)
Tilezius V.G. *Opisanie nekotorykh novykh ryb, otkrytykh vo vremya puteshestviya vokrug sveta* [Description of some new fishes discovered during the voyage around the world]. *Umozrit. Issled. Imp. Akademii Nauk*, 1812, vol. III, pp. 218–303.
Tiller I.V. *Biologiya i dinamika chislennosti prohodnoi malmy Salvelinus malma (Walbaum) Kamchatki* [Biology and population dynamics of anadromous Dolly Varden *Salvelinus malma* (Walbaum) of Kamchatka]. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2017, 96 p.
Tokranov A.M. The fish community of the Bolshaya river estuary (Western Kamchatka). *Journal of Ichthyology*, 1994, vol. 34, № 1, pp. 5–12. (In Russian)
Tokranov A.M. *Ikhtiologicheskie I rybokhozyaistvennye issledovanoya v pribrezhnykh vodah I vnutrennikh vodoemah Kamchatki v XVIII–XX vekah: Annotirovannyj bibliogr. ukaz.* [Ichthyological and fishery research in coastal waters and inland water bodies of Kamchatka in XVIII–XX centuries: Annotated bibliography. Index]. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2004a, 740 p.
Tokranov A.M. *O "bescheshujnom zvere" i drugikh obitatelyakh kamchatskih vod* [About "Scaleless Beast" and other inhabitants of Kamchatka waters]. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2004b, 152 p.
Tokranov A.M. Distribution and some features of biology of the eelpout *Zoarces elongatus* (Zoarcidae) in waters off Kamchatka in the Sea of Okhotsk. *Journal of Ichthyology*, 2005, vol. 45, № 1, pp. 62–69. (In Russian)
Tokranov A.M. Features of biology of bottom and nearbottom fishes from different families in near-Kamchatka waters. Author's abstract of the dissertation for the Doctor of Biological Sciences. KT TIG FEB RAS, Petropavlovsk-Kamchatsky, 2009, 84 p.
Tokranov A.M. Whitefishes of Kamchatka: results of study and problems of conservation. Proceedings of the XXIX Krasheninnikov Readings. Kamch. regional scientific library named after S.P. Krasheninnikov. Petropavlovsk-Kamchatsky, 2012, pp. 255–258. (In Russian)
Tokranov A.M. Migrants in Far Eastern Seas of Russia. *Trudy VNIRO*, 2015, vol. 156, pp. 146–159. (In Russian)
Tokranov A.M. Findings of sturgeon fish (Acipenseridae) in the water bodies of Kamchatka in the end of the 20th and the early 21st centuries. *Journal of Ichthyology*, 2016, vol. 56, № 3, pp. 371–376. (In Russian)
Tokranov A.M. Biodiversity of littoral fishes of adjacent Kamchatka waters. Proceedings of the II International scientific and practical conference *"Biological diversity: study, save, restoration, rational use"* (Kerch, September 28–30, 2020). Simferopol: ARIAL, 2020, pp. 476–479.

Tokranov A.M. Ichthyofauna of intertidal zone from Kamchatka's neighbouring waters and adjacent north-western part of the Bering Sea. *Bulletin of Kamchatka State Technical University*, 2020, vol. 53, pp. 66–80. (In Russian)
Tokranov A.M., Bugaev V.F. Fish community of Kamchatka River estuary zone. Proceedings of the II International scientific conference *"Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters"*. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamshat, 2001, pp. 97–98. (In Russian)
Tokranov A.M., Vinnikov A.V., Fedorov V.V., Sheyko B.A. Fishes of the coastal waters of the Northwestern Kamchatka. *Resources of traditional nature management of the peoples of the North and Far East of Russia*. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamshat, 1996, pp. 81–82.
Tokranov A.M., Lipnyagov S.V., Kim O.O. Freshwater sculpin of the genus *Cottus Linnaeus* (Cottidae) from Uka river basin (North-East of Kamchatka). *Vladimir Ya Levanidov's Biennial*. Vladivostok: Dalnauka, 2019, vol. 8, pp. 166–174. (In Russian)
Tokranov A.M., Maksimenkov V.V. Functional structure of the fish community of the Bolshaya River estuary (Western Kamchatka). *Journal of Ichthyology*, 1994, vol. 34 (1), pp. 5–12. (In Russian)
Tokranov A.M., Murasheva M.Yu. Ichthyofauna in the intertidal zone of Avacha Bay (Southeastern Kamchatka). Proceedings of the XVIII International scientific conference *"Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters"*. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2017, pp. 292–297. (In Russian)
Tokranov A.M., Murasheva M.Yu. Ichthyofauna in the intertidal zone of Avacha Bay (Southeastern Kamchatka). *Journal of Ichthyology*, 2018, vol. 58, № 4, pp. 422–427. (In Russian)
Tokranov A.M., Murasheva M.Yu. Changes of ichthyofauna of Avachinskaya Bay (Souith-East Kamchatka) as a result of anthropogenic impact and transformation of coastal landscapes *Treshnikov readings – 2018*. Proceedings of the All-Russian scientific-practical conference *"Modern geographical global picture and technology of geographic education"*. Ulyanovsk: Ulyanov Ural State Pedagogical University, 2018b, pp. 207–208. (In Russian)
Tokranov A.M., Murasheva M.Yu. Structure of the intertidal ichthyofauna of the north-eastern part of the Avacha Bay (South-Eastern Kamchatka) in 2014–2021. Proceedings of the XXII International Scientific Conference *"Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters"*. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2021, pp. 168–172. (In Russian)
Tokranov A.M., Orlov A.M. Termophilic and eastern pacific migrants in ichthyofauna in the pacific waters off the Northern Kuril Islands and Kamchatka in the 20th–21st centuries. *Russian Journal of Biological Invasions*, 2015, № 3, pp. 50–70. (In Russian)
Tokranov A.M., Orlov A.M., Sheyko B.A. *Promyslovye ryby materikovogo sklona prikamchatskih vod* [Commercial fishes of the continental slope of Kamchatka and adjacent waters]. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2005, 52 p.
Tokranov A.M., Tranbenkova A.G., Sheyko B.A. Modern composition of ichthyofauna of Avacha Bay. *Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters*. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2000, pp. 141–143. (In Russian)
Tokranov A.M., Sheyko B.A. Exploration and development of Kamchatka in the XX century: *Materials of the XIX Krasheninnikov Reading Series*. Petropavlovsk-Kamchatsky, 2002, pp. 117–121. (In Russian)
Tokranov A.M., Sheyko B.A. Current composition of the Ichthyofauna of Avacha Bay (Southeast Kamchatka). *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*, 2015, vol. 36, pp. 48–54. (In Russian)
Tranbenkova A.G. Dynamics of ichthyofauna of Avacha Bay under anthropogenic impact. Proc. of student ecological conf. *"Ecological problems of Northern Pacific"*. Petropavlovsk-Kamchatsky, 1999, pp. 100–103. (In Russian)
Trofimov I.K. *Ozernye sel'di Kamchatki* [Lake herrings of Kamchatka]. Author's abstract of the dissertation for the Candidate of Biological Sciences. Vladivostok: TINRO-Centre, 2004, 24 p.
Trofimov I.K. Lacustrine morph of herring: origin and distribution. *Izvestiya TINRO*, 2005, vol. 142, pp. 64–81. (In Russian)
Trofimov I.K., Naumenko N.I. Some biological aspects of Pacific herring *Clupea pallasi pallasi* from the lakes Nerpichye and Kalygyr, East Kamchatka. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*, 2000, vol. 5, pp. 12–18. (In Russian)
Tuponogov V.N., Kodolov L.S. Field guide of commercial and common fish species of the Far Eastern seas of Russia. Vladivostok: Russkii Ostrov, 2014, 336 p.
Upryamov V.E. *Razrabotka rybovodno-biologicheskogo obosnovaniya vozmozhnosti provedeniya gorno-expluatatsionnykh rabot po dobyche zolota izrossypey v basseine r. Penzhiny Kamchatskoy oblasti* [Development of fish-biological substantiation of the possibility of mining and exploitation works on gold mining from placers in the Penzhina River basin of Kamchatka Region]. Petropavlovsk-Kamchatsky: Archive of KamchatNIRO, 1991, № 5356, 17 p.

Upryamov V.E. *Razrabotka rybovodno-biologicheskogo obosnovaniya vozmozhnosti provedeniya gorno-expluatatsionnykh rabot po dobyche zolota izrossypey v basseine r. Belaya (bassein r. Penzhiny) Kamchatskoy oblasti* [Development of fish-biological substantiation of the possibility of mining and exploitation works on gold mining from placers in the Belaya River (Penzhina River basin) of Kamchatka Region]. Petropavlovsk-Kamchatsky: Archive of KamchatNIRO, 1992, № 5437, 33 p.

Fadeev N.S. *Spravochnik po biologii ipromyslu ryb severnoi chasti Tikhogo okeana* [A reference book on biology and harvesting of fishes in the Northern Pacific Ocean]. Vladivostok: TINRO-Centre, 2005, 366 p. (In Russian)

Fayman P.A. Seasonal variability of the Sea of Okhotsk water circulation calculated on the basis of a stationary ocean model. *Vestnik SVNTS DVO RAN*, 2015, № 6, pp. 21–28. (In Russian)

Fedorets Yu.V. Fish fauna of various biotopes at coastal shoal and river estuariyes of Peter the Great Gulf. *Izvestia of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*, 2014, vol. 16, № 1 (4), pp. 1180–1184. (In Russian)

Fedorov V.V., Parin N.V. Pelagic and benthopelagic fishes of the Pacific waters of Russia. Moscow: VNIRO, 1998, 156 p. (In Russian)

Fedorov V.V., Chereshnev I.A., Nazarkin M.V., Shestakov A.V., Volobuev V.V. Catalog of marine and freshwater fishes of the northern part of the Sea of Okhotsk. Vladivostok: Dalnauka, 2003, 204 p.

Flora i fauna ostrova Matua (Srednie Kurilskie ostrova): atlas-opredelitel: Tom 1: more [Flora and Fauna of Matua Island (Middle Kuril Islands): Atlas: Volume 1: The Sea]. Cherepovets: Intron, 2020, 496 p.

Frenkel S.E. Pelagic zooplankton of estuarine water bodies of the Kamchatka River in 2009–2011. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*, 2013, vol. 31, pp. 74–88. (In Russian)

Khen G.V. Seasonal and interannual variability of the waters of the Bering Sea and its influence on the distribution and abundance of aquatic organisms. Cand. Sci. (Geogr.) Dissertation, Vladivostok: TINRO, 1988, 160 p. (In Russian)

Khlebovich V.V. Peculiarities of the aquatic fauna composition in relation to the salinity of the medium. *Zhurnal Obshchei Biologii*, 1962, vol. 23, № 2, pp. 90–97. (In Russian)

Khlebovich V.V. To physiology of euryhalinity: critical salinity of environment and inner medium. *Voprosi gidrobiologii*, 1965, vol. 1, pp. 440–441. (In Russian)

Khlebovich V.V. *Kriticheskaya solenost biologicheskih processov* [Critical salinity of biological processes]. Leningrad: Nauka, 1974, 235 p.

Khlebovich V.V. On the biological typology of estuaries of the Soviet Union. *Trudy Zool. Inst. AN SSSR*, 1986, vol. 14, pp. 5–16. (In Russian)

Khlebovich V.V. Critical salinity and chorogalinicum: a modern analysis of concepts. *Trudy Zool. Inst. AN SSSR*, 1989, vol. 196, pp. 5–11. (In Russian)

Khrapchenkov F.F. The structure and characteristics of the Kamchatka Current. *Meteorology and hydrology*, 2000, N 3, pp. 70–77. (In Russian)

Tsarik V.V., Mushegov A.N., Gavrilov A.I., Lomovcev V.M., Ivanov P.S., Larin V.K. *Otchet expeditsii Kamchatrybvoda po rybohozyaistvennomy obsledovaniyu rek Penzhina (Tigilskogo rayona) i Saychik (Sobolevskogo rayona) v 1975 g.* [Report of the Kamchatrybvod expedition on fishery survey of the Penzhina (Tigilsky district) and Saichik (Sobolevsky district) rivers in 1975]. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatrybvod. Department of Hydromet Fund of Kamchatka Hydrometeorological Service Administration, 1975, № 186, 122 p.

Chebanova V.V. Food supply for juvenile salmon in the basins of the Bolshaya and Paratunka rivers (Kamchatka). *Trudy VNIRO*, 2002, vol. 141, pp. 229–239. (In Russian)

Chebanova V.V. *Bentos lososevyh ryb Kamchatki* [Benthos of salmonid fishes of Kamchatka]. Author's abstract of the dissertation for the Doctor of Biological Sciences. Moscow: VNIRO, 2008, 49 p. (In Russian)

Chebanova V.V. Dynamics of distribution and abundance of macrozoobenthos in the lake system Nerpich'e–Kultuchnoe (the Kamchatka River estuary). *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*, 2013, vol. 31, pp. 89–97. (In Russian)

Chelnokov F.G. *Ikhtiologicheskoye obsledovanije vodoemov v raione Ametistovogo mestorozhdeniya v 1989 I predvaritelnaya otsenka vozmozhnogo uscherba rybnomu khozjaistvu ot ego detalnoi razvedki* [Ichthyologic survey of water bodies in the area of Ametistovoye deposit in 1989 and preliminary assessment of possible damage to fishery from its detailed exploration]. Report on the research work. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO Archive, 1990, № 5288, 57 p.

Chelnokov F.G. *Rezultaty ikhtiologicheskih issledovaniy, vypolnennykh v raione Ametistovogo mestorozhdeniya Kamchatskoi oblasti v 1989–1991 godakh* [Results of ichthyologic surveys carried out by KoTINRO in the area of Ametistovoye deposit of Kamchatka Region in 1989–1991]. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO Archive, 1992, № 5432, 87 p.

Chelnokov F.G., Ypryamov V.E., Vvedenskaya T.L. *Predvaritelnyje dannyje o sostave ikhtiofauny I biologii ryb v vodoemakh rajona Ametistovogo mestorozhdenija i zakluchenije o vozmozhnosti provedenija ego detalnoi razvedkiv svyazi s interesami rybnogo khozyaistva* [Preliminary data on the composition of ichthyofauna and fish biology in the water bodies of the Ametovoye deposit area and conclusion on the possibility of its detailed exploration in connection with the interests of the fishery sector]. Report on the research work. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO Archive, 1991, № 5360, 90 p.

Cherednikov S.Yu., Vlasenko E.S., Zherdev N.A., Kuznetsova I.D., Lukyanov S.V. Limiting factors of the abiotic environment and biological characteristics of important commercial migratory fish species of the Azov Sea. *Aquatic bioresources and habitat*, 2020, vol. 3, № 1, pp. 27–41. (In Russian)

Chereshnev I.A. Biological diversity of freshwater fish fauna in the Russian North-East. Vladivostok: Dalnauka, 1996, 197 p.

Chereshnev I.A. Annotated list of Cyclostomata and Pisces from the fresh waters of the Arctic and adjacent territories. *Journal of Ichthyology*, 1996, vol. 36 (5), pp. 597–608. (In Russian)

Chereshnev I.A. Biogeography of freshwater fish fauna of the Russian Far East. Vladivostok: Dalnauka, 1998, 130 p. (In Russian)

Chereshnev I.A. *Presnovodnye ryby Chukotki* [Freshwater fishes of Chukotka]. Magadan: NESC FEB RAS, 2008, 324 p.

Chereshnev I.A., Volobuev V.V., Shestakov A.V., Frolov S.V. *Lososevidnye ryby Severo-Vostoka Rossii* [Salmonids in the North-East of Russia]. Vladivostok: Dalnauka, 2002, 496 p.

Chereshnev I.A., Poezzhalova-Chegodaeva E.A. Systematics and biology of eelpouts gen. *Zoarces* (Zoarcidae, Pisces) from the Northern Sea of Okhotsk. Magadan: NESC FEB RAS, 2011, 184 p. (In Russian)

Chereshnev I.A., Shestakov A.V., Skopets M.B. *Opredelitel' presnovodnykh ryb Dalnego Vostoka Rossii* [Guide to freshwater fishes of the Russian North-East]. Vladivostok: Dalnauka, 2001a, 128 p.

Chereshnev I.A., Shestakov A.V., Skopets M.B., Korotaev Yu.A., Makoedov A.N. *Presnovodnyye ryby Anadyrskogo basseyna* [Freshwater fish of the Anadyr basin]. Vladivostok: Dalnauka, 2001b, 336 p.

Chernova N.V., Nazarkin M.V. Spotted snailfish, *Liparis callyodon* (Liparidae), a new species for the Sea of Okhotsk. *Journal of Ichthyology*, 2016, vol. 56, № 5, pp. 508–512. (In Russian)

Chernyavsky V.I. Circulation systems of Okhotsk Sea. *Izvestiya TINRO*, 1981, vol. 105, pp. 13–19. (In Russian)

Chernyagina O.A., Yakubov V.V. Materials to the flora of North-West Kamchatka. *Proceedings of the KF TIG FEB RAS*, Petropavlovsk-Kamchatsky, 2004, pp. 345–380. (In Russian)

Chetvergov A.V., Arkhandeev M.V., Ilyinsky E.N. Composition, distribution and state of demersal fish stocks near Western Kamchatka in 2000. *Proceedings of the KF TIG FEB RAS*, 2003, vol. 4, pp. 227–256. (In Russian)

Shevlyakov E.A., Maslov A.V. The rivers determininf reproduction of Pacific salmon in Kamchatka as indicators of spawning grounds filling. *Izvestiya TINRO*, 2011, vol. 164, pp. 114–139. (In Russian)

Sheyko B.A., Fedorov V.V. Class Cephalaspidomorphi – Lampreys. Class Chondrichthyes – Cartilaginous fishes. Class Holocephali – Holocephali. Class Osteichthyes – Bony fishes. In: R.S. Moiseev and A.M. Tokranov (Eds). Catalog of Vertebrates of Kamchatka and Adjacent Waters. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatskiy Pechatniy Dvor, 2000, pp. 7–69. (In Russian)

Shestakov A.V. The features of a biology of two sympatric species of whitefishes – vostrjak *Coregonus anaulorum* and pizhyan *C. lavaretus pidschian* (Coregnidae) in the Anadyr River. Proceedings of the XIX International scientific conference *"Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters"*. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2018, pp. 392–395. (In Russian)

Shkaberda O.L. *Sovremennye tententsii izmeneniya klimata Kamchatki* [Current trends in climate change in Kamchatka]. Dissertation for the Candidate of Geographical Sciences. Vladivostok: FEFU, 2014, 235 p. (In Russian)

Shmidt P.Yu. Fishes of the eastern seas of the Russian Empire. Scientific results of the Korea–Sakhalin Expedition of the Emperor Russian Geographical Society 1900–1901. St. Petersburg: Rus. Imp. Geogr. Obsch., 1904, 466 p. (In Russian)

Shmidt P.Yu. *Ryby okhotskogo moray* [Fishes of the Sea of Okhotsk]. Moscow: AS USSR Publ., 1950, 370 p.

Shubnikov D.A. Types of migratory cycles of anadromous and semi-anadromous fish. *Journal of Ichthyology*, 1976, vol. 16, issue 4 (99), pp. 587–591. (In Russian)

Shubnikov D.A. Coastal and estuarine fish assemblages in the North Indian Ocean and ecological bonds among its components. *Journal of Ichthyology*, 1977, vol. 17, issue 5 (106), pp. 824–842. (In Russian)

Shuvaeva Yu.E., Chernyagina O.A. Materials on the flora of aquatic and coastal-water habitats in the vicinity of the biological station "Kol River". *Proceedings on the biodiversity of the Kol River basin*

(Western Kamchatka). Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatSTU, Kamchatpress, 2016, pp. 20–43. (In Russian)
Shuntov V.P. Biology of Far-Eastern Seas of Russia. Monograph in 3 volumes. Vladivostok: TINRO, 2022, 1365 p. (In Russian)
Ecological fisheries research in the Vistula Bay of the Baltic Sea. *Collection of Scientific Papers*. Kaliningrad: AtlantNIRO, 1992, 199 p.
Ecology of the Barents Sea commercial fish species. Apatity: KSC RAS, 2001, 461 p. (In Russian)
Ecosystem of the Kara Sea – new data of cruise researches. Materials of scientific conference. Moscow: APR, 2015, 320 p. (In Russian)
Ecosystem of the Neva River estuary: biodiversity and ecological problems. Moscow: KMC Press, 2008, 477 p.
Estuariy. Bolshaya Rossiyskaya Entsiklopediya (BRE) [Estuary. Big Russian Encyclopedia (BRE)]. Ed. by Yu.S. Osipov. Vol. 35. Moscow: Bolshaya Rossiyskaya entsiklopediya, 2017, pp. 481.
Yakubov V.V. Plants of Kamchatka (the Field atlas). Moscow, 2007, 257 p.
Yakubov V.V., Chernyagina O.A. Catalog of Flora of Kamchatka (Vascular Plants). Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2004, 165 p. (In Russian)
Yarzhombek A.A., Kozlov A.V. *Ekologiya ryb* [Fish ecology]. Kaluga: Ejdos, 2010, 146 p.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ / COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS

Автор заявляет, что данный обзор не содержит собственных экспериментальных данных, полученных с использованием животных или с участием людей. Библиографические ссылки оформлены в соответствии с ГОСТом.
The author declares that this review does not contain his own experimental data obtained using animals or human participants. Bibliographic references are arranged in accordance with GOST (the Russian State Standard).

Информация об авторе
Максим Владимирович Коваль — канд. биол. наук, ведущий научный сотрудник сектора прибрежных экосистем лаборатории рыбохозяйственной экологии Камчатского филиала ВНИРО (КамчатНИРО).
ORCID: 0000-0001-8321-6808

Information about the author
Maksim V. Koval – Ph. D. (Biology),
Leading Researcher of the Coastal Ecosystems Sector of the Lab. of fishery ecology, Kamchatka Branch of VNIRO (KamchatNIRO).
ORCID: 0000-0001-8321-6808

Статья поступила в редакцию / Received:
30.10.2023
Одобрена после рецензирования / Revised:
25.01.2024
Статья принята к публикации / Accepted:
19.02.2024

Научный рецензируемый журнал

«Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана»

Выпуск 72. 2024

ISSN 2072-8212
Журнал с 2010 года входит в Перечень ведущих рецензируемых научных изданий ВАК РФ.
С 29.12.2015 включен в новую редакцию Перечня

Главный редактор: А.В. Бугаев
Выпускающий редактор: Т.В. Борисова
Ответственный секретарь: М.В. Варкентин
Корректор: Т.В. Борисова
Перевод на английский: А.А. Шурыгина

Регистрационный номер ПИ № ФС 77-77203, дата регистрации 08.11.2019,
выдано Федеральной службой по надзору в сфере связи,
информационных технологий и массовых коммуникаций (Роскомнадзор)

Адрес редакции:
683000 Камчатский край, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Набережная, 18
Тел./факс: 8 (4152) 41-27-01. E-mail: kamniro@vniro.ru, pressa@kamniro.ru

Учредитель:
Федеральное государственное бюджетное научное учреждение
«Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии»
Адрес учредителя: 105187, Москва, Окружной проезд, д. 19.
Тел.: 8 (499) 264-93-87. Факс: 8 (499) 264-91-87. E-mail: vniro@vniro.ru

Издатель:
Камчатский филиал Федерального государственного бюджетного научного учреждения
«Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии»
(«КамчатНИРО»)
Адрес издателя: 683000 Петропавловск-Камчатский, ул. Набережная, д. 18.

Подписано в печать 09.09.2024. Дата выхода 14.09.2024, № 1 (72), 2024.
Формат 60×84/8. Печать офсетная.
Усл. печ. л.: 29,5. Заказ № КП00-540. Тираж 300 экз. Цена свободная.

Отпечатано в Типографии ООО «Камчатпресс».
Адрес: 683024 Петропавловск-Камчатский, ул. Кроноцкая, д. 12а.