

УДК 597.574.52

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И МНОГОЛЕТНИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ИХТИОФАУНЫ ЭСТУАРИЯ РЕКИ КАМЧАТКИ

Г.Н. Маркевич*, П.Н. Панфилова



*Н. с., Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
119324 Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12, Биологический факультет МГУ
Тел.: 8-916-528-63-99

E-mail: g-markevich@yandex.ru

Н. с., Камчатский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии
683000 Петропавловск-Камчатский, ул. Набережная, 18
Тел.: (4152) 41-27-01

ИХТИОФАУНА, ТИХООКЕАНСКИЕ ЛОСОСИ, БИОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ, ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ, РЕКА КАМЧАТКА, ОЗЕРО НЕРПИЧЬЕ

Характеризуется современное состояние ихтиофауны водоемов, входящих в состав эстуария р. Камчатка (озера Нерпичье, Култучное, Тахирские). В основу статьи положены материалы полевых работ 2009–2011 гг. В настоящее время эстуарные водоемы представляют собой солоноватоводные акватории, ихтиофауна которых представлена 17 видами рыб. По особенностям жизненного цикла все виды, населяющие исследованные водоемы, делятся на три экологические группы: оседлые, полупроходные и транзитные. Рыбы первой группы постоянно обитают в эстуарных водоемах, второй — заходят в них только на нерест в зимний и весенний периоды, третьей — лишь мигрируют через эстуарий в реки или море. Показано, что в настоящее время видовой состав рыб существенно отличается от такового в начале XX в., когда эстуарные водоемы были пресными. На основе установленных взаимосвязей между соленостью эстуарных водоемов и их ихтиофауной дается прогноз изменения состава ихтиофауны в случае возможного опреснения эстуария.

PRESENT-DAY STATE AND LONG-TERM CHANGES IN THE ICHTHYOFAUNA COMPOSITION OF THE KAMCHATKA RIVER ESTUARY

G.N. Markevich*, P.N. Panfilova

*Researcher, Lomonosov Moscow State University
119324 Moscow, Leninskie Gory, 1-12, Biological faculty
Tel.: 8-916-528-63-99

E-mail: g-markevich@yandex.ru

Researcher, Kamchatka Research Institute of Fisheries and Oceanography
683000 Petropavlovsk-Kamchatsky, Naberedzhnaya, 18
Tel., fax: (4152) 41-27-01

ICHTHYOFAUNA, PACIFIC SALMONS, BIOLOGICAL CHARACTERISTICS, SPATIAL DISTRIBUTION, THE KAMCHATKA RIVER, THE NERPICH'E LAKE

This paper characterizes the present-day state of ichthyofauna in estuarine water bodies of the Kamchatka River (the Nerpich'e, Kultuchnoe and Takhirskie Lakes) basing on 2009–2011 field studies. Actual estuarine water bodies are brackish water areas with the ichthyofauna composed by 17 fish species. In life history traits all the species of the study water bodies are divided into 3 ecological forms: permanent, semi-anadromous and transit. Species of the first group are constantly present in estuarine water bodies, the second group species appear there only to spawn during winter and spring periods, the 3-rd group species just migrate through the estuary seaward and to the rivers. This study demonstrates that today fish fauna composition differs from that of the beginning of the XX century when the estuarine water bodies were freshwater. According to the determined interconnections between the salinity of estuarine water bodies and their ichthyofauna a prognosis of changing of the latter in case of an occurrence of the estuary's freshening is given.

Оз. Нерпичье вместе с оз. Култучным образуют самый крупный в Северо-Восточной Азии лагуновый водоем (Куренков, 1967), а вместе с лагунами, расположенными на правом берегу р. Камчатка (их местное название — Тахирские озера), и соединяющей их Озерной протокой эти водоемы образуют эстуарий р. Камчатка. Гидрологический режим всех указанных водоемов находится под совместным влиянием реки и моря. Из-за актив-

ных морфологических процессов в устье эстуария озеро и лагуны подвержены долгопериодным циклам осолонения и опреснения (Горин, 2013).

Первые исследования, проведенные П.Ю. Шмидтом, показали, что в начале XX века оз. Нерпичье было пресным, и его ихтиофауна состояла из типичных для внутренних водоемов Камчатки видов рыб (Лебедев, 1915; Шмидт, 1916). Последующие исследования, проведенные в сере-

дине XX века под руководством И.И. Куренкова, позволили установить, что водоем к этому времени уже осолонился (Куренков, 1970). Ихтиофауна оз. Нерпичье была частично описана в отчете З.И. Спиropуло (1957). К сожалению, полный список видов, обитавших в середине XX века в оз. Нерпичьем, в указанной работе отсутствует, дана лишь краткая характеристика популяций тихоокеанской сельди *Clupea pallasii*, малоротой *Hypomesus olidus* и тихоокеанской корюшк *Osmerus mordax dentex*.

В последующие десятилетия ихтиологические исследования в эстуарии р. Камчатки носили, как правило, узкоспециальный характер. Объектами исследований в основном являлись озерная сельдь, тихоокеанские лососи р. *Oncorhynchus*, корюшки, звездчатая камбала и трехиглая колюшка (Упрямов, 1980, 1983; Бугаев, 1992, 1995; Николаев и др., 1993; Токранов и др., 1995; Карпенко, 1998; Максименков и др., 1998; Трофимов, 1999, 2004; Василец, 2000; Трофимов, Науменко, 2000; Токранов, Бугаев, 2001; Токранов, Базаркин, 2003).

Наиболее полные сведения о современном составе ихтиофауны оз. Нерпичье приведены в краткой статье А.М. Токранова и В.Ф. Бугаева (2001) и в монографиях В.Ф. Бугаева с соавторами (Бугаев и др., 2007; Бугаев, Кириченко, 2008). По данным, представленным в этих работах, в озере обнаружены следующие виды рыб и рыбообразных: нерка *Oncorhynchus nerka*, кижуч *O. kisutch*, чавыча *O. tshawytscha*, горбуша *O. gorbuscha*, кета *O. keta*, голец *Salvelinus alpinus complex*, кунджа *Salvelinus leucomaenis*, микижа *Parasalmo mykiss*, камчатский хариус *Thymallus mertensii*, серебряный карась *Carassius auratus gibelio*, амурский сазан *Cyprinus carpio haematopterus*, тихоокеанская минога *Lethenteron camtschaticum*, трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus*, девятииглая колюшка *Pungitius pungitius*, дальневосточная навага *Eleginus gracilis*, тихоокеанская корюшка, тихоокеанская сельдь, звездчатая *Platichthys stellatus* и желтобрюхая *Pleuronectes quadrituberculatus* камбалы.

Полевые исследования, выполненные в 2009–2011 гг., характеризовались комплексным подходом

(биологические исследования проводились в тесной увязке с гидролого-морфологическими работами) и пространственным охватом (помимо озер Нерпичье и Култучное, исследованы лагуны на правом берегу р. Камчатки, а также нижнее течение реки — рис. 1). Проведено несколько экспедиций в разные сезоны года. Основная цель ихтиологических работ 2009–2011 гг. состояла в выявлении современного состояния ихтиофауны эстуария и оценке тех изменений, которые произошли в составе сообщества рыб в течение XX века.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Контрольный лов. Контрольные обловы рыб были проведены в разных частях исследованной акватории в соответствии с сеткой станций, разработанной в 2009 г. (рис. 1). Полевые исследования были выполнены в 7 этапов (табл. 1).

Состояние ихтиофауны оценивали следующим образом.

Обловы сетными орудиями лова проводили по стандартной сетке станций по всей акватории озера (рис. 1, Б). Использовали ставные жаберные сети с шагом ячеи 20, 30, 40 мм, высотой стенки 3 м и длиной 30 м. Сети связывали в один порядок. Время застоя сети составляло 1–2 часа. Сетными орудиями лова учитывали рыб от 9 до 63 см, обитающих в пелагиали и бентали водоемов.

Неводные обловы также проведены по всей акватории озера и в нижнем течении одной из рек (рис. 1, В). Для обловов использовался закидной мальковый невод длиной 15 м, высотой стенки 1,2 м, с ячеей 2 мм в кутке и 4 мм в крыльях. Неводные станции охватывали мелководные участки бассейна с целью оценить видовое разнообразие и распределение рыб размерами от 1 до 10 см.

Траловая съемка для учета молоди рыб проведена по сетке станции, представленной на рис. 1, Г. Для проведения обловов использовался бим-трал с длиной верхней, нижней и боковых подбор по 2,04 м; периметром сечения передней части 8,2 м; длиной по топенанту 7,7 м и ячей в кутке 4 мм. Вертикальное и горизонтальное раскрытие трала составляло по 1,8 м соответственно,

Таблица 1. Сроки и содержание работ

Содержание работ	Сроки работ						
	2009	2010			2011		
	29.09–10.10	23.03–01.04	26.06–08.07	15.08–24.08	21.02–02.03	19.06–22.06	26.08–29.08
Сетные обловы	+	+	+	+	+	+	+
Неводные обловы	+	–	+	+	–	+	–
Траловые обловы	–	–	+	+	–	–	–

скорость траления — около 7–8 км/ч, продолжительность траления — 20 минут. Основная задача траловой съемки заключалась в оценке видового состава и плотности распределения рыб размерами 1–5 см в пелагиали водоемов.

Обработка ихтиологических материалов.

Первичная обработка ихтиологических материалов включала разбор улова для определения видового состава и численности рыб.

Биологический анализ проводили по стандартной методике, включающей измерения длины тела рыбы по Смиуту (АС) с точностью до 1 мм и массы тела с точностью до 0,1 г. У рыб, отобранных на сетной съемке, при вскрытии определяли пол и стадию зрелости половых продуктов в баллах от I до V. Определение возрастного состава рыб в процессе биологического анализа не проводили. Объем собранного материала представлен в таблице 2.

Таблица 2. Объем ихтиологического материала, собранного в 2009–2011 гг.

Вид	Количество, экз.		
	Сетная съемка	Неводная съемка	Траловая съемка
Звездчатая камбала	963	202	1
Тихоокеанская сельдь	709	7	–
Дальневосточная навага	181	–	1
Тихоокеанская корюшка	2418	–	–
Малоротая корюшка	–	661	1181
Серебряный карась	36	1	–
Кунджа	166	–	–
Мальма	98	–	–
Нерка	14	–	2
Кижуч	28	4	–
Кета	26	–	–
Чавыча	–	1	–
Трехиглая колюшка	1	2168	3509
Девятиглая колюшка	–	651	2

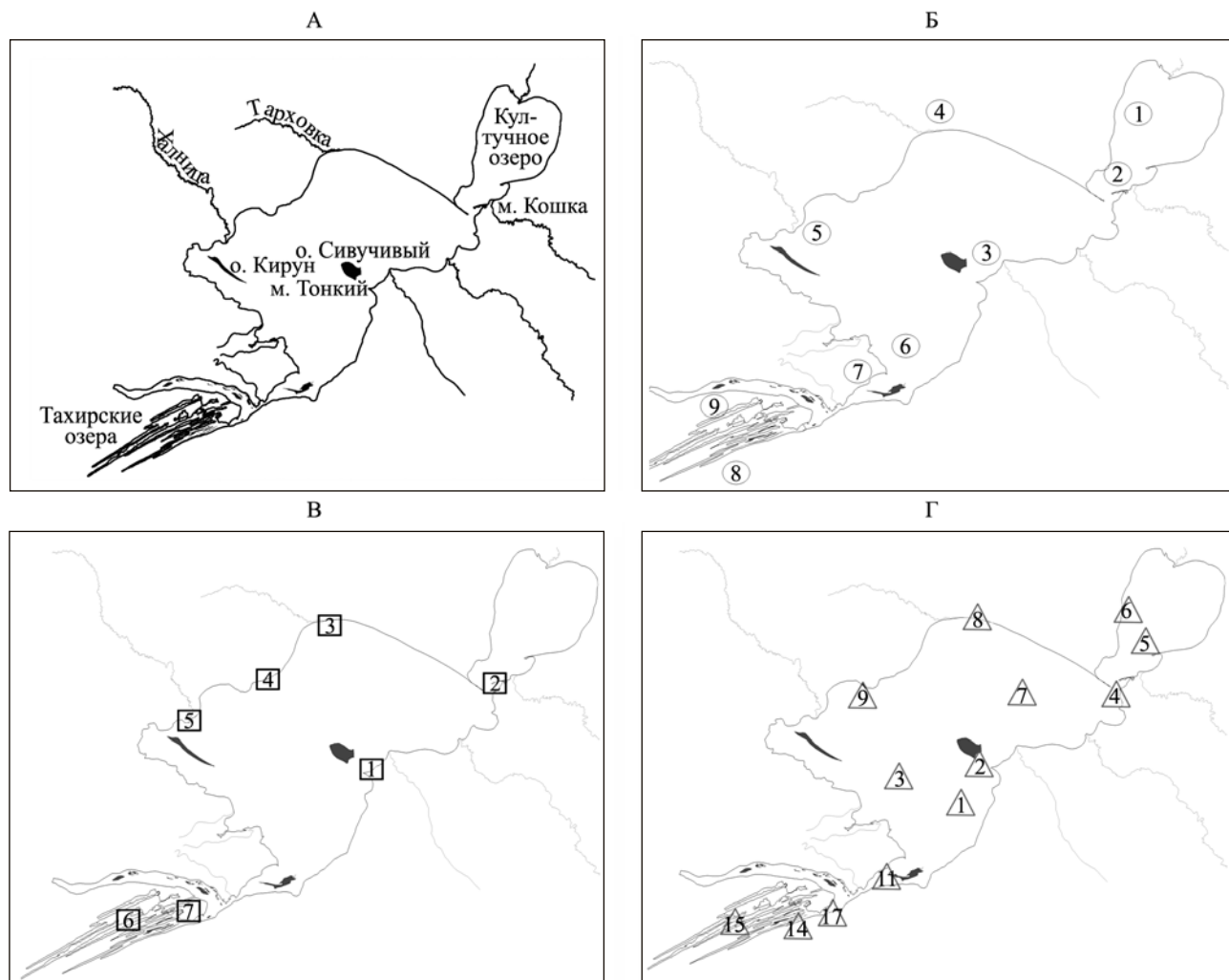


Рис. 1. Схема расположения ихтиологических станций, выполненных на акватории эстуария р. Камчатки в 2009–2011 гг. (А — географические объекты, упоминаемые в статье, Б — постановка жаберных сетей, В — обловы мальковым неводом, Г — траловые станции)

Видовое богатство оценивали при помощи индекса Маргалёфа (Margalef, 1969) [отношение 1], разнообразие рыбного населения — по изменению индекса Шеннона–Вивера (Shannon, Weaver, 1949) [2], равномерность распределения видов по обилию оценивали с помощью показателя выровненности Пиелу* (Pielou, 1975) [3]:

$$d = \frac{S - 1}{\ln N} \quad [1],$$

$$H' = - \sum_{i=1}^S \frac{n_i}{N} \cdot \ln \frac{n_i}{N} \quad [2],$$

$$e = \frac{H'}{\ln S} \quad [3],$$

где:

- d — значение индекса Маргалёфа,
- H' — значение индекса Шеннона–Вивера,
- e — значение показателя Пиелу,
- S — число таксонов в выборке,
- n_i — число особей i вида в выборке,
- N — суммарное число особей в выборке.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Краткая характеристика исследованных водоемов

Оз. Нерпичье. Площадь водоема — около 430 км², средняя и максимальная глубина — 3,4 и 12 м соответственно (Горин, 2013). Через Озерную протоку соединяется с р. Камчаткой и лагунами — Тахирскими озерами.

Оз. Култучное. Отделяется от оз. Нерпичьевого очень узкой пересыпью (местное название — коса Кошка) и широким проливом между ее оконечностью и «коренным» берегом. Поэтому часто рассматривается в качестве залива оз. Нерпичьевого. Но обладает настолько отличным от последнего гидрологическим режимом, что может считаться самостоятельным водным объектом (Горин, 2013). Площадь водоема — около 100 км², средняя и максимальная глубина — 7,7 и 12 м соответственно.

Тахирские озера. Представляют собой систему вытянутых вдоль морского берега лагун длиной до 10–15 км. Ширина лагун — от 100–200 м до 2 км. Глубина — от 0,1–0,5 м в наиболее широких местах и до 4–5 м в узких.

* Индекс Пиелу — это нормирование показателя Шеннона–Вивера по числу таксонов в выборке, изменения которого варьируют в диапазоне от 1 до 0. При этом чем меньше его значение, тем менее выровненное соотношение видов в выборке. Так, индекс равен 0, если в исследуемой совокупности присутствует один вид, и 1, если численность нескольких видов в данной выборке равна.

Видовой состав и пространственное распределение уловов

Всего по данным сетных, неводных и траловых обловов 2009–2011 гг. в исследованных водоемах было отмечено 17 видов рыб. По сравнению с данными, приведенными В.Ф. Бугаевым с соавторами в монографиях (Бугаев и др., 2007; Бугаев, Кириченко, 2008), в наших уловах отсутствовали следующие виды рыб и рыбообразных: тихоокеанская минога, микижа, желтобрюхая камбала, но присутствовала проходная форма малоротой корюшки. Встречаемость рыб отдельных видов приведена в таблице 3.

Сетные уловы. По данным сетных обловов, в озерах Нерпичьем, Култучном и Тахирских (см. схему станций на рис. 1, Б) отмечено 11 видов рыб. Видовое разнообразие рыбного сообщества, оцененное с помощью индекса Маргалёфа, имело два максимума на разных участках акватории (рис. 2). Первый максимум зарегистрирован в оз. Култучном в октябре 2009 г., где на станции 2, расположенной в наиболее распресненной части водоема, отмечено максимальное число видов. Второй максимум отмечен в августе 2011 г. у входа в оз. Култучное на станции, характеризующейся, напротив, наиболее высокими показателями солености воды.

Показатели индекса Пиелу демонстрируют, что видовое разнообразие ихтиоценоза было наименее выровненным в октябре 2009 г., а наиболее — в августе 2011 г. (рис. 3). Из рисунка 3 видно, что самое широкое распространение на акватории исследованных водоемов во все периоды наблюдений имела звездчатая камбала, поскольку она отмечена практически на всех станциях.

В октябре 2009 г. в уловах доминировала тихоокеанская корюшка, заходящая в оз. Нерпичье для нагула и нереста. В августе 2010 г. корюшка встречена в уловах сетей в основном на входе в озеро — на участке акватории с наибольшей соленостью. В июне 2011 г. одним из преобладающих видов в лагунах была сельдь. Караси в уловах сетей отмечены в июне и августе 2011 г. Причем в июне они были встречены на станции 4, расположенной в устье р. Тарховки, а в августе — в Тахирских озерах на станции 9 (в самой дальней лагуне) (рис. 1, Б).

Кунджа в июне–августе 2010–2011 гг. встречалась в наиболее распресненной части озера и доминировала или субдоминировала в уловах на станциях 1, 2, 3. Мальма в июне–августе исследуемых лет также отмечена для распресненных участков, но, в отличие от кунджи, она являлась

субдоминантным видом в устьях рек, впадающих в оз. Нерпичье (станции 4 и 5).

Производители тихоокеанских лососей отмечены в небольшом количестве по всей исследованной акватории в летние месяцы. Так, в июне 2011 г. около устья р. Тарховки кета являлась субдоминирующим видом в уловах. По-видимому, данная река является нерестовой. В августе в устьях рек Тарховка и Халница были отмечены также производители кижуча. Карликовая нерка встречена на сетных станциях 1, 2, 3 в наиболее распресненной части озера (рис. 1, Б), причем ее отмечали в небольших количествах в уловах в данном районе как в летний, так и в зимний период. Всего было поймано 14 некрупных особей нерки, среди них обнаружено 2 самца с гонадами на IV стадии зрелости.

Неводные уловы. Результаты обловов закидным неводом в прибрежной части озер Нерпичье и Култучное показали, что звездчатая камбала имеет повсеместное распространение по их периметру. Значительное количество малоротой корюшки отмечено только на станции 2 (рис. 1, В), что хорошо соотносится также и с данными трапной съемки.

Трехиглая колюшка доминировала на станции 1 (расположенной в небольшой старице около м. Тонкого), на станции 2 (в закрытой части акватории около косы Кошка) и на станции 3 (в затоне в устье р. Тарховки), т. е. на мелководных участках акватории. На этих же станциях одним из субдоминирующих видов являлась также девятииглая колюшка, не отмеченная в пелагиали озера. Данный вид, по-видимому, приурочен к узким распресненным участкам акватории вдоль береговой линии рядом с устьями рек. Численность девятииглой колюшки в прибрежье дальних лагун и на участках, прилегающих к устью р. Камчатки, была незначительна. Следует отметить, что в отличие от оз. Нерпичье и ближних лагун, в дальней лагуне трехиглая колюшка была представлена тремя формами: *trachurus*, *leirus* и *semiarmatus*. Соотношение форм в уловах в дальней лагуне составляло: 20% полнощитковой, 12% с щитками только на передней части тела, 24% с укороченными щитками по всей длине тела, 44% с полным отсутствием щитков на теле.

Остальные виды в неводных уловах были отмечены единично. Молодь сельди присутствовала в уловах закидного невода лишь в оз. Нерпи-

Таблица 3. Встречаемость различных видов рыб в уловах в 2009–2011 гг.

Виды	Сроки работ						
	2009	2010			2011		
	29.09–10.10	23.03–01.04	26.06–08.07	15.08–24.08	21.02–02.03	19.06–22.06	26.08–29.08
Звездчатая камбала	***	***	***	***	***	***	***
Тихоокеанская сельдь	**	***	—	**	***	**	*
Дальневосточная навага	*	**	*	*	***	*	—
Тихоокеанская корюшка	***	***	*	*	***	*	*
Малоротая корюшка	*	—	***	*	—	*	—
Серебряный карась	—	—	—	**	—	*	**
Кунджа	**	**	*	*	**	**	*
Северная мальма	**	**	—	*	**	**	*
Нерка							
— проходная	—	—	—	*	—	*	—
— карликовая	*	*	—	*	*	*	*
— молодь	*	—	*	*	—	—	—
Кижуч							
— проходной	*	—	—	*	—	—	**
— молодь	*	—	—	*	—	—	—
Кета							
— проходная	—	—	*	*	—	**	*
— молодь	—	—	*	—	—	—	—
Чавыча							
— проходная	—	—	—	—	—	*	—
— молодь	—	—	—	*	—	—	—
Горбуша							
— молодь	—	—	*	—	—	—	—
Трехиглая колюшка	***	—	***	***	—	***	**
Девятииглая колюшка	**	—	*	***	—	*	—
Камчатский хариус	—	—	*	—	—	—	—
Амурский сазан	—	—	—	*	—	—	—

Примечание. * — единичные поимки, ** — в небольшом количестве встречались на большей части станций, *** — встречались на всех станциях в большом количестве.

чем — на участке между о. Сивучиным и косой Кошкой. Единственный пойманный карась зарегистрирован в уловах также в оз. Нерпичьем — в старице около м. Тонкого.

Траловые уловы. По данным траловой съемки, доминирующими видами в пелагиали исследуе-

мых водоемов являлись малоротая корюшка и трехиглая колюшка (рис. 4). При этом трехиглая колюшка преобладала в уловах бим-трала в открытой части оз. Нерпичьего на участках с обширными мелководьями. Максимальная ее численность зафиксирована на отмели между островами

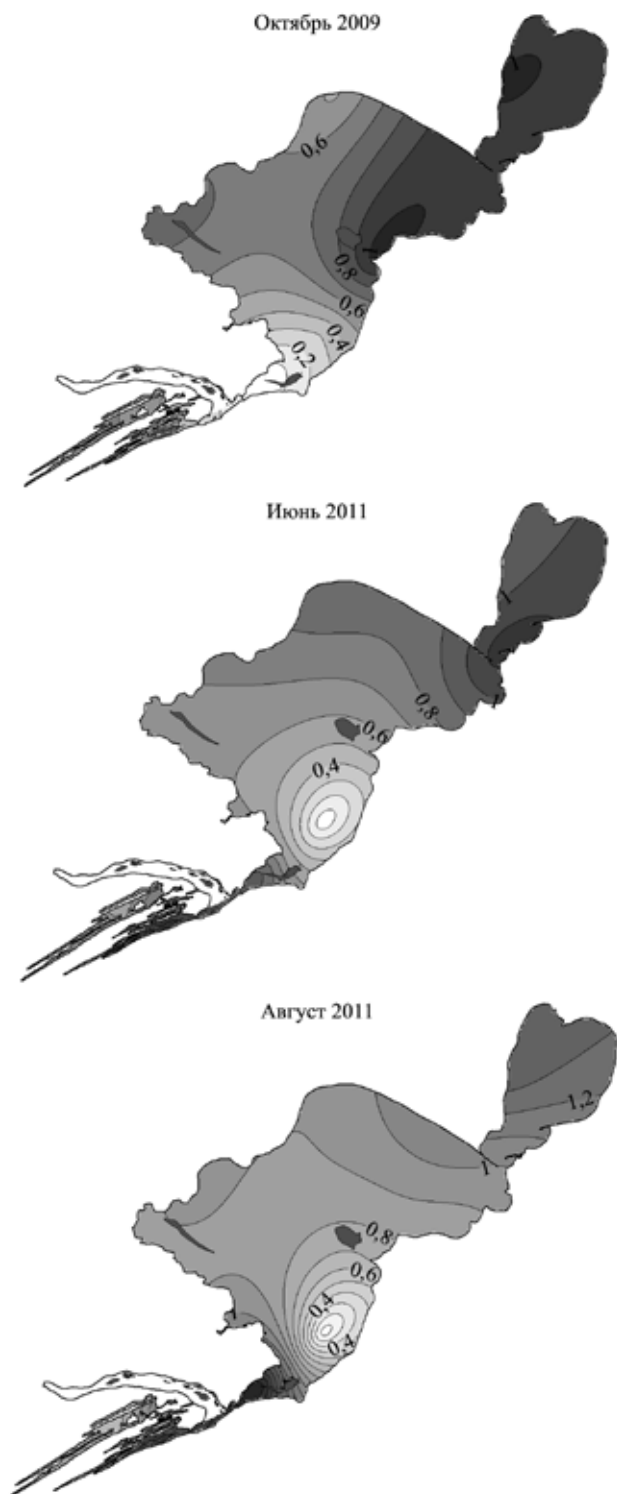


Рис. 2. Пространственное распределение индексов Маргалефа на акватории эстуария р. Камчатки в октябре 2009 г., в июне и августе 2011 г.

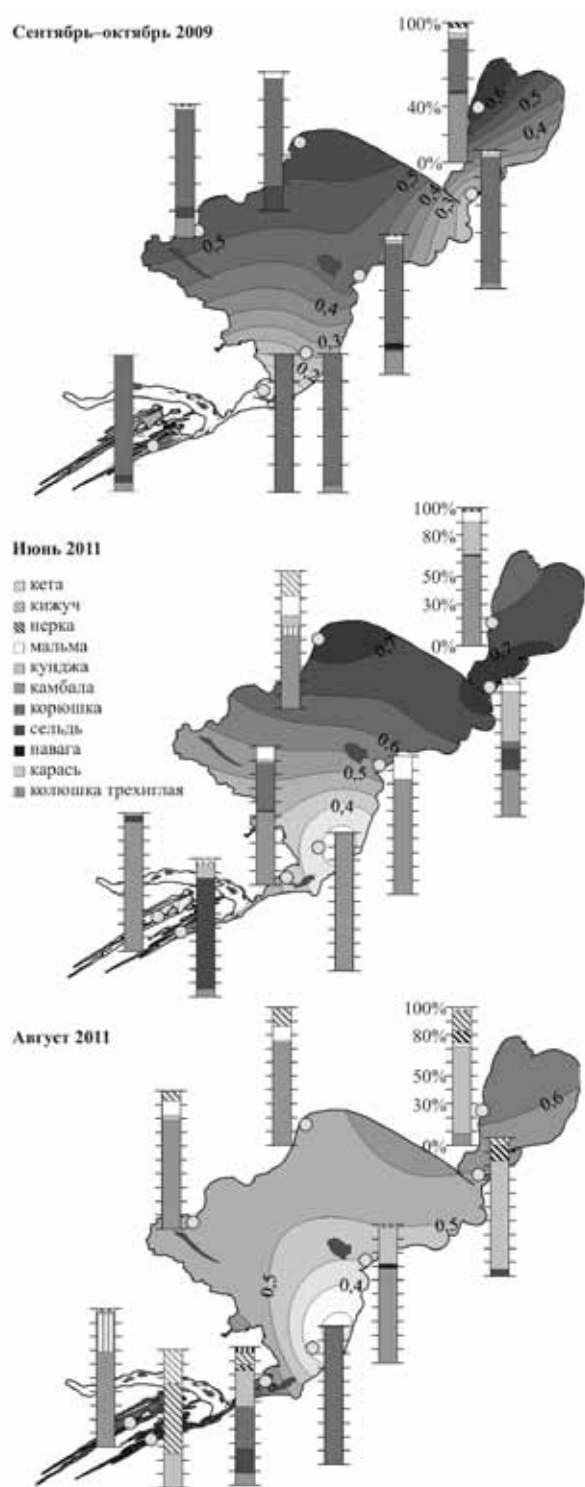


Рис. 3. Видовой состав и пространственное распределение индекса выравненности Пиелу на акватории эстуария р. Камчатки в сентябре–октябре 2009 г., в июне и августе 2011 г.

Кирун и Сивучиный, а также в ближней лагуне (рис. 4, А). Малоротая корюшка распределялась по акватории оз. Нерпичьего более равномерно, чем трехиглая колюшка, и предпочитала держаться над глубинами 3–5 м. Причем корюшка практически полностью отсутствовала в лагунах и в относительно глубоких местах оз. Култучного, характеризующихся мощным сероводородным слоем (рис. 4, Б).

В целом отмечено, что основными факторами, влияющими на распределение рыб на акватории исследуемых водоемов, являлись соленость и глубина. Так, в наиболее осолоненных участках водоемов (в районе траловой ст. 7, см. рис 1, Б), сильно подверженных влиянию морских приливов, отмечены виды рыб, которые в это время не встречались в других частях акватории. Например, навага и малоротая корюшка в июле–августе исследуемых лет составляли здесь значительную часть

уловов, в то время как на основной части акватории оз. Нерпичьего данные виды в уловах отсутствовали. В пелагиали озера доминирующим видом была проходная форма малоротой корюшки. Молодь сельди, отмеченная в небольшом количестве на участке между о. Сивучиным и косой Кошкой, по-видимому, держалась в зоне, подверженной влиянию приливов на условной линии между входом в озеро и косой.

В узких прибрежных участках оз. Нерпичьего с пониженной соленостью одним из наиболее многочисленных видов была девятииглая колюшка. Молодь трехиглой колюшки преобладала на обширных мелководных участках акватории с зарослями водной растительности, которые обеспечивают ей надежное убежище, и, вероятно, хорошую кормовую базу. Необходимо отметить, что в наиболее удаленных распресненных участках лагунных озер была поймана жилая форма трехиглой колюшки, не описанная ранее для эстуария р. Камчатки.

Молодь тихоокеанских лососей встречалась на акватории эстуария лишь единично, но ее отмечали в массовом количестве в реках, впадающих в оз. Нерпичье. Более подробно результаты траловой съемки на акватории озер Нерпичье и Култучное представлены М.В. Ковалем с соавторами (2010). В устье р. Камчатки – на входе в лагуны было поймано несколько экземпляров покотников нерки (см. схему станций на рис. 1, Г). В целом траловые обловы показали, что видовой состав молоди лососей на акватории исследуемых водоемов был обычным для водотоков Камчатки.

Биологическая характеристика массовых видов рыб

Биологические показатели массовых видов рыб представлены в таблицах 4 и 5, а также на рисунке 5. Размерные характеристики основных видов, за исключением сельди, в июне и августе исследуемых лет достоверно не отличались. Можно отметить закономерное уменьшение размеров у представителей рода *Salvelinus* (мальма и кунджа) в период с июня по сентябрь. В летнее время большая часть видов была представлена неполовозрелыми особями. В зимний период наблюдался заход на нерест полупроходных видов — тихоокеанской корюшки, сельди и наваги. Ниже приведена биологическая характеристика некоторых наиболее массовых видов рыб.

Кунджа. В июне 2011 г. средняя длина кунджи из сетных уловов составила 38 см, в августе — 35 см, в сентябре–октябре 2009 г. — 28 см (при

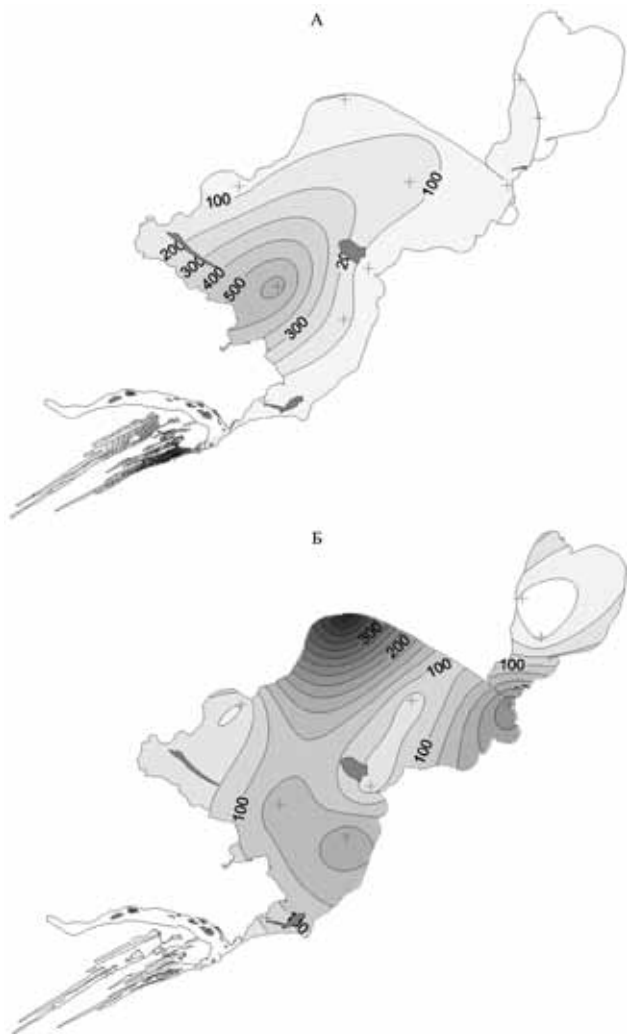


Рис. 4. Пространственное распределение трехиглой колюшки (А) и малоротой корюшки (Б) на акватории оз. Нерпичьего в августе 2010 г. (крестиками обозначены станции, на которых производили обловы)

средней массе 591, 516 и 295 г соответственно) (табл. 4). В целом отмечено полимодальное распределение рыб по размерам (рис. 5). В уловах во все периоды наблюдения преобладали самцы — 1:0,8; 1:0,6 и 1:0,6 соответственно. Доля ювенильных особей в июне и в августе 2011 г. в общей выборке составила около 12%, в сентябре 2009 г. — 18%. Гонады большей части исследованных рыб в течение всего периода наблюдения находились на II стадии зрелости.

Мальма. Средняя длина тела мальмы из сетных уловов составляла 27, 25 и 23 см в июне, августе 2011 г. и сентябре 2009 г. соответственно (при средней массе рыб 206, 158 и 120 г) (табл. 4). Распределение рыб по размерам в летний период

2011 г., так же как и кунджи, было полимодальное. Осенью 2009 г. в выборке преобладали рыбы длиной 18–22 см (рис. 5). Во все периоды наблюдения в уловах преобладали самки мальмы в соотношении, близком к 1:0,4. Доля ювенильных особей в начале и в конце лета составила около 20%. В течение всего периода наблюдения гонады большей части исследованных рыб находились на ранних стадиях зрелости.

Тихоокеанская сельдь. Средняя длина сельди из уловов жаберных сетей в июне 2011 г. составила 28 см, в августе — 19 см, в сентябре 2009 г. — 21 см (при массе 215, 69 и 130 г соответственно) (табл. 4). Средняя длина заходящей на нерест сельди в зимний период в 2010 г. была равна 25 см, а

Таблица 4. Биологические характеристики массовых видов рыб в эстуарии р. Камчатки в летне-осенний период 2009–2011 гг. (над чертой — среднее значение ± ошибка среднего; под чертой — минимальное – максимальное значения)

Виды рыб	Июнь 2011 г.			Август 2011 г.			Сентябрь–октябрь 2009 г.		
	N, экз.	L, см	W, г	N, экз.	L, см	W, г	N, экз.	L, см	W, г
Кунджа	102	$\frac{37,6\pm 0,87}{20-63}$	$\frac{591\pm 43,8}{36-2740}$	16	$\frac{35,4\pm 1,60}{27-44}$	$\frac{516\pm 61,1}{239-953}$	27	$\frac{28,3\pm 1,75}{18-47}$	$\frac{295\pm 0,46}{12-980}$
Мальма	47	$\frac{27,4\pm 0,74}{15-39}$	$\frac{206\pm 18,8}{22-701}$	17	$\frac{25,1\pm 1,31}{19-35}$	$\frac{158\pm 22,9}{62-359}$	34	$\frac{22,5\pm 0,91}{13-36}$	$\frac{120\pm 0,40}{21,3-343}$
Тихоокеанская сельдь	68	$\frac{27,8\pm 0,42}{19-34}$	$\frac{215\pm 10,3}{56-418}$	5	$\frac{18,5\pm 0,95}{15-21}$	$\frac{69\pm 11,4}{37-107}$	23	$\frac{20,6\pm 1,25}{8-33}$	$\frac{130\pm 0,49}{3-424}$
Тихоокеанская корюшка	31	$\frac{18,9\pm 0,49}{13-24}$	$\frac{45\pm 3,7}{12-88}$	9	$\frac{20,1\pm 1,07}{12-23}$	$\frac{70\pm 8,1}{15-91}$	1778	$\frac{20,1\pm 0,07}{11-31}$	$\frac{73\pm 0,06}{5-274}$
Звездчатая камбала	478	$\frac{18,7\pm 0,21}{9-32}$	$\frac{91\pm 3,2}{8,0-676}$	238	$\frac{16,4\pm 0,26}{1-34}$	$\frac{65\pm 4,0}{10-476}$	247	$\frac{18,3\pm 0,23}{3-31}$	$\frac{84\pm 0,15}{1-277}$
Дальневосточная навага	–	–	–	–	–	–	14	$\frac{28,5\pm 1,54}{13-40}$	$\frac{212\pm 0,60}{12-297}$
Серебряный карась	–	–	–	35	$\frac{21,5\pm 0,54}{16-35}$	$\frac{292,5\pm 28,8}{106,5-1032}$	–	–	–
Нерка	–	–	–	–	–	–	14	$\frac{15,1\pm 0,47}{11-17}$	$\frac{47\pm 0,60}{12-68}$
Малоротая корюшка	–	–	–	120	$\frac{3,87\pm 0,08}{2,3-10,1}$	$\frac{0,9\pm 0,15}{0,1-11}$	132	$\frac{4,29\pm 0,06}{2,8-6,2}$	$\frac{0,5\pm 0,02}{0,2-1,6}$
Трехиглая колюшка	–	–	–	327	$\frac{2,32\pm 0,07}{1,2-8,5}$	–	126	$\frac{2,24\pm 0,02}{1,6-2,7}$	–
Девятииглая колюшка	–	–	–	215	$\frac{3,96\pm 0,07}{0,9-6,7}$	$\frac{0,7\pm 0,04}{0,1-3}$	298	$\frac{3,60\pm 0,05}{1,8-7,9}$	$\frac{0,5\pm 0,03}{0,1-2,9}$

Таблица 5. Биологические характеристики рыб в эстуарии р. Камчатки в зимний период 2010 и 2011 гг. (над чертой — среднее значение ± ошибка среднего; под чертой — минимальное – максимальное значения)

Вид	Март 2010 г.			Февраль 2011 г.		
	N, экз.	L, см	W, г	N, экз.	L, см	W, г
Тихоокеанская корюшка	308	$\frac{23,0\pm 0,09}{16-31}$	$\frac{103\pm 1,60}{28-302}$	292	$\frac{24,3\pm 0,11}{18-32}$	$\frac{117\pm 1,78}{38-296}$
Тихоокеанская сельдь	387	$\frac{24,6\pm 0,13}{18-34}$	$\frac{163\pm 3,08}{58-456}$	226	$\frac{30,2\pm 0,22}{21-36}$	$\frac{389\pm 5,14}{128-572}$
Тихоокеанская навага	17	$\frac{21,2\pm 0,7}{19-30,6}$	$\frac{82\pm 6,53}{58-154}$	150	$\frac{23,9\pm 0,14}{21-28}$	$\frac{116\pm 2,20}{66-206}$

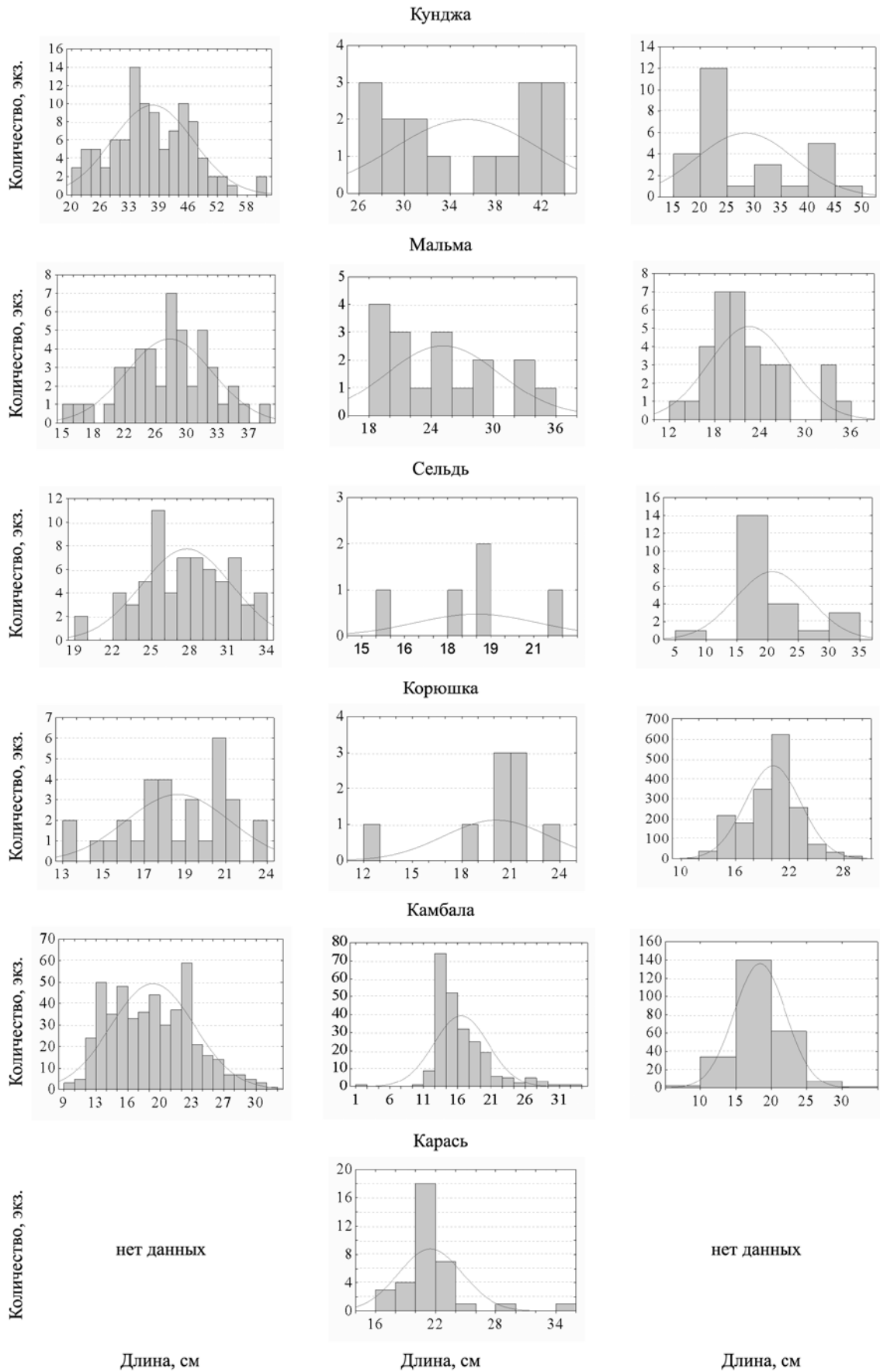


Рис. 5. Распределение длины тела рыб по данным контрольных уловов в эстуарии р. Камчатки в 2009–2011 гг. (левый столбец — июнь 2011 г.; центральный столбец — август 2011 г.; правый столбец — сентябрь–октябрь 2009 г.)

в 2011 г. — 30 см (табл. 5). В июне распределение рыб по длине было полимодальное, а в августе и сентябре — мономодальное с пиком в диапазоне 18–19 и 15–20 см соответственно (рис. 5). В июньских уловах преобладали самцы сельди в соотношении 1:0,8. Ювенильные особи в этот период отсутствовали, у большей части рыб гонады находилась на IV–V стадиях зрелости. В августе соотношение полов у сельди было 1:1, а доля ювенильных особей составила 20%. Гонады всех рыб находились на II стадии зрелости. В сентябре 2009 г. в уловах преобладали самцы в отношении 1:0,8. Доля ювенильных рыб в этот период составила 16%, причем примерно половина рыб в общей выборке находилась в созревающем состоянии с гонадами на III–IV стадиях зрелости. Зимой 2010 и 2011 гг. гонады рыб находились на III–V стадиях зрелости, самки преобладали над самцами в соотношении 1:0,5, а ювенильные особи сельди практически полностью отсутствовали.

Тихоокеанская корюшка в сетных уловах была представлена особями длиной 19–20 см и массой около 70 г (за исключением июня 2011 г., когда средняя масса особей составляла 45 г) (табл. 4). Распределение рыб по длине в 2011 г. было полимодальное. Осенью 2009 г. в выборках преобладали рыбы длиной 20–22 см (рис. 5). В зимние периоды 2010 и 2011 гг. средняя длина корюшек составляла 23 и 24 см соответственно (табл. 5). Распределение рыб по длине в зимние месяцы 2010 и 2011 гг. было одновершинное, с преобладанием модальной группы 22–24 см. В июне самцы корюшек преобладали над самками в соотношении 1:0,7. В августе это соотношение составило 1:0,5, а в сентябре — 1:0,8. Доля ювенильных особей в июне и в августе 2011 г. составила 30–40%, а в сентябре 2009 г. — 24%. Гонады рыб в июне находились на II, а в августе и сентябре — на III стадиях зрелости. В зимний период 2010 и 2011 гг. гонады корюшек из уловов сетей находились на III–V стадиях зрелости, соотношение полов близкое, а ювенильные особи в уловах отсутствовали.

Звездчатая камбала. Средняя длина этого вида составляла 18–19 см в июне и сентябре, 16 см в августе (табл. 4). Анализ распределения камбал по длине свидетельствует, что в июне размеры рыб широко варьировали, поскольку в выборке присутствовали особи длиной от 9 до 32 см (показатель эксцесса равен 0,49) (рис. 5). В августе 2011 г. и сентябре 2009 г. в выборке доминировала одна многочисленная размерная группа рыб длиной 14–15 см (показатель эксцесса в сентябре 2009 г.

составил 2,26, а в августе 2010 г. — 3,74). Следует отметить, что в наших выборках отсутствовали рыбы самых младших размерно-возрастных групп. Из литературы же известно, что минимальные размеры звездчатой камбалы в оз. Нерпичьем составляют 1–2 см (Токранов и др., 1995). Средняя масса камбал в течение лета 2011 г. значительно изменилась: с 91 г в июне до 65 г в августе. В июне 2011 г. в популяции преобладали самки в соотношении 1:0,5, ювенильные особи составляли 50%, гонады всех рыб находились на II стадии зрелости. В августовских уловах звездчатая камбала была представлена в равном соотношении полов, а доля ювенильных особей составила 10%. Гонады большей части рыб находились на II стадии зрелости. В сентябре 2009 г. соотношение полов также было близким, а доля ювенильных особей в общей выборке составляла около 1%. Гонады большей части рыб находились также на II стадии зрелости.

Дальневосточная навага. Основные уловы наваги относятся к зимнему периоду 2010 и 2011 гг. Средняя длина рыб в марте 2010 г. составила 21 см, в феврале 2011 г. — 24 см (при массе 82 и 116 г соответственно) (табл. 5). Гонады рыб находились на II–IV стадиях зрелости. В 2011 г. нерест у наваги прошел, вероятно, в январе. В 2010 г. и 2011 г. в уловах наблюдалось преобладание самок над самцами в соотношении 1:0,7 и 1:0,6 соответственно. В 2010 г. 20% проанализированных особей были неполовозрелые.

Серебряный карась. Средняя длина карася в уловах составила 21,5 см. Распределение по длине демонстрировало один пик (рис. 5). Соотношение полов было близким, с небольшим преобладанием самок (1:0,9). Ювенильные особи карасей встречались единично и составляли 3% от суммарного улова. Гонады большинства пойманных рыб (44%) находились на II–III стадиях зрелости. Половозрелые особи с гонадами на IV и V стадиях зрелости отмечены в уловах единично.

Малоротая корюшка в неводных уловах в августе 2011 г. была представлена рыбами средней длиной 39 мм, а осенью 2009 г. — 43 мм (табл. 4). Отмечено, что молодь этого вида корюшек из дальней лагуны (пойманная на станции 6 неводной съемки в 2010 г.) была крупнее, чем молодь из оз. Нерпичьего.

Трехиглая колюшка. По материалам предыдущих исследований, ход трехиглой колюшки продолжается с апреля по конец сентября (Бугаев, 1992). По нашим данным, массовый заход этого вида на нерест в оз. Нерпичье приходится на июнь–июль. Средняя длина производителей со-

ставляет 70–100 мм. Преднерестовых рыб позже середины июля в 2009–2011 гг. отмечено не было. Молодь трехиглой колюшки нагуливается по всей акватории оз. Нерпичье, а ее средняя длина в августе 2011 г. и сентябре–октябре 2009 г. имела близкие значения и составила около 23 мм.

Девятииглая колюшка была представлена в неводных уловах как молодью, так и взрослыми особями. Поэтому длина тела рыб варьировала в диапазоне от 9 до 79 мм, а средние ее показатели составили в августе 2011 г. 40 мм, а в сентябре–октябре 2009 г. — 36 мм (табл. 4).

Разделение рыб по экологическим группам

Опираясь на представленные нами выше результаты, современный состав ихтиофауны эстуария р. Камчатки можно условно разделить на три основные экологические группы.

К первой группе («оседлые» виды) можно отнести рыб, постоянно обитающих на акватории эстуария. В первую очередь, это звездчатая камбала, отмеченная нами практически на всех станциях. В распресненных участках эстуария также постоянно обитают кунджа и карликовая нерка.

Во второй группе («полупроходные» виды) объединены рыбы, заходящие в озеро на нагул и нерест: тихоокеанская корюшка, тихоокеанская сельдь, навага, проходная форма малоротой корюшки и трехиглая колюшка.

Третью группу («транзитные» виды) составляют рыбы, использующие данный водоем как транзитный при нерестовых миграциях или расселении. К ней можно отнести тихоокеанских лососей, заходящих в притоки эстуарных водоемов на нерест, а также инвазивные виды карповых рыб (карась и сазан). В весенне-летний период, когда соленость эстуарных водоемов минимальна, карповые могут расселяться в наиболее опресненных участках акватории. Так, в исследуемый период караси были отмечены в устьях рек, а отдельные особи пойманы в опресненных старицах. В массе они встречались в наиболее пресных дальних лагунах.

Группа полупроходных рыб, в свою очередь, может быть разделена на две подгруппы. Рыбы первой подгруппы заходят и нерестятся в эстуарных водоемах в осенне-зимний период, а рыбы второй подгруппы — в весенне-летний. К первой подгруппе относятся тихоокеанская корюшка, тихоокеанская сельдь и дальневосточная навага. По-видимому, сроки их захода в эстуарные водоемы для нереста определяются сезонным повы-

шением солености в зимний период. Из них наиболее эвригалинным видом является корюшка, заход которой начинается в октябре, а нерест происходит весной. Наиболее стеногалинной является навага, заходящая и нерестящаяся в узком промежутке времени в середине зимы, т. е. в период с максимумом солености в эстуарных водоемах. Причем молодь всех трех видов в водоемах надолго не задерживается. Так, по данным траловой съемки, молодь тихоокеанской корюшки встречалась единично и лишь в начале июля. Молодь сельди присутствовала в траловых и неводных уловах во все периоды наблюдения, но также единично, а молодь наваги в уловах не была отмечена вовсе.

Рыбы из второй подгруппы полупроходных видов заходят на нерест в весенний период, т. е. в момент максимального распреснения эстуарных водоемов. К этой подгруппе относятся трехиглая колюшка и проходная форма малоротой корюшки. К примеру, мощные заходы трехиглой колюшки были отмечены нами на пике половодья в июне–июле 2010 и 2011 гг. Молодь трехиглой колюшки, в отличие от молоди полупроходных рыб из первой подгруппы, некоторое время нагуливается в озере. По данным траловых уловов, численность молоди этого вида особенно высока на заросших высшей водной растительностью мелководьях. Время захода и нереста малоротой корюшки в оз. Нерпичьем нам неизвестно, однако в августе молодь этого вида составляет основу траловых и неводных уловов наряду с молодью трехиглой колюшки.

На основе литературных данных можно выделить еще одну экологическую морскую группу рыб, заходящих лишь в самую осолоненную часть эстуария. Примером может служить желтобрюхая камбала (Токранов, Бугаев, 2001; Бугаев и др., 2007).

Динамика состава ихтиофауны в связи с многолетней изменчивостью солености воды в эстуарии р. Камчатки

В результате анализа многолетних изменений состава ихтиофауны исследованных водоемов нами установлено, что в начале прошлого века, когда эстуарные водоемы были пресными (Горин, 2013), в них обитали рыбы, типичные для пресных вод Камчатки (Шмидт, 1916).

Примерно в 1920-х гг. эстуарий р. Камчатки осолонился и остается в этом состоянии до настоящего времени (Горин, 2013). В связи с этим современный видовой состав его ихтиофауны существенно отличается от такового в начале XX в.

Прежде всего, в эстуарных водоемах в большом количестве появились сельдь, корюшка и навага (Горин, 2013).

По данным С.Л. Горина (Горин, 2013), соленость эстуарных водоемов зависит от длины косы в устье эстуария. В настоящее время коса короткая, поэтому морская вода беспрепятственно заходит в эстуарий. Но через какое-то время она может снова удлиниться, как это уже неоднократно случалось ранее. Если это произойдет, тогда эстуарий р. Камчатки снова опреснится (Горин, 2013). А это, в свою очередь, окажет влияние и на состав его ихтиофауны. Так, в случае опреснения в него сначала перестанет заходить на нерест навага, являющаяся наиболее стеногалинным видом. При дальнейшем опреснении в эстуарий перестанут совершать анадромные миграции сельдь и тихоокеанская корюшка. В то же время трехиглая колюшка и проходная форма малоротой корюшки, нерест которых проходит на пике сезонного опреснения, получают временное преимущество и смогут нереститься в гораздо более широкий период времени.

В ходе наших экспедиционных исследований также установлено, что в современный период отдельные водоемы эстуария р. Камчатки не имеют существенного значения в качестве нагульных водоемов для молоди тихоокеанских лососей (Коваль и др., 2010). В озере круглогодично нагуливается лишь небольшое количество молоди нерки, а покатники, судя по данным траловых и неводных обловов, в водоемах не задерживаются. Но в случае удлинения косы и опреснения водоемов значение эстуария для нагула молоди тихоокеанских лососей может вновь существенно возрасти. Однако при этом стоит учитывать, что в эстуарных водоемах одним из доминирующих (по численности) видов является трехиглая колюшка, которая в случае опреснения водоема может также сильно увеличить свою численность. В этом случае молодь тихоокеанских лососей может оказаться в условиях жесткой пищевой конкуренции с молодой трехиглой колюшкой, т. к. их спектры питания во многих случаях имеют высокую степень сходства (Максименков, 2007).

В случае опреснения эстуария р. Камчатки могут также возникнуть и условия для его заселения инвазивными карповыми рыбами. В частности, в настоящее время караси и сазаны, вселенные в середине XX в. в озера, расположенные в среднем и нижнем течении р. Камчатки (Куренков, 1954), успешно расселились вплоть до ее эстуария. И, судя по полученным нами данным, это рассе-

ление продолжается. Например, в весенний период, т. е. в то время, когда соленость в эстуарии минимальна, карповые рыбы могут мигрировать по его акватории, занимая наиболее опресненные участки в устьях рек и небольших заливах. Так, в период наших полевых работ караси и сазаны были отмечены в дальних лагунах, в небольшом заливе около м. Тонкого, а также в устье р. Тарховки. В случае опреснения эстуария караси и сазаны могут заселить уже всю акваторию озер Нерпичье, Култучное и Тахирские, сформировав значительное стадо, способное иметь уже промысловое значение.

Поскольку циклы роста и прорыва косы в устье р. Камчатки и сопряженные процессы опреснения и осолонения эстуарных водоемов проходили многократно, можно выдвинуть ряд предположений, связанных с формированием полупроходной ихтиофауны в целом. Во-первых, образование полупроходных форм является естественным процессом, многократно происходившим в эстуарии р. Камчатки. Поэтому наличие или отсутствие в составе ихтиофауны эстуария видов с полупроходной жизненной стратегией является функцией его состояния. Во-вторых, внутригодовая динамика заходов и доминирование того или иного полупроходного вида определяются режимом солености воды, что, в свою очередь, зависит от сезонных гидрометеорологических факторов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Контрольные обловы, выполненные в эстуарии р. Камчатки в различные сезоны 2009–2011 гг. с использованием разнообразных орудий лова (ставных жаберных сетей, закидного невода и малькового бим-трала), выявили наличие в нем 17 видов рыб. По особенностям жизненного цикла все виды рыб, населяющих эстуарные водоемы, делятся на три экологические группы: «оседлые» (звездчатая камбала, кунджа, карликовая нерка), «полупроходные» (тихоокеанская корюшка, тихоокеанская сельдь, дальневосточная навага, проходная форма малоротой корюшки, трехиглая колюшка) и «транзитные» (тихоокеанские лососи, карась и сазан). Рыбы первой группы постоянно обитают в эстуарии, второй группы — заходят в них только на нерест в зимний и весенний сезоны, а рыбы третьей группы лишь проходят через него на пути своих миграций из моря в реки или из рек в море.

Основными факторами, влияющими на пространственное распределение рыб на акватории эстуария р. Камчатки, являются соленость и глубина в местах обитания. Наиболее осолоненные

участки эстуария лучше подходят для обитания наваги и корюшек (тихоокеанской и малоротой), а также тихоокеанской сельди. В узких прибрежных участках с пониженной соленостью одним из субдоминантных видов является девятииглая колюшка. Молодь трехиглой колюшки доминирует в сообществе рыб на обширных мелководных участках акватории эстуария, обеспечивающих ей хорошую кормовую базу и надежное убежище в виде зарослей водной растительности. В наиболее удаленных от моря, а потому пресных участках лагун отмечена также жилая форма трехиглой колюшки, не описанная ранее для эстуария р. Камчатки. Численность молоди тихоокеанских лососей, нагуливающейся в эстуарных водоемах, незначительна, но она может в массовом количестве встречаться в реках, впадающих в озера Нерпичье и Култучное.

Состав ихтиофауны эстуария р. Камчатки напрямую зависит от степени его осолонения. В начале прошлого века, когда эстуарные водоемы были пресными, в них обитали рыбы, типичные для пресных вод Камчатки. Примерно с 1920-х годов эстуарий р. Камчатки осолонился и остается в этом состоянии до настоящего времени. Поэтому современный видовой состав его ихтиофауны существенно отличается от такового в начале XX века. Прежде всего, здесь в большом количестве появились сельдь, навага и корюшки.

В том случае, если современная устьевая коса в месте впадения р. Камчатки в Камчатский залив вновь начнет удлиняться (пока этого нет, но в будущем возможно), эстуарий этой реки может снова опресниться. В этой связи вероятно и новое существенное изменение состава его ихтиофауны. Во-первых, в эстуарий перестанут заходить на нерест навага, сельдь и тихоокеанская корюшка. В то же время, трехиглая колюшка и проходная форма малоротой корюшки могут существенно увеличить здесь свою численность. Также следует ожидать, что в случае полного опреснения эстуария его отдельные водоемы могут быть заселены инвазивными карповыми рыбами.

В настоящее время эстуарий р. Камчатки не играет существенной роли в качестве нагульного водоема для молоди тихоокеанских лососей. Во входящих в его состав отдельных озерах круглогодично нагуливается лишь небольшое количество молоди нерки, а покатники других видов в них долго не задерживаются. Но в случае удлинения косы и опреснения эстуарных водоемов значение эстуария р. Камчатки для нагула молоди лососевых может существенно вырасти.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны генеральному директору ООО «Соболь» В.И. Мазуру за всестороннюю помощь и поддержку при проведении полевых работ. Выполнение этих работ было бы невозможно без участников полевых исследований: С.Л. Горина, А.А. Попрядухина, А.М. Алабяна, К.А. Мягих, Г.В. Базаркина, М.В. Ковалья, С.И. Субботина, Г.А. Абызовой, А.Г. Исламбуратова, А.В. Иванова, Е.Г. Ивашкина, Д.И. Школьного, Р.А. Рахимова. Авторы также признательны за всестороннюю помощь и поддержку, которую на этапе осмысления полученных материалов оказали Н.И. Виленская, Л.А. Анисимова.

Полевые работы проведены при финансовой и материальной поддержке ФГУП «ВНИРО» и «КамчатНИРО», а также в рамках реализации ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» на 2009–2013 гг.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бугаев В.Ф. 1992. Трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* р. Камчатки // *Вопр. ихтиологии*. Т. 32. Вып. 4. С. 71–82.
- Бугаев В.Ф. 1995. Азиатская нерка (пресноводный период жизни, структура локальных стад, динамика численности). М.: Колос. 464 с.
- Бугаев В.Ф., Вронский Б.Б., Заварина Л.О., Зорбиди Ж.Х., Остроумов А.Г., Тиллер И.В. 2007. Рыбы реки Камчатки. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 450 с.
- Бугаев В.Ф., Кириченко В.Е. 2008. Нагульно-нерестовые озера азиатской нерки. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 280 с.
- Василец П.М. 2000. Корюшки прибрежных вод Камчатки: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ДВО РАН. 192 с.
- Горин С.Л. 2013. Современные морфологическое строение и гидрологический режим эстуария реки Камчатки // *Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана*. Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 31: «Эстуарий реки Камчатки. Итоги комплексного изучения экосистемы. Часть I». С. 6–26.
- Карпенко В.И. 1998. Ранний морской период жизни тихоокеанских лососей. М.: ВНИРО. 165 с.
- Коваль М.В., Маркевич Г.Н., Субботин С.И., Базаркин Г.В. 2010. Результаты исследований молоди тихоокеанских лососей в эстуарии р. Камчатки в летний период 2010 г. // *Бюллетень № 5 реализации «Концепции Дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей»*. Владивосток: ТИНО-Центр. С. 215–225.

- Куренков И.И. 1954. Результаты акклиматизации карася в водоемах Камчатки // Тр. совещ. по проблеме акклиматизации рыб и водных беспозвоночных. Л.: АН СССР. С. 130–134.
- Куренков И.И. 1967. Гидробиологический очерк озера Нерпичье (Восточная Камчатка) // Изв. Тихоокеан. науч.-исслед. рыбохоз. центра. Т. 57. С. 170–186.
- Куренков И.И. 1970. Пресное или соленое озеро Нерпичье? // Вопр. географии Камчатки. Камчатский отдел географического общества СССР. Владивосток: Дальневосточное кн. изд-во. Вып. 6. С. 95–97.
- Лебедев В.Н. 1915. Воды Юго-Восточной Камчатки. Часть I. Озера. Камчатская экспедиция Федора Павловича Рябушинского / П.Ю. Шмидт, А.Н. Державин, В.Н. Лебедев // Отдел зоологический. Вып. 1. Работы Зоологического отдела на Камчатке в 1908–1909 гг. М. 402 с.
- Максименков В.В. 2007. Питание и пищевые отношения молоди рыб, обитающих в эстуариях рек и побережье Камчатки: монография. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 278 с.
- Максименков В.В., Токранов А.М., Бугаев В.Ф. 1998. Питание проходной формы трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (Linne) (Gasterosteidae) на Камчатке // Исслед. биол. и динамики числен. промысл. рыб камч. шельфа. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. Вып. 4. С. 140–145.
- Николаев А.С., Антонов Н.П., Науменко Н.И., Трофимов И.К. 1993. Опыт гидроакустической оценки нерестового запаса лагунно-озерной сельди оз. Нерпичье // Исслед. биол. и динамики числен. промысл. рыб камч. шельфа. Петропавловск-Камчатский: КоТИНРО. Вып. 2. С. 209–215.
- Спиропуло З.И. 1957. Рыбы Нерпичье озера: Отчет о НИР / Камчатская станция ВНИРО. Петропавловск-Камчатский. 14 с.
- Токранов А.М., Базаркин Г.В. 2003. О нахождении звездчатой камбалы *Platichthys stellatus* в озерах нижнего течения р. Камчатки // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Матер. IV науч. конф. (Петропавловск-Камчатский, 18–19 ноября 2003 г.). Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. С. 104–106.
- Токранов А.М., Бугаев В.Ф. 2001. Сообщество рыб приустьевой зоны р. Камчатки // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Сб. матер. II науч. конф. (Петропавловск-Камчатский, 9–10 апреля 2001 г.). Петропавловск-Камчатский: Камшат. С. 97–98.
- Токранов А.М., Максименков В.В., Бугаев В.Ф. 1995. Особенности питания молоди звездчатой камбалы *Platichthys stellatus* Pallas в приустьевых участках камчатских рек // Исслед. биол. и динамики числен. промысл. рыб камч. шельфа. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. Вып. 3. С. 154–161.
- Трофимов И.К. 1999. О питании тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* pallasii камчатских озер Нерпичье и Вилюй в морской и пресноводный периоды жизни // Вопр. ихтиологии. Т. 39. № 3. С. 375–383.
- Трофимов И.К. 2004. Озерные сельди Камчатки: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ. 250 с.
- Трофимов И.К., Науменко Н.И. 2000. Некоторые аспекты биологии тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* pallasii озер Нерпичье и Калыгирь (Восточная Камчатка) // Исслед. биол. и динамики числен. промысл. рыб камч. шельфа. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. Вып. 5. С. 12–18.
- Упрямов В.Е. 1980. Распределение и некоторые черты биологии сельди оз. Нерпичье: Отчет о НИР / КоТИНРО. Петропавловск-Камчатский, 21 с.
- Упрямов В.Е. 1983. Некоторые особенности биологии молоди озерных сельдей Восточной Камчатки // Тез. докл. конф. «Биологические ресурсы шельфа, их рациональное использование и охрана». Владивосток: ТИНРО. С. 78–79.
- Шмидт П.Ю. 1916. Камчатская экспедиция Федора Павловича Рябушинского / П.Ю. Шмидт, А.Н. Державин, В.Н. Лебедев // Отдел зоологический. Вып. 1. Работы Зоологического отдела на Камчатке в 1908–1909 гг. М., 402 с.
- Margalef R. 1969. Perspectives in ecological theory. Chicago; London: Univ. Chicago press. 111 p.
- Pielou E.C. 1975. Ecological diversity. New York: Wiley. 166 p.
- Shannon C.E., Weaver W. 1949. The mathematical theory of communication. Urbana: Univ. Illinois press. 117 p.