ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2008, том 48, № 1, с. 42–49

УДК 597.553.2.574.91

РАЗНООБРАЗИЕ ЖИЗНЕННЫХ СТРАТЕГИЙ И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ КАМЧАТСКОЙ МИКИЖИ *PARASALMO MYKISS* В ЭКОСИСТЕМАХ МАЛЫХ ЛОСОСЁВЫХ РЕК РАЗНОГО ТИПА

© 2008 г. Д. С. Павлов*, К. А. Савваитова*, К. В. Кузищин*, М. А. Груздева*, А. Ю. Мальцев*, Д. А. Стэнфорд**

**Московский государственный университет*

***Биостанция "Флетхед Лэйк" университета штата Монтана, США*

**E-mail: pavlov@sevin.ru*

Поступила в редакцию 02.07.2007 г.

Рассматриваются разнообразие жизненных стратегий и структура популяций микижи *Parasalmo mykiss* Камчатки в экосистемах лососёвых рек разного типа. Установлены гидрогеоморфологические различия модельных рек Коль и Кехта; исследованы предпочитаемые местообитания, определена их площадь. Показано, что в р. Коль преобладает микижа с резидентной жизненной стратегией, в р. Кехта – с проходной. Ключевым параметром, определяющим преобладание жизненных стратегий в каждой реке, является отношение площади нерестилищ к площади мест нагула и их продуктивности. Подтверждена гипотеза, согласно которой в сложных речных системах благодаря разнообразию биотопов и более высокой продуктивности кормовых ресурсов достаточно для созревания микижи и реализации резидентной жизненной стратегии (без выхода на нагул в море). В небольших реках канального типа, где кормовая база недостаточна, преобладают особи с проходной жизненной стратегией.

Микижа *Parasalmo mykiss* представлена формами с разными жизненными стратегиями – типично проходной, проходной-Б, включающей стадию так называемого полуфунтовика, эстуарной, речной эстуарной и речной (Павлов и др., 1999; Савваитова и др., 2005). Распространение форм с разной стратегией, их соотношение и структура популяций неодинаковы на ареале вида (Савваитова, 1975; Павлов и др., 1999, 2001а, 2001б), они меняются в разные годы в одной и той же реке (Савваитова и др., 1997, 2002, 2003). В течение жизни одной особи может происходить смена типа жизненной стратегии от резидентного к проходному и наоборот (Зиммерман и др., 2003). Вариации жизненной стратегии у микижи имеют эпигенетический характер и определяются конкретными условиями окружающей среды (Павлов и др., 1999, 2001; Савваитова и др., 2005). Детально причины и механизмы формирования разных жизненных стратегий и структуры локальных популяций в реках, различных по геоморфологической сложности, не изучались. В то же время, выявление этих причин представляет не только теоретический, но и практический интерес в связи с проблемами сохранения микижи как вида Красной книги РФ. Установление причин возникновения форм с разной жизненной стратегией позволит перейти от сохранения только проходной формы к сохранению и управлению видом в целом во всем многообразии его форм и популяций.

Целью работы является изучение фенетического разнообразия и структуры популяций микижи западной Камчатки в связи со структурно-функциональной организацией экосистем малых лососевых рек разного типа.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в 2002–2006 гг. на р. Коль и в 2003–2006 гг. на р. Кехта. Работы в 2003–2006 гг. на обеих реках осуществлялись непрерывно с мая по октябрь от истоков до устья, по единой схеме с применением одинаковых подходов и методов.

Геоморфологию рек Коль и Кехта изучали с помощью непосредственных полевых наблюдений и методами космического дистанционного сканирования местности с привязкой к геоинформационной сетке.

Дистанционное сканирование местности проводилось на основе расшифровки спутниковых снимков, полученных с космической платформы системы ICONUS. Были получены стандартные масштабируемые цифровые снимки местности в моноспектральном режиме (черно-белый режим с 32 оттенками серого) с точностью разрешения ±3–4 м. На таких снимках хорошо различимы глубины реки, завалы, заломы, даже отдельные деревья и крупные кочки, лежащие в русле реки.

Обработку спутниковых снимков проводили с помощью пакета программ ArcView GIS 3.2. Полевые работы включали в себя описание участков рек, выявление местообитаний микижи, исследование гидрологии и основных гидрохимических характеристик. Схемы участков составляли методом, основанным на построении трансект (Bisson, Montgomery, 1996; Marcus et al., 2003). Координаты определяли с помощью приборов системы глобального позиционирования (GPS) Garmin Etrex Vista с точностью до 3–5 м. Результаты полевых работ использовали для калибровки спутниковых снимков.

Уклон ложа рек и отдельных участков измеряли с помощью теодолита. Скорость течения и расход воды в притоках и ручьях определяли с помощью акустических допплеровских приборов Handheld ADV v. 2.4 FlowTracker и ADP Profiler v. 2.1 фирмы SonTek/YSI Inc. Электропроводность, pH, содержание кислорода в воде (г/л) определяли электронным прибором SonTek/YSI Inc. YSI-566MPS. Температурный режим изучали с помощью автоматических электронных записывающих датчиков Vemco Minilog T8K 8-bit DataLogger, температура регистрировалась в течение ряда лет с периодичностью 1 раз в час. Всего температурный режим изучен в 33 точках р. Коль и 12 точках р. Кехта, изучали температуру в основном русле и в придаточной системе (протоки, притоки, лимнокрены).

Микижу отлавливали (в соответствии с разрешениями) разнообразными орудиями лова (удебные снасти, мерёжи, мальковые ловушки, невода, жаберные сети, электролов). Количественные обловы, позволяющие оценивать плотность и биомассу рыб на отдельных участках, проводили с помощью электролова фабричного изготовления Smith-Root Inc., model 15-A, модификация 20316; использовался переменный импульсный ток напряжением 350–400 В, частотой 40–60 Гц, длительностью импульса 2 мсек; применяли метод троекратного облова участка (Zippin, 1956). Места поимок рыб фиксировали с помощью приборов GPS, тем самым в результате полевых работ определяли основные типы местообитаний рыб и их площадь. При отлове резидентных рыб во всех случаях использовали стандартный набор орудий лова и одинаковые приемы ловли, таким образом, усилие по отлову рыб было стандартизовано. Впоследствии на спутниковый снимок наносили места поимок рыб и данные полевого измерения местообитаний; результаты полевых измерений и расшифровки снимков сравнивали, калибровали, после чего на спутниковом снимке определяли общую площадь местообитаний микижи (Stanford et al., 2005). Объем собранного материала представлен в табл. 1.

Таблица 1. Объем материала (экз.), собранного в реках Коль и Кехта в 2002–2006 гг.

Годы	Виды анализа			
	длина тела (*AC*)	масса тела	возраст, рост	пол
		Коль		
2002	18	18	18	18
2003	417	388	417	312
2004	585	495	585	453
2005	412	267	312	212
2006	710	278	459	355
		Кехта		
2003	21	21	21	21
2004	104	104	104	104
2005	35	35	35	35
2006	831	387	494	277

При обработке материала использовали стандартные методы ихтиологического анализа (Правдин, 1966). Отпечатки чешуи сканировали и переводили в цифровые аналоги, измеряли ширину годовых приростов, определяли возраст, повторность нереста по нерестовым меткам, тип жизненной стратегии. Изучали сроки хода производителей микижи в реки на зимовку и нерест, экологию размножения и взаимоотношения индивидуумов с разной жизненной стратегией на нерестилищах, локализацию нерестилищ, покатную миграцию и рост молоди.

При статистической обработке материала использовали стандартные унивариантные методы анализа (Лакин, 1990).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Особенности модельных рек разного типа. Реки Коль и Кехта расположены на удалении 15 км друг от друга (рис. 1). Эти реки выбраны в качестве модельных, так как их особенности характерны в той или иной мере для большинства рек западной Камчатки. В результате проведенных нами исследований установлено, что, несмотря на близкое расположение, реки сильно отличаются по своим параметрам (рис. 1; табл. 2).

Местообитания и численность микижи. Резидентная микижа в обеих реках выбирает специфические участки, вне которых не встречается. На основании полевых наблюдений нами выделено 5 типов местообитаний: 1 – проточная яма на слиянии двух проток; 2 – глубокие участки у подмытого высокого обрывистого берега; 3 – длинный косой перекат с подперекатной ямой; 4 – участки возле завалов деревьев или лежащих в

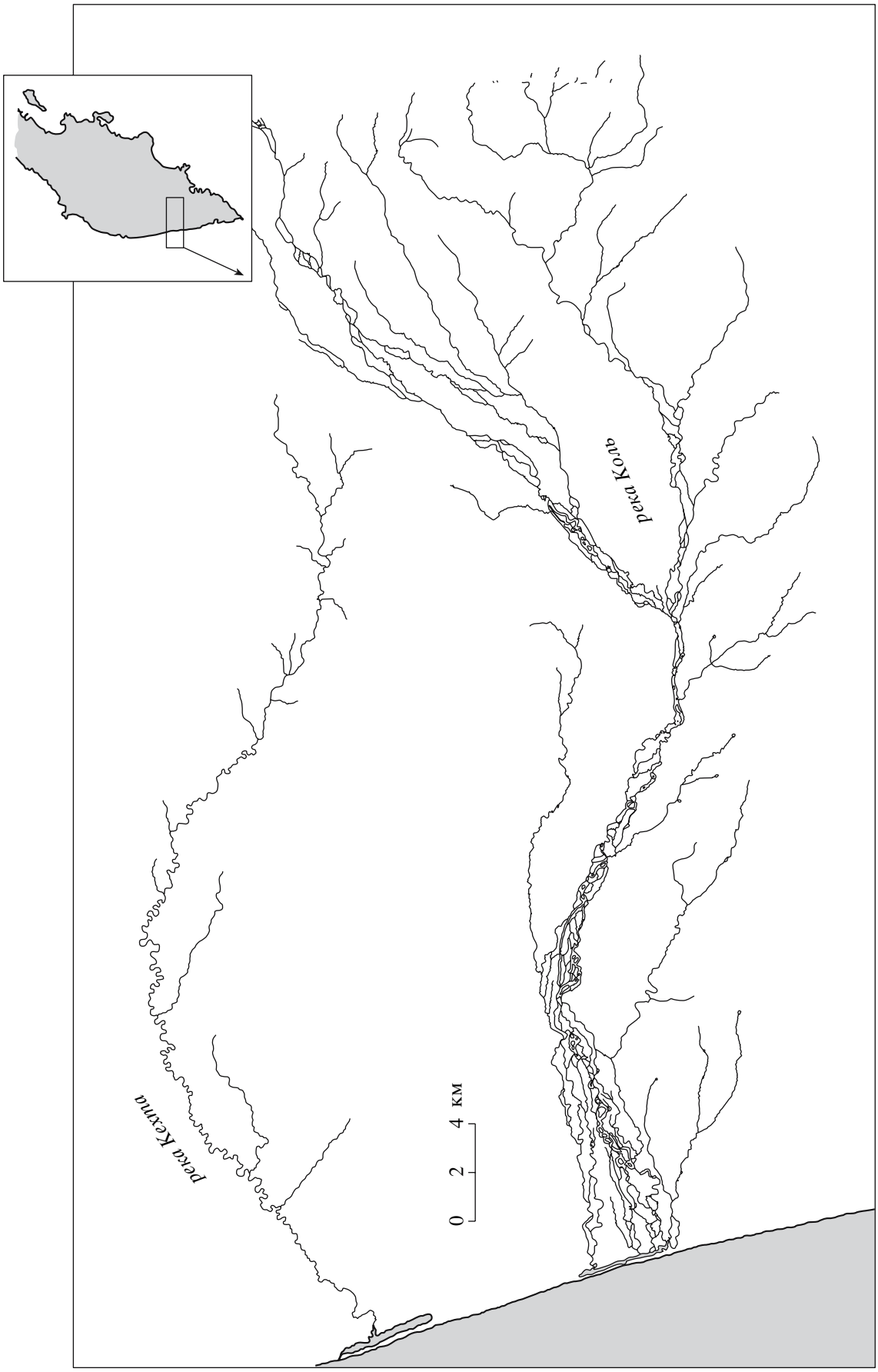

Рис. 1. Схема бассейнов рек Коль и Кехта.

Таблица 2. Гидрогеоморфологические параметры бассейнов рек Коль и Кехта

Параметры	Бассейн р. Коль	Бассейн р. Кехта
Тип реки	горный и предгорный	равнинный, тундровый на всем протяжении
Притоки	много, тундрового и горного типов, последние преобладают	единичны, только тундрового типа
Геоморфологическая сложность	разветвленная система (на 1 км основного русла – 29 км придаточной системы)	единый канал, придаточная система не выражена
Русловые процессы	активные: сильная эрозия берегов	слабые
Встречаемость древесного материала	повсеместно, завалы и заломы	единична
Наличие глубоких проточных ям	единичны	многочисленны в нижнем и среднем течении реки
Наличие солоноватоводного лимана при впадении реки в море	отсутствует	имеется
Длина реки, км	около 130	около 60
Площадь водосбора, км^2	1580	657
Расход воды в устье, м^3/с (паводок/межень)	111/56	12/2.5
Уклон ложа, м/км	>5	<3
Скорость течения, м/с (паводок/межень)	1.4/0.7	0.8/0.15
Цвет воды	бесцветная	коричневая
Температурный режим в одном временном интервале	варьирует в разных участках бассейна реки	стабилен на всем протяжении реки

Таблица 3. Площадь местообитаний и численность резидентной микижи *Parasalmo mykiss* в реках Коль и Кехта

Участок реки (удаление от устья, км)	Площадь участка, м^2	Площадь местообитаний микижи, м^2 (%)	Число особей микижи на участке
		Коль	
Нижнее течение (13)	21680	4878 (22.5)	25
Нижнее течение (22)	11540	3311 (28.7)	32
Среднее течение (33)	18920	4881 (25.8)	30
Верхнее течение (49)	12580	3051 (24.2)	31
		Кехта	
Нижнее течение (10)	6780	33 (0.48)	1
Верхнее течение (45)	9567	52 (0.54)	1

русле крупных торфяных кочек, крупных камней, завихряющих поток; 5 – зимовальная яма.

В р. Коль обнаружены все выделенные типы местообитаний; их соотношение варьирует на разных отрезках реки. Площадь местообитаний микижи составляет 22–29% на разных участках (табл. 3). В масштабах всей системы р. Коль площадь потенциальных местообитаний микижи значительна. Наличие многочисленных и разнообразных биотопов определяется активными геоморфологическими процессами, связанными с эррозией берегов.

В р. Кехте подобные типы местообитаний микижи немногочисленны. Их суммарная площадь составляет всего около 0.5% обследованной площади (табл. 3). Из-за спокойного течения и выровненного ложа эррозия берегов слабая, в русло реки крайне редко попадают деревья, а сама река протекает единым руслом, без боковых проток, на стыке которых могли бы образовываться про-

Таблица 4. Основные факторы, определяющие преобладание в реке резидентной или проходной жизненной стратегии микижи *Parasalmo mykiss*

Факторы	Река Коль	Река Кехта
Условия воспроизводства:		
– площадь нерестилищ	около 1000 м^2	более 10000 м^2
– локализация нерестилищ	ограничены только тундровыми притоками	повсеместно в верхнем и среднем течении основного русла тундровой реки
Наличие зимовальных ям	единичны, небольшие, неглубокие	многочисленны, обширные и глубокие
Общая площадь ям, м^2	около 700	более 31000
Показатели продуктивности:		
– плотность молоди всех видов лососевых, экз./м^2	2.09–8.75	1.33–2.81
– биомасса молоди лососевых, г/м^2	3.13–13.75*	2.73–3.54*
– длина тела одновозрастной (3+) молоди микижи, мм	213 (189–242), *n* = 233**	171 (142–193), *n* = 105**
Площади пригодных для нагула местообитаний резидентной микижи, % площади основного русла реки	от 22.2 до 28.7 на разных участках	от 0.48 до 0.52 на разных участках

Примечание. * – пределы варьирования показателя на разных участках реки; ** – среднее значение показателя (за скобками) и пределы его варьирования (в скобках), *n* – объем выборки, экз.

точные ямы, столь обычные для р. Коль. Следовательно, в русле Кехты имеется ограниченное число подходящих мест для обитания речной микижи.

Соответственно, численность резидентной микижи в реках различна – если на каждом из исследованных участков в р. Коль обнаружено до трех десятков рыб, то в р. Кехта только по одной особи. Таким образом, число обитающих на участке особей микижи определяется площадью подходящих местообитаний, между этими параметрами обнаружена тесная связь (табл. 3).

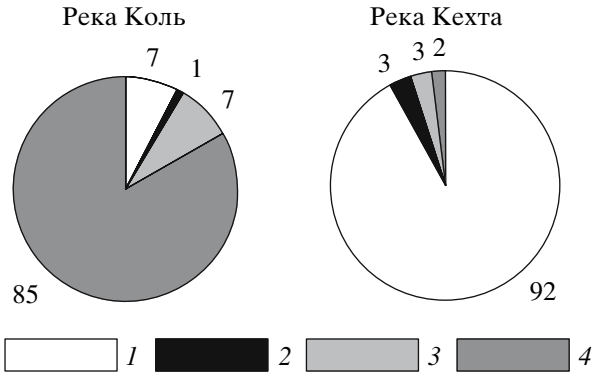

Рис. 2. Разнообразие жизненных стратегий микижи *Parasalmo mykiss* в реках Коль и Кехта. Обозначения стратегий: *1* – типично проходная, *2* – эстуарная, *3* – речная эстуарная, *4* – резидентная. Цифрами указана доля (%) особей с данным типом жизненной стратегии.

Площади нерестилищ в исследованных реках неодинаковы. В горной р. Коль нерестилища узко локализованы только в тундровых притоках и занимают небольшую площадь (около 1000 м^2) во всем бассейне реки. В тундровой р. Кехта нерестилища занимают обширные площади (более 10000 м^2) в верхнем и среднем течении основного русла (табл. 4).

Зимовальные ямы. В р. Коль ямы, необходимые для зимовки крупной проходной микижи, встречаются единично только в самом нижнем течении. Их площадь варьирует от 80 до 120 м^2, глубина – не более 1.6 м; течение в таких ямах достаточно сильное – до 0.7 м/с в межень, дно сложено гравием. В р. Кехте крупные и глубокие зимовальные ямы достаточно многочисленны как в нижнем, так и в среднем течении. В нижнем течении реки на крутых поворотах русла располагаются обширные (до 500–600 м^2) и глубокие (до 4–5 м) ямы, в среднем течении зимовальные ямы меньше по площади (до 150 м^2) и глубине (не более 2.5 м). Дно ям песчаное, течение в них медленное – менее 0.1 м/с. Общая площадь зимовальных ям в р. Кехта значительно больше, чем в р. Коль (табл. 4).

Таблица 5. Структура популяции микижи *Parasalmo mykiss* р. Коль

Жизненная стратегия	Показатели								
	длина (АС), мм	масса, г	возраст, лет	число лет, прожитых в реке	число лет, проведенных в море	возраст полового созревания	повторность нереста в течение жизни	соотношение полов, самцы : самки	абсолютная плодовитость, число икринок
Типично проходная, озимая	735(15) / 594–854	5305(15) / 2541–6822	4–9, чаще 5–6	2–4, чаще 3	1–4, чаще 2	5–8, чаще 6	не более 3, чаще 1	1 : 2.8	10638 / 8795–12629
Эстуарная	512(4) / 432–564	1812(4) / 1000–2596	4–6	2–3	1–3	4–6	однократный	1 : 3	3102(3) / 3033–4077
Речная эстуарная	479(18) / 403–610	1589(18) / 980–2311	5–9, чаще 6	1–5, чаще 3–4	1–2, чаще 1	5–9, чаще 6	до 4, чаще 1–2	1 : 1	3115(9) / 2948–3861
Резидентная	501(258) / 398–623	1632(185) / 726–2743	6–11, чаще 8–9	6–11, чаще 8–9	–	6–10, чаще 7–8	до 5, чаще 1–3	1 : 1	3065(103) / 2786–3955
Резидентные рекруты	356(589) / 208–425	467(442) / 215–522	4–6	4–6	–	–	–	1 : 1	–

Примечание. Над чертой – среднее значение показателя, под чертой – пределы его варьирования, в скобках – число экз.

Фенетическое разнообразие микижи в реках Коль и Кехта. В р. Коль у микижи заметно преобладает резидентная жизненная стратегия, доля индивидуумов с типично проходной, эстуарной и речной эстуарной невелика и в сумме не превышает 15% общего числа половозрелых рыб (рис. 2). Эстуарная микижа обнаружена единично. Немногочисленные карликовые самцы встречаются ежегодно, но только в притоках тундрового типа в среднем течении реки. Неполовозрелые рыбы составляют 35% от числа речных рыб в выборке. Это так называемые “рекруты”, являющиеся пополнением нерестового стада резидентных рыб. В р. Кехта у микижи доминирует типично проходная жизненная стратегия – более 90%, остальные (эстуарная, речная эстуарная и речная) представлены мелкими самцами – 8% (рис. 2). Наличие солоноватоводного лимана в устье реки позволяет реализовывать эстуарную и речную эстуарную стратегии.

Микижа в р. Кехта представлена двумя сезонными расами – озимой, заходящей из моря в реку на зимовку осенью с половыми продуктами на III и III–IV стадиях зрелости, и яровой, входящей в реку весной непосредственно перед нерестом с гонадами на IV и IV–V стадиях зрелости, обнаруженной нами впервые на Камчатке. Доля последней расы не превышает 5% от числа всех проходных рыб в выборке (n = 128). Среди производителей яровой расы преобладают особи с типично проходной жизненной стратегией.

Структура нерестовой части популяции микижи и рекрутов в реках Коль и Кехта показана в табл. 5 и 6. Размерно-возрастная и половая структура микижи с одинаковой жизненной стратегией в реках Коль и Кехта сходна. Различия выявлены в продолжительности жизни, возрасте полового созревания, повторности нереста, в соотношении полов между резидентной и проходной микижей из одной реки и между особями доминирующей стратегии – проходной или резидентной – из разных рек, причем характер этих различий сходен.

У доминирующей в р. Коль резидентной микижи продолжительность жизни достигает 11 лет. Впервые она созревает в 5, чаще в 7 лет. В течение жизни размножается от 1 до 5, чаще 2 раза. Проходная микижа из р. Кехта имеет более короткую продолжительность жизни – до 8 лет, впервые созревает после нагула в море в возрасте 4 лет, чаще 6 лет, в течение жизни нерестится от 1 до 3, чаще 1 раз.

Молодь микижи в период покатной миграции в обеих реках представлена пестрятками и смолтами, но в р. Коль преобладают пестрятки (75% от числа пойманной молоди, n = 158), а в р. Кехта – смолты – 81% (n = 371). Длина тела молоди одного возраста в этих реках различна (рис. 3). В р. Кехта молодь растет быстрее (рис. 3).

Показатели продуктивности исследованных рек – плотность (экз./м^2) и биомасса (г/м^2) молоди

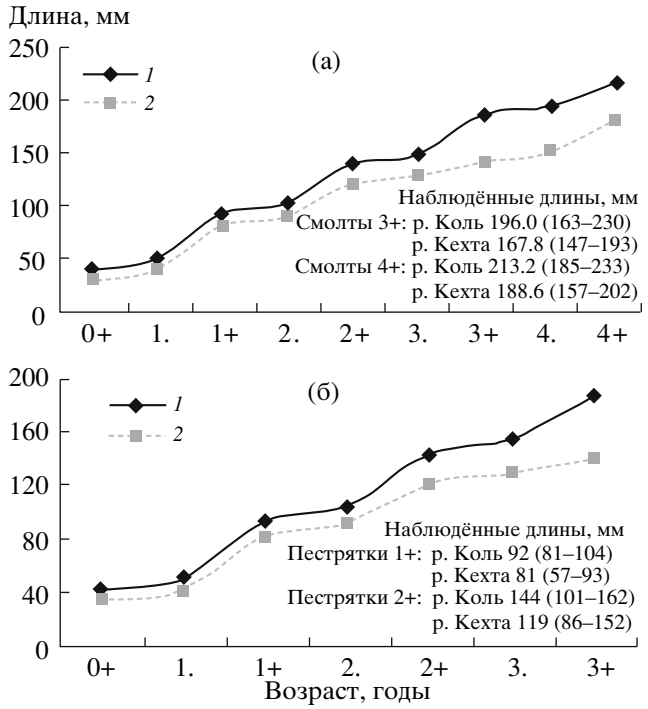

Рис. 3. Рост молоди микижи *Parasalmo mykiss* в реках Коль (*1*) и Кехта (*2*): а – смолты, б – пестрятки. Наблюденные длины – средние значения и пределы варьирования (в скобках).

лососевых, а также показатели роста молоди микижи (рис. 3) заметно различаются (см. табл. 4). Плотность молоди лососевых в р. Коль примерно в 3 раза, а биомасса – почти в 4 раза выше, чем в р. Кехте (табл. 4). Соответственно, длина тела одновозрастной микижи в р. Коль также выше (табл. 4, рис. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

Ранее нами установлена связь между геоморфологической структурой речных бассейнов и соотношением в них микижи с проходной или резидентной жизненными стратегиями, а также соотношением самцов и самок в локальных популяциях (Савваитова и др., 1973; Савваитова, 1975; Павлов и др., 2001а, 2001б). Было показано, что представленная в основном самками проходная микижа резко преобладает в тундровых реках канального типа. Самцы и самки речной микижи доминируют в бассейнах рек с хорошо выраженной разветвленной придаточной системой. Это подтверждается результатами настоящих исследований. Проходная микижа преобладает в реке канального типа – Кехте, резидентная – в сложной речной системе горного типа р. Коль (рис. 2).

Основными факторами, определяющими преобладание микижи с проходной или резидентной жизненными стратегиями в этих реках, являются: условия воспроизводства (площадь и локализация нерестилищ); наличие зимовальных ям в реке; продуктивность реки; наличие достаточных пло-

Таблица 6. Структура популяции микижи *Parasalmo mykiss* р. Кехта

Жизненная стратегия	Параметры								
	длина (*AC*), мм	масса, г	возраст, лет	число лет, прожитых в реке	число лет в море или в эстуарии	возраст полового созревания	повторность нереста в течение жизни	соотношение полов, самцы : самки	абсолютная плодовитость, число икринок
Типично проходная, озимая	749(122)/555–930	6343(106)/2404–9915	4–8, чаще 5–6	2–4, чаще 3	1–5, чаще 2	4–7, чаще 5–6	до 4, чаще 1	1 : 2.7	6717(8)/5053–9027
Типично проходная, яровая	713(6)/688–712	3837(6)/3367–4378	6–8, чаще 6	3–4	3–4	5–7	2–3	только самки	–
Эстуарная	456(4)/390–495	855(4)/412–1146	5–6	2–3	2–3	5–6	одно-кратный	только самцы	–
Речная эстуарная	336(7)/346–452	538(5)/337–655	5–8	3–4	от нескольких месяцев до 2 лет	6	»	»	–
Резидентная	424(13)/362–575	903(9)/423–2041	6–8	6–8	–	6–7	1–2	»	–
Резидентные рекруты	347(3)/319–377	371(2)/315–427	4–5	4–5	–	–	–	»	–

Примечание как в табл. 5.

щадей для нагула молоди и половозрелой резидентной микижи (табл. 4; рис. 3). Как видно из табл. 4, бассейны рек Коль и Кехта заметно различаются по всем перечисленным показателям.

Полученные данные подтверждают высказанное нами предположение (Савваитова и др., 1975; Павлов и др., 2001а), что в сложных разветвленных речных системах, благодаря разнообразию местообитаний и их более высокой продуктивности, кормовые ресурсы обеспечивают созревание и реализацию резидентной стратегии микижи (без выхода в море). В небольших реках канального типа, где кормовая база недостаточна для созревания и реализации полного жизненного цикла крупных рыб, преобладает проходная жизненная стратегия.

Таким образом, ключевым параметром, определяющим преобладание той или иной жизненной стратегии микижи в каждой реке, является соотношение основных лимитирующих факторов – площадь нерестилищ, площадь мест нагула и их продуктивность, а точнее – емкость нерестилищ и емкость мест нагула. Емкость нерестилищ лимитирует суммарную численность всей микижи с разными жизненными стратегиями, емкость мест нагула лимитирует численность рыб с соответствующей стратегией. В р. Коль емкость нерестилищ меньше емкости угодий для нагула, и это определяет преобладание в ней резидентной формы. В Кехте емкость нерестилищ больше емкости мест для нагула и это предопределяет доминирование микижи с анадромной стратегией. Каждый год в этих реках формируется такое соотношение форм с разной жизненной стратегией, которое позволяет поддерживать максимально возможную численность локальной популяции на имеющихся ресурсах.

БЛАГОДАРНОСТИ

Большую помощь в организации и проведении экспедиционных работ оказал Фонд “Дикие рыбы и биоразнообразие Камчатки” (г. Елизово).

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ, грант № 05-04-48413; Ведущие научные школы РИ-112/001/707; Университеты России № 07.03.011; Центра Дикого Лосося (Wild Salmon Center) (Портлэнд, Орегон, США), Фонда Бетти и Гордона Мура; программы United Nations Development Program (ПРООН).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Зиммерман К.Е., Кузищин К.В., Груздева М.А. и др. 2003. Опыт определения жизненной стратегии микижи *Parasalmo mykiss* (Walbaum) (Salmonidae, Salmoniformes) Камчатки на основании анализа соотношения Sr/Ca в отолитах // Докл. РАН. Т. 389 (2). С. 274–278.

Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. М.: Высш. шк., 252 с.

Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузищин К.В. 1999. К проблеме формирования эпигенетических вариаций жизненной стратегии у вида Красной книги – камчатской микижи *Parasalmo mykiss* (Salmonidae, Salmoniformes) // Докл. РАН. Т. 367. № 5. С. 709–713.

Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузищин К.В. 2001а. Теоретические аспекты проблемы распространения и формирования жизненной стратегии микижи *Parasalmo mykiss* (Walbaum) (Salmonidae, Salmoniformes) // Докл. РАН. Общая биология. Т. 379. № 1. С. 139–141.

Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузищин К.В. и др. 2001б. Тихоокеанские благородные лососи и форели Азии. М.: Научный мир, 200 с.

Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 270 с.

Савваитова К.А. 1975. Популяционная структура *Salmo mykiss* Walbaum в пределах естественного ареала // Вопр. ихтиологии. Т. 15. Вып. 6. С. 984–997.

Савваитова К.А., Груздева М.А., Кузищин К.В. и др. 2005. “Полуфунтовики” микижи *Parasalmo mykiss* – особый элемент структуры вида. К проблеме формирования разнообразия типов жизненной стратегии // Вопр. ихтиологии. Т. 45. № 6. С. 806–815.

Савваитова К.А., Кузищин К.В., Груздева М.А. и др. 2003. Долгосрочные и краткосрочные изменения структуры популяций камчатской микижи *Parasalmo mykiss* из рек западной Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 6. С. 789–800.

Савваитова К.А., Кузищин К.В., Максимов С.В., Павлов С.Д. 1997. Популяционная структура микижи реки Утхолок (западная Камчатка) // Вопр. ихтологии. Т. 37. № 2. С. 179–188.

Савваитова К.А., Максимов В.А., Мина М.В. и др. 1973. Камчатские благородные лососи (систематика, экология, перспективы использования как объекта форелеводства и акклиматизации). Воронеж: Изд-во Воронежск. гос. ун-та, 120 с.

Савваитова К.А., Мина М.В., Максимов В.А. 1975. Эволюционные аспекты экологии размножения лососей рода *Salmo* в некоторых водоемах Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 15. Вып. 1. С. 21–31.

Савваитова К.А., Тутуков М.А., Кузищин К.В., Павлов Д.С. 2002. Изменения структуры популяции камчатской микижи *Parasalmo mykiss* из реки Утхолок на фоне колебаний ее численности // Вопр. ихтиологии. Т. 42. № 2. С. 184–188.

Bisson P.A., Montgomery D.R. 1996. Valley segments, stream reaches and channel units // Methods in stream ecology. F.R. Hauer, G.A. Lamberti (eds.). San Diego–London: Acad. Press. P. 23–53.

Marcus W.A., Legleiter C.J., Aspinall R.J. et al. 2003. High spatial resolution hyperspectral mapping of in-stream habitats, depths and woody debris in mountain streams // Geomorphology. V. 55. P. 363–380.

Stanford J.A., Lorang M.S., Hauer F.R. 2005. The shifting habitat mosaic of the river ecosystems // Verh. Int. Verein. Limnol. V. 29. P. 123–136.

Zippin C. 1956. An evaluation of the removal method of estimating animal populations // Biometrics. V. 12. № 2. P. 163–183.