УДК 556.54:597.574 (282.257:265.53) DOI: 10.15853/2072-8212.2015.37.164-191

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СООБЩЕСТВА МОЛОДИ РЫБ И НЕКТОБЕНТОСА ГИПЕРПРИЛИВНОГО ЭСТУАРИЯ РЕК ПЕНЖИНА И ТАЛОВКА (СЕВЕРО-ЗАПАДНАЯ КАМЧАТКА) В АВГУСТЕ 2014 Г.

М.В. Коваль, С.Л. Горин*, А.А. Калугин**

Зав. отд., Камчатский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии
683000 Петропавловск-Камчатский, Набережная, 18
Тел.: (4152) 41-27-01
E-mail: koval.m.v@kamniro.ru
**Вед. н. с., Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии*
107140 Москва, Верхняя Красносельская, 17
Тел.: (499) 264-81-22
E-mail: gorinser@mail.ru
***Студент, Камчатский государственный технический университет*
683003 Петропавловск-Камчатский, Ключевская, 35
Тел.: (4152) 300-944
E-mail: los_lobos1@mail.ru

УСТЬЕВАЯ ОБЛАСТЬ, ЭСТУАРИЙ, МОЛОДЬ РЫБ, НЕКТОБЕНТОС, ЧИСЛЕННОСТЬ, БИОМАССА, МИГРАЦИЯ, СОСТАВ ПИЩИ, ЭКОСИСТЕМА, РЕКА ПЕНЖИНА, РЕКА ТАЛОВКА, КАМЧАТКА

В статье представлены первые результаты ихтиологических исследований, выполненных в устьевой области рек Пенжина и Таловка и в прилегающих водах Пенжинской губы (гиперприливной эстуарий рек Пенжина и Таловка) в августе 2014 г. На основе полученных данных оценены абиотические условия обитания, видовой состав и пространственное распределение сообществ гидробионтов, а также их количественное распределение и миграции в эстуарии. Получена биологическая характеристика рыб (размерно-возрастной состав) и нектобентоса (размерный состав), исследованы питание и пищевые отношения в сообществе молоди рыб. Оценено антропогенное воздействие на экосистему эстуария. Установлено, что по биологическому разнообразию эстуарий рек Пенжина и Таловка существенно отличается от других устьевых областей, расположенных на п-ове Камчатка, поскольку здесь встречаются представители материковой ихтиофауны (которых нет в других реках Камчатки). С другой стороны, в этом эстуарии отсутствуют некоторые массовые прибрежно-морские рыбы, обычные для других рек бассейна Охотского моря, а его литораль существенно обеднена бентосными сообществами. Особенности такого видового состава ихтиоценоза и бентоса исследуемого эстуария напрямую связаны со спецификой физико-географических условий, существующих в бассейнах рек Пенжина и Таловка, а также с особенностями гидрологического режима верхней части Пенжинской губы. По биологической продуктивности этот водный объект существенно превосходит все исследованные ранее эстуарии камчатских рек. Об этом свидетельствуют значительная численность и биомасса всех гидробионтов на его акватории, а также узкий пищевой спектр и высокая интенсивность питания молоди всех видов рыб. Высказано предположение, что одной из основных причин высокой продуктивности исследуемого эстуария является мощный сток органического вещества из рек Пенжина и Таловка (который служит основой всей трофической цепи), а также практически полное отсутствие антропогенной нагрузки на его экосистему.

ECOLOGICAL CHARACTERISTIC OF NECTOBENTHOS AND JUVENILE FISH COMMUNITY OF HYPERTIDAL ESTUARY OF PENZHINA AND TALOVKA RIVERS (NORTHWEST KAMCHATKA) IN AUGUST 2014

M.V. Koval, S.L. Gorin*, A.A. Kalugin**

Head of dep., Kamchatka Research Institute of Fisheries and Oceanography
683000 Petropavlovsk-Kamchatsky, Naberedzhnaya, 18
Tel.: (4152) 41-27-01
E-mail: koval.m.v@kamniro.ru
**Leading scientist, Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography*
107140 Moscow, Verkhnyaya Krasnoselskaya, 17
Tel.: (499) 264-81-22
E-mail: gorinser@mail.ru
***Student, Kamchatka State Technical University*
683003 Petropavlovsk-Kamchatsky, Klyuchevskaya, 35
Tel.: (4152) 300-944
E-mail: los_lobos1@mail.ru

MOUTH AREA, ESTUARY, JUVENILE FISH, NECTOBENTHOS, STOCK ABUNDANCE, BIOMASS, MIGRATION, FOOD COMPOSITION, ECOSYSTEM, PENZHINA RIVER, TALOVKA RIVER, KAMCHATKA

The article demonstrates preliminary results of ichthyological research, carried out in August 2014 in the mouth area of Penzhina and Talovka Rivers and in the adjacent waters of Penzhinskaya Bay (the hypertidal

estuary of Penzhina and Talovka). Habitat abiotic conditions, species composition and spatial distribution of hydrobiont communities, distribution density and migrations of hydrobionts in the estuary were estimated. Biological parameters (size and age composition) of fish and nectobenthos (size composition) was made, and juvenile fish feeding and food interactions were studied. Anthropogenic effects in the ecosystem of the estuary were estimated. A huge difference in biological diversity due to the occurrence of continental fish fauna representatives (absent in the other rivers of Kamchatka) was revealed for the estuary of Penzhina and Talovka comparing it to the other river mouth areas in Kamchatka Peninsula. Moreover, some mass coastal fish species, regular in the other rivers of the Sea of Okhotsk system, were not observed in mentioned estuary. The specifics of the species composition of the fish community in studied estuary directly relates to the specifics of physical and geographical conditions in the system of Penzhina and Talovka and to the features of hydrological regime in the upper part of Penzhinskaya Bay. The estuary is much more productive in the biological sense comparing it to all other studied river estuaries in Kamchatka. An indication of that is a high abundance and biomass of hydrobionts, a narrow spectrum of food and a high intensity of juvenile feeding of all fish species. It has been suggested that principal determinants of the high production ability of the estuary are a great flow of organic matter with the runoff from the Penzhina and Talovka Rivers (what creates a basis of trophic pyramid) and almost absolute absence of anthropogenic pressure on the local ecosystem.

Известно, что устьевые области рек, эстуарии и морское прибрежье являются ключевыми районами для формирования численности популяций многих проходных, эстуарных, морских и пресноводных рыб (в том числе и промысловых видов) (Green, 1968; Elliott, Hemingway, 2002; Whitfield, Elliott, 2002; Able, Fahay, 1998, 2010; Treatise.., 2011; Day et al., 2012; Potter et al., 2013; и др.). Исключением не является и полуостров Камчатка, в многочисленных эстуариях которого в период ската из рек обитает молодь таких массовых проходных рыб, как тихоокеанские лососи (р. *Oncorhynchus*) и гольцы (р. *Salvelinus*). В устьевой области рек и прибрежных морских водах полуострова происходят массовый нерест, выклев, ранние этапы онтогенеза, и, соответственно, формирование численности многих морских и полупроходных видов рыб, среди которых: тихоокеанская сельдь *Clupea pallasii*, мойва *Mallotus villosus*, корюшки (сем. Osmeridae), дальневосточная навага *Eleginus gracilis*, камбалы (сем. Pleuronectidae), колюшки (сем. Gasterosteidae), керчаки (сем. Cottidae) и др. (Карпенко, 1998; Василец, 2000; Трофимов, 2004; Бугаев и др., 2007; Максименков, 2007; Дьяков, 2011; и др.).

Несмотря на большое значение в воспроизводстве многих представителей камчатской ихтиофауны, до недавнего времени лишь некоторые эстуарии полуострова были охвачены биологическими исследованиями. Это, прежде всего, эстуарии некоторых рек, расположенных в Карагинском заливе Берингова моря; эстуарии рек Авача и Большая, а также прилегающие к ним прибрежные морские воды (Карпенко, 1998; Василец, 2000; Максименков, 2007; Введенская, Травина, 2007; Травина, Ярош, 2009; и др.). Однако в эстуариях большинства других камчатских рек такие исследования никогда не проводили. Кроме этого, все предыдущие исследования эстуариев Камчатки, по сути, не были комплексными, поскольку в них практически отсутствовал блок гидрологических работ.

В связи с вышесказанным, начиная с 2010 г. нами были начаты комплексные исследования экологии рыб и других гидробионтов в камчатских эстуариях, основная цель которых заключается в оценке воздействия абиотических (морфологическое строение, гидрологический режим), биотических (внутривидовые и межвидовые взаимоотношения, кормовые условия и др.) и антропогенных (промысел, хозяйственная деятельность) факторов среды в эстуариях различного типа на биологические особенности популяций проходных рыб Камчатки. В основе этих исследований лежит сравнительный метод, который, на наш взгляд, незаменим при анализе сложных явлений (находящихся под влиянием множества взаимосвязанных факторов), какими собственно и являются устьевые области рек, эстуарии и морские прибрежья (Day et al., 2012).

В 2010 г. такие комплексные исследования проведены в эстуарии р. Камчатки (Восточная Камчатка), который относится к подтипу лагунно-русловых (о типизации камчатских эстуариев см. Горин, 2012). В 2011–2013 гг. исследованы макроприливные эстуарии рек Хайрюзова и Белоголовая (русловые воронкообразные, Северо-Западная Камчатка, 2011–2013 гг.), а также р. Ковран (лагунный, Северо-Западная Камчатка, 2012–2013 гг.) (Коваль и др., 2010, 2010а; Горин и др., 2012; Коваль и др., 2012; Горин, Коваль, 2014; Koval, Gorin, 2013).

Следующим этапом работ стала комплексная экспедиция в устьевую область рек Пенжина и

Таловка в июле–сентябре 2014 г., основная цель которой заключалась в получении экологической характеристики гиперприливного эстуария. Известно, что для этих водных объектов характерна существенная пространственно-временная изменчивость всех абиотических факторов (прежде всего, уровня, скорости и направления течения воды, солености, температуры, мутности) под воздействием гипервысоких (более 10 м) приливов (Михайлов, Горин, 2012). Несмотря на крайне стрессовые внешние условия, гиперприливные эстуарии являются традиционными местами обитания для многих гидробионтов, в том числе и промысловых (Elliott, Hemingway, 2002; McLusky, Elliott, 2004; Day et al., 2012). Таким образом, изучение экологии гиперприливных эстуариев имеет важное теоретическое и прикладное значение. В настоящей статье представлены первые результаты наших полевых ихтиологических исследований гиперприливного эстуария рек Пенжина и Таловка, выполненных в августе 2014 г.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для данной статьи послужили результаты ихтиологических исследований в устьевой области рек Пенжина и Таловка и в прилегающих водах Пенжинской губы (далее — эстуарий рек Пенжина и Таловка) с 1 по 25 августа 2014 г.

Контрольными орудиями лова в период полевых работ были мальковый бим-трал 2,6/8,2 м и мальковый закидной невод 3×8 м. Ячея в кутке у этих орудий лова составляла 4 мм. В качестве дополнительного инструмента для оценки численности и распределения, а также изучения миграций гидробионтов на акватории эстуария, применяли цифровой научный эхолот BioSonics DT-X (США) с частотой антенны 200 кГц. Контрольный лов и гидроакустические исследования проводили с борта моторной лодки Кайман N-400, оборудованной подвесным мотором YAMAHA мощностью 30 л. с. Общая методика работ на траловых и неводных станциях, а также при проведении гидроакустических наблюдений, подробно описана нами ранее (Коваль и др., 2010, 2010а, 2013).

Для оценки изменений, происходящих в видовом составе сообщества молоди рыб и нектобентоса в эстуарии, а также для определения миграций гидробионтов в отдельные фазы приливного цикла, в устьевой области р. Пенжины в период с 01.08 по 13.08.2014 были выполнены две траловые съемки в прилив и отлив (рис. 1). Кроме этого, в нижнем течении р. Пенжины (на 12 км от ее устьевого створа) 06.08–07.08.2014 проведена суточная станция, на которой с интервалом в 3 часа выполняли контрольные траления. В общей сложности суточная станция включала серию из 10 наблюдений с полным охватом всего суточного приливного цикла. Траловые станции на акватории Пенжинской губы выполняли, преимущественно, в отлив. В устьевой области р. Таловки траловая съемка проведена 08.08.2014 на начальной фазе отлива. Неводные съемки в нижнем течении рек

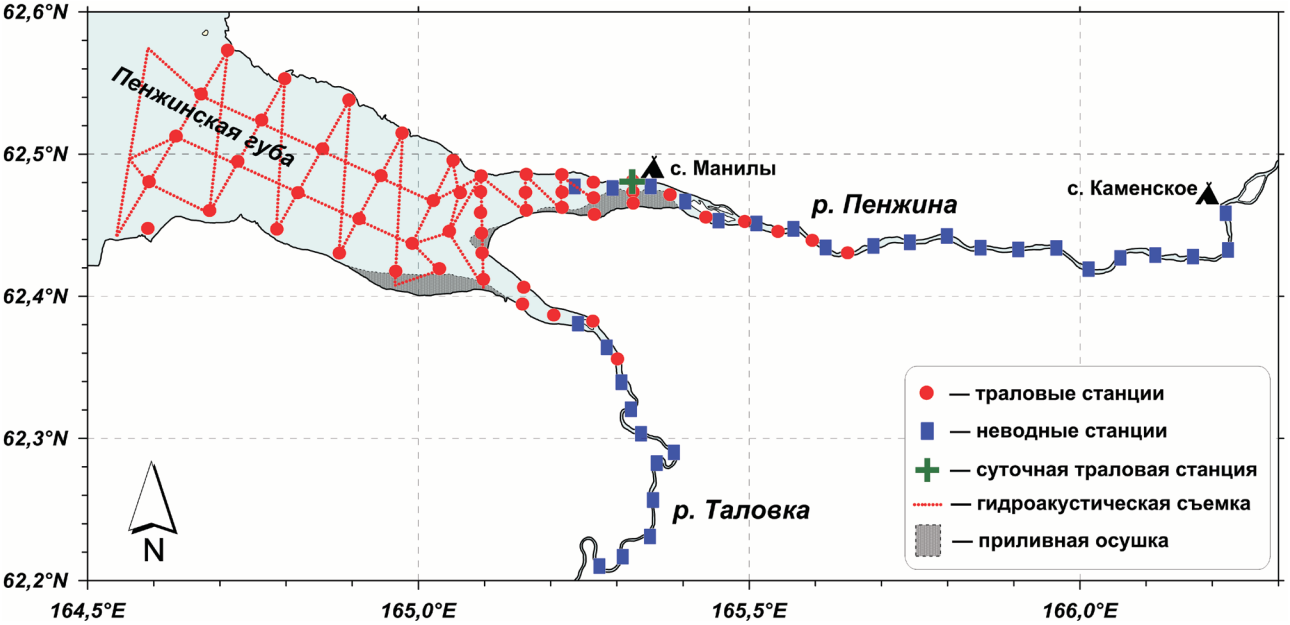

Рис. 1. Расположение контрольных станций (включая галсы гидроакустической съемки) в период проведения полевых ихтиологических исследований в эстуарии рек Пенжина и Таловка в августе 2014 г.

Пенжина и Таловка выполнены в период с 17.08 по 25.08.2014 в отливную фазу. Расстояние между траловыми и неводными станциями составляло от 1 до 5 км.

Гидроакустический учет на акватории Пенжинской губы проводили с 16.08 по 23.08.2014 в режиме площадной съемки с вертикальной локацией толщи воды (преимущественно, в отлив). Кроме этого, для изучения миграций рыб в устьевой области р. Пенжины (в районе проведения суточной станции) неоднократно выполняли суточные стационарные постановки эхолота для регистрации в сечении реки с охватом всех фаз приливного цикла (рис. 1).

Все ихтиологические работы на контрольных станциях и в период гидроакустических наблюдений сопровождали описанием условий обитания гидробионтов (погодные условия, особенности морфологии и рельефа берегов, глубина на станции, прозрачность воды, тип грунтов, наличие водной растительности, и др.), а также измерениями основных параметров среды с использованием мультипараметрических гидрологических зондов (температура, соленость, кислотность, содержание растворенного кислорода, мутность).

На каждой контрольной станции выполняли оценку численности и биомассы рыб и других гидробионтов в улове и отбирали материал для изучения их биологических показателей, а также питания. Биологический анализ и трофологические исследования проводили непосредственно в экспедиционных условиях на свежем материале по общепринятым методикам (Правдин, 1966; Методическое пособие.., 1974). Все первичные данные, собранные в период исследований (включая результаты изучения параметров среды), вносили в единую электронную реляционную базу данных RDBaseMIL (Коваль, 2004), которую специально модифицировали с учетом новых задач, возникавших в процессе полевых работ в условиях устьевых областей рек. Статистическую обработку результатов проводили стандартными методами (Лакин, 1990).

В результате полного комплекса полевых ихтиологических работ выполнены 71 траловая и 31 неводная станции (рис. 1). Траловые съемки проведены на акватории Пенжинской губы на расстоянии до 25 км от устьевых створов исследуемых рек. Неводными съемками были охвачены речные участки длиной ок. 65 км в р. Пенжине и 40 км в р. Таловке. Общая длина галсов гидроакустической съемки составила ок. 240 км.

Всего за период исследований в уловах трала и невода зарегистрировано 14,2 тыс. экз. рыб и 21,5 тыс. экз. беспозвоночных, из них биологическому анализу было подвергнуто 2420 и 416 экз. соответственно. Содержимое желудков проанализировано у 874 экз. рыб.

Необходимо отметить, что иногда в трале и неводе встречалась не только молодь, но и половозрелые рыбы с длиной тела более 300 мм. Таких особей из данного исследования мы исключили. Наоборот, некоторые массовые медленнорастущие пресноводные виды рыб (например, речной гольян, трехиглая и девятииглая колюшки, пестроногий подкаменщик), длина взрослых особей которых может составлять менее 100 мм, были включены в группу «молодь рыб».

Для иллюстрации распределения рыб на исследуемой акватории все уловы на контрольных станциях были нормированы на усилие: траловые уловы пересчитывали на стандартное 15-минутное траление (экз./траление), неводные уловы — на стандартный 200-метровый замет (экз./замет). Для получения сопоставимых данных об общей численности и биомассе гидробионтов на исследованной акватории все уловы на траловых и неводных станциях были также пересчитаны на единицу площади по формуле:

$$N(B) = n(b) / (H*S)*1000,$$

где N(B) — относительная численность (N) или биомасса (B) на единицу площади, тыс. экз./км^2 или кг/км^2; n(b) — количество экз. (n) или г (b) в орудии лова; H — горизонтальное раскрытие трала или невода, м; S — дистанция траления или длина замета, м. Поскольку для получения достоверной количественной оценки коэффициент уловистости активных орудий лова требуется рассчитывать для каждой серии обловов заново (Hayne, 1949; Zippin, 1958), что в наших условиях было невыполнимо, при расчетах относительной численности и биомассы нами был принят коэффициент уловистости трала и невода, равный 1.

Расчет общей численности и биомассы гидробионтов на исследованной акватории выполняли площадным методом с использованием полигонов Тиссена–Вороного, построение которых осуществляли с помощью ГИС ESRI ArcView 3.3. Обработку результатов гидроакустических учетов проводили в программе Myriax EchoView 6.0 методом

эхоинтегрирования (Коваль и др., 2013). Для анализа и визуализации результатов исследований использовали программы RDBaseMIL (Коваль, 2004), Microsoft SQL Server 2000, Microsoft Access XP, Microsoft Excel XP, Garmin MapSource 6.15, Golden Software Surfer 11, Golden Software Grapher 10, StatSoft STATISTICA 8.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты исследований в устьевой области рек Пенжина и Таловка и прилегающих водах Пенжинской губы, выполненных в августе 2014 г., позволили оценить условия обитания, видовой состав, особенности пространственного распределения, миграций и биологии молоди рыб (а также некоторых видов нектобентоса) этого района в летний период. Кроме того, в ходе протяженных съемок были выявлены пространственные закономерности в изменении состава сообщества гидробионтов от нижнего течения рек до выхода в открытую часть Пенжинской губы. Отмечено, что эти закономерности были сходными для обеих рек.

Абиотические условия. На основании данных гидрологических наблюдений установлено, что длина зоны смешения (ЗС) речных и морских вод в эстуарии в августе 2014 г. превышала 50–60 км. Расположение границ ЗС зависело от текущего соотношения фаз речного стока и приливов. По особенностям динамики ЗС и распределения гидробионтов в эстуарии выделялось три основных подзоны с подвижными границами: пресноводная, эстуарная и прибрежная. В каждой из них условия обитания гидробионтов существенно различались.

Для пресноводной подзоны (выше границы проникновения осолоненных вод из Пенжинской губы и зоны обратных течений) были характерны типично речные гидрологические характеристики: высокая прозрачность воды (с соленостью меньше 0,1‰), наличие постоянного течения по направлению к устью рек со средней скоростью от 0,1–0,5 м/с (на перекатах до 1 м/с и более) (табл. 1). Средняя температура воды в реках в первой половине августа 2014 г. составляла 14,9 °С, соленость — 0–0,1‰, кислотность — 7,8, содержание растворенного кислорода — 11,4 мг/л. Грунт на всем протяжении нижнего течения рек Пенжина и Таловка был представлен в основном средней и мелкой галькой с примесью песка. Отмечалось большое количество галечных (реже каменистых) отмелей, кос и островков. Высшая водная растительность в реках, как правило, отсутствовала, хотя в мальковом неводе постоянно встречались представители фитоперифитона — зеленые нитчатые водоросли.

На участках рек, подверженных воздействию осолонения и обратных течений (до 30 км от устьевого свора в р. Пенжине и 25 км в р. Таловке), а также в верхней части Пенжинской губы, действовал один и тот же набор абиотических факторов, связанных, прежде всего, с геперприливами. Из них наиболее существенными были уровень, скорость и направление течений, волнение, соленость и мутность воды. Величина приливов в этом районе изменялась от 5 м в квадратуры до 8–10 м в сизигии. Непрерывные колебания уровня вызывали изменения силы и направления прямых и об-

Таблица 1. Основные показатели условий обитания гидробионтов в местах траловых и неводных станций, выполненных в эстуарии рек Пенжина и Таловка в августе 2014 г. (min–max — минимум–максимум)

Параметры среды		Подзона		
		Пресноводная	Эстуарная	Прибрежная
Глубина на станциях, м	min–max	0,2–3,0	0,2–10,1	6,3–12,7
	среднее	0,8	4,0	9,5
Прозрачность воды, м	min–max	0,3–2,5	0,1–0,3	2,0–4,0
	среднее	1,5	0,1	3,0
Направление и скорость течений, м/с	Направление	→ в море	в реки ↔ в море	в реки ↔ в море
	min–max	0,1–1,0	>1,0←0→>1,0	>1,0←0→>1,0
Температура, °С	min–max	14,1–15,6	14,9–17,8	15,5–15,6
	среднее	14,9	16,3	15,5
Соленость, ‰	min–max	0–0,1	0–12,3	11,2–18,9
	среднее	0,01	1,8	14,8
Кислотность, pH	min–max	7,0–8,5	6,7–8,9	8,1–8,9
	среднее	7,8	7,5	8,6
Растворенный кислород, мг/л	min–max	10,6–12,2	10,4–11,9	11,1–11,7
	среднее	11,4	11,4	11,4
Мутность, NTU	min–max	11,2–82,0	12,0–923,7	33,8–45,1
	среднее	45,5	463,5	39,0
Грунт		Галька, песок, камни	Глина, ил, песок, камни	Камни, песок, глина, ил
Наличие водной растительности и фитоперифитона		+	–	–
Количество наблюдений		42	51	9

ратных течений, максимальные скорости которых могли превышать 1 м/с. Благодаря постоянным ветрам и сильным течениям, водная толща в устьевой области рек и в вершине губы была хорошо перемешана. В результате, стратификация вод здесь практически отсутствовала.

Основной отличительной чертой абиотических условий в эстуарной подзоне была повышенная мутность воды, обусловленная интенсивным волновым и эрозионным размывом плотных лагунных или озерно-аллювиальных глин, обнаруженных на побережье северной части Пенжинской губы (недалеко от устьевого створа р. Пенжины) (Горин и др., 2014). В результате, по данным инструментальных измерений гидрологическим зондом, показатель мутности воды на акватории эстуарной подзоны составлял в среднем 463,5 NTU, тогда как в пресноводной и прибрежной подзонах он, как правило, был в десять раз ниже и не превышал 50 NTU (табл. 1, рис. 2).

Другие гидрологические характеристики (за исключением солености) на акватории эстуарной и прибрежной подзон в период наблюдений колебались менее существенно: средняя температура воды в пелагиали составляла, как правило, 15–16 °C; соленость — 0–12,3‰ (эстуарной) и 11,2–18,9 (прибрежной); кислотность — 7–9; среднее содержание растворенного кислорода, также как и в реках, было равно 11,4 мг/л. По мере перехода от нижнего течения рек в сторону Пенжинской губы галечные косы постепенно сменялись обширными литоральными отмелями, на которых преобладали глинистые и илистые грунты с примесью крупных камней. Высшая водная растительность, а также фитоперифитон на таких участках отсутствовали.

Видовой состав и пространственное распределение сообществ. За весь период исследований в эстуарии рек Пенжина и Таловка в траловых и неводных уловах отмечены 1 вид рыбообразных, 19 видов рыб и 6 видов беспозвоночных (табл. 2).

На основании анализа пространственного распределения видового состава уловов, на акватории эстуария были выделены несколько отдельных сообществ гидробионтов, основные районы обитания которых в целом совпадали с расположением трех основных подзон (пресноводной, эстуарной и прибрежной) (рис. 3). Доминировали в составе отдельных сообществ некоторые наиболее массовые виды рыб и беспозвоночных.

В пресноводной подзоне (ПРз, мелководные участки в нижней части речных русел, расположенные выше 30 км от устья р. Пенжины и 25 км от устья р. Таловки) преобладали типичные представители пресноводной ихтиофауны: речной гольян *Phoxinus phoxinus*, камчатский хариус *Thymallus arcticus mertensii,* обыкновенный валек *Prosopium cylindraceum* и пестроногий подкаменщик *Cottus poecilopus* (табл. 2, рис. 3). Реже в этой подзоне встречались также сиг-пыжьян *Coregonus lavaretus pidschian*, пенжинский омуль *Coregonus*

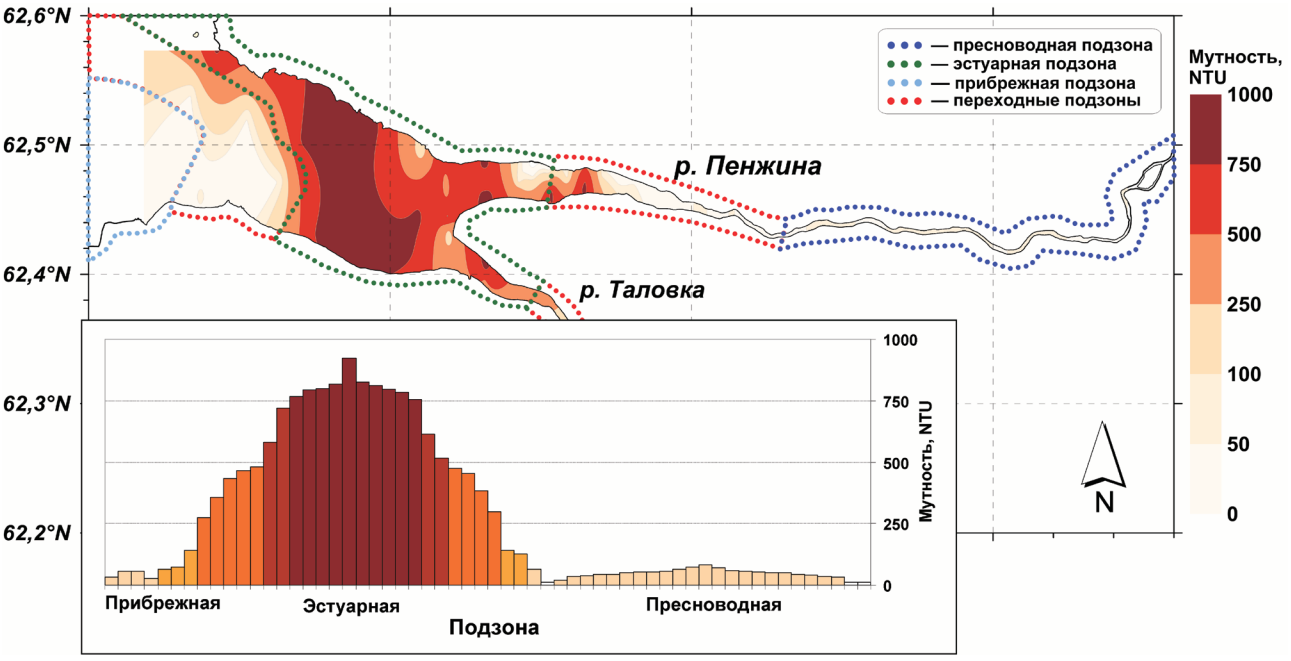

Рис. 2. Распределение показателей мутности воды на акватории, а также в различных подзонах эстуария рек Пенжина и Таловка в августе 2014 г.

subautumnalis, тихоокеанская минога *Lethenteron camtschaticum*, тонкохвостый налим *Lota lota leptura*, трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus*, обыкновенная щука *Esox lucius*, сибирская ряпушка *Coregonus sardinella* и кунджа *Salvelinus leucomaenis.*

Основу сообщества эстуарной подзоны (ЭСз, пелагиаль и литораль на участке длиной около

Таблица 2. Состав сообществ и экологическая характеристика гидробионтов в эстуарии рек Пенжина и Таловка в августе 2014 г.

	Видовой состав сообществ	Численность в уловах, экз.						Экологическая характеристика
		ПРз	ПРп	ЭСз	ППп	ППз	∑	
Пресноводное	Тихоокеанская минога *Lethenteron camtschaticum*	2	–	–	–	–	2	Проходной, жилой
	Обыкновенная щука *Esox lucius*	1	–	–	–	–	1	Пресноводный лимнофильный
	Сибирская ряпушка *Coregonus sardinella*	1	–	–	–	–	1	Полупроходной, озерно-речной
	Кунджа *Salvelinus leucomaenis*	1	–	–	–	–	1	Проходной, пресноводный, жилой, речной
	Обыкновенный валек *Prosopium cylindraceum*	343	2	–	–	–	345	Пресноводный реофильный
	Речной гольян *Phoxinus phoxinus*	1140	1	2	–	–	1143	Пресноводный
	Пестроногий подкаменщик *Cottus poecilopus*	152	–	1	–	–	153	Пресноводный реофильный, солоноватоводный
	Тонкохвостый налим *Lota lota leptura*	1	–	1	–	–	2	Пресноводный, озерно-речной, холодноводный
	Трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus*	2	–	2	–	–	4	Эвригалинный, морской, проходной, пресноводный
	Камчатский хариус *Thymallus arcticus mertensii*	320	4	1	–	–	325	Пресноводный, речной
	Пенжинский омуль *Coregonus subautumnalis*	10	5	2	–	–	17	Пресноводный, озерно-речной
	Сиг-пыжьян *Coregonus lavaretus pidschian*	47	12	3	–	–	62	Пресноводный, полупроходной реофильный
Эстуарное	Кета *Oncorhynchus keta*	15	6	163	4	–	188	Проходной анадромный
	Девятииглая колюшка *Pungitius pungitius*	3	2	3838	510	99	4452	Эвригалинный, морской, проходной, пресноводный
	Плоскоголовая широколобка *Megalocottus platycephalus*	–	1	65	–	–	66	Полупроходной, сублиторальный
	Eogammarus kugi (Amphipoda)	–	1	30	–	–	31	Солоноватоводный, литоральный
	Зубатая корюшка *Osmerus mordax*	–	6	2629	1	–	2636	Полупроходной
	Малоротая корюшка *Hypomesus olidus*	–	4	1266	1	–	1271	Солоноватоводный, проходной, жилой
	Корюшки (сеголетки) Osmeridae gen. spp.	–	1	2580	12	–	2593	Проходной, неритопелагический
	Saduria entomon (Isopoda)	–	25	2330	4	1	2360	Солоноватоводный, литоральный
	Gammarus setosa (Amphipoda)	–	1	296	33	8	338	Солоноватоводный, литоральный
	Crangon sp. (Decapoda)	–	–	31	–	–	31	Солоноватоводный, сублиторальный
	Мальма *Salvelinus malma*	–	–	1	–	–	1	Проходной, пресноводный, озерно-речной, ручьевой
	Тихоокеанская сельдь *Clupea pallasii*	–	–	1	–	–	1	Проходной, неритопелагический
	Neomysis mirabilis (Mysidacea)	–	–	18 731	21	–	18 752	Солоноватоводный, сублиторальный
	Дальневосточная навага *Eleginus gracilis*	–	–	962	1	–	963	Полупроходной, элиторальный
Прибрежное	*Idothea ochotensis* (Isopoda)	–	–	3	16	26	45	Солоноватоводный, верхнесублиторальный
	Idothea pelagica (Isopoda)	–	–	–	–	1	1	Солоноватоводный, литоральный
	Aurelia aurita (Hydromedusa)	–	–	–	–	2	2	Эврибионтный, пелагический
	∑	2038	71	32 938	603	137	35 787	

Примечания: ПРз — пресноводная подзона; ПРп — пресноводная переходная подзона; ЭСз — эстуарная подзона; ППп — прибрежная переходная подзона; ППз — прибрежная

30 км — от 10 км в реках и до о. Аппапель и далее вдоль северного берега Пенжинской губы, рис. 3) формировали полупроходные и проходные виды рыб, а также солоноватоводные беспозвоночные. Из рыб здесь доминировали зубатая *Osmerus mordax* и малоротая *Hypomesus olidus* корюшки (а также их сеголетки Osmeridae gen. spp.), девятииглая колюшка *Pungitius pungitius*, навага *Eleginus gracilis* и кета *Oncorhynchus keta*, а на литорали — плоскоголовая широколобка *Megalocottus platycephalus*. Из нектобентосных беспозвоночных самыми массовыми видами были мизида *Neomysis mirabilis*, изопода *Saduria entomon* (морской таракан), а также амфипода *Gammarus setosa*. Из рыб в этой подзоне встречались также мальма *Salvelinus malma* и тихоокеанская сельдь *Clupea pallasii*, а из беспозвоночных — креветка *Crangon* sp. и гаммарида *Eogammarus kugi*.

В прибрежной подзоне (ППз, юго-западная часть губы мористее о. Аппапель, рис. 3) в составе пелагических сообществ преобладали лишь некоторые эвригалинные виды гидробионтов, но уже начинали встречаться и типичные представители морских экосистем (например, пелагическая медуза *Aurelia aurita*). Наиболее часто в этой зоне отмечали девятииглую колюшку, а также равноногого рачка *Idothea ochotensis*, реже — *I. pelagica*.

Также установлено, что в местах соприкосновения основных зон обитания существовали переходные подзоны, в пределах которых происходило смешение сообществ между собой. Так, на речных участках эстуария выделялась переходная подзона между эстуарным и пресноводным сообществом (ПРп, длина которой в р. Пенжине составляла ок. 25 км, а в р. Таловке — ок. 15 км) (рис. 3, табл. 2). На акватории Пенжинской губы выделена переходная подзона между прибрежным и эстуарным сообществами (ППп, шириной приблизительно 5 км, рис. 3). Эти подзоны были подвижными и перемещались в соответствии со смещением отдельных гидрологических зон в ходе суточного приливного цикла (см. ниже).

В пелагиали и на литорали переходной подзоны ПРп наиболее часто встречались морской таракан, сиг-пыжьян и пенжинский омуль, а в пелагиали переходной подзоны ППп по численности доминировала девятииглая колюшка (табл. 2, рис. 3).

Количественное распределение. Результаты траловых и неводных съемок, а также данные гидроакустических учетов показали, что максимальное количество гидробионтов наблюдалось в эстуарной подзоне (ЭСз) (табл. 3–4, рис. 4–5). Основные скопления молоди таких рыб, как кета, корюшки и навага в пределах ЭСз отмечены в районе устьевой области рек Пенжина и Таловка, а также вдоль северного берега Пенжинской губы. Девятииглая колюшка была более широко распространена и массово встречалась как в устьевой области рек, так и на всей акватории губы, но максимальные ее скопления отмечались в устье р. Таловки. Именно в этом районе, а также на акватории губы,

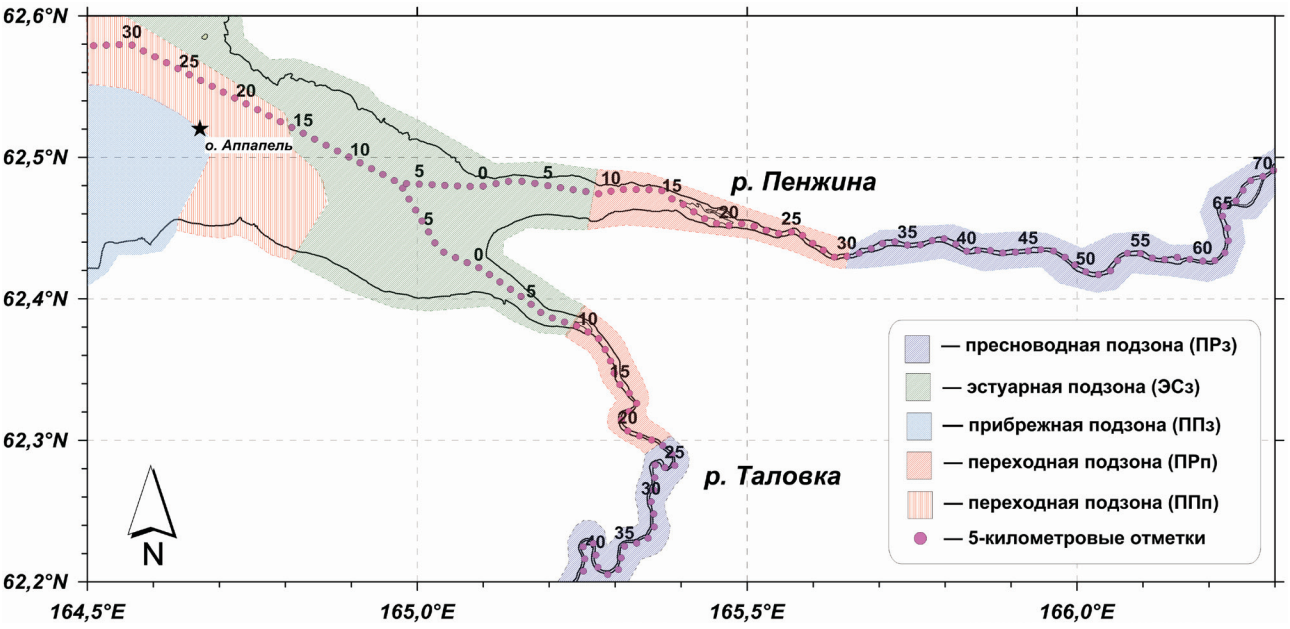

Рис. 3. Схема расположения основных подзон обитания сообществ гидробионтов в эстуарии рек Пенжина и Таловка в августе 2014 г.

Таблица 3. Суммарная численность (N, тыс. экз.) и биомасса (B, кг) молоди рыб и нектобентоса (в слое 0–2 м) в различных подзонах эстуария рек Пенжина и Таловка в августе 2014 г. (по данным контрольного лова)

	Видовой состав сообществ	Пресноводная (ПРз)				Пресноводная переходная (ПРп)				Эстуарная (ЭСз)		Прибрежная переходная (ППп)		Прибрежная (ППз)	
		Пенжина		Таловка		Пенжина		Таловка		Пенжина, Таловка, Пенжинская губа		Пенжинская губа		Пенжинская губа	
		N	B	N	B	N	B	N	B	N	B	N	B	N	B
Пресноводное	*Lethenteron camtschaticum*	2,8	14,0	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	Esox lucius	–	–	0,5	3,9	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	Coregonus sardinella	1,2	2,9	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	Salvelinus leucomaenis	1,0	121,3	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	Prosopium cylindraceum	264,0	3806,3	66,8	1191,3	–	–	1,7	29,2	–	–	–	–	–	–
	Phoxinus phoxinus	907,7	410,7	153,3	69,7	2,3	0,8	–	–	4,5	1,8	–	–	–	–
	Cottus poecilopus	156,5	264,0	4,8	5,7	–	–	–	–	2,3	2,3	–	–	–	–
	Lota lota leptura	–	–	0,6	35,5	–	–	–	–	2,3	142,0	–	–	–	–
	Gasterosteus aculeatus	1,8	11,3	–	–	–	–	–	–	3,1	5,8	–	–	–	–
	Thymallus arcticus mertensii	228,4	8217,8	63,5	666,4	6,6	11,8	0,9	1,7	2,3	4,7	–	–	–	–
	Coregonus subautumnalis	8,7	41,5	0,9	10,3	10,6	26,8	–	–	5,1	3,6	–	–	–	–
	Coregonus lavaretus pidschian	3,2	353,1	27,5	1023,0	21,3	51,3	2,0	31,4	7,6	89,2	–	–	–	–
Эстуарное	*Oncorhynchus keta*	8,4	7,8	2,7	2,3	0,7	0,8	–	–	300,1	482,7	23,6	43,8	–	–
	Pungitius pungitius	0,9	0,2	0,7	0,1	0,4	0,1	–	–	5905,7	1011,4	3245,3	832,5	471,5	268,8
	Megalocottus platycephalus	–	–	–	–	2,1	3,8	–	–	151,3	1085,3	–	–	–	–
	Eogammarus kugi	–	–	–	–	–	–	1,2	0,2	31,1	6,5	–	–	–	–
	Osmerus mordax	–	–	–	–	–	–	–	–	2438,1	3383,6	7,3	12,2	–	–
	Hypomesus olidus	–	–	–	–	–	–	–	–	2348,4	3124,9	5,3	7,1	–	–
	Osmeridae gen. sp. (juv.)	–	–	–	–	2,3	0,3	–	–	5883,9	907,7	71,3	8,6	–	–
	Saduria entomon	–	–	–	–	0,4	0,2	0,9	0,7	1605,5	1349,5	24,4	6,0	4,8	0,1
	Gammarus setosa	–	–	–	–	–	–	1,2	0,2	673,9	101,6	226,4	33,2	39,6	5,5
	Crangon sp.	–	–	–	–	–	–	–	–	111,9	214,1	–	–	–	–
	Salvelinus malma	–	–	–	–	–	–	–	–	2,3	353,6	–	–	–	–
	Clupea pallasii	–	–	–	–	–	–	–	–	6,1	34,3	–	–	–	–
	Neomysis mirabilis	–	–	–	–	–	–	–	–	48 269,8	6331,4	143,4	27,6	–	–
	Eleginus gracilis	–	–	–	–	–	–	–	–	2105,4	1590,7	5,3	2,1	–	–
Прибрежное	*Idothea ochotensis*	–	–	–	–	–	–	–	–	14,4	3,1	89,9	19,0	133,7	19,6
	Idothea pelagica	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	5,4	0,1
	Aurelia aurita	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	4,9	13,9
Сумма (млн экз. | т)		1,585 | 13,251		0,321 | 3,008		0,047 | 0,096		0,008 | 0,064		69,875 | 20,230		3,842 | 0,992		0,660 | 0,308	
Плотность (тыс. экз./км^2 | кг/км^2)		105,8 | 884,2		72,9 | 683,0		4,3 | 8,7		4,4 | 35,9		403,2 | 116,7		37,7 | 9,7		17,9 | 8,4	
Площадь, км^2		15,0		4,4		11,0		1,8		173,3		101,9		36,9	

прилегающей к устью этой реки, были зарегистрированы и максимальные скопления массовых представителей нектобентоса (мизиды и равноногие раки) (рис. 4).

Суммарная абсолютная численность и биомасса молоди рыб и нектобентоса (по данным контрольного лова) составила на акватории ЭСз общей площадью 173,3 км^2 около 70 млн экз. и 20 т, а средняя относительная плотность — 403,2 тыс. экз./км^2 и 116,7 кг/км^2 соответственно (табл. 3). Данные гидроакустического учета эхолотом DT-X позволили суммарно учесть на несколько большей площади этой подзоны (218,3 км^2) уже около 360 млн экз. и 100 т этих гидробионтов, при средней плотности, составившей 1639,9 тыс. экз./км^2 и 467,0 кг/км^2 (табл. 4). Такая разница в количественных оценках, полученных различными методами, может быть напрямую связана с существенным недоучетом гидробионтов при траловом и неводном лове. Основная причина заключается в том, что трал и невод облавливают только поверхностный слой воды, а их максимальное вертикальное раскрытие не превышает 2 м, при том что наибольшие глубины в местах тралового лова на акватории Пенжинской губы достигали в прилив 13 м.

По мере удаления от устьев рек Пенжина и Таловка в открытые воды Пенжинской губы (по результатам контрольного лова и гидроакустического учета), численность и биомасса всех гидробионтов в пелагиали постепенно снижались, при этом в уловах начинала доминировать девятииглая колюшка. В прибрежной переходной подзоне (ППп) в ходе траловых съемок на площади 101,9 км^2 суммарно было учтено 3,842 млн экз. и 0,992 т гидробионтов (при средней плотности 37,7 тыс. экз./км^2 и 9,7 кг/км^2), а в прибрежной подзоне (ППз) на площади 36,9 км^2 — 0,660 млн экз. и 0,308 т (при плотности 17,9 тыс. экз./км^2 и 8,4 кг/км^2) (табл. 3). По результатам гидроакустической съемки примерно на той же акватории эти показатели составили: в ППп (площадь 123,7 км^2) — 139,1 млн экз. и 39,6 т (плотность — 1123,8 тыс. экз./км^2 и 320,0 кг/км^2); в ППз (площадь 50,5 км^2) — 44,7 млн экз. и 17,7 т (плотность — 884,3 тыс. экз./км^2 и 251,8 кг/км^2) (табл. 4).

Как следует из таблицы 3, на речных участках эстуария (т. е. в пресноводной подзоне, ПРз) в ходе неводных съемок была учтена почти на порядок меньшая численность гидробионтов, чем в ЭСз. Суммарно этот показатель в нижнем течении р. Пенжины на обследованной площади 15 км^2 составил около 1,585 млн экз., а в р. Таловке на площади 4,4 км^2 — 0,321 млн экз. Вместе с тем суммарная учтенная биомасса в этом районе была ненамного ниже, чем в ЭСз, и достигала в р. Пенжине около 13 т, а в р. Таловке — 3 т. Такая существенная разница в соотношении количественных показателей в этих двух подзонах была обуслов-

Таблица 4. Суммарная численность (N, тыс. экз.) и биомасса (B, кг) молоди рыб и нектобентоса (в слое от поверхности до дна) в различных подзонах эстуария рек Пенжина и Таловка в августе 2014 г. (по данным гидроакустического учета эхолотом BioSonics DT-X)

Видовой состав	Эстуарная (ЭСз)		Прибрежная переходная (ППп)		Прибрежная (ППз)	
	N	B	N	B	N	B
Молодь рыб						
Clupea pallasii	35,8	200,5	13,9	77,9	4,5	25,0
Osmerus mordax	26 065,0	36 491,0	10 123,5	14 172,8	3253,9	4555,5
Hypomesus olidus	12 173,2	14 607,9	4728,0	5673,6	1519,7	1823,6
Osmeridae gen. sp. (juv.)	37 235,7	3723,6	14 462,1	1446,2	4648,5	464,9
Oncorhynchus keta	1288,9	1933,4	500,6	750,9	160,9	241,4
Eleginus gracilis	10 168,2	8134,6	3949,3	3159,4	1269,4	1015,5
Gasterosteus aculeatus	35,8	14,3	13,9	5,6	4,5	1,8
Pungitius pungitius	38 453,1	7690,6	14 934,9	2987,0	4800,5	960,1
Megalocottus platycephalus	107,4	913,0	41,7	354,6	13,4	114,0
Сумма (млн экз. | т)	125,563 | 73,709		48,768 | 28,628		15,675 | 9,202	
Нектобентос						
Neomysis mirabilis	221 982,3	22 198,2	86 216,3	8621,6	27 712,2	2771,2
Saduria entomon	4869,3	4382,4	1891,2	1702,1	607,9	547,1
Gammaridae gen. sp.	4224,8	422,5	1640,9	164,1	527,4	52,7
Crangon sp.	572,9	1088,4	222,5	422,7	71,5	135,9
Idothea spp.	823,5	164,7	319,8	64,0	102,8	20,6
Сумма (млн экз. | т)	232,473 | 28,256		90,291 | 10,974		29,022 | 3,527	
Молодь рыб и нектобентос						
Сумма (млн экз. | т)	358,036 | 101,965		139,058 | 39,602		44,697 | 12,729	
Плотность (тыс. экз./км^2 | кг/км^2)	1639,9 | 467,0		1123,8 | 320,0		884,3 | 251,8	
Площадь, км^2	218,3		123,7		50,5	

лена тем, что в нижнем течении рек в уловах малькового невода встречалась исключительно молодь рыб. При этом на отдельных участках высокую долю в контрольных уловах составляли крупноразмерные (длиной более 100 мм) особи валька, хариуса и сига-пыжьяна, которые и определили в сумме высокую общую биомассу в ПРз (рис. 4). Для этой подзоны была характерна и достаточно высокая плотность распределения молоди рыб на акватории, составившая в р. Пенжине 105,8 тыс. экз./км^2 и 884,2 кг/км^2, а в р. Таловке — 72,9 тыс. экз./км^2 и 683,0 кг/км^2 (табл. 3).

Отмечено, что минимальное количество всех гидробионтов наблюдалось в переходной подзоне (ПРп), расположенной между речными участками нижнего течения рек Пенжина и Таловка (ПРп) и эстуарной подзоной (ЭСз) (табл. 3, рис. 4). В ходе контрольного неводного лова на таком участке в р. Пенжине (общей площадью 11,0 км^2) суммарно было учтено лишь 0,047 млн экз. и 0,096 т (при плотности 4,3 тыс. экз./км^2 и 8,7 кг/км^2); а в р. Таловке (на площади 1,8 км^2) — 0,008 млн экз. и 0,064 т (плотность — 4,4 тыс. экз./км^2 и 35,9 кг/км^2) (табл. 3).

Миграции. Наблюдения на суточных станциях, а также результаты траловых и неводных съемок, выполненных в августе 2014 г., показали, что все миграционные процессы гидробионтов в устьевой области рек Пенжина и Таловка были четко при-

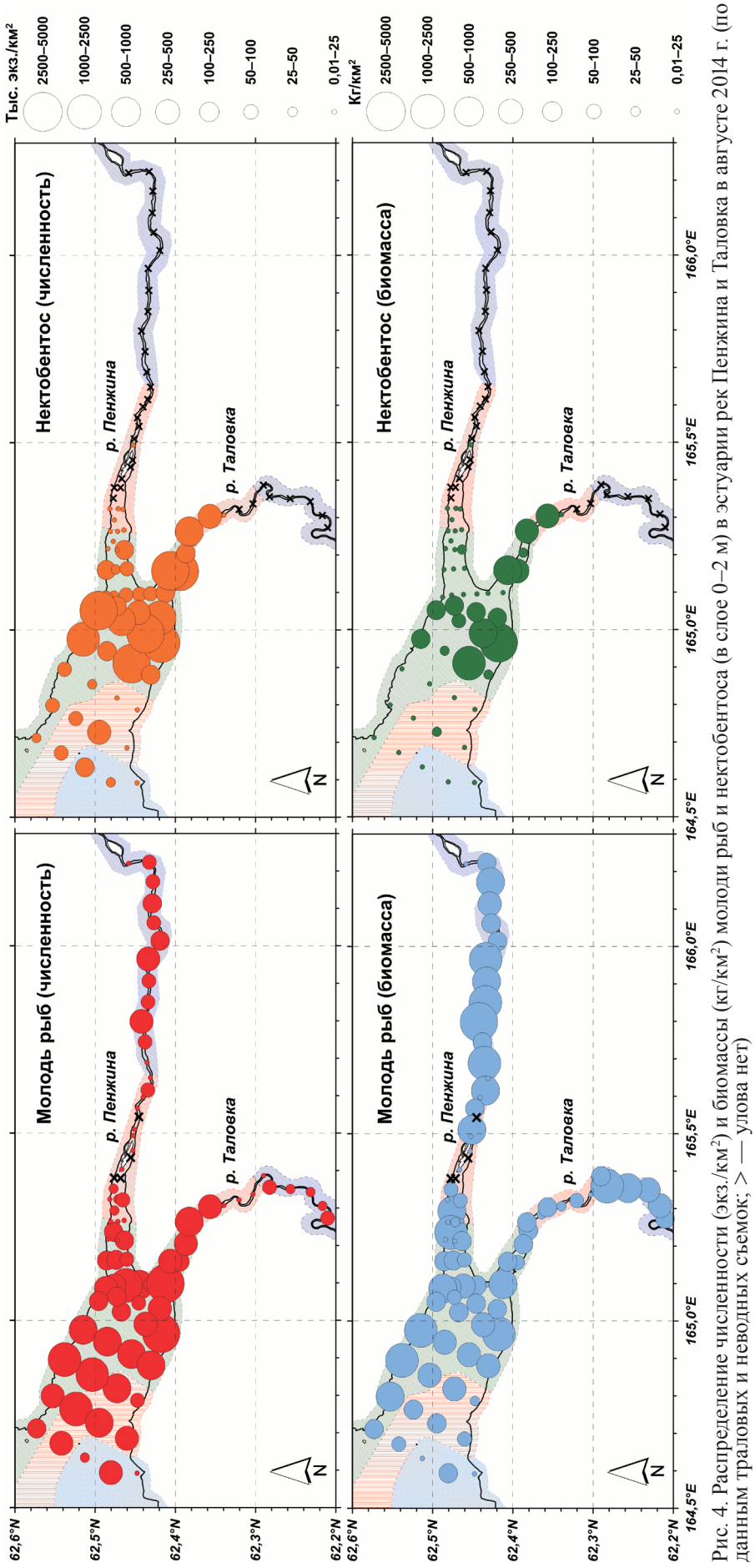

Рис. 4. Распределение численности (экз./км^2) и биомассы (кг/км^2) молоди рыб и нектобентоса (в слое 0–2 м) в эстуарии рек Пенжина и Таловка в августе 2014 г. (по данным траловых и неводных съемок; > — улова нет)

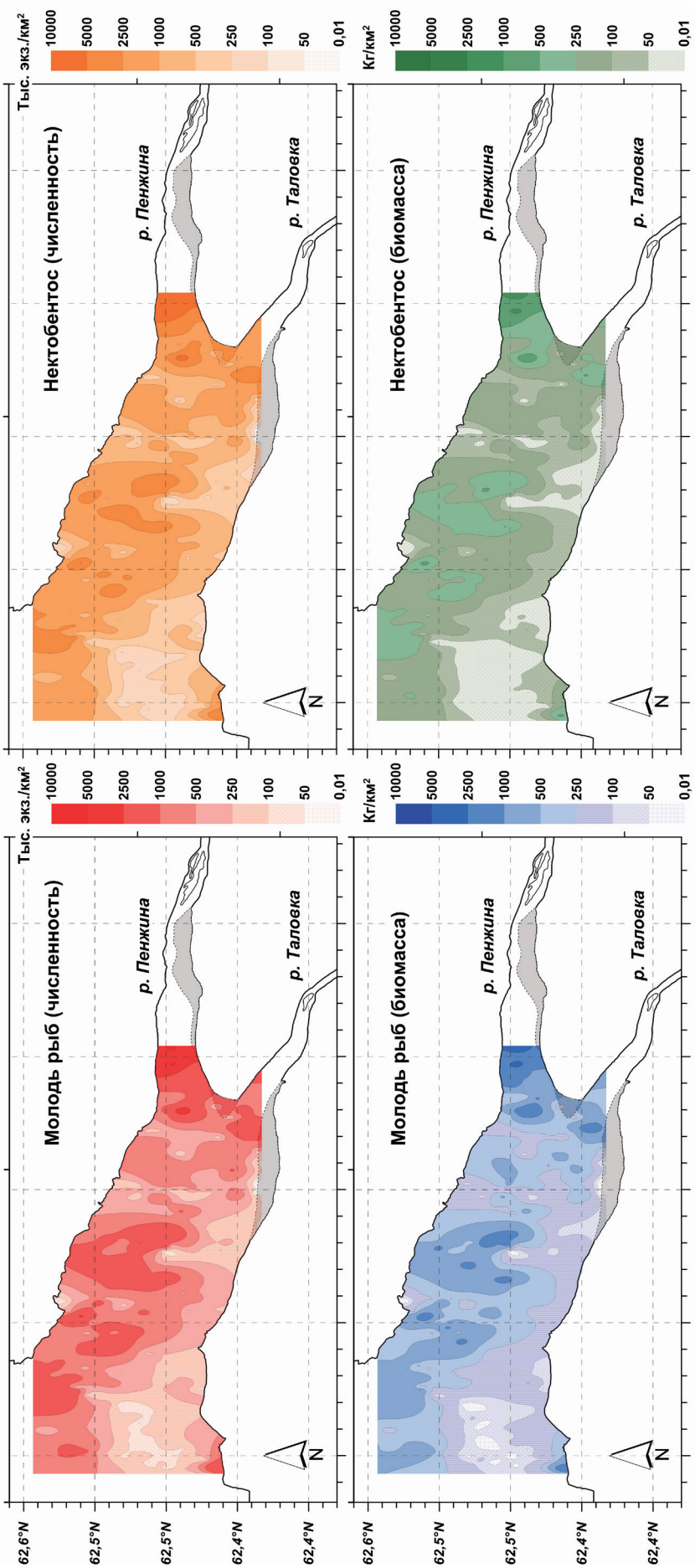

Рис. 5. Распределение численности (экз./км^2) и биомассы (кг/км^2) молоди рыб и нектобентоса (в слое от поверхности до дна) в эстуарии рек Пенжина и Таловка в августе 2014 г. (по данным гидроакустического учета эхолотом BioSonics DT-X)

вязаны к смене фаз приливов и сопутствующим изменениям основных гидрологических характеристик в эстуарии (уровня, скорости и направления течений, мутности).

В прилив, под воздействием приливных течений, в нижнее течение рек Пенжина и Таловка в массе мигрировали представители эстуарного сообщества, а переходная подзона ПРп (разграничивающая эстуарную и пресноводную подзоны, см. рис. 3) передвигалась вглубь каждой из рек. При этом максимальные дистанции, на которые эстуарные гидробионты могли проникать с приливным течением вверх по руслу, в период наших наблюдений достигали в р. Пенжине около 30 км (рис. 6), а в р. Таловке — 25 км от устьевого створа. Одновременно переходная подзона между прибрежным и эстуарным сообществами в водах Пенжинской губы (ППп) также смещалась на несколько километров ближе к устьям рек. В отлив, когда течение было направлено в сторону губы, представители пресноводного сообщества, наоборот, в массе мигрировали по направлению к устью рек, а граница пресноводной подзоны ПРз перемещалась вниз по их руслам на расстояние более 20 км в сторону губы. Одновременно подзона ППп также смещалась обратно в юго-западном направлении в открытую часть Пенжинской губы. Необходимо отме-

тить, что длина дистанций перемещения отдельных подзон в эстуарии, по-видимому, напрямую зависит от соотношения величины приливов и объема речного стока рек Пенжина и Таловка. Чем выше прилив и меньше речной сток, тем больше расстояние, на которое представители эстуарного сообщества могут проникать вглубь рек. Наоборот, при низких приливах и высоком стоке дистанция проникновения представителей пресноводного сообщества на акваторию Пенжинской губы должна увеличиваться.

Влияние приливов на миграционный цикл пелагических гидробионтов в эстуарии хорошо можно проиллюстрировать результатами, полученными на суточных траловой и гидроакустической станциях, выполненных на 12 км от устьевого створа р. Пенжины в период с 6 по 12 августа 2014 г. На максимуме отлива (в низкие малые воды) этот участок реки находился в пределах переходной подзоны ПРп, в пелагиали которой количество гидробионтов было минимальным (см. табл. 3–4), что подтверждалось результатами контрольного тралового лова, а также данными гидроакустических наблюдений (рис. 7). С началом роста уровня воды в ходе прилива начиналось обратное течение из Пенжинской губы в реки, скорость которого постепенно увеличивалась при одновременном росте мутности воды (основного отличительного абиотического фактора эстуарной подзоны ЭСз, см. рис. 2). Вслед за этим, в течение нескольких часов в пелагиали отмечался рост численности мигрантов из эстуарной подзоны (равноногих раков, мизид, корюшек, наваги и др.), которая достигала своего максимума на пике прилива или в период, близкий к высоким полным водам. Затем уровень воды в реке начинал падать и течение менялось на противоположное, одновременно мутность воды также постепенно снижалась. В этот период происходила обратная миграция молоди рыб и нектобентоса из реки в Пенжинскую губу, а их общая численность в пелагиали вновь уменьшалась и достигала своего минимума в низкие малые воды. С новым приливом миграционный цикл в эстуарии начинался снова.

Интересно отметить, что по данным гидроакустических наблюдений, которые, в отличие от контрольного лова, велись на суточной станции непрерывно, регистрировались два пика численности мигрантов в пелагиали в устьевой области р. Пенжины с интервалом в несколько часов (рис. 7, Б). Судя по всему, эти пики были обусловлены двойной регистрацией одного и того же ядра скопления эстуарных гидробионтов во время их миграции вглубь нижнего течения реки и обратно.

Результаты анализа пространственного распределения гидробионтов на акватории эстуария по данным траловых и гидроакустических съемок свидетельствовали, что все массовые виды рыб и

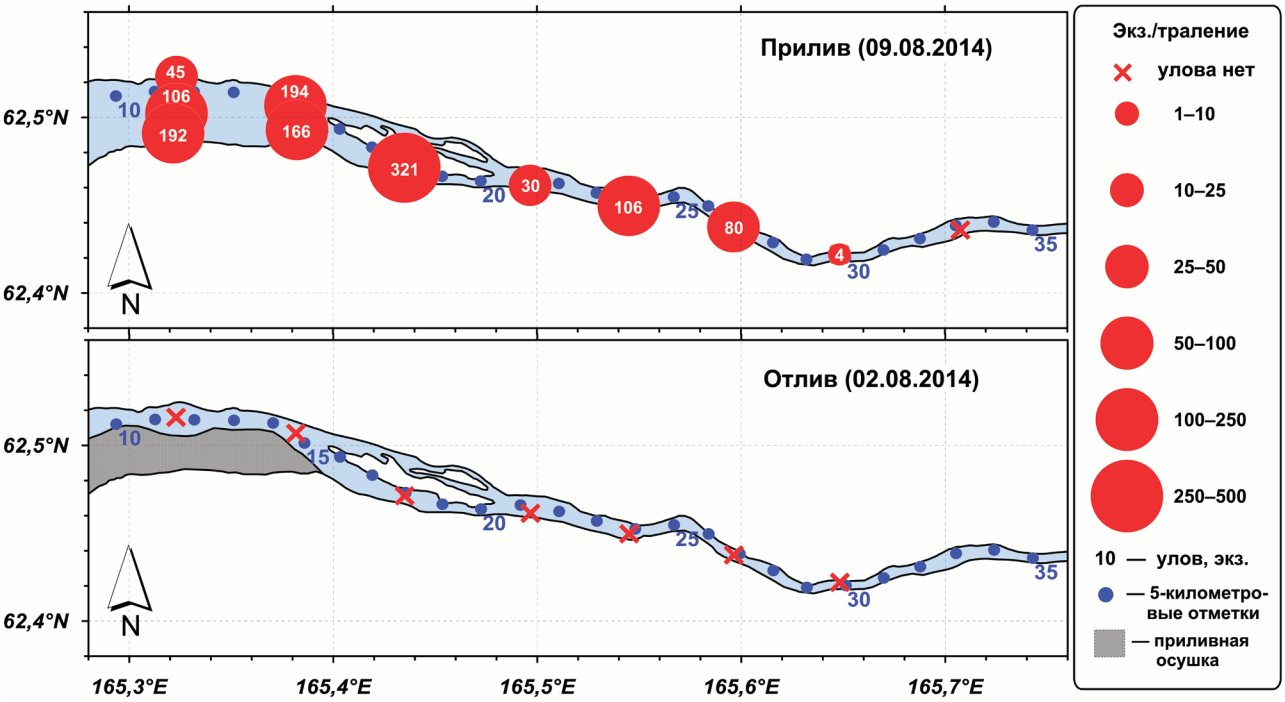

Рис. 6. Распределение суммарной численности (экз./траление) представителей эстуарного сообщества на траловых съемках в нижнем течении р. Пенжины при различных фазах приливного цикла (02.08 и 09.08.2014)

беспозвоночных (корюшки, колюшки, мизиды, равноногие раки) образовывали в пелагиали эстуарной подзоны единые группировки. В прилив часть гидробионтов могла мигрировать в р. Пенжину, а часть — в р. Таловку. В отлив все рыбы из нижнего течения скатывались с обратными течениями в верхнюю часть Пенжинской губы и смешивались между собой. Также отмечено, что в начале прилива в реки начинали мигрировать мелкие рыбы и беспозвоночные, а уже вслед за ними следовали более крупноразмерные особи. Несомненно, это связано с тем, что мелкие гидробионты более подвержены воздействию потока воды и не способны активно противостоять мощным приливным течениям, которые наблюдаются в устьевой области рек Пенжина и Таловка и на акватории Пенжинской губы.

Размерно-возрастной состав. Большинство видов рыб и нектобентосных беспозвоночных в уловах малькового невода и бим-трала имели схожие биологические показатели как в устьевой области обеих рек, так и на акватории Пенжинской губы (табл. 5, рис. 8–9). Длина тела рыб (включая и взрослых особей таких мелкоразмерных видов, как речной гольян и пестроногий подкаменщик) по большей части не превышала 100 мм, а масса — 15 г. Лишь для некоторых массовых видов жилых пресноводных рыб (валек, хариус и сиг-пыжьян)

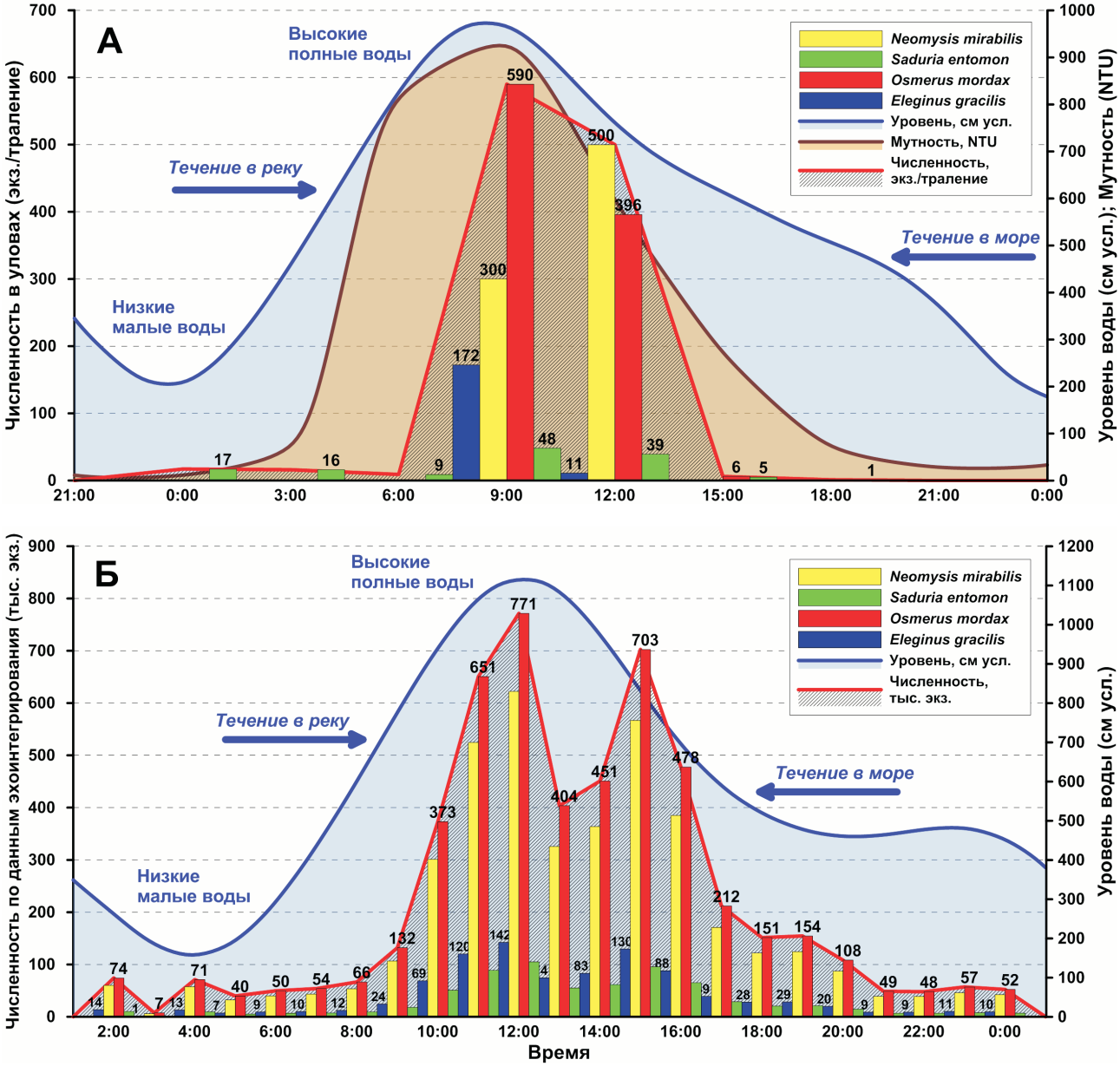

Рис. 7. Динамика изменений уровня воды (см усл.), мутности (NTU) и суммарной численности (экз./траление) некоторых массовых представителей эстуарного сообщества на суточных траловой (А, 06–07.08.2014) и гидроакустической (Б, 11–12.08.2014) станциях, выполненных в устьевой области р. Пенжины в августе 2014 г.

Таблица 5. Размерный состав молоди рыб и нектобентоса в эстуарии рек Пенжина и Таловка в августе 2014 г.

Видовой состав	Пенжина					Таловка					Пенжинская губа					*Всего: N, экз.*
	N, экз.	Длина тела *FL*, мм		Масса тела, г		N, экз	Длина тела *FL*, мм		Масса тела, г		N, экз	Длина тела *FL*, мм		Масса тела, г		
		min–max $\overline{X}$	s_x	min–max $\overline{X}$	s_x		min–max $\overline{X}$	s_x	min–max $\overline{X}$	s_x		min–max $\overline{X}$	s_x	min–max $\overline{X}$	s_x	
Молодь рыб																
Lethenteron camtschaticum	2	52–165 *109,0*	80,0	1,40–7,80 *4,60*	4,50	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	*2*
Esox lucius	–	–	–	–	–	1	104	–	8,55	–	–	–	–	–	–	*1*
Coregonus sardinella	1	64	–	2,45	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	*1*
Salvelinus leucomaenis	1	222	–	116,10	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	*1*
Prosopium cylindraceum	216	32–232 *107,7*	42,5	0,38–116,5 *15,15*	19,26	121	35–224 *116,2*	35,7	0,46–101,70 *17,42*	17,9	–	–	–	–	–	*337*
Phoxinus phoxinus	487	19–65 *35,7*	5,4	0,03–2,63 *0,35*	0,24	83	27–45 *35,3*	3,5	0,17–0,65 *0,36*	0,1	–	–	–	–	–	*570*
Cottus poecilopus	143	22–100 *51,4*	12,7	0,07–9,13 *1,42*	1,36	8	27–60 *50,9*	10,5	0,17–1,69 *1,13*	0,6	–	–	–	–	–	*151*
Lota lota leptura	1	226	–	62,90	–	1	212	–	57,80	–	–	–	–	–	–	*2*
Gasterosteus aculeatus	2	76–83 *80,0*	5,0	5,00–5,50 *5,20*	–	2	37–85 *61,0*	33,9	0,37–6,75 *3,56*	4,5	–	–	–	–	–	*4*
Thymallus arcticus mertensii	208	36–297 *107,9*	69,3	0,25–322,00 *33,08*	56,90	109	33–277 *81,0*	44,9	0,27–274,60 *13,72*	40,9	–	–	–	–	–	*317*
Coregonus subautumnalis	15	33–138 *61,3*	23,1	0,27–35,60 *3,87*	8,81	2	57–128 *92,5*	50,2	1,39–20,10 *10,75*	13,2	–	–	–	–	–	*17*
C. lavaretus pidschian	17	53–241 *100,5*	63,7	1,58–190,90 *29,19*	53,66	45	57–206 *138,7*	37,8	1,99–116,30 *35,58*	26,7	–	–	–	–	–	*62*
Oncorhynchus keta	98	38–82 *52,0*	7,1	0,37–5,31 *1,29*	0,65	9	41–57 *48,9*	5,3	0,58–1,38 *0,92*	0,3	54	37–81 *54,0*	8,3	0,31–5,50 *1,53*	0,83	*161*
Pungitius pungitius	35	22–40 *30,6*	4,4	0,04–0,37 *0,18*	0,08	1	31	–	0,18	–	40	22–58 *39,1*	8,9	0,03–1,22 *0,42*	0,28	*76*
Megalocottus platycephalus	56	34–116 *68,9*	23,3	0,63–27,60 *7,09*	7,29	8	39–103 *62,0*	25,7	0,90–19,18 *6,08*	8,0	1	97	–	14,59	–	*65*
Osmerus mordax	191	37–89 *66,2*	9,6	0,32–4,50 1,64	0,81	2	55–55 *55,0*	–	0,73–0,79 *0,76*	0,0	22	43–91 *65,5*	9,5	0,41–4,35 *1,58*	0,79	*215*
Hypomesus olidus	230	28–117 *64,2*	17,6	0,12–13,36 *2,49*	2,49	1	84	–	5,48	–	21	38–109 *66,0*	22,3	0,29–14,18 *3,33*	3,91	*252*
Osmeridae gen. sp. (juv.)	41	26–43 *33,5*	4,8	0,10–0,42 *0,22*	0,11	–	–	–	–	–	15	25–39 *28,8*	3,9	0,01–0,29 *0,09*	0,08	*56*
Salvelinus malma	1	245	–	156,70	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	*1*
Clupea pallasii	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	98	–	5,58	–	*1*
Eleginus gracilis	86	32–60 *43,2*	*6,0*	*0,27–1,62* *0,67*	0,28	1	57	–	1,24	–	21	37–91 *55,7*	12,5	0,39–4,98 *1,47*	1,07	*108*
Нектобентос																
Saduria entomon	99	15–46 *30,2*	5,9	0,12–1,64 *0,66*	0,34	1	31	–	0,76	–	6	12–48 *25,2*	15,9	0,03–2,08 *0,66*	0,89	*106*
Gammarus setosa	27	10–30 *22,4*	5,0	0,02–0,24 *0,18*	0,04	10	14–26 *20,0*	3,9	0,12–0,21 *0,16*	0,03	46	10–34 *21,3*	4,9	0,08–0,27 *0,17*	0,04	*83*
Eogammarus kugi	12	22–26 *24,5*	1,7	0,18–0,21 *0,20*	0,01	3	18–20 *19,0*	1,4	0,15–0,16 *0,15*	0,01	12	16–24 *21,0*	3,5	0,13–0,19 *0,17*	0,03	*27*
Neomysis mirabilis	41	10–40 *24,1*	7,5	0,02–0,18 *0,09*	0,04	18	12–38 *25,6*	8,1	0,03–0,17 *0,10*	0,04	65	10–36 *23,2*	6,0	0,02–0,16 *0,09*	0,03	*124*
Crangon sp.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	31	26–77 *62,3*	13,9	0,14–3,21 *1,90*	0,81	*31*
Idothea ochotensis	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	45	14–44 *28,4*	7,4	0,12–0,35 *0,20*	0,06	*45*

Примечание: *FL* — длина тела (AC) (Правдин, 1966); min–max — минимум–максимум; $\overline{X}$ — среднее; s_x — стандартное отклонение

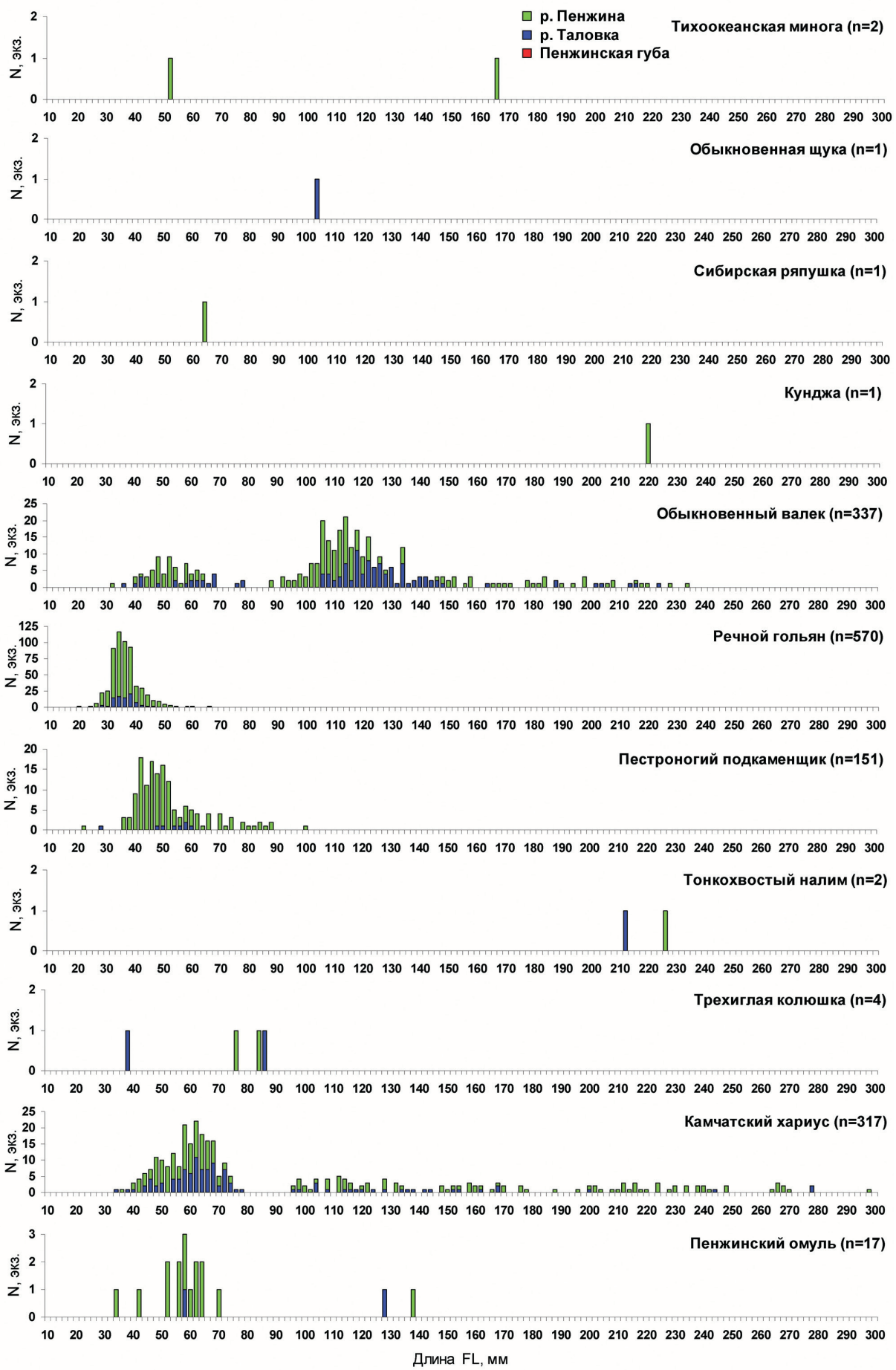

Рис. 8. Размерный состав молоди рыб в эстуарии рек Пенжина и Таловка в августе 2014 г.

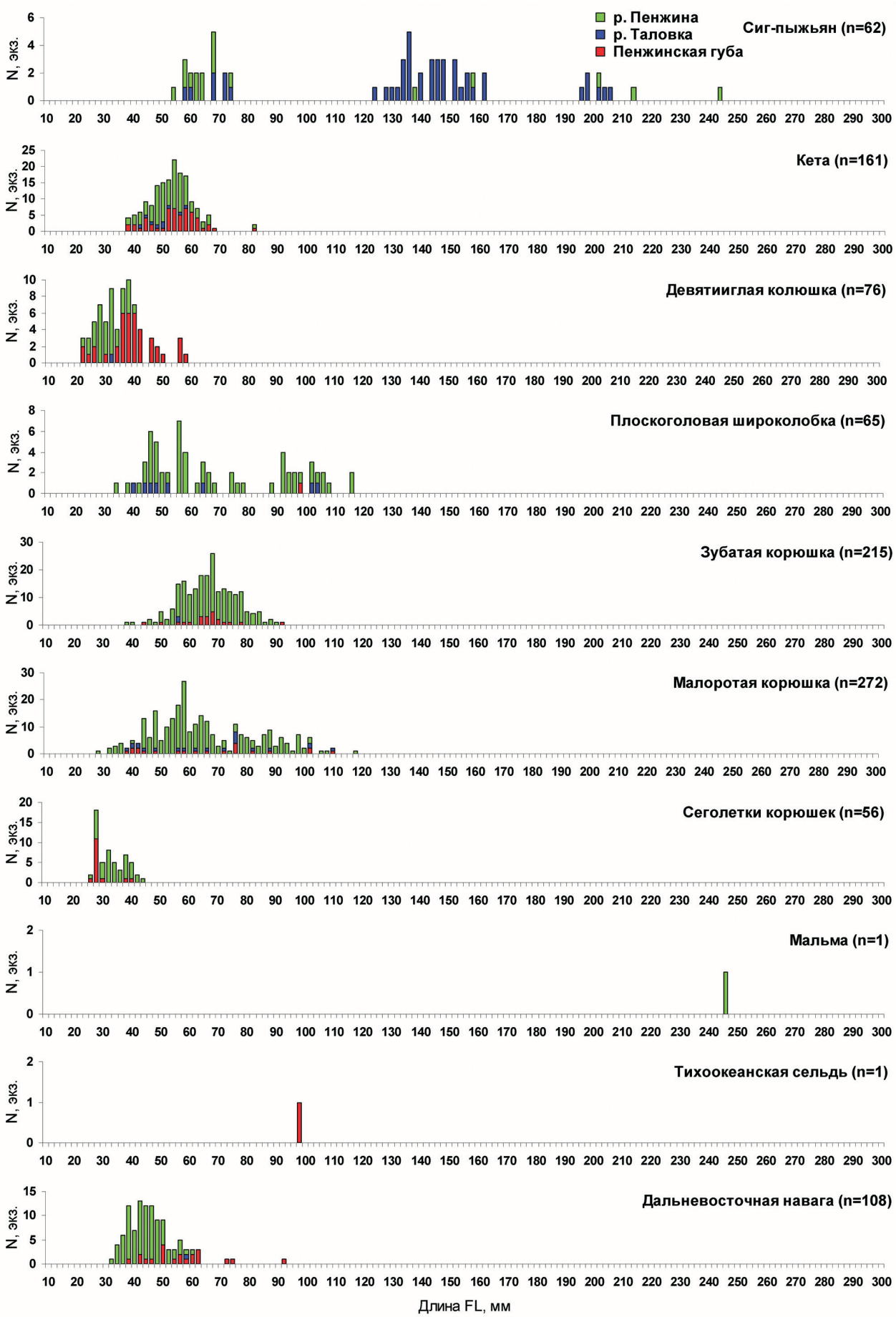

Рис. 9. Размерный состав молоди рыб в эстуарии рек Пенжина и Таловка в августе 2014 г.

был характерен более широкий размах колебаний длины и массы тела, обусловленный тем, что в период неводных съемок в нижнем течении рек Пенжина и Таловка в мальковом неводе часто встречались особи этих видов старше возраста 0+ с длиной тела более 100 мм.

Самыми мелкоразмерными рыбами в наших уловах были речной гольян, девятииглая колюшка, сеголетки дальневосточной наваги, зубатой и малоротой корюшек (сеголеток корюшек отдельно в уловах не дифференцировали). Длина тела у этих видов колебалась в пределах от 20 до 70 мм (масса от 0,01 до 3,00 г), однако преобладали особи длиной 30–40 мм и массой 0,10–0,60 г (данные о средних значениях длины и массы тела представлены в табл. 5). Большинство других видов рыб (сибирская ряпушка, пестроногий подкаменщик, трехиглая колюшка, пенжинский омуль, кета, плоскоголовая широколобка, зубатая и малоротая корюшки, тихоокеанская сельдь) имели, как правило, длину тела в пределах 40–100 мм и массу 0,30–15,00 г. Модальная размерная группа у массовых представителей указанных рыб составляла 50–70 мм (рис. 8–9), при массе от 0,65 до 3,88 г.

Диапазон колебаний длины тела обыкновенного валька, камчатского хариуса и сига-пыжьяна в уловах малькового невода в нижнем течении рек Пенжина и Таловка достигал 32–297 мм, масса — 0,25–332,00 г (табл. 5). У валька преобладали рыбы двух модальных и возрастных групп: сеголетки длиной 40–70 мм (массой 0,38–4,08 г) и годовики 100–130 мм (7,10–24,20 г). Реже в уловах встречались более крупные двух- и трехлетние особи длиной более 130 мм (при максимуме 232 мм и 116,50 г). У молоди хариуса также явно выделялась основная модальная группа 40–70 мм (0,44–4,08 г), которую формировали сеголетки. Хариус более старших возрастов (1+…5+), длиной 100–300 мм и массой 10,10–322,00 г, в уловах малькового невода встречался примерно в равных количествах (рис. 8). У сига-пыжьяна можно было выделить уже три модальные размерные группы: сеголеток длиной 50–80 мм и массой 1,58–3,92 г; особей 120–170 мм и 16,10–49,60 г (эту группу формировали рыбы в основном возраста 1+…2+, реже 3+); а также рыб размерами 190–250 мм (83,60–190,9 г), возраст которых составлял 3+.

У двух экземпляров личинок (пескороек) тихоокеанской миноги, выловленной мальковым неводом в основном русле р. Пенжины, длина и масса составили 165 и 52 мм, 7,80 и 1,40 г соответственно. Молодь обыкновенной щуки (1 экз. из р. Таловки), кунджи и мальмы (по 1 экз. из р. Пенжины) имела длину и массу тела 104 мм (8,55 г), 222 мм (116,10 г) и 245 мм (156,70 г). Длина и масса тела двух экземпляров тонкохвостого налима, пойманных в устьевой области рек Пенжина и Таловка, были равны 226 мм (62,9 г) и 212 мм (57,80 г) соответственно (табл. 5, рис. 8–9).

Среди нектобентосных беспозвоночных, отмеченных в траловых и неводных уловах, размеры большинства равноногих (*S. entomon*, *I. ochotensis*), разноногих (*G. setosa*, *E. kugi*) раков, а также мизид (*N. mirabilis*) варьировали в пределах от 10 до 50 мм при массе 0,01–2,00 г, однако чаще всего встречались особи длиной 10–20 мм и массой 0,15–0,20 г (табл. 5, рис. 10). Размеры единственного представителя десятиногих раков — креветки *Crangon* sp. — колебались от 26 до 77 мм, масса — 0,14–3,21 г, но доминировали в уловах особи этого вида длиной 60–70 мм и массой 0,15–1,20 г.

В целом отмечено, что по мере продвижения от пресноводной подзоны ПРз в сторону Пенжинской губы средние размеры молоди массовых пресноводных жилых рыб (гольян, подкаменщик, валек, хариус, омуль и сиг-пыжьян) постепенно уменьшались, а в районе устья рек Пенжина и Таловка встречались исключительно сеголетки указанных видов. Размеры и возраст девятииглой колюшки были максимальными в отрытых водах Пенжинской губы (в подзонах ППп и ППз), а в устьевой области рек встречалась в основном молодь этого вида длиной 20–40 мм (рис. 9). Сеголетки корюшек были широко распространены по всей акватории эстуарной подзоны ЭСз, где нагуливались совместно с рыбами более старших возрастных групп (преимущественно возраста 1+…2+). Мелкоразмерные особи таких представителей нектобентоса, как *S. entomon* и *N. mirabilis*, преобладали, как правило, на периферии подзоны ЭСз (на мелководных ее участках), тогда как крупные особи чаще встречались в уловах в центральной, более глубоководной части губы. У других гидробионтов отличительных особенностей распределения особей разного размера на акватории эстуария не выявлено.

Питание. По данным трофологического анализа, в составе пищи молоди рыб в пресноводной (ПРз) и пресноводной переходной (ПРп) подзонах

эстуария рек Пенжина и Таловка отмечено 13 компонентов (табл. 6). Основными объектами питания молоди всех видов рыб (валек, гольян, подкаменщик, хариус, кета, омуль, пыжьян) в нижнем течении рек были представители речного бентоса и дрифта — личинки и имаго различных амфибиотических насекомых (веснянок Ephemeroptera, поденок Plecoptera, разнообразных двукрылых Diptera, комаров-звонцов Chironomidae, ручейников Trichoptera). Реже в желудках у хариуса встречали также имаго стрекоз Odonata, водяных клопов Heteroptera и жуков Coleoptera, а у гольяна и кеты — паука-серебрянку *Argyroneta aquatica*. В пище подкаменщика иногда отмечали молодых щитней Triopsidae. В желудках мелких особей гольяна (менее 40 мм), особенно на участках, расположенных выше по течению рек, преобладали остатки различных микроскопических пресноводных организмов (диатомовые и зеленые микроводоросли, коловратки, мелкий речной зоопланктон и др.), составлявшие в сумме около 36% массы пищи.

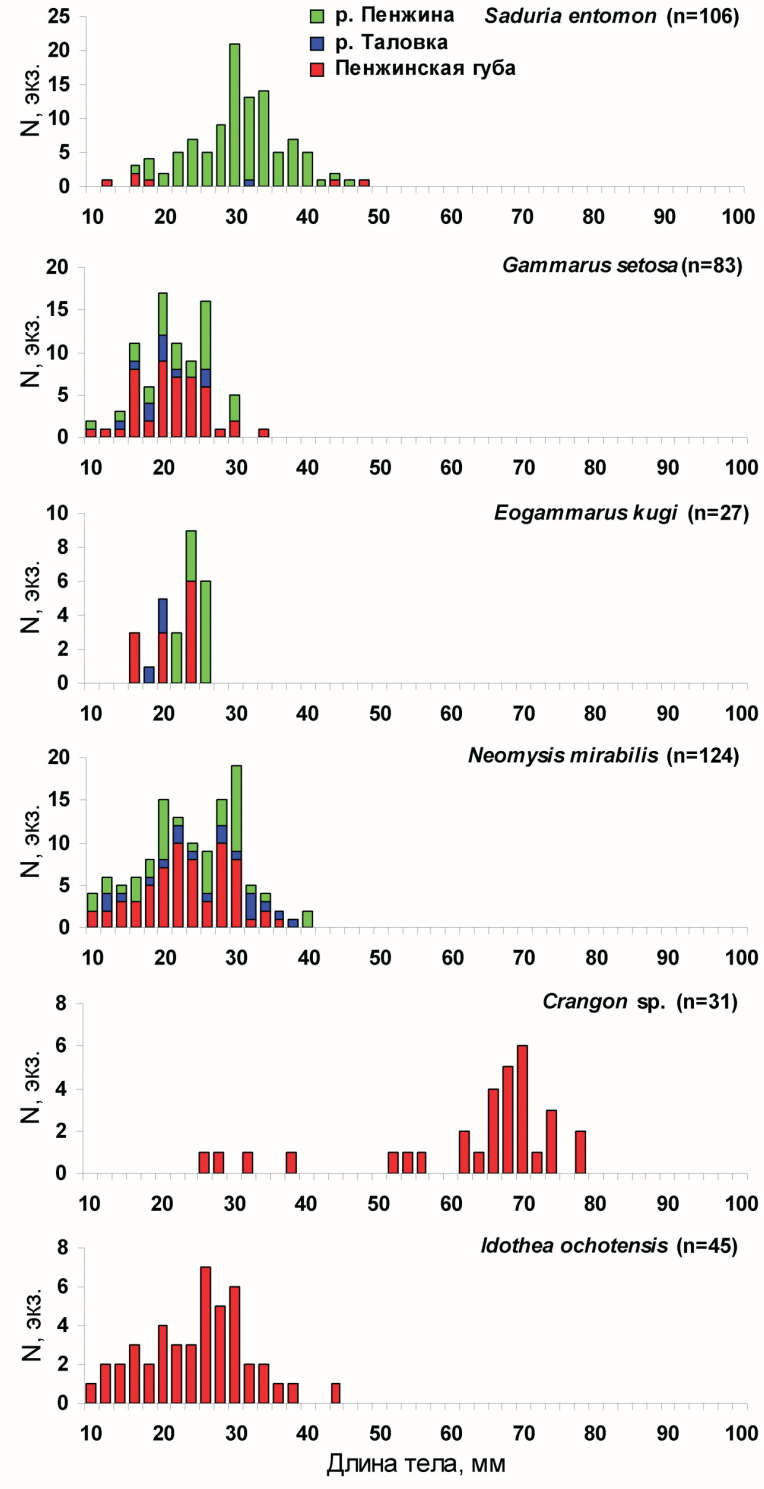

Рис. 10. Размерный состав нектобеносных беспозвоночных в эстуарии рек Пенжина и Таловка в августе 2014 г.

Отмечено, что по направлению к устьям рек состав пищи молоди рыб начинал меняться. Так, в переходной подзоне ПРп в пище у таких видов, как омуль и пыжьян (которые чаще всего встречались в уловах именно на этих участках), начинали преобладать молодые особи массовых представителей эстуарного нектобентоса — мизиды *N. mirabilis* (длиной менее 15 мм), суммарная доля которых в желудках у этих рыб превышала 50% (табл. 6). В результате, по данным кластерного анализа, валек, подкаменщик и гольян, а также омуль и пыжьян, формировали два отдельных кластера, т. е. потребляли наиболее сходную пищу. Существенно отличалось от других видов рыб в ПРз питание молоди хариуса и кеты (рис. 11).

В нижнем течении рек молодь всех видов рыб интенсивно питалась: у некоторых особей частные индексы наполнения желудков (ИНЖ) могли достигать более 1000‰. У валька, хариуса, кеты, омуля и пыжьяна все исследованные желудки содержали пищу. Минимальная средняя накормленность (ИНЖ 80‰) отмечена у подкаменщика (при 10% пустых желудках в выборках), а максимальная — у пыжьяна (384‰). У других видов рыб средние ИНЖ составляли 166–332‰ (табл. 6).

На основной части эстуарной подзоны ЭСз основу пищи всех видов рыб (за исключением лишь девятииглой ко-

люшки) составляла молодь мизиды *N. mirabilis* (табл. 7). Причем доля этого рачка в желудках большинства рыб в приустьевой части рек (т. е. в местах массовых концентраций мизид) очень часто достигала 100% массы пищи. В нижнем течении рек Пенжина и Таловка, куда рыбы заходили с приливом, в составе их пищи начинали встречаться также типичные пресноводные обитатели — личинки амфибиотических насекомых (веснянки и поденки), личинки и имаго двукрылых. Очень часто в желудках рыб в устьевой области отмечали также амфипод рр. *Gammarus и Eogammarus* (эти рачки составляли основу пищи шикоролобки — типичного представителя донных сообществ). Наоборот, по мере миграции рыб с отливом в открытые воды Пенжинской губы (в сторону прибрежной подзоны ППз) в желудках у большинства видов начинали в массе встречаться

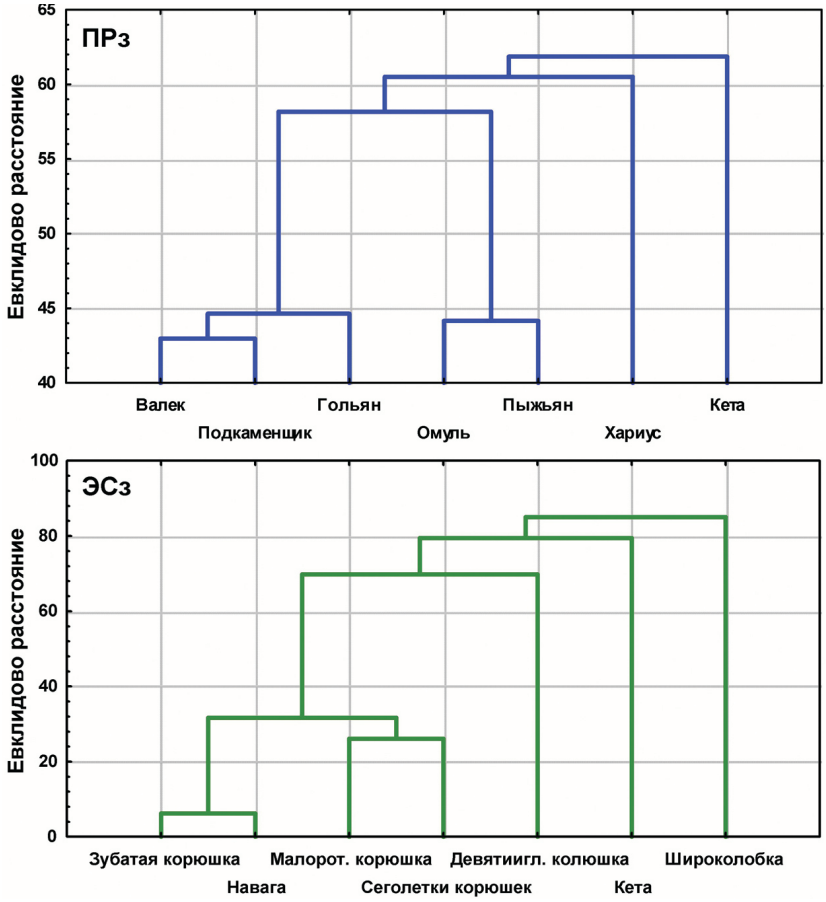

Рис. 11. Различия состава пищи молоди рыб в пресноводной (ПРз) и эстуарной (ЭСз) подзонах эстуария рек Пенжина и Таловка в августе 2014 г.

Таблица 6. Состав пищи (% массы) молоди рыб в пресноводной (ПРз) и пресноводной переходной (ПРп) подзонах эстуария рек Пенжина и Таловка в августе 2014 г.

Состав пищи	Валек	Гольян	Подкамен–щик	Хариус	Кета	Омуль	Пыжьян
Neomysis mirabilis (juv.)	–	–	–	–	–	64,1	52,2
Triopsidae (juv.)	–	–	1,1	–	–	–	–
Odonata (imago)	–	–	–	0,4	–	–	–
Ephemeroptera (larvae)	62,3	39,8	37,0	22,8	3,6	10,0	45,5
Plecoptera (larvae)	5,8	5,5	25,5	7,0	58,6	–	–
Heteroptera (imago)	–	–	–	0,2	–	–	–
Coleoptera (imago)	–	–	–	1,7	–	–	–
Diptera (imago)	12,9	15,1	–	60,4	32,8	25,7	2,3
Diptera (larvae)	–	0,4	–	2,3	3,2	–	–
Chironomidae (larvae)	14,5	1,5	7,4	–	–	0,2	–
Trichoptera (larvae)	4,5	1,5	29,0	5,1	–	–	+
Argyroneta aquatica (imago)	–	0,1	–	–	1,8	–	–
Varia (остатки)	–	36,1	–	0,1	–	–	–
Накормленность (ИНЖ), ‰	165,6	236,0	79,8	278,9	255,8	331,5	384,1
Кол-во рыб, экз.	78	95	70	120	20	13	29
Пустых желудков, %	0	1,1	10,0	0	0	0	0
Средняя длина рыб, см	7,1	3,9	5,5	6,6	4,8	5,9	10,1
Средний вес рыб, г	6,53	0,45	1,67	6,57	0,96	1,72	19,39

Примечание: + — менее 0,1%

типичные представители неритического морского зоопланктона: ветвистоусые рачки р. *Evadne* и веслоногие раки р. *Eurytemora*, фурцилии эвфаузиид Euphausiacea, молодь кумовых раков Cumacea. Сеголетки корюшек в открытых водах Пенжинской губы наиболее часто потребляли самых мелких особей *N. mirabilis* (длиной менее 5 мм), а также веслоногих, т. к. эти ракообразные, по всей видимости, более доступны для них из-за своих малых размеров. Веслоногих также часто отмечали и в питании малоротой корюшки и девятииглой колюшки, которые по способу питания в большей степени являются планктофагами. В итоге, в эстуарной подзоне ЭСз по степени сходства пищи в наиболее близкие кластеры попадали зубатая корюшка и навага, малоротая корюшка и сеголетки корюшек, а отдельно выделялись девятииглая колюшка, кета и широколобка (рис. 11).

На акватории Пенжинской губы (также как и в нижнем течении рек), молодь всех видов рыб очень интенсивно питалась, а частные ИНЖ у некоторых из них (навага, широколобка, кета, девятииглая колюшка) могли достигать более 1200‰. Несмотря на то, что у некоторых видов (например, корюшки и колюшки) доля рыб с пустыми желудками в отдельных выборках могла составлять 20–40%, средняя накормленность рыб была все равно очень высокой и достигала у большинства видов 220–500‰ (табл. 7). При этом максимальные средние ИНЖ в эстуарной подзоне ЭСз были отмечены у широколобки (ок. 680‰) и наваги (750‰).

В целом было установлено, что наиболее разнообразное питание из рыб, встречающихся в эстуарной подзоне ЭСз, наблюдалось у молоди кеты. Это, по-видимому, было обусловлено особенностями ее миграций в эстуарии, т. к. для кеты этот водный объект не является основным местом обитания или нагула и служит лишь транзитной зоной в период ее откочевки в воды Охотского моря после ската из рек. Всего за период исследований в желудках у молоди кеты в ЭСз зарегистрировано 8 компонентов, что является максимальным значением среди всех рыб (табл. 7). В этой зоне кета, также как и все другие рыбы, активно питалась мизидами. На внешней границе ЭСз (на расстоянии более 25 км от устьевого створа в сторону открытой части Пенжинской губы) в питании молоди (как и у других рыб) начинали встречаться пелагические веслоногие рачки р. *Eurytemora*. Иногда крупные сеголетки кеты в ЭСз начинали хищничать и поедали также молодь некоторых других рыб (корюшек и колюшек). При этом в желудках кеты в открытых водах губы одновременно присутствовали также имаго двукрылых и гаммарусы, съеденные, по-видимому, еще в устьевой области рек и не успевшие перевариться. На наш взгляд, присутствие речной пищи в желудках рыб, выловленных в 25 км от устья, косвенно свидетельствует о том, что молодь кеты способна достаточно быстро мигрировать по акватории Пенжинской губы, чему способствуют мощные отливные течения. Таким образом, молодь кеты во всех районах эстуария рек Пенжина и Таловка

Таблица 7. Состав пищи (% массы) молоди рыб в эстуарной (ЭСз) и прибрежной (ППз) подзонах эстуария рек Пенжина и Таловка в августе 2014 г.

Состав пищи	Корюшки			Широколобка	Навага	Кета		Девятииглая колюшка	
	Зубатая	Малоротая	Сеголетки						
	ЭСз	ЭСз	ЭСз	ЭСз	ЭСз	ЭСз	ППз	ЭСз	ППз
Evadne sp.	–	–	–	–	–	–	–	1,3	–
Eurytemora spp.	0,4	23,0	44,3	–	4,4	–	–	85,5	99,1
Neomysis mirabilis (juv.)	99,4	69,5	55,0	25,9	94,7	17,9	23,2	–	–
Gammaridae (juv.)	0,2	3,5	–	72,7	–	1,8	–	–	–
Saduria entomon (juv.)	–	0,2	–	1,4	–	–	–	–	–
Cumacea (juv.)	–	–	–	–	0,9	–	–	–	–
Euphausiacea (furcilia)	–	–	–	–	–	–	–	0,5	–
Ephemeroptera (larvae)	–	–	–	–	–	0,3	–	–	–
Plecoptera (larvae)	–	0,6	–	–	–	25,4	–	–	–
Diptera (imago)	–	3,2	0,7	–	–	53,3	76,8	12,7	0,9
Argyroneta aquatica (imago)	–	–	–	–	–	0,2	–	–	–
Osmeridae gen. spp. (juv.)	–	–	–	–	–	0,5	–	–	–
Pungitius pungitius (juv.)	–	–	–	–	–	0,6	–	–	–
Накормленность (ИНЖ), ‰	225,5	229,4	309,9	681,5	749,2	413,6	222,6	283,1	463,3
Кол-во рыб, экз.	82	70	55	13	58	106	4	33	24
Пустых желудков, %	22,0	20,0	21,8	0	0	5,7	0	36,4	0
Средняя длина рыб, см	6,7	6,8	3,2	6,7	4,6	5,3	5,9	3,4	4,1
Средний вес рыб, г	1,77	3,06	0,18	7,00	0,85	1,38	1,86	0,28	0,46

по составу пищи значительно отличалась от других видов рыб (рис. 11), что было связано с ее активными миграциями по акватории и быстрой сменой различных биотопов обитания (пресноводных, эстуарных и прибрежно-морских).

Антропогенное воздействие. Антропогенная нагрузка на экосистему эстуария рек Пенжина и Таловка практически отсутствует, поскольку хозяйственная и промысловая деятельность в их устьевой области минимальна.

В нижнем течении и в устьевой области р. Таловки населенных пунктов нет. На расстоянии около 223 км от ее устья, на берегу правого притока р. Энычаваям, расположено единственное село одноименного названия. В устье р. Пенжины (на правом берегу в 12 км от ее устьевого створа) находится с. Манилы (с численностью населения около 800 жителей) (Камчатский край.., 2013). Из промышленных предприятий на территории села расположена лишь дизельная электростанция (ДЭС) общей мощностью 5МВт/ч, которая, однако, сейчас работает лишь на 5–10% своей мощности и ежегодно потребляет не более 100 т дизельного топлива (рис. 12). Поблизости от нее расположен недостроенный тепловой блок для выработки энергии из угля, который в настоящее время не действует (и, по-видимому, достроен уже никогда не будет). ДЭС обеспечивает электроэнергией села Манилы и Каменское (правый берег р. Пенжины, 65 км от устья). Вероятно, с этого предприятия могут сбрасывать промышленные отходы в реку. Также возможен некоторый сток в реку бытовых и хозяйственных вод непосредственно из с. Манилы с водами р. Манилки, которая протекает по территории села и впадает в р. Пенжину. Вместе с тем, за весь период наших наблюдений никаких внешних признаков влияния такого рода загрязнений на качество вод в реке в районе с. Манилы отмечено не было.

Самое незначительное воздействие на среду обитания гидробионтов (преимущественно на донные сообщества) в районе с. Манилы может оказывать также водный и дорожный транспорт. В период навигации (с июня по октябрь–ноябрь) в пределах села на берегу р. Пенжины периодически происходит перегруз небольших транспортных судов, которые доставляют грузы в Пенжинский р-он из краевого центра (г. Петропавловск-Камчатский). Впоследствии часть этих грузов может перегружаться на небольшие самоходные баржи (стоянка которых расположена здесь же) (рис. 13), которые доставляют грузы в поселки, расположенные выше по течению р. Пенжины (села Каменское, Слаутное, Аянка), а также в села Таловка и Парень. Портовые сооружения на берегу реки отсутствуют, а выгрузка и загрузка судов производятся в полный отлив, когда суда осыхают на берегу реки. В это время определенное количество загрязняющих веществ может поступать в воды реки с борта судов с льяльными водами, а также от дорожной техники. Одна-

Рис. 12. Дизельная электростанция (ДЭС), расположенная в с. Манилы на 12 км от устьевого створа р. Пенжины (на фотографии в центре виден недостроенный тепловой блок для выработки энергии из угля, в правом нижнем углу видна р. Манилка, протекающая по территории села)

ко ввиду того, что стоянка и перегруз водного транспорта производятся на небольшом участке берега реки (длиной не более 200 м), воздействие этой хозяйственной деятельности на литораль и качество вод эстуария сведены к минимуму.

Что касается промысловой деятельности, то лишь незначительная часть биологических ресурсов эстуария (преимущественно самые массовые промысловые рыбы: кета, корюшки, навага, реже — гольцы) изымается из его экосистемы коренным населением (КМНС) и жителями с. Манилы в рамках потребительского и спортивно-любительского рыболовства (рис. 14). Объемы такого изъятия оценить сложно, поскольку отчетность о вылове не предоставляется. Вместе с тем суммарный вылов рыбы местным населением на акватории эстуария, по-видимому, не превышает нескольких десятков тонн в год. Промышленная добыча рыбных ресурсов в бассейнах рек Пенжина и Таловка, а также на акватории Пенжинской губы, в настоящее время отсутствует.

Также, согласно опросным данным, местные жители могут иногда вести охоту и добывать в пределах эстуария небольшое количество перелетных птиц (гуси, утки, кулики и др.), однако основные охотничьи угодья расположены далеко за его пределами (на болотистой или горной тундре). Целенаправленную добычу морских млекопитающих жители Пенжинского района в современный период также не проводят и лишь крайне редко могут добывать ларгу, акибу, лахтака или белуху, но такой промысел можно считать случайным явлением.

Первые результаты наших полевых исследований позволили установить, что по биологическому разнообразию устьевые области рек Пенжина и Таловка существенно отличаются от других эстуариев, расположенных на п-ове Камчатка. К примеру, здесь встречаются некоторые пресноводные виды рыб, которые в большинстве других рек полуострова отсутствуют. К ним можно отнести та-

Рис. 13. Разгрузка транспортного судна «Анатолий Крашенинников» (слева) и стоянка самоходных барж (справа) на берегу р. Пенжины в районе с. Манилы

Рис. 14. Рыбацкий стан КМНС на побережье Пенжинской губы (слева) и Праздник первой рыбы в с. Манилы 26.07.2014 (справа)

ких представителей материкового пресноводного комплекса (а также некоторых узких эндемиков этих рек), как: речной гольян, обыкновенная щука, сиг-пыжьян, пенжинский омуль (эндемик), сибирская ряпушка, обыкновенный валек, камчатский хариус, голец Леванидова (эндемик), тонкохвостый налим и пестроногий подкаменщик (см. табл. 1). Большинство из вышеуказанных видов рыб (например, щука, пыжьян, налим) распространены по побережью Западной Камчатки лишь до бассейна р. Рекинники (Черешнев, 1996), устье которой расположено южнее, приблизительно в 150 км от устьевого створа рек Пенжина и Таловка.

С другой стороны, в этом эстуарии отсутствуют некоторые массовые прибрежно-морские и проходные рыбы, обычные для других рек бассейна Охотского моря (Прибрежные рыбы.., 2001; Федоров и др., 2003; Максименков, 2007; Коваль и др., 2012). Например, здесь нет звездчатой *Platichthys stellatus* и полярной *Liopsetta glacialis* камбал. Малочисленны в бассейнах рек Пенжина и Таловка (и, соответственно, в их эстуарии) большинство самых массовых на Камчатке (а также на материковом побережье Охотского моря) проходных рыб: тихоокеанские лососи р. *Oncorhynchus* (за исключением кеты), проходные гольцы (кунджа, мальма), проходная форма трехиглой колюшки. Несомненно, что такие особенности видовой структуры ихтиоценоза этого эстуария обусловлены целым комплексом разнообразных факторов, воздействующих на популяции рыб на разных стадиях их жизненного цикла (как в пресноводный, так и в эстуарный и морской периоды жизни). Однако основным из них, на наш взгляд, является физико-географическая специфика этого района.

Например, отсутствие камбал в эстуарии рек Пежина и Таловка, по-видимому, напрямую связано с особенностями гидрологического режима Пенжинской губы. Известно, что взрослые особи всех камбалообразных (даже таких эвригалинных видов, как звездчатая и полярная камбалы) ведут типично морской образ жизни и используют устьевые участки рек лишь для нагула в летний период (преимущественно, на ранних этапах онтогенеза) (Максименков, 2007; Дьяков, 2011). Как показали результаты наших гидрологических исследований в 2014 г., в летний период обширные участки верхней части Пенжинской губы находятся под влиянием мощного речного стока р. Пенжины и поэтому существенно опреснены (возможно, на расстоянии нескольких десятков или даже более ста километров) (Горин и др., 2014). Такое длительное распреснение не позволяет молоди камбал использовать этот район для нагула. Вместе с тем, этот же фактор способствует тому, что типично пресноводные виды рыб могут активно использовать устьевую область рек Пенжина и Таловка в качестве нагульной акватории в летние месяцы. Физико-географические особенности рек Пенжина и Таловка, по нашим данным, определяют и отсутствие в их бассейнах массового воспроизводства большинства самых многочисленных на п-ове Камчатка видов рыб: тихоокеанских лососей (кроме кеты), а также проходных гольцов.

В отношении биологического разнообразия бентосных сообществ эстуария рек Пенжина и Таловка можно отметить следующее. Ранее, в работе М.Б. Ивановой (по материалам экспедиции ИБМ ДВНЦ АН СССР в 1973 г.), было показано, что вершина Пенжинской губы существенно обеднена морскими литоральными сообществами. Этот вывод был подтвержден и результатами наших полевых наблюдений в 2014 г. Низкое видовое разнообразие макробентоса в этом районе вызвано не только сильным опреснением вершины Пенжинской губы, но и широким распространением по ее берегам глубоких алевритовых илов, которые являются непоходящим субстратом для большинства донных видов (Иванова, 2009; наши наблюдения). В составе бентосных сообществ на таких грунтах встречаются лишь морской таракан *S. entomon*, равноногие Amphipoda и кумовые Cumacea раки, а на отдельных участках — малощетинковые Oligochaeta и многощетинковые Polychaeta черви (Иванова, 2009). Из них, только *S. entomon* и Amphipoda можно отнести к нектобентосным гидробионтам, и именно они (наряду с мизидами) и доминировали в наших траловых и неводных уловах.

Несмотря на низкое биологическое разнообразие сообществ макробентоса, эстуарий рек Пенжина и Таловка по биологической продуктивности существенно превосходит все объекты подобного рода, исследованные нами ранее на п-ове Камчатка. Об этом свидетельствуют показатели относительной численности молоди рыб и нектобентосных животных, обитающих на его акватории в летний период. Так, по данным тралового лова, средняя плотность распределения молоди рыб в слое 0–2 м в эстуарии рек Пенжина и Таловка в

августе 2014 г. составила 467,5 экз./км^2, тогда как во всех других объектах, исследованных нами ранее в 2010–2013 гг. (эстуарии рек Камчатка, Хайрюзова, Белоголовая, Ковран), этот показатель в среднем не превышал 100–300 экз./км^2 (Коваль и др., 2010a, 2012; Koval, Gorin, 2013).

О высокой биологической продуктивности этого эстуария может свидетельствовать также и узкий пищевой спектр (пищевая ниша) молоди всех видов рыб, нагуливающейся на его акватории, в совокупности с очень высокой интенсивностью питания. Данный факт подтверждает благоприятные пищевые условия и отсутствие пищевой конкуренции в сообществах гидробионтов в водах этого водного объекта. Так, по данным В.В. Максименкова и Т.В. Максименковой (Максименков, 2007; Максименкова, Максименков, 2013, 2014), в различных эстуариях рек Карагинского залива, а также в эстуариях рек Камчатка, Авача (Восточная Камчатка), Большая, Хайрюзова, Ковран (Западная Камчатка), у большинства видов молоди рыб спектр питания существенно шире и включает практически все доступные кормовые организмы (зоопланктон, нектобентос, речной дрифт и бентос, молодь и личинки рыб и др.). При этом средние индексы наполнения желудков у рыб, как правило, не превышают 200‰ и лишь в исключительных случаях могут достигать 400–500‰ и более, тогда как в эстуарии рек Пенжина и Таловка средние значения ИНЖ свыше 200‰ — вполне обычное явление (см. табл. 7).

Также наши наблюдения показали, что трофическая структура эстуария рек Пенжина и Таловка (как и многих других макро- и гиперприливных эстуариев мира), по-видимому, базируется на стоке органического вещества из рек (сестонный дрифт). Такие особенности этих водных экосистем обусловлены повышенной мутностью воды под воздействием мощных реверсивных приливных течений. В результате, первичная продукция фитопланктона и фитобентоса в этих эстуариях практически отсутствует. Первичными потребителями речной органики в таких эстуариях являются бактериопланктон и нектобентос, которые являются основой всей дальнейшей пищевой цепи (Green, 1968; McLusky, Elliott, 2004; Treatise.., 2011; Day et al., 2012).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В августе 2014 г. длина зоны смешения речных и морских вод в гиперприливном эстуарии рек Пенжина и Таловка превышала 50–60 км, а на его акватории выделялось три основных условных подзоны: пресноводная (с соленостью 0–0,1‰), эстуарная (0–12,3‰) и прибрежная (11,2–18,9‰). В каждой из них состав пелагических сообществ различался, а их границы постоянно перемещались в ходе суточного приливного цикла. Основной отличительной чертой абиотических условий в эстуарной подзоне была повышенная мутность воды.

В составе сообщества молоди рыб и нектобентоса эстуария отмечены 1 вид рыбообразных, 19 видов рыб и 6 видов беспозвоночных. Нижнее течение рек (пресноводная подзона) населяли типичные представители пресноводной ихтиофауны (гольян, хариус, валек, подкаменщик, пыжьян, омуль, налим, щука, ряпушка). В эстуарной подзоне доминировали полупроходные и проходные рыбы (корюшки, навага, девятииглая колюшка, кета, широколобка), а также солоноватоводные беспозвоночные (мизиды, равноногие, разноногие и десятиногие раки). В пелагиали прибрежной подзоны начинали встречаться типичные представители морских экосистем (пелагические медузы). В местах соприкосновения основных зон обитания существовали переходные подзоны, в пределах которых происходило смешение сообществ между собой.

Максимальная численность и биомасса, а также плотность распределения гидробионтов наблюдались в эстуарной подзоне, а минимальная — в переходной подзоне, между пресноводной и эстуарной подзонами. На речных участках была учтена почти на порядок меньшая численность молоди рыб, чем в эстуарной подзоне, однако суммарная биомасса рыб здесь была ненамного ниже. Это было связано с высокой долей в уловах в нижнем течении рек старшевозрастных особей пресноводных рыб (валек, хариус, пыжьян). Основные скопления молоди кеты, корюшек и наваги отмечены в районе устьевой области рек Пенжина и Таловка, а также вдоль северного берега Пенжинской губы. Девятииглая колюшка была более широко распространена и массово встречалась как в устьевой области, так и на всей акватории губы, но максимальные ее скопления отмечались в устье р. Таловки. Здесь же были зарегистрированы и основные концентрации мизид и равноногих раков. По мере удаления от устьев рек в открытые воды Пенжинской губы, численность и биомасса всех гидробионтов в пелагиали постепенно сни-

жались, при этом в уловах начинала доминировать девятииглая колюшка.

Суточный миграционный цикл гидробионтов в эстуарии был четко привязан к смене фаз приливов и сопутствующим изменениям основных гидрологических характеристик (уровня, скорости и направления течений, мутности). В прилив, под воздействием обратных течений, в нижнее течение рек в массе мигрировали представители эстуарного сообщества. В отлив, когда течение было направлено в сторону губы, представители пресноводного сообщества мигрировали по направлению к устью рек. Чем выше прилив и меньше речной сток, тем на большее расстояние представители эстуарного сообщества способны проникать вглубь рек. Наоборот, при низких приливах и высоком стоке дистанция проникновения представителей пресноводного сообщества на акваторию Пенжинской губы увеличивается.

Большинство видов рыб и нектобентосных беспозвоночных в уловах мальковых орудий лова на акватории эстуария имели схожие биологические показатели. Длина тела рыб по большей части не превышала 100 мм, масса — 15 г. Лишь для некоторых массовых видов жилых пресноводных рыб (валек, хариус, пыжьян) был характерен более широкий размах колебаний длины и массы тела (за счет присутствия в уловах рыб старше возраста 0+ с длиной тела более 100 мм).

В реках основными пищевыми объектами молоди всех рыб были представители речного бентоса и дрифта (личинки и имаго различных амфибиотических и воздушных насекомых). По направлению к устьям рек состав пищи молоди рыб менялся, а в желудках начинали преобладать представители нектобентоса (мизиды и гаммарусы). На основной части эстуарной подзоны основу пищи практически всех видов рыб составляла молодь мизид. По мере миграции в открытые воды Пенжинской губы в желудках молоди рыб начинали встречаться типичные представители неритического морского зоопланктона (ветвистоусые, веслоногие и кумовые раки, фурцилии эвфаузиид). Наибольшее разнообразие пищи отмечено у молоди кеты, т. к. в ее желудках одновременно могли встречаться пресноводные, эстуарные и прибрежные кормовые организмы.

Антропогенное воздействие на экосистему эстуария минимально, ввиду практически полного отсутствия в его пределах хозяйственной и промысловой деятельности. Некоторое количество загрязняющих веществ может поступать в воды эстуария из с. Манилы со сбросами промышленных отходов дизельной электростанции, бытовыми и хозяйственными сточными водами, а также с борта транспортных судов и дорожной техники. Однако за весь период наблюдений никаких внешних признаков влияния такого рода загрязнений на качество вод в р. Пенжине отмечено не было. Промышленная добыча водных биологических ресурсов в бассейнах рек Пенжина и Таловка, а также на акватории Пенжинской губы, в настоящее время отсутствует, и лишь незначительная часть (в пределах нескольких десятков тонн в год) промысловых видов рыб (кета, корюшки, навага, гольцы) изымается из экосистемы коренным и местным населением в рамках потребительского рыболовства.

В целом наши исследования показали: по биологическому разнообразию ихтиоценоз эстуария рек Пенжина и Таловка существенно отличается от устьев других рек, расположенных на п-ове Камчатка, поскольку здесь встречаются представители материковой ихтиофауны, которые в других реках Камчатки отсутствуют (гольян, щука, пыжьян, омуль, ряпушка, валек, хариус, голец Леванидова, налим, подкаменщик). С другой стороны, в этом эстуарии отсутствуют некоторые массовые прибрежно-морские виды рыб, обычные для других рек бассейна Охотского моря (например, звездчатая и полярная камбалы), а его литораль существенно обеднена бентосными сообществами. Такие особенности видового состава ихтиоценоза эстуария напрямую связаны со спецификой физико-географических условий бассейнов рек Пенжина и Таловка, а также с особенностями гидрологического режима верхней части Пенжинской губы (прежде всего, связанных с гиперприливами).

По биологической продуктивности эстуарий рек Пенжина и Таловка существенно превосходит другие, уже исследованные устьевые области камчатских рек. Об этом свидетельствуют высокая численность и биомасса всех гидробионтов, а также высокая интенсивность питания и узкая пищевая ниша в сообществе молоди рыб, нагуливающейся на его акватории. По-видимому, основными причинами высокой продуктивности этого эстуария является мощный сток органического вещества из рек Пенжина и Таловка (который служит

основой пищевой цепи), а также практически полное отсутствие антропогенной нагрузки на его экосистему.

Результаты будущих наблюдений позволят получить новые данные об экологии обитания гидробионтов в этом водном объекте, а также окончательно выяснить трофическую структуру его экосистемы.

Исследование выполнено при частичной финансовой поддержке РФФИ в рамках научных проектов № 14-05-00510, 14-05-10043, 14-05-00549, 15-05-10198.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бугаев В.Ф., Вронский Б.Б., Заварина Л.О., Зорбиди Ж.Ч., Остроумов А.Г., Тиллер И.В. 2007. Рыбы реки Камчатки. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 488 с.

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

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: Сб. науч. тр. КамчатНИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 9. С. 40–49.

Горин С.Л. 2012. Эстуарии полуострова Камчатка: теоретические подходы к изучению и гидрологоморфологическая типизация. Итоги 10 лет исследований // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана: Сб. науч. тр. КамчатНИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 27. С. 5–12.

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

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 науч. конф. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 76–80.

Горин С.Л., Коваль М.В., Романенко Ф.А., Сазонов А.А., Терский П.Н., Шиловцева О.А., Калугин А.А. 2014. Первые результаты комплексных исследований в устьевой области реки Пенжины // Динамика и термика рек, водохранилищ и прибрежной зоны морей: Тр. VIII Междунар. конф. : в 2 т. М.: РУДН. С. 165–174.

Дьяков Ю.П. 2011. Камбалообразные (Pleuronectiformes) дальневосточных морей России (пространственная организация фауны, сезоны и продолжительность нереста, популяционная структура вида, динамика популяций). Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 428 с.

Иванова М.Б. 2009. Макробентос литорали вершины Пенжинской губы (Охотское море) // Современный мир, природа и человек: Сб. науч. трудов. Т. 1. № 2. С. 119–121.

Камчатский край: Справочник по административно-территориальному устройству. 2013. Петропавловск-Камчатский: Правительство Камчатского края. 27 с.

Карпенко В.И. 1998. Ранний морской период жизни тихоокеанских лососей. М.: ВНИРО. 165 с.

Коваль М.В. 2004. База данных лаборатории МИЛ ФГУП «КамчатНИРО» по численности, распределению и условиям обитания тихоокеанских лососей в море (RDBaseMIL). 2004 // Реестр баз данных Российского агентства по патентам и товарным знакам (Роспатент) 21 мая 2004 г. (Св-во об офиц. регистрации базы данных № 2004620132). Правообладатель: ФГУП КамчатНИРО.

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. // Бюл. № 7 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». Владивосток: ТИНРО-Центр. С. 91–106.

Коваль М.В., Лепская Е.В., Дубынин В.А., Шубкин С.В., Травин С.А. 2013. Опыт гидроакустических исследований лососей в пелагиали некоторых озер Камчатки // Бюл. № 8 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». Владивосток: ТИНРО-Центр. С. 207–225.

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. // Бюл. № 5 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы

изучения тихоокеанских лососей». Владивосток: ТИНРО-Центр. С. 215–225.

Коваль М.В., Субботин С.И., Маркевич Г.Н. 2010. 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 науч. конф. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 173–177.

Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. М.: Высшая школа. 352 с.

Максименков В.В. 2007. Питание и пищевые отношения молоди рыб, обитающих в эстуариях рек и прибрежье Камчатки. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 278 с.

Максименкова Т.В., Максименков В.В. 2013. Предварительные данные о питании рыб в эстуариях рек Хайрюзова и Ковран (северо-запад Камчатки) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Матер. XIV науч. конф. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 278–280.

Максименкова Т.В., Максименков В.В. 2014. Питание молоди некоторых лососевых рыб в эстуариях рек Хайрюзова и Ковран // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Матер. XV науч. конф. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 193–195.

Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука. 254 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.

Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть. 376 с.

Прибрежные рыбы северной части Охотского моря. 2001. (Черешнев И.А., Волобуев В.В., Хованский И.А., Шестаков А.В.) Владивосток: Дальнаука. 197 с.

Травина Т.Н., Ярош Н.В. 2009. К вопросу о питании девятииглой колюшки *Pungitus pungitius* в нижнем течении р. Большая в 2007–2008 гг. // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана: Сб. науч. тр. КамчатНИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 15. С. 88–93.

Трофимов И.К. 2004. О распределении сельди озер Нерпичье, Калыгирь и Вилюй в море и в лагунах // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Матер. IV науч. конф. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 125–140.

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.

Черешнев И.А. 1996. Биологическое разнообразие пресноводной ихтиофауны Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука. 197 с.

Able K., Fahay M. 1998. The first year in the life of estuarine fishes in the Middle Atlantic Bight. Rutgers University Press. New Jersey. USA. 343 p.

Able K., Fahay M. 2010. Ecology of Estuarine Fishes: Temperate Waters of the Western North Atlantic. The Johns Hopkins University Press. Baltimore. USA. 566 p.

Day J.W., Crump B.C., Kemp W.M., Yáñez-Arancibia A. 2012. Estuarine Ecology (Second Edition). John Wiley & Sons Inc., Hoboken. NJ. 550 p.

Elliott M., Hemingway K. 2002. Fishes in Estuaries. Blackwell Science Ltd., Oxford. 636 p.

Green J. 1968. The biology of estuarine animals. Sidgwick & Jackson. London. 401 p.

Hayne D.W. 1949. Two methods for estimating populations from trapping records // J. Mammalogy. V. 30. P. 399–411.

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 Technical Report No. 9. Third International Workshop on Migration and Survival Mechanisms of Juvenile Salmon and Steelhead in Ocean Ecosystems (April 25–26, 2013, Honolulu, USA). P. 222–227.

McLusky D.S., Elliott M. 2004. The Estuarine Ecosystem: Ecology, Threats and Management, third ed. University Press, Oxford. 214 p.

Potter I.C., Tweedley J.R., Elliott M., Whitfield A.K. 2013. The ways in which fish use estuaries: a refinement and expansion of the guild approach. Fish and Fisheries. doi: 10.1111/faf. 12050.

Treatise on estuarine and coastal science. 2011. (Editors-in-chief D. McLusky and E. Wolanski.) Academic Press. 4594 p.

Whitfield A.K., Elliott M. 2002. Fishes as indicators of environmental and ecological changes within estuaries: a review of progress and some suggestions for the future. J. Fish Biol. 61, 229–250.

Zippin C. 1958. The removal method of population estimation // J. Wildlife Manag. № 22. P. 82–90.