



ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ



<http://www.naukaran.ru>
<http://www.maik.ru>

Журнал печатает оригинальные статьи, являющиеся результатом научных исследований по всем разделам ихтиологии и биологическим основам рыбного хозяйства.



“НАУКА”

УДК 597.02/05.574.58.591.524

ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ, РАСПРОСТРАНЕНИЕ И РАССЕЛЕНИЕ РЫБ В РЕКАХ БАСЕЙНА ПЕНЖИНСКОЙ ГУБЫ

© 2018 г. М. В. Коваль¹, *, Е. В. Есин², С. Л. Горин², Р. С. Галямов¹, В. Е. Кошель³

¹Камчатский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии – КамчатНИРО,
Петропавловск-Камчатский, Россия

²Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии – ВНИРО, Москва, Россия

³Белорусское географическое общество – БГО, Минск, Беларусь

*E-mail: koval.m.v@kamniro.ru

Поступила в редакцию 19.05.2017 г.

На основании анализа результатов исследований 2014–2016 гг., неопубликованных архивных материалов и опросных сведений уточняется видовой состав и рассматривается распространение пресноводных, полупроходных и проходных рыб в крупнейших и некоторых малых реках бассейна Пенжинской губы. Показано, что в нижнем течении рек региона обитают 11 анадромных видов и самый разнообразный в северном Охотоморье пресноводный ихтиокомплекс, включающий 10 видов. Обмен пресноводной ихтиофауной в современных условиях возможен через истоки больших рек в периоды наиболее значительных весенне-летних разливов (как внутри бассейна Пенжинской губы, так и с примыкающими к нему бассейнами Восточно-Сибирского и Берингова морей). В вершине Пенжинской губы современное расселение жилых видов возможно через море – между реками, имеющими общую устьевую область. Этому способствуют мощные приливо-отливные течения и существенное распреснение устьевого взморья во время половодий.

Ключевые слова: пресноводная ихтиофауна, проходные рыбы, видовое разнообразие, распространение, миграции, эстуарий, Пенжинская губа, реки Пенжина, Таловка, Парень, Рекинники.

DOI: 10.1134/S0042875218050132

Бассейн Пенжинской губы отличается от других регионов северо-востока Азии особыми физико-географическими условиями и уникальной фауной (Куренков, 1965; Черешнев, 1996, 1998; Токранов, 2012). Главная река бассейна – Пенжина – является крупнейшей речной системой в Камчатском крае и третьей по величине (после Амура и Анадыря) на тихоокеанском побережье России (Горин и др., 2015). В её устье, в верхней части Пенжинской губы, расположен один из крупнейших эстуариев России и мира, который находится под воздействием экстремально высоких приливов (до 13 м). По рекам бассейна Пенжинской губы проходит граница ареалов многих пресноводных видов рыб материкового комплекса, поэтому здесь отмечается максимальное для северного Охотоморья разнообразие ихтиофауны (Остроумов, 1962; Куренков, 1965, 1984). Только в этом бассейне обитает эндемичный жилой сиг – пенжинский омуль *Coregonus subautumnalis*; ещё один эндемик – голец Леванидова *Salvelinus levanidovi* – воспроизводится в реках, впадающих с запада в Пенжинскую губу и зал. Шелихова на участке побережья от р. Пенжина до р. Яма (Черешнев, 1996, 1998).

История развития фауны Охотско-Камчатского зоогеографического округа указывает на ключевую роль крупных рек бассейна Пенжинской губы в заселении п-ова Камчатка пресноводными рыбами. Например, существует мнение, что отсутствие некоторых видов материкового ихтиокомплекса в камчатских реках связано с особенностями формирования рельефа в районе современного бассейна Пенжинской губы в позднем плейстоцене и голоцене (Куренков, 1965; Черешнев, 1996, 1998; Токранов, 2012). Вместе с тем данные об ихтиофауне этого труднодоступного региона остаются фрагментарными, а осведомлённость специалистов-ихтиологов о пресноводных и проходных рыбах, населяющих реки бассейна Пенжинской губы, до сих пор основывается на отрывочной и часто весьма противоречивой информации.

В 2014–2016 гг. были проведены совместные (КамчатНИРО и ВНИРО) комплексные исследования ихтиофауны и среды обитания в некоторых реках, впадающих в Пенжинскую губу. Основные результаты исследований в нижнем течении и в устьевой области крупнейших рек Пенжина и Таловка представлены в наших предыдущих публи-

Таблица 1. Основные характеристики рек бассейна Пенжинской губы

Река	Длина, км	Площадь водосбора, км ²	Средний многолетний расход воды в замыкающем створе, м ³ /с
	Ресурсы ..., 1966		Наши расчёты
Шаманка	109	2250	51.5
Пустая	205	5620	104.0
Рекинники	146	5090	71.1
Куйнвиваям	187	2420	28.4
Таловка	458	24100	230.0
Пенжина	713	73500	700.0
Тылхой	180	5950	82.5
Парень	310	13200	212.0
Кенгевеем	100	2060	47.7

кациях (Горин и др., 2015, 2016; Коваль и др., 2015а–2015г, 2017). Там же на основании скудных, а подчас и спорных литературных данных были описаны существующие представления об истории формирования пресноводной ихтиофауны этих рек (Коваль и др., 2015а). Ранее не публиковавшиеся данные, полученные в экспедиции 2015 г. на ряде малых рек бассейна Пенжинской губы, позволяют высказать ряд новых предположений о распространении и путях расселения пресноводных, полупроходных и проходных рыб в реках региона (как внутри бассейна Пенжинской губы, так и с примыкающими к нему бассейнами Восточно-Сибирского и Берингова морей).

Цель работы – уточнить видовой состав рыб бассейна Пенжинской губы и обосновать гипотезу о том, что расселение рыб в малые реки Пенжинской губы происходило из больших рек, а обмен ихтиофауной между реками возможен и в современных условиях – как через их устья, так и через верховья, т.е. бассейн Пенжинской губы следует рассматривать как единую биогеографическую область с материнским бассейном Пенжины–Таловки и дочерними бассейнами малых рек.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Полевые работы были выполнены в июле–сентябре 2014 г., июне–августе 2015 г. и марте–апреле 2016 г. в бассейне Пенжинской губы. Площадь бассейна превышает 150 тыс. км², около половины приходится на р. Пенжина и её притоки (рис. 1). Все реки, даже крупнейшие, относятся к горному или полугорному типу, девять из них имеют длину более 100 км (табл. 1). Исследованиями были охвачены: нижнее течение р. Пенжина (до 100 км от устья), включая притоки – реки Белая, Харитоня, Манилка, Первая речка; нижнее течение р. Таловка (до 75 км от устья), включая её притоки Айнын, Куюлпиль, Куюл, Эктвеем и ряд безымянных рек; самостоятельные притоки верхней части Пенжинской губы до условной линии м. Крайний–м. Этаучью, включая реки Куюл, Микина, Шестакова, Ловаты, Федотка, Колянпаны, Шестая речка (рис. 2). Рекогносцировочные пешие обследования выполнены также в бассейнах рек Пустая и Подкагерная в августе–сентябре 2015 г. (рис. 1).

Для определения видового состава и пространственного распределения рыб в летний период проводили контрольные траловые, неводные и сетные обловы. Молодь отлавливали мальковым бим-тралом (2.6 × 8.2 м) и мальковым закидным неводом (3 × 8 м), ячея в кутке этих орудий лова составляла 4 мм. Общая методика работ на траловых и неводных станциях подробно описана ранее (Коваль и др., 2010а, 2010б). Взрослых рыб ловили жаберными сетями с ячеей 25, 40, 50 и 55 мм. Суточные траловые и неводные станции проводены на удалении 12 км от устьевого створа р. Пенжина (рис. 2). На каждой станции с интервалом в 2 или 3 ч выполняли контрольные траления или неводные обловы. Всего в 2014–2015 гг. выполнено 139 траловых и 152 неводных обловов (из них 38 и 28 соответственно на трёх траловых и двух неводных суточных станциях), а также 151 облов жаберными сетями в 14 точках эстуария и нижнего течения рек. Зимой 2016 г. оценку видового состава и распределения рыб проводили на основании анализа уловов ставных вентерей при потребительском промысле корюшек (*Osmeridae*), а также в ходе удебного лова. Суммарно выловлено в 2014 г. 8917 экз. молоди и 615 экз. взрослых рыб; в 2015 г. – 14655 и 711 экз.; в 2016 г. – 0 и 359 экз.

Кроме того, в работе использованы неопубликованные архивные материалы экспедиций (а также эпизодических наблюдений) Камчатрыбвода и КамчатНИРО в бассейнах рек Пенжина (1975, 1982–1984, 1989–1991, 1993, 2002, 2005, 2008, 2010, 2012 гг.), Таловка (1979–1981, 1989–1991, 2011 гг.) и Рекинники (1979 г.); опросная



Рис. 1. Крупнейшие речные системы в бассейне Пенжинской губы. Бассейны рек: I – Пенжинской губы, II – Гижига, III – Колыма, IV – Анадырь, V – Анапка. Реки: 1 – Пенжина, 2 – Белая, 3 – Оклан, 4 – Таловка, 5 – Энычаваям, 6 – Куюл, 7 – Куйнвиваям, 8 – Рекинники, 9 – Пустая, 10 – Шаманка, 11 – Кенгевеем, 12 – Парень, 13 – Колымак, 14 – Тылхой, 15 – совместная устьевая область рек Пенжина, Таловка, Парень и Тылхой. Районы возможного образования сквозного водного пути между смежными бассейнами рек: 16 – Парень и Чёрная (Гижига, Охотское море), 17 – Парень и Омолон (Колыма, Восточно-Сибирское море), 18 – Пенжина и Омолон (Колыма, Восточно-Сибирское море), 19 – Белая (Пенжина) и Майн (Анадырь, Берингово море), 20 – Энычаваям (Таловка) и Белая (Пенжина), 21 – Куйнвиваям и Куюл (Таловка), 22 – Рекинники и Анапка (Берингово море).

информация и фотоматериалы, полученные от местных рыбаков, занимавшихся потребительским рыболовством в реках Оклан, Куйнвиваям, Кенгевеем, Парень, Тылхой, Пустая и Подкагерная.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Анализ собственных и архивных данных, фотоматериалов и опросных сведений позволил уточнить состав ихтиофауны рек, впадающих в Пенжинскую губу (Коваль и др., 2015а). Установ-

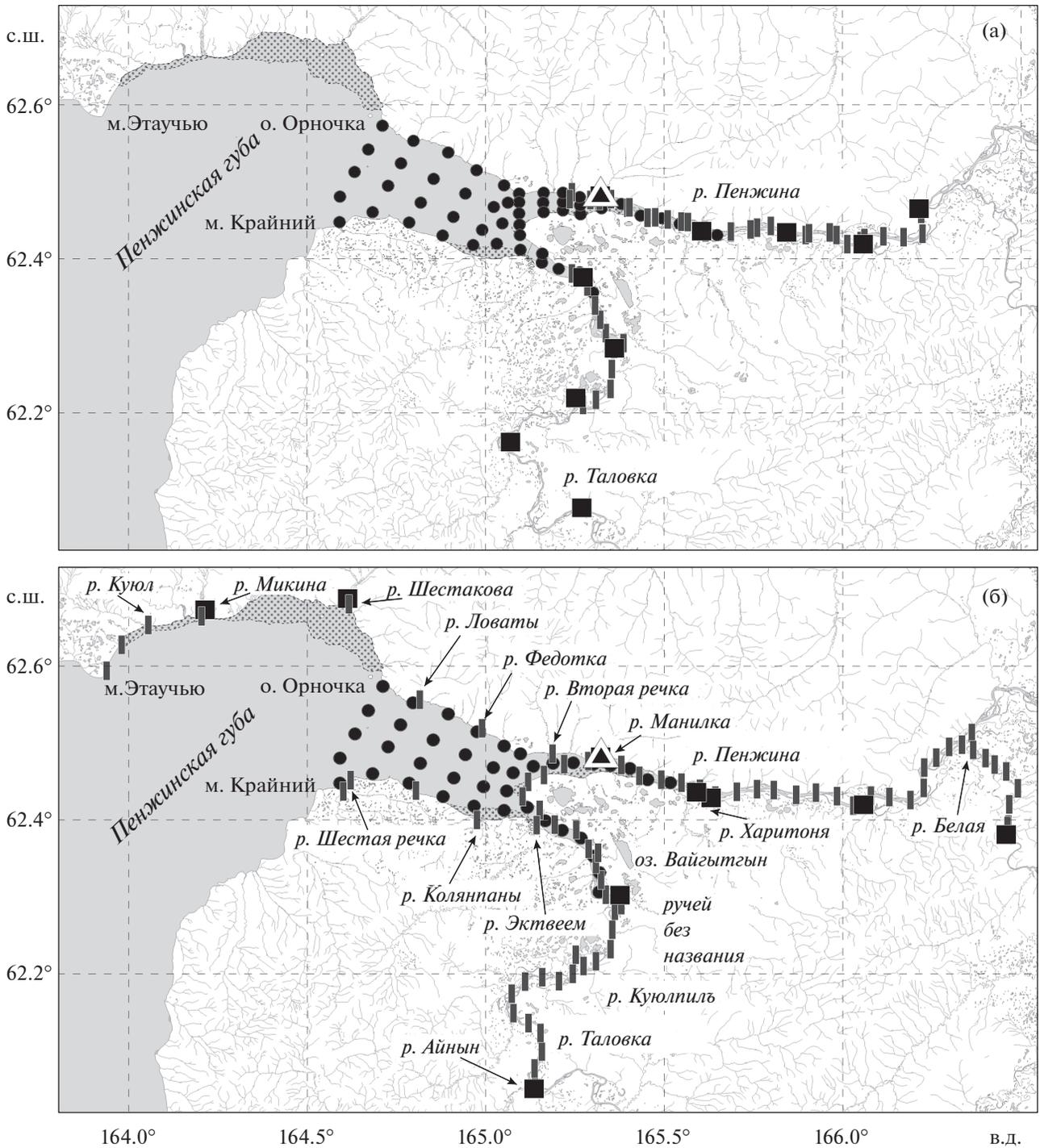


Рис. 2. Схема станций, выполненных в нижнем течении рек бассейна верхней части Пенжинской губы в 2014 (а) и 2015 (б) гг.: (●) – траловые, (■) – неводные, (■) – сетные, (▲) – суточные; (▨) – приливные осушки.

лено, что всего в реках бассейна достоверно воспроизводятся 22 вида пресноводных, полупроходных и проходных рыб (табл. 2).

В тёплое время года в нижнем течении и в притоках рек Пенжина и Таловка (за пределами зоны

осолонения и воздействия приливных течений) в период наших наблюдений в июне–сентябре 2014–2015 гг. в уловах наиболее часто отмечали молодь речного голяна *Phoxinus phoxinus*, обыкновенного валька *Prosopium cylindraceum*, камчат-

Таблица 2. Встречаемость в уловах пресноводных и проходных рыбообразных и рыб в устьевых областях и в нижнем течении отдельных водотоков бассейна верхней части Пенжинской губы (по данным контрольных уловов, выполненных в июне–сентябре 2014–2015 гг. и марте–апреле 2016 г.), экз.

Вид	Бассейн р. Пенжина						Бассейн р. Таловка						Пенжинская губа							
	1	2	3	4	5	всего	6	7	8	9	10	всего	11	12	13	14	15	16	17	всего
	<i>Lethenteron samischaticum</i> (Tilesius, 1811) – тихоокеанская минога	3	–	–	–	–	3	1	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–
<i>Phoxinus phoxinus</i> (Linnaeus, 1758) – речной голец	3295	2727	34	–	–	6056	3223	142	15	3	4	3387	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Esox lucius</i> Linnaeus, 1758 – обыкновенная щука	69	10	–	–	–	79	12	10	3	–	–	25	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Hypomesus olidus</i> (Pallas, 1814) – обыкновенная малоротая корюшка	1927	–	8	–	–	1935	224	–	–	–	–	224	35	16	13	12	10	3	5	94
<i>Osmerus dentex</i> Steindachner et Kner, 1870 – зубчатая корюшка	2765	–	–	–	–	2765	283	–	–	–	–	283	23	16	2	11	9	5	7	73
<i>Coregonus pidschian</i> (Gmelin, 1789) – сиг-пыжьян	153	2	29	–	–	184	66	–	4	4	2	76	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>C. nasus</i> (Pallas, 1776) – чир	1	–	–	–	–	1	–	–	–	–	1	1	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>C. subautumnalis</i> Kaganowsky, 1932 – пенжинский омуль	267	6	20	–	–	293	148	3	–	2	2	155	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>C. sardinella</i> Valenciennes, 1848 – сибирская ряпушка	124	–	7	–	–	131	101	5	–	–	6	112	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Prosopium cylindraceum</i> (Pennant, 1784) – обыкновенный валёк	552	183	16	–	2	753	347	30	7	–	–	384	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Thymallus arcticus mertensii</i> Valenciennes, 1848 – камчатский хариус	845	245	6	3	3	1102	296	56	12	3	329	696	–	1	4	–	–	–	2	7
<i>Oncorhynchus keta</i> (Walbaum, 1792) – кета	1090	145	7	9	4	1255	48	8	1	–	–	57	1	12	3	1	1	–	1	19
<i>O. gorbuscha</i> (Walbaum, 1792) – горбуша	11	–	–	–	–	11	7	7	–	–	–	14	–	1	15	1	1	–	1	19
<i>O. kisutch</i> (Walbaum, 1792) – кижуч	1	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Salvelinus malma</i> (Walbaum, 1792) – северная мальма	35	–	–	7	1	43	2	2	1	–	–	5	1	8	33	1	1	2	2	48
<i>S. levanidovi</i> Cheresnev, Skorpetz et Gudkov, 1989 – голец Леванидова	3	–	–	–	–	3	1	–	–	–	–	1	–	3	–	–	–	–	–	3
<i>S. leucomaenis</i> (Pallas, 1814) – кунджа	21	–	–	–	–	21	7	6	1	–	–	14	–	–	1	–	–	–	1	2
<i>Lota lota leptura</i> Hubbs et Schultz, 1941 – тонкохвостый налим	29	1	–	–	–	30	29	–	1	2	–	32	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Gasterosteus aculeatus</i> Linnaeus, 1758 – трёхиглая колюшка	5	–	1	–	–	6	2	–	–	–	–	3	1	–	–	–	–	–	–	1
<i>Pungitius pungitius</i> (Linnaeus, 1758) – девятииглая колюшка	970	–	9	144	5	1128	2849	–	2	5	2	2858	2	10	1	–	7	3	3	26
<i>Cottus poecilopus</i> sensu lato Heckel, 1837 – пестроногий подкаменщик	460	105	–	–	–	565	222	19	10	–	–	251	–	21	–	–	–	–	–	21

Примечание. Реки: 1 – Пенжина, 2 – Белая, 3 – Харитоня, 4 – Манилка, 5 – Первая речка, 6 – Таловка, 7 – Айнын, 8 – Кулюпиль, 9 – ручей без названия, вытекающий из оз. Вайгыттын; 10 – Эктеем, 11 – Куюл, 12 – Микина, 13 – Шестакова, 14 – Ловаты, 15 – Федотка, 16 – Колянпаны, 17 – Шестая речка.

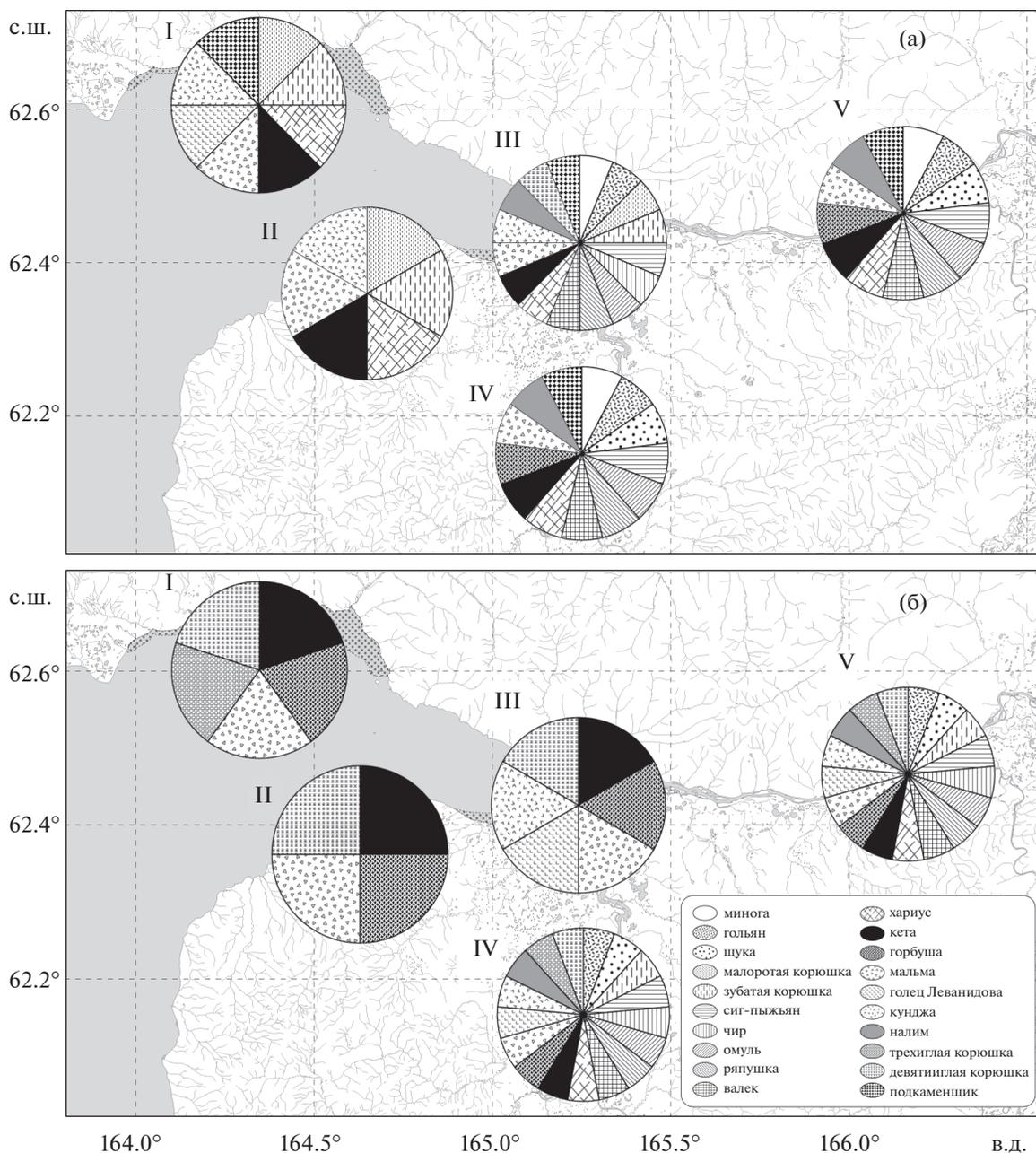


Рис. 3. Встречаемость в уловах пресноводных и проходных видов рыбообразных и рыб в устьевых областях и в нижнем течении рек бассейна верхней части Пенжинской губы: а – молодь, б – взрослые рыбы; I – северная часть губы, II – южная часть губы, III – устьевая область рек Пенжина и Таловка, IV – р. Таловка (нижнее течение и притоки), V – р. Пенжина (нижнее течение и притоки).

ского хариуса *Thymallus arcticus mertensii*, кеты *Oncorhynchus keta*, пестроногого подкаменщика *Cottus poecilopus* (рис. 3а). Существенно реже встречались в уловах молодые особи миног (пескоройки), щуки *Esox lucius*, сига-пыжьяна *Coregonus pidschian*, пенжинского омуля, сибирской ря-

пушки *Coregonus sardinella*, горбуши *Oncorhynchus gorbusha*, мальмы *Salvelinus malma* и кунджи *S. leucomaenis*. Из взрослых рыб (рис. 3б) здесь преобладали голянь, щука, сиг-пыжьян, валёк, хариус, кета, мальма, кунджа, подкаменщик и тонкохвостый налим *Lota lota leptura*. Крайне ред-

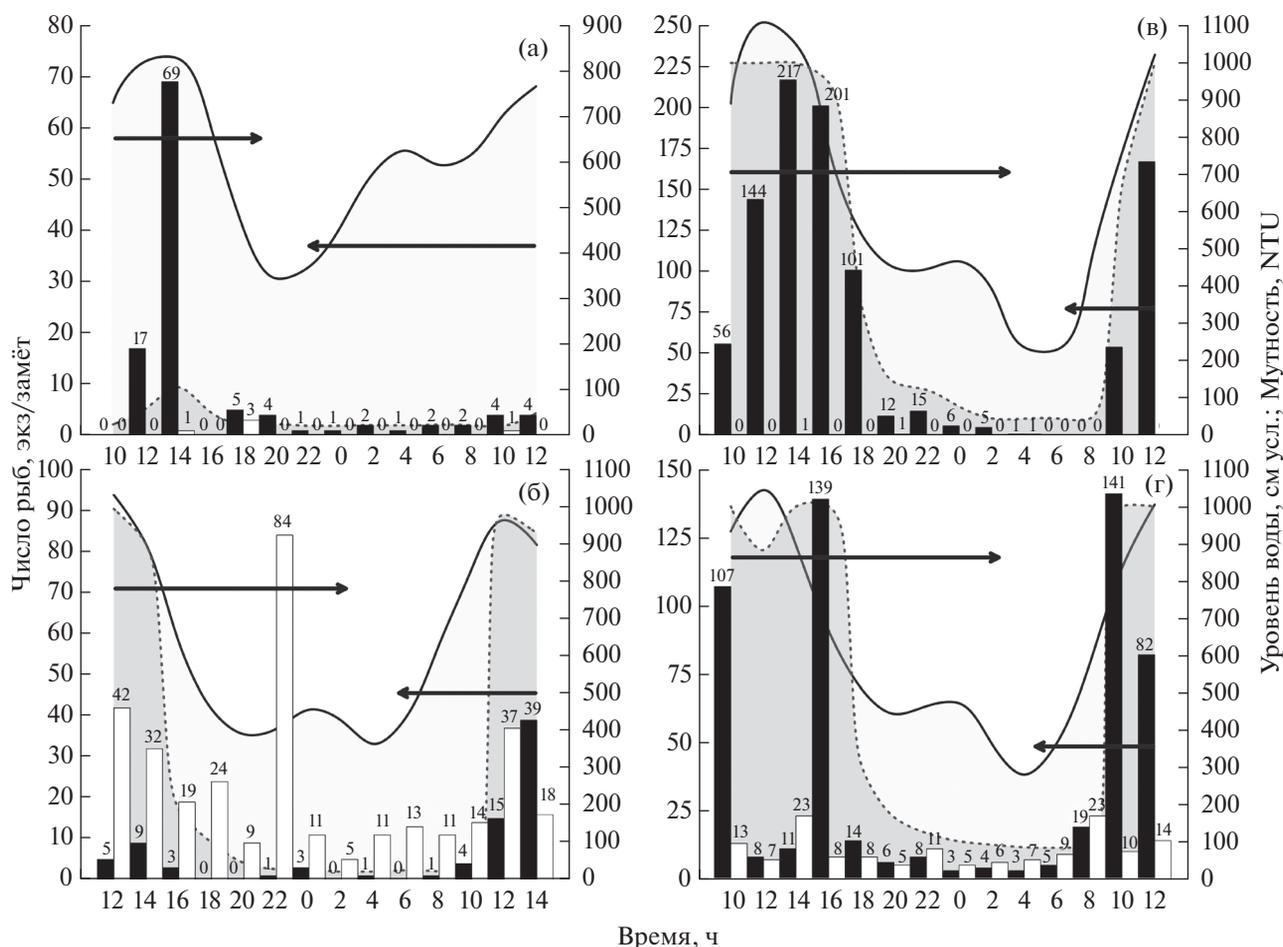


Рис. 4. Динамика численности эстуарных и пресноводных рыб в пелагиали (а, в) и сублиторали (б, г) в течение квадратурного (а, б) и сизигийного (в, г) приливно-отливного цикла, по данным суточных траловых и неводных станций, выполненных в 12 км от устьевое створа р. Пенжина: а – 23–24.07.2015 г., б – 20–21.07.2015 г., в – 02–03.08.2015 г., г – 15–16.08.2015 г.; (■) – эстуарные рыбы, (□) – пресноводные рыбы, (—) – уровень воды, (---) – мутность воды, (→) – течение в море, (←) – течение в реку.

ко в уловах отмечали также взрослую зубатую корюшку *Osmerus dentex*, чира *Coregonus nasus*¹, омуля, ряпушку, горбушу, гольца Леванидова и трёхиглую колюшку *Gasterosteus aculeatus* (была представлена лишь проходной анадромной многощетковой формой *trachurus*).

В устьевой области рек Пенжина и Таловка (в подверженной осолонению и приливным тече-

ниям зоне) среди молоди доминировали обыкновенная малоротая корюшка *Hypomesus olidus*, зубатая корюшка, сиг-пыжьян, омуль, ряпушка, кета и девятииглая колюшка *Pungitius pungitius*, но встречались также минога, голянь, чир, валёк, хариус, мальма, кунджа, налим и подкаменщик. Из взрослых рыб преобладали кета, мальма, кунджа и девятииглая колюшка. Иногда в уловах встречались горбуша и голец Леванидова.

В нижнем течении рек, впадающих в верхнюю часть Пенжинской губы, на севере, выше зоны осолонения и приливных течений, в уловах отмечены молодь хариуса (реки Микина, Шестакова), кеты и мальмы (реки Куюл, Микина, Шестакова, Ловаты, Федотка), кунджи (р. Шестакова), а также гольца Леванидова и подкаменщика (р. Микина). Среди взрослых рыб здесь преобладали кета, горбуша и мальма (реки Микина, Шестакова, Ловаты, Федотка), иногда встречалась взрослая трёхиглая колюшка (р. Куюл). В южных реках верхней части губы отмечены молодь хариуса и

¹ За весь период наблюдений в наших уловах отмечено всего 2 экз. чира – молодая особь (выловлена жаберными сетями 07.08.2015 г. в одной из мелководных проток на 52-м км р. Пенжина) и сеголетка (поймана мальковым неводом 12.08.2015 г. в нижнем течении р. Эктвеем, правый приток р. Таловка). Крайне низкая численность чира в современный период обусловлена спецификой его промышленного использования в предыдущие годы. Как показал анализ неопубликованных архивных материалов Камчатрыбвода и КамчатНИРО, в 1970–1980-е гг. чир был широко распространён в бассейнах рек Пенжина и Таловка и являлся одним из самых многочисленных видов рыб (Коваль и др., 2015а, 2015б).

кеты (Шестая речка), мальмы (Колянпаны, Шестая речка), кунджи (Шестая речка), а также взрослые особи кеты, горбуши (Шестая речка), мальмы (Колянпаны, Шестая речка). Во всех устьевых областях рек, впадающих в Пенжинскую губу, в зоне воздействия приливов преобладала молодь малоротой и зубатой корюшек, а также взрослая девятииглая колюшка (табл. 2).

В холодное время года (март–апрель 2016 г.) в устьевой области р. Пенжина встречались только такие проходные рыбы, как малоротая и зубатая корюшка, а также кунджа. Основные концентрации взрослых особей кунджи в период ледостава наблюдались на 3–5-километровом участке реки у верхней границы зоны осолонения, куда они спускаются из реки во время прилива и активно питаются мигрирующими в реку корюшками. За пределами зоны осолонения и воздействия приливных течений в удобных уловах наиболее часто встречались зимующие здесь взрослые особи обычных для бассейна р. Пенжина видов рыб – кунджи, хариуса, мальмы, щуки, сига-пыжьяна, валька и налима. Крайне редко в уловах отмечали молодых особей чира и гольца Леванидова.

Как следует из представленных выше данных, в тёплое время года в устьевой области и нижнем течении крупных рек бассейна верхней части Пенжинской губы преобладает молодь пресноводных (гольян, сига, подкаменщик), полупроходных (колюшки) и проходных (минога, корюшки, тихоокеанские лососи и гольцы) видов. Их нерестилища расположены в среднем и верхнем течении рек и в их притоках (Коваль и др., 2015а). После вылупления молодь большинства типично пресноводных рыб разносится от нерестилищ вплоть до устья; она активно использует устьевые участки для летнего нагула. Это обусловлено сильным распреснением вод эстуария в период весенне-летнего половодья и высоким уровнем развития эстуарной кормовой базы в летние месяцы (прежде всего, нектобентосных ракообразных – мизид *Neomysis* и гаммарусов родов *Gammarus* и *Eogammarus*, которые являются основным кормом молоди рыб в эстуарии) (Горин и др., 2015; Коваль и др., 2015а, 2015в, 2017).

В тот же период большая часть взрослых озёрно-речных рыб (щука, сиг-пыжьян, валёк, чир, омуль, ряпушка, налим) в реках Пенжина и Таловка нагуливаются в обширной придаточной системе: протоках со спокойным течением, старицах, тундровых озёрах. В эстуарии и нижнем течении рек преобладают производители анадромных тихоокеанских лососей и гольцов. Пик нерестового хода лососей и гольцов в реки, впадающие в верхнюю часть Пенжинской губы, приходится на конец июля и август (Коваль и др., 2015а).

Молодь корюшек и колюшки всех возрастов в летний период нагуливаются в верхней части Пенжинской губы (преимущественно вдоль её северного берега, в зоне опресняющего влияния стока р. Пенжина) и ведут стайный пелагический образ жизни. В прилив эти рыбы могут заходить на несколько десятков километров вверх по ре-

кам Пенжина и Таловка (а также на 1–2 км в малые реки верхней части губы), оставаясь в пределах зоны распространения приливных течений. С отливом они выходят обратно в губу. Максимальные дистанции, на которые скопления корюшек и колюшек могли проникать вверх по руслу р. Пенжина в сизигийный прилив, достигали около 30 км, а в р. Таловка – 25 км от устьевого створа; в квадратуру они не превышали соответственно 14–15 и 11–12 км.

Влияние приливов на миграционный цикл пелагической молоди рыб в устьевых областях рек, впадающих в Пенжинскую губу, наглядно иллюстрируют результаты суточных станций, выполненных в р. Пенжина в июле–августе 2015 г. (рис. 4). Так, по данным тралового лова, в период минимального уровня воды численность молоди в пелагиали на этом участке реки была наименьшей (рис. 4а, 4в). С началом прилива начиналось обратное течение из Пенжинской губы в р. Пенжина, скорость которого постепенно увеличивалась при одновременном повышении мутности воды (Коваль и др., 2015в, 2015г). Вслед за этим в течение нескольких часов в пелагиали отмечался рост численности мигрирующих из эстуария корюшек и колюшек, а также мизид *Neomysis* spp., равноногих раков *Saduria entomon* и др. Их численность достигала своего максимума в период, близкий к высокому полному водам. Затем уровень воды в реке начинал падать, течение менялось на противоположное, мутность воды снижалась, и произошла обратная миграция молоди рыб (в том числе скатившейся в устье молоди кеты и горбуши) и эстуарного нектобентоса в губу. С новым приливом миграционный цикл в эстуарии повторялся. Таким образом, верхнюю часть Пенжинской губы населяют единые популяции обыкновенной малоротой и зубатой корюшек, девятииглой и трёхиглой колюшек. Эти рыбы в ходе суточного приливного цикла массово мигрируют: в прилив – из верхней части Пенжинской губы в устья впадающих в неё рек, в отлив – обратно в губу. В то же время, по данным неводного лова, на обширных мелководьях, расположенных в нижнем течении рек Пенжина и Таловка, независимо от фазы прилива всегда была высока численность молоди типично пресноводных рыб, таких как омуль, ряпушка, сиг-пыжьян, налим (рис. 4б, 4г). В период минимального уровня воды в сублиторали возрастала также численность и других пресноводных видов (гольян, хариус, валец, подкаменщик), основная зона обитания которых расположена выше по течению за пределами границы осолонения и обратных приливных течений.

Различия в миграционном цикле у представителей пелагической и литоральной группировок рыб в эстуарии рек Пенжина и Таловка обусловлены тем, что скорости приливных течений на мелководьях значительно ниже, чем в пелагиали. Судя по нашим наблюдениям, молодь рыб на мелководьях активно использовала разнообразные убежища (неровности грунта, камни и т.п.),

позволяющие ей удерживаться на постоянных кормовых участках.

Зимой все типично пресноводные виды рыб покидают устьевую область рек и поднимаются выше по течению, где зимуют по большей части на локальных участках основного русла. В р. Пенжина в подлёдный период солёность и температура воды стабильны — соответственно около 0.02‰ и 0°C. Главной причиной, по которой пресноводные рыбы не остаются на зимовку в эстуарии, является его сильное осолонение и выхлаживание, а также, возможно, снижение кормовых ресурсов. Зимой солёность воды в эстуарии р. Пенжина в прилив достигает 35‰, а температура воды опускается до отрицательных отметок (Горин и др., 2016). Летом даже в сизигийный прилив солёность воды не превышает 12‰ (Горин и др., 2015). Интенсивность питания корюшек в эстуарии зимой по сравнению с летом существенно снижается: средние индексы наполнения желудков уменьшаются с 200–400 до 1‰, а доля особей с пустыми желудками возрастает с 25 до 98%.

ОБСУЖДЕНИЕ

Реки бассейна Пенжинской губы протекают в условиях субарктического климата. Для их гидрологического режима характерна крайне маловодная и продолжительная зимняя межень и очень высокое половодье. Зимой (ноябрь–апрель) малые водотоки могут перемерзнуть. Летом (июнь–июль) протекающие по низменностям реки выходят из своих берегов. Вероятно, в самые многоводные годы это может приводить к образованию сквозного водного пути между соседними бассейнами. Вершина Пенжинской губы в тёплое время года находится под сильным влиянием речного стока (Горин и др., 2015; Коваль и др., 2017). В годы с особенно высоким речным стоком возможна ситуация, когда в губе между соседними устьями рек формируются районы существенного (иногда и полного) опреснения вод.

Бассейн р. Пенжина представляет собой остатки системы древнего стока крупнейшей палеореки Северо-Западной Пацифики (Куренков, 1965; Черешнев, 1996, 1998; Токранов, 2012) и оформился в современных очертаниях в конце плиоцена после отделения от бассейна р. Анадырь (Берингия ..., 1976). Судя по уникальной фауне региона, речная сеть не пересыхала и не закрывалась ледниками в течение всех четвертичных похолоданий, оставаясь рефугиумом для голяна, налима, подкаменщика, щуки, сига-пыжьяна, чира, ряпушки, валька и камчатского хариуса. Последний вид отделился от предковой восточносибирской группы именно в бассейне палеореки (Макоедов, 1999). В данном рефугиуме также окончательно сформировались два эндемичных вида рыб — жилой пенжинский омуль и проходной голец Леванидова.

Пополнение ихтиофауны речных бассейнов региона проходило из моря. После многократных вселений в реках сохранилось воспроизводство миноги, трёх видов тихоокеанских лососей, голецов (мальмы и кунджи), двух видов корюшек и двух видов колюшек. Доминируют в морском прибрежье корюшки и девятиглая колюшка. Сравнительная малочисленность тихоокеанских лососей и мальмы объясняется удалённостью региона от мест морского нагула и зимовки, а также неблагоприятными условиями для воспроизводства, ската и раннего морского нагула отдельных видов из-за особенностей гидрологического режима рек и их эстуариев (Коваль и др., 2015a). В крупнейших реках региона из лососёвых преобладает кета, а в небольших водотоках (например, в реках Микина и Шестакова) достаточно высокую численность имеют также горбуша и мальма. При этом основной особенностью локальных стад кеты этих рек являются низкие размерные показатели (длина, масса, индивидуальная плодовитость) по сравнению с другими районами воспроизводства в бассейне Охотского моря (Черешнев и др., 1992; Коваль и др., 2015a).

После разделения бассейнов рек Пенжина и Анадырь значимые переформирования рельефа и переброса стока рек в регионе не отмечены (Берингия ..., 1976; Черешнев, 1996), однако жилые рыбы могли расселяться между соседними реками через объединённые устья во времена глобальных похолоданий. Уровень океана в Северной Пацифике падал в плейстоцене более чем на 100 м (Линдберг, 1972; Гросвальд, 1999; Kobayashi, Takano, 2001; Lambeck et al., 2002). На Камчатке прослеживаются следы как минимум трёх глобальных океанических регрессий–трансгрессий (Наумов и др., 1990). Осушения морских мелководий в плейстоцене могли приводить к объединению материковых рек, включая Парень, Пенжина, Таловка, а также, по некоторым оценкам, ряда камчатских рек южнее р. Рекинники (Черешнев, 1996). Масштабное таяние ледников в моменты начала трансгрессий приводило к значительному распреснению морского побережья, что дополнительно расширяло зону контакта через устья речных бассейнов (Черешнев, 1996). Наиболее вероятно, что именно таким путём в р. Парень, устье которой расположено в 100 км западнее устья рек Пенжина и Таловка (рис. 1), проникли щука, камчатский хариус, валёк и налим. Эти же виды, согласно опросам, встречаются и в другой достаточно крупной реке материкового побережья — Тылхой, впадающей в губу в 20 км севернее устья р. Парень. В более мелких горных реках этого участка побережья из пресноводных видов встречаются реофильные хариус и подкаменщик (отмечен в р. Микина), поскольку подходящие местообитания для других видов здесь отсутствуют.

В современных физико-географических условиях общая устьевая область объединяет в единый нерестово-нагульный бассейн две крупней-

шие реки Пенжинской губы – Пенжина и Таловка. Жилые виды рыб (прежде всего их молодь) способны свободно перемещаться между этими реками в летние месяцы во время существенного распреснения верхней части губы. Летом в эстуарии этих рек нагуливается молодь всех видов жилых, полупроходных и проходных рыб, а миграциям между речными бассейнами способствуют сильные приливные течения. В отдельные наиболее многоводные годы на пике половодья (когда в отлив вдоль берегов верхней части губы наблюдается полное распреснение) единичные особи некоторых жилых рыб из рек Пенжина и Таловка, вероятно, могут мигрировать до рек Парень и Тылхой и в обратном направлении². Однако эти миграции можно считать случайным явлением.

Возможность расселения пресноводных рыб на юг вдоль берегов Пенжинской губы, по-видимому, отсутствует, что связано с высокой солёностью воды. По данным гидрологических наблюдений, в 2014 и 2015 гг. южнее устьевой области рек Пенжина и Таловка вне зависимости от фазы прилива солёность воды превышала 25‰ (Горин и др., 2015; Коваль и др., 2017).

По побережью Западной Камчатки комплекс пресноводных видов (щука, камчатский хариус, сиг-пыжьян, валёк и налим) распространился до р. Рекинники, устье которой расположено на 200 км южнее устья рек Пенжина и Таловка (неопубл. данные рыбохозяйственных экспедиций Камчатрыбвода в 1979 г.). По опросам местного населения³, щука, хариус, валёк и налим также встречаются в реках Куйнвиваям и Уйвинвиваям, образующих с р. Рекинники общую устьевую область. Далее на юг в реках Пустая и Подкагерная, впадающих в море соответственно в 20 и 120 км южнее р. Рекинники, из пресноводных рыб отмечен только хариус. О наличии или отсутствии других пресноводных видов в этих реках в настоящее время не известно. Ещё на 550 км южнее хариус обитает в верхнем течении р. Хайрюзова (Коваль и др., 2012). Кроме того, он обычен в реках Большая и Камчатка (Скопец, Прокопьев, 1990; Черешнев, 1996; Черешнев и др., 2001, 2002), а также в ряде рек восточного побережья полуострова к северу от устья р. Камчатка (наши данные). По-видимому, столь масштабное расселение камчатского хариуса происходило через сближенные речные верховья. В моменты окончания похолоданий тающие ледовые и снежные массы могли создавать временные пути расселения жилых рыб через горные водоразделы (Ананьев и др., 1984). Реалистичность такого сценария подтверждает

факт проникновения из истоков Колымы в реки бассейна Охотского моря хариуса, подкаменщика, голяна и озёрных гольцов, близких к гольтцу Таранца *S. taranetzi* (Черешнев, 1998). Судя по фотографиям, сделанным оленеводами, ледниковые озёра северных верховьев р. Пенжина также населяют гольтцы, близкие к колымскому гольтцу Таранца.

Другие вероятные пути расселения жилых рыб в регионе связаны с низменными водоразделами, где в период весеннего таяния снега в результате разлива воды по плоской поверхности тундры могут образовываться сквозные водные пути между смежными речными бассейнами. Так, анализ данных литературы (Куренков, 1965; Черешнев, 1996) и опросных сведений показывает, что во многих реках Корякии, впадающих в Берингово море (Апука, Пахача, Вывенка, Анапка и др.), а также в некоторых реках Карагинского залива (Тымлат и Карага) встречаются отдельные представители материкового ихтиокомплекса (щука, валёк, налим, подкаменщик), которые в более южных восточнокамчатских реках не отмечены. По всей видимости, именно через низменный водораздел на материковой стороне Пенжинской губы пресноводные виды из р. Парень могли проникнуть в р. Гижига, где обнаружены щука, голяны, камчатский хариус, налим и подкаменщик (Черешнев, 1996). Судя по характеру рельефа, в периоды наиболее сильных весенних разливов в пределах Парапольского дола до сих пор возможны сквозные миграции рыб между бассейнами рек Куйнвиваям и Таловка, Таловка и Пенжина, Пенжина и Анадырь (Берингово море), а также Рекинники и Анапка (Берингово море).

Таким образом, ихтиофауна рек бассейна Пенжинской губы имеет длительную историю развития, а мозаика её разнообразия продолжает формироваться. Фауна этого района включает ряд обычных для северного Охотоморья проходных и полупроходных видов, а также самый разнообразный на этом участке побережья комплекс пресноводных видов, включая пять видов сегов. Два вида рыб являются эндемиками этого участка побережья. Перспективы дальнейших исследований в рамках проблем, поднятых в настоящей статье, видятся в полноценной ревизии ихтиофауны водной сети Камчатского перешейка – в бассейнах рек Пустая, Рекинники, Куйнвиваям, Анапка и др. То же самое нужно сделать в истоках больших рек, граничащих с бассейном Пенжинской губы (Чёрная и Гижига, Омолон и Колыма и Майн и Анадырь). С одной стороны, это позволит подтвердить или опровергнуть выдвинутые нами предположения. С другой стороны, станет значительным этапом в научном познании крайне интересного и пока ещё малоизученного региона, по нашему мнению, ключевого для истории формирования ихтиофауны п-ова Камчатка.

Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ: инициативные проекты № 14–

² Летом 2015 г. в прибрежье южной части губы недалеко от м. Крайний и в устье р. Шестая речка (на удалении около 25 км от устьевого створа рек Пенжина и Таловка) в наших неводных уловах отмечено 2 экз. молоди ряпушки.

³ Прежде всего, представителей коренных малочисленных народов Севера, которые исконно пасут оленей в пределах бассейнов этих рек и попутно занимаются потребительским рыболовством.

05–00510 и № 17-05-01224, экспедиционные проекты № 14-05-10043 и № 15-05-10198.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ананьев Г.С., Ананьева Э.Г., Пахомов А.Ю.* 1984. Четвертичные оледенения Северо-Западного Приохотья. Плейстоценовые оледенения востока Азии. Магадан: Изд-во СВКНИИ ДВНЦ АН СССР. С. 43–56.
- Берингия в кайнозое. 1976 / Под ред. Контримавичуса В.Л. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 594 с.
- Горин С.Л., Коваль М.В., Сазонов А.А., Терский П.Н.* 2015. Современный гидрологический режим нижнего течения реки Пенжины и первые сведения о гидрологическом процессе в ее эстуарии (по результатам экспедиции 2014 г.) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. № 37. С. 33–52.
- Горин С.Л., Романенко Ф.А., Коваль М.В.* 2016. Первые сведения о зимнем гидрологическом режиме и ледяном покрове в гиперприливном устье реки Пенжина // Матер. V Всерос. конф. “Ледовые и термические процессы на водных объектах России”. Владимир. С. 88–95.
- Гросвальд М.Г.* 1999. Евразийские гидросферные катастрофы и оледенение Арктики. М.: Науч. мир, 120 с.
- Коваль М.В., Субботин С.И., Маркевич Г.Н.* 2010а. Опыт применения бим-трала с целью оценки роли озера Нерпичье (эстуарий реки Камчатки) как нагульного водоема для молоди тихоокеанских лососей // Матер. XI науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 173–177.
- Коваль М.В., Маркевич Г.Н., Субботин С.И., Базаркин Г.В.* 2010б. Результаты исследований молоди тихоокеанских лососей в эстуарии реки Камчатка и прилегающих водах Камчатского залива в летний период 2010 г. // Бюл. реализации “Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей”. № 5. С. 215–225.
- Коваль М.В., Горин С.Л., Козлов К.В. и др.* 2012. Ихтиологические исследования эстуариев рек Хайрюзова, Белоголовая и Ковран (Западная Камчатка) в июле–августе 2012 г. // Там же. № 7. С. 91–106.
- Коваль М.В., Есин Е.В., Бугаев А.В. и др.* 2015а. Пресноводная ихтиофауна рек Пенжина и Таловка (Северо-Западная Камчатка) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. № 37. С. 53–145.
- Коваль М.В., Горин С.Л., Бугаев А.В. и др.* 2015б. Многолетняя динамика и современное состояние ресурсов промысловых рыб рек Пенжина и Таловка (северо-западная Камчатка) // Там же. № 37. С. 5–20.
- Коваль М.В., Горин С.Л., Калугин А.А.* 2015в. Экологическая характеристика сообщества молоди рыб и нектобентоса гиперприливного эстуария рек Пенжина и Таловка (северо-западная Камчатка) в августе 2014 г. // Там же. № 37. С. 164–191.
- Коваль М.В., Горин С.Л., Романенко Ф.А.* 2015г. Условия среды и трофическая структура экосистемы гиперприливного эстуария (на примере устьев рек Пенжина и Таловка, северо-западная Камчатка) // Матер. V Междунар. конф. памяти Г.Г. Винберга: “Функционирование и динамика водных экосистем в условиях климатических изменений и антропогенных воздействий”. Санкт-Петербург. С. 132–133.
- Коваль М.В., Горин С.Л., Романенко Ф.А. и др.* 2017. Условия среды и биологическое сообщество гиперприливного эстуария рек Пенжина и Таловка (северо-западная Камчатка) в теплое время года // Океанология. Т. 57. № 4. С. 597–610.
- Куренков И.И.* 1965. Зоогеография пресноводных рыб Камчатки // Вопр. географии Камчатки. Вып. 3. С. 25–34.
- Куренков И.И.* 1984. Биологические ресурсы внутренних водоемов Камчатки // Биологические ресурсы внутренних водоемов Сибири и Дальнего Востока. М.: Наука. С. 87–98.
- Линдберг Г.У.* 1972. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. Л.: Наука, 548 с.
- Макоедов А.Н.* 1999. Родственные отношения хариусов Сибири и Дальнего Востока. М.: УМК Психология, 108 с.
- Наумов С.Л., Дуглас В.К., Ветошкевич А.Д., Черепанова М.В.* 1990. Строение и развитие шельфовой зоны залива Карагинского в четвертичное время // Вопросы стратиграфии и палеогеографии Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР. С. 25–38.
- Остроумов А.Г.* 1962. Пресноводные рыбы Камчатки // Рыбоводство и рыболовство. № 3. С. 23–25.
- Ресурсы поверхностных вод СССР. 1966. Гидрологическая изученность. Т. 20. Камчатка. Л.: Гидрометеоиздат, 258 с.
- Скопец М.Б., Проконьев Н.М.* 1990. Биологические особенности подвидов сибирского хариуса на северо-востоке Азии. I. Камчатский хариус *Thymallus arcticus mertensi* // Вопр. ихтиологии. Т. 30. Вып. 4. С. 564–576.
- Токранов А.М.* 2012. Сиговые рыбы Камчатки: итоги изучения и проблемы сохранения // Матер. XXIX Крашенинниковских чтений: “О Камчатке: ее пределах и состоянии ...”. Петропавловск-Камчатский. С. 255–258.
- Черешнев И.А.* 1996. Биологическое разнообразие пресноводной ихтиофауны Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 197 с.
- Черешнев И.А.* 1998. Биогеография пресноводных рыб Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 130 с.
- Черешнев И.А., Штундюк Ю.В., Скопец М.Б.* 1992. О некоторых особенностях биологии и родственных связях кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) (Salmonidae) бассейна р. Пенжины // Популяционная биология лососей северо-востока Азии (Биологические проблемы Севера). Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР. С. 81–93.
- Черешнев И.А., Шестаков А.В., Скопец М.Б.* 2001. Определитель пресноводных рыб северо-востока России. Владивосток: Дальнаука, 128 с.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В.* 2002. Лососевидные рыбы северо-востока России. Владивосток: Дальнаука, 496 с.
- Kobayashi I., Takano O.* 2001. Records of major and minor transgression and regression events in the Paleo Sea of Japan during Late Cenozoic // Revista Mexicana Ciencias Geologicas. V. 19. P. 226–234.
- Lambeck K., Esat T.M., Potter E.-R.* 2002. Links between climate and sea levels for the past three million years // Nature. V. 419. P. 199–206.