

И.А. ЧЕРЕШНЕВ

БИОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ПРЕСНОВОДНОЙ ИХТИОФАУНЫ СЕВЕРО-ВОСТОКА РОССИИ



RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
FAR-EASTERN BRANCH
INSTITUTE OF BIOLOGICAL PROBLEMS OF THE NORTH

I.A. Chereshev

**BIOLOGICAL DIVERSITY
OF FRESHWATER FISH FAUNA
IN THE RUSSIAN NORTH-EAST**

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ИНСТИТУТ БИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОБЛЕМ СЕВЕРА

И. А. Черешнев

**БИОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ
ПРЕСНОВОДНОЙ ИХТИОФАУНЫ
СЕВЕРО-ВОСТОКА РОССИИ**

Черешнев И.А. Биологическое разнообразие пресноводной ихтиофауны Северо-Востока России. - Владивосток: Дальнаука. 1996. 198 с.

Монография посвящена обсуждению различных проблем изучения и сохранения биологического разнообразия пресноводной ихтиофауны Северо-Востока России. Показана таксономическая и эволюционная уникальность ихтиофауны в целом, а также отдельных групп рыб. Описаны особенности экологии, распространения, состояния популяций, обитания рыб в пресных водоемах региона. Приведен систематический список ихтиофауны для большинства речных бассейнов и районов Северо-Востока России. Наиболее важным фактором, определившим современный облик пресноводной ихтиофауны, был исторический - перестройки рельефа и гидросети региона в позднем кайнозое, крупные колебания уровня моря, оледенения. На основе синтеза био- и палеогеографических данных предложена гипотеза формирования биоразнообразия пресноводной ихтиофауны региона и сопредельных территорий. Обсуждается значение исследования для реконструкции палеогеографии и палеоклимата Берингии, биогеографического районирования пресных водоемов Северного полушария, разработки подходов к сохранению биоразнообразия пресноводной ихтиофауны Северо-Востока России.

Адресована ихтиологам, биогеографам, специалистам по охране природы.
Ил. 8, табл. 4, библи.

Chereshnev I.A. Biological diversity of freshwater fish fauna in the Russian North-East. Vladivostok: Dalnauka. 1996. 198 p.

The book deals with the problems concerning the study and conservation the biodiversity of the freshwater fish fauna in the Russian North-East. Taxonomic and evolutionary assessments and the unique nature of the fish fauna are given. Distribution, ecology, population status and habitat conditions for freshwater fish are described. A complete systematic list of fish fauna and lists of fish species and forms and for the river systems and vast region in the region with relatively similar faunistic characteristics are made. Recognized relief and water systems changes caused by neotectonic processes in Late Cenozoic, fluctuation of sea level and glaciations were the major factors that have formed the recent freshwater fish fauna. According to the bio- and paleogeographic facts, a hypothesis for the formation of the freshwater fish fauna in the Russian North-East and contiguous territories is suggested. Scientific and practical significance of the study for the reconstruction of the paleogeography and paleoclimate of the Beringia, biogeographical zonation of the fresh waters in the Northern Hemisphere as well as development of the conservation-oriented methods and approaches in the Russian North-East are under discussion.

Адресована ихтиологам, биогеографам, специалистам по охране природы.

Редактор д-р биол. наук *М.К.Глубоковский*
Рецензент: д-р биол. наук *В.Г.Кривошеев*

Издано по решению Редакционно-издательского совета ДВО РАН

Биологическое разнообразие в самом общем виде следует определять как разнообразие организмов и их природных сочетаний. В принципе возможно выделение форм биологического разнообразия на всех уровнях организации живого: генотипическом, популяционном, внутривидовом и видовом, уровне сообществ и экосистем, объединений таксонов разного ранга (флор и фаун). Соответственно, на каждом уровне имеются свои системы оценки разнообразия. По существу, под биологическим разнообразием подразумевают число и соотношение элементов на надорганизменных уровнях организации (Чернов, 1991; Юрцев, 1991).

Биологическое разнообразие является характерной чертой жизни на Земле, определяющей возможность существования как различных экосистем, так и в целом биосферы экосистемы высшего ранга. Это одно из ключевых качеств биосферы, которое обеспечивает ее стабильность и устойчивость. Именно на разнообразии основаны механизмы устойчивости жизни от молекулярного и клеточного до биоценотического уровней.

Пожалуй, нет таких биологических дисциплин, изучающих надорганизменный уровень живого, в методологию которых не входило бы биологическое разнообразие как одно из центральных фундаментальных понятий. Поэтому как научное понятие биологическое разнообразие весьма многопланово. С одной стороны, это совокупность параметров сообществ, фаун и флор. С другой - это синтетическая категория, отвечающая задачам комплексных исследований в биогеографии, экологии, эволюционной биологии (Чернов, 1991).

Биологическое разнообразие разной степени сложности существует с момента зарождения жизни на Земле. Но все эволюционные процессы, приводившие к его изменениям, - возникновение новых таксонов, их сообществ, экосистем, смена флор и фаун - происходили постепенно, на протяжении достаточно длительных геологических эпох. Такие изменения биологического разнообразия обладали эволюционной преемственностью, что обеспечивало относительно высокую устойчивость биосферы в целом в каждом новом качестве.

Принципиально иная ситуация возникла в связи с хозяйственной деятельностью человека, которая за весьма короткий временной этап существенно изменила облик биосферы. Под усиливающимся антропогенным воздействием, достигшим максимальной величины к концу

нынешнего века, происходило и происходит стремительное снижение биологического разнообразия на всех уровнях: разрушаются и исчезают не только отдельные популяции и виды, но и целые сообщества и экосистемы. Поэтому сокращение биологического разнообразия в настоящее время выступает как глобальная экологическая проблема. Его потеря имеет серьезные научные, экономические, эстетические и моральные последствия, поэтому биологическое разнообразие следует рассматривать как общечеловеческий ресурс, важный для современной жизни всего населения Земли и будущих поколений людей. В этом смысле сохранение биологического разнообразия означает рациональное использование биологических ресурсов биосферы с целью получения максимальной выгоды для ныне живущих поколений людей и их потомков, за что в равной мере несут ответственность все страны и народы Земли.

Именно это обстоятельство переводит проблему сохранения биологического разнообразия из узко национальной в международную общечеловеческую плоскость. Следовательно, решение данной проблемы возможно только объединенными усилиями как на уровне чисто научных, так и на уровне первоочередных задач национальных правительственных органов, призванных обеспечить полноценные условия для жизни населения Земли.

Осознание важности сохранения биологического разнообразия в глобальном масштабе послужило основанием для подготовки соответствующей Международной конвенции. Она была подписана подавляющим большинством стран, в т.ч. и Россией, входящих в Организацию Объединенных Наций на сессии Генеральной Ассамблеи ООН по проблемам глобальной экологии, состоявшейся в 1992 г. в Бразилии. Обязательства, взятые нашей страной по выполнению данной конвенции, потребовали разработки и принятия в качестве одной из приоритетных государственной научно-технической программы России "Биологическое разнообразие". Координирующая роль и ответственность за выполнение данной программы возложены на Российскую Академию наук.

Многообразие форм и проявлений жизни на Земле определяет соответствующее многообразие подходов к решению задач по сохранению биологического разнообразия на разных уровнях организации живого, а также для разных групп организмов. Одной из важнейших составных частей биосферы являются пресноводные экосистемы, в которых наиболее существенный биоценотический элемент — популяции рыб. К настоящему времени известно около 22 тыс. видов рыб, что составляет половину фауны позвоночных животных. Более 10 тысяч видов рыб живут в пресных водах и примерно третья часть из них находится в критическом состоянии под угрозой исчезновения (Nyman, 1991).

Проблемы сохранения биологического разнообразия пресноводных рыб весьма сложные и многоплановые. Присутствие рыб в водоемах воспринимается как само собой разумеющееся явление. Действительно, известно очень малое число естественных пресных водоемов, лишенных ихтиофауны. Но хотя рыбы являются самым заметным фаунистическим компонентом рек и озер, они, в отличие от наземных животных, гораздо менее доступны для наблюдений и управления человеком вследствие существования в иной (водной) среде. Именно последнее определяет чрезвычайную уязвимость рыб к антропогенному воздействию, т.к. у рыб часто нет возможности переселиться в другой водоем и избежать надвигающейся угрозы. За исключением амфибий, популяции и виды рыб начинают исчезать быстрее, чем любая другая группа позвоночных животных. Важно также учитывать, что сохранение популяций рыб возможно только при сохранении всей водной экосистемы и входящих в ее состав водных организмов на всех трофических уровнях. Но водные экосистемы в свою очередь тесно связаны с окружающими наземными экосистемами. Поэтому стратегия охраны первых должна включать необходимость сохранения в естественном состоянии и прилежащих территорий вторых, входящих в состав водосборной площади охраняемого водного бассейна или его участка. Разумеется, размеры охраняемого водоема (и соответствующей ему наземной территории) определяются особенностями образа жизни рыб (отдельных видов и целых сообществ), а также топографией и гидрологией самого речного бассейна. В самом общем виде можно считать, что поскольку ареалы и жизненные циклы рыб видоспецифичны, то и размер охраняемой территории должен быть видоспецифичным (Павлов, 1992; Nyman, 1991).

Другая проблема связана с наличием у пресноводных рыб популяционной организации разной степени сложности и структурированности. Ее полярными вариантами являются, с одной стороны, виды, представленные единственной популяцией, занимающей ограниченный ареал (узкоареальные эндемики), с другой — виды, широко распространенные, занимающие обширный ареал (в т.ч. в пределах одного речного бассейна) и состоящие из множества небольших популяций отдельных притоков и пойменных озер, образующих стадо рыб всего речного бассейна. Подобная пространственная подразделенность известна у многих видов рыб и из крупных озер (например, Байкал) с развитой придаточной системой. У некоторых проходных лососевых рыб могут существовать еще более крупные популяционные системы, объединяющие стада рыб нескольких речных бассейнов какого-либо района побережья. Кроме пространственной имеется также эпигенетическая структура, состоящая из объединений особей, различающихся образом жизни, размерным и возрастным составом, срока-

ми созревания и нереста, характером питания и т.п. Все эти внутривидовые группировки в совокупности образуют биологическое разнообразие пресноводных рыб, достигающее очень высокой сложности у некоторых видов. Поэтому стратегия сохранения биологического разнообразия будет отличаться у разных видов и в разных природных ситуациях. В целом применительно к пресноводным рыбам она неизбежно должна включать все три уровня, определенные в Международной конвенции по сохранению биологического разнообразия: 1) уровень генов и генотипов, определяющих генетическое разнообразие каждого вида (или популяции); 2) уровень вида (видовое разнообразие отдельных районов, стран, областей и т.д. и в целом всей планеты); 3) уровень экосистем (разнообразие экотопов, биологических сообществ и экологических процессов в биосфере).

Следует подчеркнуть, что проблема сохранения биологического разнообразия не сводится только к охране редких видов (но включает ее как составную часть), а направлена на оптимальное использование и управление возобновляемыми ресурсами биосферы. Главные требования при этом будут заключаться в сохранении разнообразия внутри вида и обеспечении его долговременной устойчивости. Поэтому необходимо, чтобы меры по охране исходили из популяционных перспектив, что предполагает необходимость сохранения непрерывной генетической изменчивости во всех популяциях, т.е. обеспечение непрерывной эволюции видов. В конечном счете именно охрана генетических ресурсов должна стать основным компонентом в любой программе для управления и поддержания биологических ресурсов (Nyman, 1991).

Проблема сохранения биологического разнообразия пресноводных рыб актуальна и для Северо-Востока России (СВР) (рис. 1), но имеет специфику. По фаунистическому составу пресноводная ихтиофауна СВР уникальна и не имеет аналогов в арктических и субарктических районах. Она довольно многочисленная, разнообразная и имеет смешанный облик. В ихтиофауне присутствуют виды, различные по географии и геологическому возрасту происхождения, много эндемиков разного таксономического ранга, а также редких видов, у которых на СВР расположены крайние участки ареалов. Это обусловлено тем, что в прошлом СВР входил в состав древней палеогеографической страны - Берингии, которая служила ареной формо- и видообразования живых организмов (в т.ч. и пресноводных рыб), а также своеобразным "мостом", по которому они расселялись между азиатским и североамериканским континентами. Поэтому изучение биологического разнообразия пресноводных рыб СВР имеет чрезвычайно важное значение для биогеографии Берингии и всего Северного полушария (Черешнев, 1986 а,б, 1990, 1992 а,б).

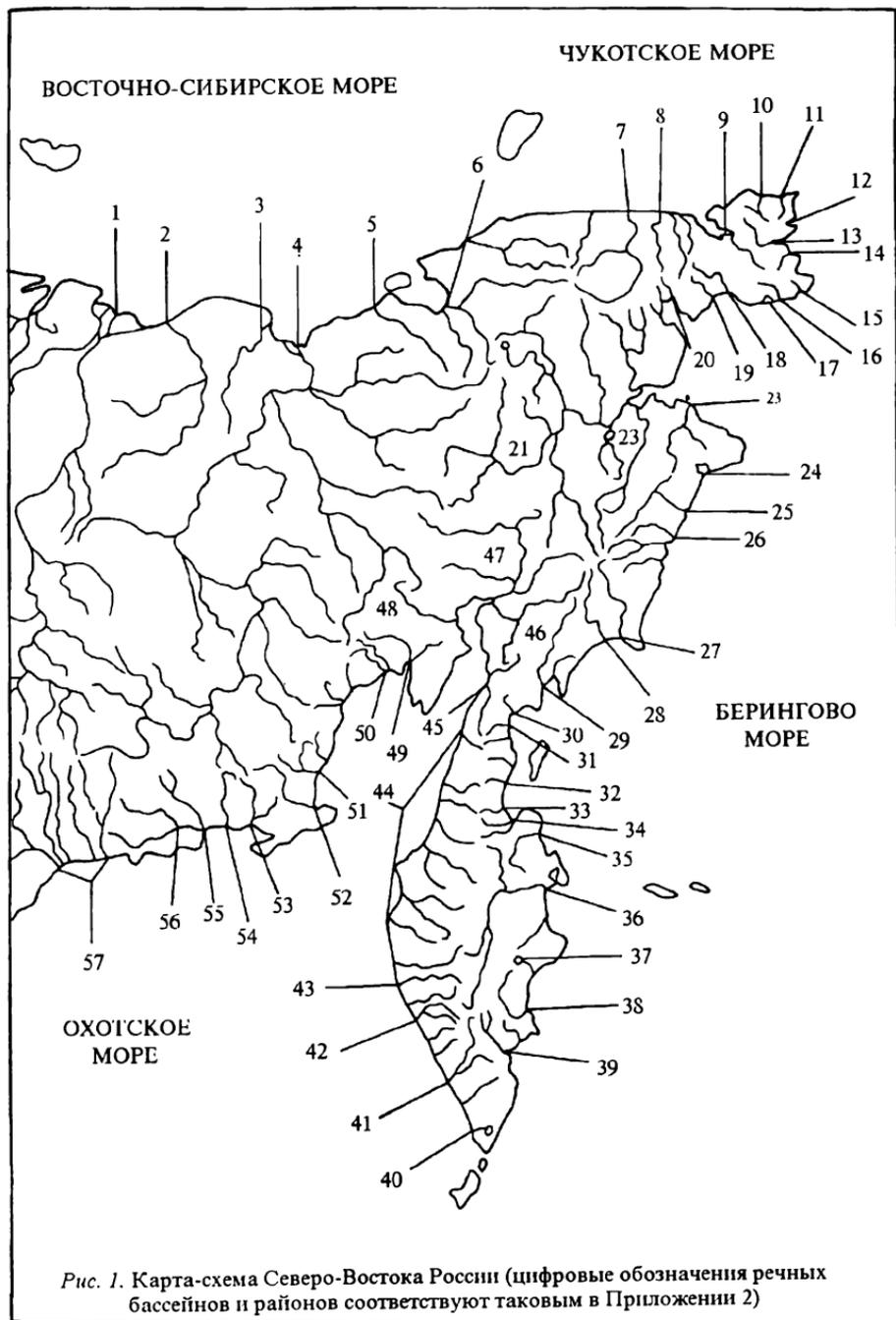


Рис. 1. Карта-схема Северо-Востока России (цифровые обозначения речных бассейнов и районов соответствуют таковым в Приложении 2)

В речных бассейнах СВР сосредоточены значительные ресурсы популяций ценных рыб, издавна используемых промыслом. Хотя в целом пресноводные экосистемы СВР почти не затронуты антропогенным воздействием, здесь имеются сравнительно большие промышленные районы (в верховьях Колымы и Индигирки), где производится добыча полезных ископаемых открытым способом. Это приводит к тотальному разрушению речных долин и, соответственно, уничтожению водных биоресурсов. Промышленные стоки серьезно ухудшают качество воды на значительных участках рек и отрицательно влияют на популяции рыб. Существенным фактором изменения естественного режима Колымы является построенная в ее верховьях Колымская ГЭС с обширным водохранилищем. На СВР имеется всего два заповедника, в водоемах которых обитают эндемичные виды рыб (четыре эндемика), поэтому большинство эндемиков и редких видов лишены какой-либо охраны. Популяционная структура большинства видов пресноводной ихтиофауны изучена крайне слабо или совершенно не изучена. Исключения составляют лишь самые важные промысловые группы рыб — тихоокеанские лососи, некоторые виды голецовых и сиговых рыб, но и среди них имеются виды и группы популяций, сведения о пространственной и биологической структуре которых отсутствуют. Примерно такое же положение существует с проведением мониторинга, который относительно хорошо организован лишь для масовых проходных лососевых и на их наиболее крупных популяциях.

Несовершенное природоохранное законодательство, недоработки и противоречия в правовых актах на использование ресурсов рыб внутренних водоемов, а также отсутствие сведений о современном состоянии популяций приводит к тому, что допустимые объемы вылова устанавливаются зачастую интуитивно, без какого-либо научного обоснования. При этом стратегия промысла определяется только экономическими факторами, т.е. получение максимальной прибыли в краткие сроки. Иными словами — постоянно облавливаются популяции рыб в самых доступных речных бассейнах, во многих из которых состояние рыбных ресурсов уже стало близким к критически низкому уровню. Нередки факты ведения хозяйственной деятельности и промысла в водоемах, где обитают узкоареальные эндемичные виды и формы рыб, представленные единственной популяцией.

В совершенно неудовлетворительном состоянии находится статистика промысла жилых пресноводных рыб; отсутствуют сведения о величине вылова рыбаками-любителями. Для пришлого населения характерен крайне низкий уровень экологической грамотности. Это, с одной стороны, обусловлено распространенной психологией "временного проживания" на Севере (с соответствующим потребительским отношением к природе), с другой — явным дефицитом науч-

но-популярной литературы, иных информационных источников, пропагандирующих необходимость сохранения природы Севера. Следует также отметить крайне опасное, но тем не менее продолжающееся снижение уровня контроля за соблюдением режима рыболовства во внутренних водоемах СВР (по причинам экономического характера). Наконец, имеющееся научное обеспечение исследований для разработки стратегии управления, охраны и рационального использования ресурсов пресноводных рыб региона не соответствует масштабам территории и существующих проблем.

Именно перечисленные обстоятельства определили идею написания данной книги, главная цель которой заключается в том, чтобы дать оценку современного состояния изученности биологического разнообразия пресноводной ихтиофауны СВР и наметить теоретические и практические подходы к его сохранению. Соответственно поставленной цели были сформулированы следующие задачи:

1. Дать таксономическую и эволюционную характеристику разнообразия пресноводной ихтиофауны СВР в целом и для отдельных групп и видов рыб.

2. Дать типологическую (эколого-географическую) характеристику разнообразия пресноводных рыб СВР, в т.ч.:

особенностей распространения отдельных видов и групп рыб на территории региона (ареалогический анализ);

характера состава ихтиофауны отдельных речных бассейнов и крупных регионов СВР;

важнейших особенностей экологии и адаптивной стратегии пресноводных рыб СВР (образ жизни, характер размножения, толерантность к солености воды, питание, межвидовые отношения).

3. Дать характеристику абиотических условий водоемов (реки, озера, моря) обитания пресноводных рыб СВР

4. Разработать гипотезу формирования биологического разнообразия пресноводной ихтиофауны СВР на основе синтеза биогеографических (таксономический состав, особенности распространения), экологических и исторических (история геологического развития территории в позднем кайнозое) данных.

5. Обсудить теоретическое и практическое значение изучения биологического разнообразия пресноводной ихтиофауны СВР:

для реконструкции палеогеографии и палеоклиматических условий Берингии в позднем кайнозое;

для разработки проблем биогеографического районирования Северного полушария (Голарктики);

для разработки стратегии сохранения биологического разнообразия пресноводной ихтиофауны СВР.

Книга основана на результатах 22-летних (с 1972 г.) исследований вопросов, касающихся фаунистического состава, распространения, систематики и экологии пресноводных рыб СВР.

Дополнительный, весьма ценный коллекционный материал и информация об ихтиофауне отдельных речных бассейнов региона были любезно переданы автору Ю.С. Решетниковым (ИЭМЭЖ РАН, Москва), М.Б. Скопцом, Г.И. Атрашкевичем, П.К. Гудковым, Ю.В. Штундоком, А.В. Шестаковым, М.В. Назаркиным, А.С. Агаповым (все ИБПС ДВО РАН, Магадан), В.В. Волобуевым, Е.Г. Акиничевой (МоТИПРО, Магадан), С.А. Поповым, Р.Р. Юсуповым, С.И. Жарниковым (Охотскрыбвод, Магадан). Некоторые фаунистические сведения получены из отчетов бассейновых управлений "Охотскрыбвод" и "Камчатрыбвод" (Петропавловск-Камчатский).

Автор выражает искреннюю благодарность всем коллегам, оказавшим помощь в работе, а также будет признателен за конструктивную критику слабых сторон книги, указания на неточности, предоставление новых и дополнительных сведений по обсуждаемой проблеме.

Автор рассматривает данную книгу как первую попытку осмыслить имеющиеся сведения по пресноводной ихтиофауне СВР в рамках идеологии сохранения биологического разнообразия.

Финансирование работы осуществлялось за счет бюджета Российской Академии наук, ГНТП России "Биологическое разнообразие" (проекты 2.3.43. "Биологическое разнообразие пресноводных экосистем Северо-Востока России" и 7.1.6. "Разработка мер по устойчивому использованию промысловых ресурсов рыб пресных водоемов Северо-Востока России"), международного фонда Джорджа Сороса по программе "Биоразнообразие", Российского фонда фундаментальных исследований (проект 94-04-11227 "Эволюция, функционирование и устойчивость эндемичной экосистемы древнего оз. Эльгыгытгын (Северо-Восток России)", международного научного фонда (проекты NOFOOO и NOF300 "Biogeography of Charms and Whitefishes of the North-East Asia and neighbouring territories of Beringia").

ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ И ЭВОЛЮЦИОННОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ПРЭСНОВОДНОЙ ИХТИОФАУНЫ СЕВЕРО-ВОСТОКА РОССИИ

1.1 Общая структура ихтиофауны

Таксономическая структура пресноводной ихтиофауны СВР уникальна и не имеет аналогов в арктических и субарктических регионах Северного полушария.

Ихтиофауна включает 65 видов, относящихся к 30 родам и 16 семействам; 15 видов фауны представлены подвидовыми таксонами (всего 20 подвидов), отличающимися от номинативных форм (Приложение 1, табл. 1). Кроме них из пресных водоемов региона известно еще довольно большое число форм рыб неясного таксономического статуса, требующих дальнейшего изучения.

Наиболее представительна группа лососевидных рыб (семейства Salmonidae, Coregonidae, Thymallidae), насчитывающая 9 родов, 36 видов и 7 подвидов. В этой группе по числу таксонов (5 родов, 23 вида и 2 подвида) доминируют лососевые рыбы (Salmonidae). Примерно вдвое меньше родов (3) и видов (12) в семействе сиговых (Coregonidae); монотипическое семейство хариусовых рыб (Thymallidae) представлено 1 видом с 3 подвидами. Среди лососевых рыб максимальным видовым разнообразием выделяется триба гольцовых рыб (Salvelinini) 2 рода и 14 видов, из них гольцы рода *Salvelinus* насчитывают 13 видов и 2 подвида. Также довольно много таксонов (9 видов и 2 подвида) в роде сигов - *Coregonus* семейства Coregonidae. В большинстве остальных семейств по 1-2 родам и 1-3 видам, лишь карповые (4 рода, 7 видов и 4 подвида; 2 вида акклиматизированы на СВР) и корюшковые (3 рода, 4 вида и 1 подвид) рыбы представлены несколько большим числом таксонов.

В целом в пресных водах СВР встречаются представители практически всех семейств (исключая семейство угрей *Anguillidae*) и подавляющего большинства родов (за исключением *Hucho*, *Rutilus*, *Alburnus*, *Anguilla*, *Cobitis*), известных из других речных бассейнов арктических и субарктических регионов Евразии (Берг, 1948 а, 1949 а,б). В то же время в сопредельных водоемах Сибири не известны виды сем. *Dalliiidae*, родов *Huso*, *Alosa*, *Oncorhynchus*, *Parasalmo*, *Salvethy-*

Таксономическая структура пресноводной ихтиофауны Северо-Востока России.

Семейства	Роды	Виды	Подвиды
I. Семейство Petromyzontidae - миноговые	1	2	2
II Семейство Acipenseridae - осетровые	2	2	
III. Семейство Clupeidae - сельдевые	1	1	
IV Семейство Salmonidae		23	2
V Семейство Coregonidae		12	2
VI Семейство Gymnallidae - харчусовые	1	1	
VII. Семейство Osmeridae - корюшковые		4	1
VIII. Семейство Dallidae - дальневосточные, черные рыбы 1			
IX. Семейство Esocidae - щуковые	1	1	
X Семейство Cyprinidae - карповые	4	7	4
XI Семейство Cobitidae - вьюновые	1	1	1
XII. Семейство Catostomidae -	1	1	1
XIII. Семейство Lotidae - тресковые	1	1	1
XIV Семейство Gasterosteidae - колюшковые	2		
XV Семейство Percidae -	2	2	
XVI. Семейство Cottidae - подкаменниковые	1	2	1
Всего:	30	65	18

mus, Dallia, Catostomus, Gasterosteus (всего 32 вида и 8 подвидов), обитающих в реках СВР

Примерно в такой же степени пресноводная ихтиофауна СВР отличается от таковой сопредельных арктических и субарктических регионов Северной Америки. В ихтиофауне последней отсутствуют представители сем. Cobitidae и подсем. Brachymystacinae, родов Huso, Salvethymus, Brachymystax, Carassius, Leuciscus, Cyprinus, Noemacheilus, Gymnocephalus (всего 30 видов и 11 подвидов). В свою очередь, в сравниваемых районах Северной Америки обитают не известные на СВР представители отряда Percopsiformes, семейств Hiodontidae и Percopsidae, родов Ichthyomyzon, Hiodon, Chrosomus, Mylocheilus, Couesius, Ptychocheilus, Notropis, Richardsonius, Pimephales, Rhinichthys, Platygobio, Semotilus, Hybognathus, Moxostoma, Percopsis, Culac, Etheostoma, Stizostedion, Aplodinotus (всего 38 видов) (McPhail, Lindsey, 1970, 1986; Lindsey, McPhail, 1986).

Ихтиофауна СВР характеризуется смешанным обликом, в ней представлены таксоны рыб, различные по географии и геологическому возрасту происхождения, эволюционной продвинутости и уни-

кальности. На уровне рода таксоны можно объединить в следующие группы по центрам происхождения:

1) тихоокеанская - *Alosa** *Oncorhynchus*, *Parasalmo*, *Osmerus*, *Hypomesus*, *Mallotus*;

2) североамериканская - *Prosopium*, *Catostomus*;

3) евроазиатская *Acipenser*, *Huso*, *Salvelinus*, *Salvelinus*, *Brachymystax*, *Stenodus*, *Coregonus*, *Thymallus*, *Esox*, *Dallia*, *Phoxinus*, *Leuciscus*, *Carassius*, *Cyprinus*, *Noemacheilus*, *Perca*, *Gymnocephalus*, *Cottus*;

4) циркумбореальная - *Lethenteron*, *Lota*, *Pungitius*, *Gasterosteus*.

Подавляющее число родов имеет евроазиатское происхождение. тихоокеанская группа представлена 6 родами, циркумбореальная - 4, североамериканская - 2. Поскольку классификация на уровне родов отражает очень древние третициные сроки возникновения таксонов и фаунистических связей, то более близкая к современной классификация по происхождению на видовом и подвидовом раиах (Сычевская, 1976, 1986, 1989; Репетников, 1980; Черешнев, 1986 б).

Целесообразно также для понимания возможных способов и путей расселения рыб (и, следовательно, для реконструкции истории фауны и формирования биологического разнообразия) в классификацию включить такую важнейшую экологическую характеристику, как толерантность к солености воды (эври- и стеногаллиность) (Линдберг, 1972). Данная классификация может быть следующая:

1а. Евроазиатская эвригаллиная - сибирская, тихоокеанская и дальневосточная ручьевая миноги, калуга, длиннорылый сибирский осётр, кета, горбуша, кижуч, сима, микижа, камчатская семга, мальма, белый голец, кунджа, голец Таранца, арктический голец, голец Леванидова, нельма, сибирская ряпушка, чир, муксун, пелядь, ледовито-морский омуль, пенжинский омуль, снг-востряк, снг-пыжьян, азиатская, малоротая и японская корюшки, корюшка Дрягина, мойва, сазан, пестроногий подкаменщик (всего 32 вида и 1 подвид).

1б. Евроазиатская стеногаллиная - восточно-сибирский голец, голец-пейва, боганидская и малоротая палии, голец Черекого, длинноголовый голец, голец Крогнус, голец Шмидта, длинноперая палия, ленок, камчатская ряпушка, восточно-сибирский и камчатский хариусы, щука, сибирский чукучан, речной гольян, гольян Чекановского, якутский карась, серебряный карась, сибирский (усатый) голец, окунь, ерш (всего 19 видов и 7 подвидов).

* Отнесен условно, т.к. називный ареал рода *Alosa* расположен в Атлантике. Средиземноморье и Понто-Каспийской области: вид *A. sapidissima* был успешно акклиматизирован в Тихом океане в конце прошлого столетия (Светovidов, 1952)

2а. Североамериканская эвригалинная - сельдь-шед, нерка, чавыча, слизистый подкаменщик (4 вида).

2б. Североамериканская стеногалинная - обыкновенный и карликовый вальки, аляскинский хариус, чукучан (вид) (3 вида и 1 подвида).

3а. Берингийская эвригалинная* - берингийский омуль, реликтовая трехиглая колошка, чукотский голец (2 вида и 1 подвида).

3б. Берингийская стеногалинная* амгуэмская, пильхькайская, берингийская даллии (3 вида).

4. Циркумбореальная эвригалинная тонкохвостый налим, трехиглая и девятииглая колошки (3 вида).

Как в целом на Северо-Востоке России, так и в каждой экологической группе преобладают азиатские по происхождению таксоны: всего их 52 вида и 8 подвигов, из них 31 вид и 1 подвида эвригалинные и 21 вид и 7 подвигов стеногалинные рыбы. Североамериканских существенно меньше: 7 видов и 1 подвида, из них 4 вида эвригалинные, 3 вида и 1 подвида стеногалинные рыбы. Среди выходцев из бассейна Тихого океана также преобладают азиатские таксоны: 26 видов и 3 подвигов; североамериканских всего 5. В этой группе также преобладают эвригалинные группы рыб (25 видов и 2 подвигов). Берингийских по происхождению таксонов всего 6 (3 эврии 3 стеногалинных вида), циркумбореальных еще меньше - 3 вида (только эвригалинные).

Таким образом, пресноводная ихтиофауна СВР характеризуется резким доминированием евроазиатских по происхождению (52 вида и 8 подвигов) и эвригалинных (31 вид и 1 подвида) таксонов, но также довольно представительна группа стеногалинных, или типично пресноводных (по терминологии Г.У.Линдберга), рыб - 21 вид и 8 подвигов.

В ихтиофауне сравнительно много эндемиков разного ранга. Это семейство дальневых рыб (Dalliiidae), род длинноперых палий (Salvelinus); виды: микижа, пенжинская семга, голец Леванидова, голец-нейва, малоротая палия, голец Черского, длинноголовый голец, белый голец, голец Крогиус, голец Шмидта, длинноперая палия, пенжинский омуль, сиг-востряк, амгуэмская и пильхькайская даллии, реликтовая трехиглая колошка; подвигов: чукотский голец, восточно-сибирский голец, камчатский хариус, камчатская ряпушка, сибирский чукучан, малоротая корюшка Дрягина. Вероятно, эндемичными можно считать формы гольцовых и сиговых рыб неясного систематического положения, известных из некоторых водоемов арктического и охотоморского побережий СВР.

* Таксоны, связанные в своем происхождении с Берингийской сушей и возникшие в водоемах ее территории (Сычевская, 1976; Черешнев, 1984, 1986 б, 1992 а; Черешнев, Балужкин, 1980; Балужкин, Черешнев, 1982; McPhail, Lindsey, 1970).

Кроме эндемиков в речных бассейнах СВР присутствует также группа редких видов, имеющих на СВР крайвые участки ареалов: калуга, сельдь-шед, сима, боганидская паляя, берингийский омуль, карликовый валец, аляскинский хариус, японская корюшка, берингийская дальня, слизистый подкаменщик. По бассейну р. Кольма проходит восточная граница распространения таких видов, как длиннорылый сибирский осетр, ленок, мужсун, пелядь, гольян Чекановского, якутский карась, сибирский елец, сибирский (уса́тый) голец, окунь*, ерш. Вероятно, к редким видам следует отнести также серебряного карася и амурского сазана, акклиматизированных на Камчатке из бассейна р. Амур.

1.2. Палеонтологические находки пресноводных рыб на территории Северо-Востока России

Для понимания истории формирования ихтиофауны и ее современного биологического разнообразия важное значение имеют палеонтологические данные (Сычевская, 1976, 1986, 1988, 1989; Wilson, Williams, 1993). К сожалению, находки рыб пресноводных по происхождению семейств и родов на территории СВР крайне немногочисленны.

Самая древняя находка в регионе — архаичная лососевая рыба *Eosalmo kamchikensis Sytchevskaia* из отложений камчатской свиты среднего эоцена на северо-западном побережье Камчатки (мыс Ребро). Этот вид вместе с также эоценовым североамериканским видом того же рода *E. driftwoodensis Wilson* являются древнейшими достоверно известными представителями сем. *Salmonidae* (Сычевская, 1986, 1988).

Также из отложений Камчатки, но более позднего — среднемиоценового времени, описан вид трехиглой колюшки *Gasterosteus orientalis Sytchevskaia*, весьма сходный с современным *G. aculeatus* (Сычевская, 1980; Сычевская, Гречина, 1981).

Все остальные находки относятся к более позднему плиоцен-плейстоценовому времени и известны из отложений крупных низменностей СВР (Анадырская, Чаунская, Кольмо-Индигирская) (Лебедев, 1960; Паракецов, 1961; Васьковский, 1963; Назаркин, 1992).

Так, из позднелиоценовых отложений олерской свиты (возраст 0,9-0,7 млн лет) среднего течения р. Чуко́чья известны следующие виды рыб: *Coregonus cf. sardinella*, *C. cf. nasus*, *Thymallus cf. arcticus*, *Esox lucius*, *Dallia sp.*, *Carassius cf. carassius*, *Pungitius pungitius*. Особенно

* Известны также из бассейнов Охотской группы рек на материковом побережье Охотского моря (см. Приложение 2).

интересна находка здесь ископаемой дальши, удаленной на значительное (около 1000 км) расстояние от крайней западной границы ареала рода в Азии (бассейн р. Амгуэма). Морфологически ископаемая дальша более сходна также с амгуэмской дальшей (*D. admirabilis*), что позволяет рассматривать первую как предковую форму, вымершую уже в плейстоцене на значительном участке ареала рода (l. c.).

В отложениях среднего-позднего плейстоцена Ледового обрыва (среднее течение р. Майн, бассейн р. Анадырь) обнаружена форма, идентифицированная как сибирская ряпушка (*Coregonus cf. sardinella*); в районе нижнего течения р. Индигирка *Coregonus* sp., чукучан (*Catostomus catostomus*) и окунь (*Perca fluviatilis*); в нижнем течении р. Малый Анюй (бассейн р. Колыма) - карась (*Carassius carassius*).

Наиболее многочисленны находки в отложениях конца плейстоцена-голоцена Чаунской низменности (устье р. Раучуа, о-в Айон, п-ов Карчик; возраст до 12 тыс. лет): *Coregonus autumnalis*, *C. sardinella*, *Catostomus catostomus*, *Esox lucius*, *Perca fluviatilis*, *Carassius carassius*, *Phoxinus phoxinus*, *Pungitius pungitius*, *Lota lota*. В едомных отложениях мыса Чукочий (Колымо-Индигирская низменность) обнаружены остатки налима. Интересно, что в настоящее время в реках Чаунской губы отсутствуют чукучан, щука, окунь, карась и озерный голец, вымершие, по-видимому, во время голоценового похолодания (Назаркин, 1992).

По-видимому, наиболее древним ныне живущим видом лососевидных рыб следует признать длинноперую палию Световидова (*Salvethymus svetovidovi*). Возраст этого узко специализированного эндемика оз. Эльгыгытгын может быть сопоставим с геологическим возрастом возникновения самого озера, который соответствует концу миоценового-первой половине раннеплиоценового времени (Черешнев, Скопец, 1990, 1993).

В целом начиная от самых древних отложений до самых молодых раннеголоценовых пород Чаунской низменности встречаются те же роды и виды рыб (исключая вымершего *Eosalmo* из эоцена Камчаткм), которые населяют водоемы СВР и в настоящее время. Поэтому можно предположить, что уже в середине плиоценового времени сложилось ядро пресноводной ихтиофауны региона, достоверно представленное в ископаемом состоянии видами родов *Coregonus*, *Thymallus*, *Esox*, *Dallia*, *Carassius*, *Catostomus*, *Perca*, *Phoxinus*, *Pungitius*, *Gasterosteus*. Совсем не исключено, что кроме перечисленных в водоемах СВР встречались и другие роды и виды рыб, известные в ископаемом состоянии в более древних отложениях, но за пределами территории региона.

Ниже приведен список самых древних ископаемых находок современных родов и видов, обитающих в настоящее время в речных бассейнах СВР:

- род *Huso* - ранний плиоцен (Обручев, Казанцева, 1964);
 - род *Acipenser* - мел, эоцен-плейстоцен (Обручев, Казанцева, 1964);
 - род *Oncorhynchus* - поздний миоцен-плиоцен (Smith, 1975, 1981; Сычевская, 1979);
 - Oncorhynchus masou* миоцен-плейстоцен (Ueno et al., 1975; Tomoda et al., 1977);
 - род *Parasalmo* - миоцен-плиоцен (Smith, 1975, 1981);
 - род *Salvelinus* - миоцен-плейстоцен (Cavender, 1980);
 - род *Brachymystax* - поздний олигоцен (Сычевская, 1986);
 - род *Stenodus* - ранний-средний миоцен (Сычевская, 1979, 1988);
 - род *Coregonus* миоцен-плиоцен (Сычевская, 1979, 1988; Сычевская, Девяткин, 1962);
 - род *Prosopium* - миоцен (Smith, 1975; Kimmel, 1975);
 - род *Thymallus* - миоцен-плейстоцен (Сычевская, 1989);
 - сем. *Osmeridae* - палеоцен-плейстоцен (Wilson, Williams, 1993);
 - роды *Osmerus*, *Hypomesus*, *Mallotus* плейстоцен (Клюканов, 1977);
 - Esox lucius* - поздний плиоцен-плейстоцен (Сычевская, 1976, 1986);
 - род *Catostomus* - нижний олигоцен (Сычевская, 1986);
 - Leuciscus cf. leuciscus* - миоцен (Сычевская, 1980);
 - Carassius carassius* - середина плиоцена (Сычевская, 1980);
 - Carassius cf. auratus* - плиоцен (Сычевская, 1980);
 - Syrpinus carpio* - поздний плиоцен (Сычевская, 1980);
 - род *Noemacheilus* середина миоцена (Сычевская, 1980, 1986, 1989);
 - Perca fluviatilis* - середина плиоцена (Данильченко, 1980);
 - род *Lota* - ранний плиоцен (Федотов, 1976);
 - род *Pungitius* - поздний миоцен (Сычевская, 1980).
 - род *Cottus* - миоцен-плиоцен (Smith, 1975; Kimmel, 1975);
 - Cottus cf. cognatus* - поздний плейстоцен (Cumba et al., 1981).
- Казалось бы, можно допустить, что в плиоценовое время речные бассейны СВР были заселены всеми видами и формами родов (как современными, так и вымершими), упомянутых выше. Однако это не так. Подобное предположение оправдано только для тех родов и видов которые или сами, или их близкие формы (для видов) встречаются в настоящее время как на СВР, так и в водоемах сопредельных территорий Северной Америки (в т. ч. и в ископаемом состоянии). К таким видам можно уверенно отнести представителей родов *Lethenteron*, *Acipenser*, *Oncorhynchus*, *Parasalmo*, *Salvelinus*, *Coregonus*, *Stenodus*, *Prosopium*, *Thymallus*, *Esox*, *Dallia*, *Osmerus*, *Hypomesus*, *Mallotus*,

Catostomus, Phoxinus, Perca, Lota, Pungitius, Gasterosteus, Cottus (исключая из состава этих родов азиатские эндемичные виды). Напротив, виды родов Huso, Salvelinus, Brachymystax, Leuciscus, Carassius, Noemacheilus и Gymnocephalus заселили речные бассейны СВР позднее, когда уже не существовали благоприятные палеогеографические условия для расселения рыб (в частности, типично пресноводных) между континентами.

1.3. Таксономическое и эволюционное разнообразие в отдельных группах пресноводных рыб Северо-Востока России

Для разработки стратегии и тактики сохранения биологического разнообразия на таксономическом уровне необходимым условием является выделение конкретных единиц охраны (управления). Основными объектами охраны принято считать виды. Но виды в природе обычно представлены популяционными системами той или иной степени сложности начиная от локальной популяции, занимающей ограниченное местообитание, до крупных популяционных группировок ранга подвида, имеющих обширный ареал и включающих множество дискретных популяций. Поэтому главная задача сохранения биологического разнообразия заключается в сохранении всего многообразия природных экосистем и популяций (и их иерархических объединений) каждого вида их структурных компонентов.

Такая концепция справедлива и в отношении проблемы сохранения биологического разнообразия пресноводных рыб СВР. Но она осложняется тем, что в составе ихтиофауны присутствуют группы рыб, систематика которых остается или неясной и дискуссионной, или недостаточно разработанной даже на таксономическом видовом и подвиновом уровнях (таксоны родов Lethenteron, Parasalmo, Salvelinus, Thymallus, Brachymystax, Coregonus, Phoxinus, Lota, Catostomus, Gasterosteus, Cottus). Соответственно, у этих, а также у многих других групп и видов рыб крайне слабо или совсем не изучена популяционная структура. Исключение составляют лишь самые массовые, имеющие важное экономическое значение тихоокеанские лососи, хотя и у них отдельные виды в разных районах региона в этом отношении исследованы весьма неравноценно. Кроме того, у многих видов пресноводных рыб региона популяционная структура, кроме пространственной структуры, включает также различные объединения рыб по тем или иным биологическим показателям (биологическая структура). Эти

эпигенетические группировки являются важным атрибутом видов, обеспечивающих их устойчивость в изменчивых условиях обитания конкретных водоемов, или определенной группы водоемов какого-либо района СВР. Биологическая структура может не совпадать с пространственной, но тем не менее должна учитываться при общей оценке биологического разнообразия ихтиофауны.

Ниже дан обзор состояния изученности биологического разнообразия пресноводных рыб СВР на таксономическом уровне. Сведения о распространении рыб приведены в списке литературы к Приложению 2.

1. Миноговые

В водоемах СВР встречаются 2 вида этих рыбообразных: 1) тихоокеанская минога, представленная номинативным подвидом - крупной проходной формой и сибирским подвидом, живущим постоянно в пресной воде; 2) дальневосточная ручьевая минога - мелкая, также жилая форма. Поскольку ареалы проходной формы и сибирского подвида перекрываются (Берг, 1948 а), есть точка зрения, рассматривающая последнего в ранге самостоятельного вида (*L. kessleri*) (Полторыкина, 1974): Существует также мнение о таксономическом тождестве подвидов тихоокеанской миноги и дальневосточной ручьевой, высказанное на основании наблюдений совместного нереста проходной и жилой форм в р. Утхолок (Западная Камчатка) (Савваитова, Максимов, 1978). Следует отметить, что видимых морфологических различий между проходной и жилой формами тихоокеанской миноги нет и все различия заключаются лишь в образе жизни, размерах и плодовитости (Берг, 1948 а). Напротив, между сибирской и дальневосточной ручьевой миногами морфологические различия существуют, хотя и не очень четкие (ороговевшие нижнегубные зубы у первой и неороговевшие - у второй) (л.с.). Уточнение таксономического статуса каждой из трех форм миног требует их дальнейшего изучения, при этом особое значение в этом отношении имеет бассейн р. Анадырь, где обнаружена зона совместного обитания всех этих миног (Берг, 1948 а).

Популяционная структура видов и подвидов миног не изучена. Можно лишь с достаточной долей уверенности предполагать, что поскольку жилые формы не покидают пресных вод, то в каждом отдельном речном бассейне их обитания образуют самостоятельные популяции.

2. Осетровые

Длиннорылый сибирский осетр распространен в реках только Кольмо-Индибирского региона, но численность его здесь весьма низкая

и, по-видимому, близка к критической. Популяционная структура осетра не изучена; учитывая его оседлый образ жизни в пресных водах, есть основания считать, что в Индигирке и Колыме обитают самостоятельные популяции (Кириллов, 1972, 1984).

Калуга встречается в немногих реках только материкового побережья Охотского моря, причем здесь обычно вылавливают неполовозрелых рыб. Все заходы калуги в реки побережья следует считать случайными, т.к. размножения не отмечено. В нативном ареале вида (бассейн р. Амур) различают две группы калуги — жилая (русовая) и лиманная, обитающая только в Амурском лимане (Берг, 1948 а; Никольский, 1956). Скорее всего, экземпляры калуги, добытые в реках охотоморского побережья, принадлежат именно к лиманной форме.

3. Сельдевые

Сельдь-шед, подобно калуге, редкая рыба на СВР, заходит в реки азиатского побережья Берингова моря случайно, по-видимому с косяками кеты из районов совместного морского нагула. Хотя пойманные экземпляры шеда были половозрелые, что не исключает возможность размножения, самостоятельных популяций в реках СВР этот вид, скорее всего, не образует.

4. Лососевые

1. **ТИХООКЕАНСКИЕ ЛОСОСИ** представляют собой компактную в таксономическом отношении группу рыб. Границы видов достаточно четкие, и их систематика не вызывает сомнений (Берг, 1948 а; Глубоковский, Глубоковская, 1981; Дорофеева, 1988, 1994). Изучение изменчивости морфологических признаков показало отсутствие таксономически значимых различий между отдельными популяциями видов и необоснованность попыток выделения у них подвидов. Биологическое разнообразие у тихоокеанских лососей проявляется исключительно на популяционно-генетическом уровне и может быть довольно значительным у отдельных видов (Алтухов, 1974, 1983; Смирнов, 1975; Коновалов, 1980).

Горбуша обладает наиболее простой среди тихоокеанских лососей популяционной организацией, что обусловлено в первую очередь отсутствием возрастной структуры у вида и созреванием в одном возрасте практически всех производителей. Имеется несколько гипотез (моделей) популяционной организации горбуши: 1) модель локальных стад, предполагающая дифференциацию вида на ряд изолированных друг от друга самовоспроизводящихся группировок, приуроченных к районам размножения и даже к отдельным нерестовым рекам; к этой же модели относят концепцию наличия у горбуши сезонных рас, кото-

рые также рассматривают как крупные внутривидовые группировки; 2) модель перемешивающихся стад, предполагающая регулярный обмен между стадами большим количеством мигрантов, т.е. панмиксные популяции (Смирнов, 1975; Гриценко, 1981); 3) модель флуктуирующих стад, согласно которой границы, число и объем локальных стад горбуши не являются постоянными, а подвержены периодическим изменениям; последние обусловлены регулярными, иногда значительными флуктуациями миграционных потоков между локальными стадами (Глубоковский, Животовский, 1989). В соответствии с этой моделью популяционная организация горбуши представляется двухуровневой по поколения четных и нечетных лет и система флуктуирующих стад (субпопуляций), взаимодействующих друг с другом. Субпопуляции внутри поколений горбуши могут образовывать более крупные группировки (например, американская и азиатская).

Согласно концепции локальных стад горбуша, размножающаяся в реках СВР, входит в состав двух крупных популяций - охотоморская летняя и североберингоморская (Гриценко, 1981). На основании анализа структуры чешуи обнаружена популяционная неоднородность горбуши Восточной Чукотки. Здесь горбуша представлена популяциями из рек Анадырского лимана, из водоемов южного побережья Чукотского полуострова (Сеутакан, Аччен) и р. Чегитунь (побережье Берингова пролива). При этом сеутаканская и ачченская горбуши обладают очень большим числом склеритов на чешуе, приближаясь по данному признаку к быстрорастущей курильской горбуше. Горбуша из рек Анадырского лимана оказалась сходной с восточно-камчатской (Грачев, 1983), а из р. Чегитунь - с аляскинской из залива Нортон. У горбуши из рек Чукотского полуострова обнаружена очень высокая временная стабильность в числе склеритов в ряду родители - потомки за длительный срок наблюдений. Это можно рассматривать как одно из косвенных (но достаточно весомых) свидетельств популяционной обособленности и высокого хоминга восточно-чукотской горбуши (Черешнев, Агапов, 1992 б).

Кета в водосмах СВР характеризуется гораздо более сложной популяционной структурой, чем горбуша. Отдельные популяции кеты могут различаться морфологически и генетически, сроками анадромной миграции и нереста, возрастной структурой популяции, биологическими параметрами особей, характером размножения. В целом в реках региона доминирует летняя экологическая форма (раса) кеты, мигрирующая на нерест летом и размножающаяся в руслах рек и протоках, где отложенная икра оmyвается водами преимущественно подруслового потока (Берг, 1948 а; Смирнов, 1975). Кроме этой (типичной) формы в водоемах южной части региона размножается поздняя (осенняя) по срокам хода кета, которая нерестует на нерестилищах

ключевого типа, расположенных обычно на выходах грунтовых вод. Наличие этих двух форм четко выражено на материковом побережье Охотского моря (например, в р. Тауй) (Волобуев и др., 1990). При этом в более крупных реках преобладает поздняя, а в мелких - ранняя форма кеты. Иная ситуация существует на Камчатке, где летняя по срокам хода (июль-август) кета предпочитает для нереста ключевые протоки, лимнокрены, заливы с выходами грунтовых вод, т.е. является аналогом осенней расы (Смирнов, 1975). Но на Камчатке есть и типичная летняя кета, идущая на нерест в начале июля и доминирующая в северо-западных районах полуострова. В реках Юго-Западной Камчатки соотношение летней и осенней (по срокам нереста) кеты примерно равно или преобладает осенняя кета (Бирман, 1964; Смирнов, 1975). Наконец, известна также форма кеты (манок) с очень поздним нерестом (до декабря), но размножающаяся в русловой части рек, не имеющих выходов грунтовых вод. В некоторых реках Камчатки (Жупановая, Хайрюзовая) нерестует кета также очень ранняя - весенняя кета (нерестовый ход в апреле-мае, размножение в июне-июле) (Смирнов, 1975; Николаева, Овчинников, 1988; Овчинников, Макоедов, 1994). В бассейне р. Анадырь обнаружены формы (субпопуляции) кеты, сходные по экологии размножения и с летней, и с осенней кетой (Путивкин, 1989). Обычно рыбы из каждой такой сезонной группировки занимают определенные участки реки и характеризуются близкими биологическими параметрами, отличающими их от рыб других сезонных форм.

В пределах известных сезонных форм кеты различают локальные стада отдельных речных бассейнов, а также их крупных притоков. Популяционно-генетическими исследованиями обнаружена существенная генетическая неоднородность кеты СВР, проявляющаяся как на сравнительно небольших, так и на более обширных территориях. При этом значительно обособлена от всех других стад кета р. Анадырь, тогда как популяции из рек Камчатки и материкового побережья Охотского моря более сходны друг с другом. В частности, в бассейне северной части Охотского моря генетическими исследованиями выделяют следующие популяционные группировки кеты: 1) рек Яма, Тауй, Ола; 2) р. Гарманда; 3) рек Пенжина, Хайрюзовая, Воровская; 4) рек Ича, Большая, Авача (Алтухов и др., 1980; Викторковский и др., 1989).

Для разработки проблемы дифференциации локальных стад кеты, как, впрочем, и других лососей, применяют различные методы исследований. Однако их результаты не всегда совпадают и сопоставимы. В частности, оказалось, что популяция кеты из р. Пенжина чрезвычайно сходна с анадырской кетой краниологическими и внешне-морфологическими признаками, а также структурой генома (на осно-

вании метода ДНК-гибридизации). Но обе эти популяции в то же время резко отличаются друг от друга биологическими параметрами особей, структурой популяций и генными частотами полиморфных белков. По-видимому, эти противоречия заключаются в различной разрешающей способности и границах применения каждого из использованных методов для решения популяционных задач (Черешнев и др., 1992).

Определенная популяционная неоднородность обнаружена у кеты из северо-западного побережья Берингова моря. Здесь кета представлена следующими популяционными группировками: 1) собственно р. Анадырь и его притоков; 2) рек Анадырского лимана (Великая, Канчалан); 3) р. Хатырка; 4) водосмов южной части Чукотского полуострова (р. Сеутакан, оз. Аччен). Все они в разной степени различаются морфологически, возрастным составом популяции, размерами и плодовитостью, особенностями структуры чешуи. По последнему признаку и ряду других биологических параметров особенно резко выделяются популяции из р. Сеутакан и оз. Аччен - у более чем половины особей из этих стад на чешуе присутствует широкая зона сближенных склеритов ("эстуарная"), причем этот показатель оказался весьма стабильным за длительный срок наблюдений. В остальных популяциях таких рыб или нет, или ничтожно мало. Причем у сеутаканской и ачченской кеты число летних склеритов 1-го года жизни значительно больше, чем у кеты из рек Камчатки и охотоморского побережья и близко к таковому у кеты из более южных районов ареала - р. Амур и рек Сахалина. У кеты же из рек Хатырка и Великая, напротив, число летних склеритов наименьшее среди всех азиатских стад (Черешнев, Агапов, 1992 б).

Популяционная структура кеты Восточной Чукотки обнаруживает впечатляющее сходство с таковой горбуши этого региона, что выражается в резкой обособленности популяций этих двух видов лососей из р. Сеутакан и оз. Аччен (I.c.).

Для оценки уровня биологического разнообразия видов, занимающих обширные ареалы, крайне важно учитывать тенденции динамики пространственной и биологической структур. Известно, что для лососей характерны долго- и кратковременные периодические колебания численности, определяемые совокупным прямым и косвенным воздействием различных абиотических факторов на разных этапах онтогенеза (Смирнов, 1975). Это приводит к варьированию нерестового и нагульного ареала (изменению пространственной структуры) в довольно широких пределах. Именно такую динамику биологических параметров удалось обнаружить у анадырской кеты за длительный период наблюдений (1972-1993 гг.). В 1972-1982 гг. у этой кеты отмечена относительно высокая плодовитость с тенденцией к повышению

в отдельные годы (3730 икр. в 1976 г., 3852 икр. в 1977 г.) и при близких средних значениях - 3243-3852 икр. При этом минимальная плодовитость увеличилась с 1822 до 2231 икр., а максимальная с 4420 до 6400 икр. Величина плодовитости находилась в обратной зависимости от численности производителей. Повышенные значения около 3800 икр. - отмечены в годы подходов ниже средней многолетней величины (1972, 1976 и 1977), пониженные - около 3500 икр. - в годы более мощных подходов (1974, 1979, 1981 и 1982) (Штундук, Жарников, 1994).

Еще более резко величина плодовитости изменилась в последующее десятилетие. В 1983 г. в р. Анадырь зашло небывалое количество кеты - 8,195 млн экз.; в этом же году зарегистрирована самая низкая плодовитость - 2547 (1000-4400) икр., что примерно на 1000 икр. меньше, чем у производителей (родителей поколения 1983 г.), нерестовавших в 1978-1980 гг. В последующие годы у потомков кеты от нереста 1983 г. плодовитость также была пониженной, и ее крайне небольшое увеличение, едва превысившее рубеж в 3000 икр., произошло в 1990-1991 гг. В это же десятилетие (1983-1993 гг.) была зафиксирована самая низкая за все годы наблюдений величина плодовитости - 384 икр. Также довольно мощный заход кеты был в 1984 г. - 6,225 млн экз. Однако в последующие годы происходило прогрессирующее снижение численности стада, достигшее катастрофически низкой величины всего 0,950 млн экз. в 1991 г., который был аномально теплым и малопродуктивным. В последующие годы наблюдений (1992 и 1993) при довольно больших подходах (2,7 и 4,5 млн экз.) вновь произошло уменьшение плодовитости (2582 и 2776 икр. соответственно), что повторило ситуацию, наблюдавшуюся в 1983 г., т.е. резкое снижение плодовитости при увеличении числа производителей. При этом уже с 1981 г. наметилась тенденция уменьшения размеров нерестующих рыб - максимальная разница в средних значениях по длине тела у самок возраста 3+ составила 6 см, по массе - более 1 кг (1979 и 1993 гг.). В 1984 и 1987 гг. среди производителей появились очень мелкие самки возраста 3 лет в размерном классе 48-50 см, чего раньше не наблюдалось у анадырской кеты. В среднем в 1983-1993 гг. по сравнению с предыдущим десятилетием средняя величина плодовитости уменьшилась примерно в 1,3 раза и составила 2829 икр. против 3601 икр. (1972-1982 гг.).

В разной степени локализованные, относительно крупные популяционные группировки кеты размножаются в реках северо-восточного побережья Охотского моря от Гижигинской губы до р. Улья из охотской группы рек (Волобуев, 1994). Популяционная обособленность каждой из выделяемых группировок подтверждается многолетними наблюдениями, обнаружившими различия в биологических параметрах производителей, и своеобразными изменениями динамики численности у этих групп популяций. После депрессии, вы-

званной нерациональным морским промыслом в 60-70-х годах, с 1978 г. наблюдается постепенный рост численности охотоморских стад (в 2,1 раза к началу 90-х годов), но, тем не менее, она еще далека от оптимального уровня и не превышает его 40 %. При этом в разных районах восстановление запасов происходит различными темпами - в северо-восточном быстрее, чем в северо-западном (l.c.).

Нерка на СВР отличается наибольшим биологическим разнообразием среди всех других видов тихоокеанских лососей и имеет сложную популяционную структуру, состоящую из группировок различного уровня, от локальных популяций (субизолятов) до более крупных локальных стад и экологических рас отдельных речных и озерно-речных бассейнов (Берг, 1948 а; Смирнов, 1975; Коновалов, 1980, 1989; Бугаев, 1987, 1991, 1992 а, 1994 а,б). Вследствие наличия высокого хоминга у нерки ее локальные популяции относительно сильно репродуктивно изолированы (Смирнов, 1975; Леванидов, 1976; Коновалов, 1980, 1989).

По характеру нереста различают лимнофильную нерку, нерестующую в озерах и лимнокренах, а также реофильную, размножающуюся в текучей воде; при этом нерестилища нерки, как правило, приурочены к местам выхода грунтовых вод и ключей (Смирнов, 1975). На севере ареала (на Восточной Чукотке) преобладает лимнофильная нерка, хотя особи самой крупной восточно-чукотской популяции озерно-речной системы Майно-Пыльгино размножаются в многочисленных речках, впадающих в озера (Черешнев, 1981; Путивкин, 1994). На Камчатке и охотоморском побережье встречаются как лимнофильная, так и реофильная нерка, с преобладанием все же первой. Именно на Камчатке нерка достигает наибольшей численности на азиатском континенте; по-видимому, здесь находится экологический оптимум этого вида (Смирнов, 1975; Леванидов, 1976; Коновалов, 1980, 1989; Бугаев, 1994 а,б).

По срокам хода и нереста выделяют весеннюю и летнюю сезонные расы нерки, причем обе расы обычно занимают разные участки и микробиотопы в речном бассейне (Коновалов, 1980, 1989; Крогиус и др., 1987). На севере ареала и в реках северной части Охотского моря обитает только летняя нерка, хотя ход ее начинается раньше, чем у других видов лососей. На Камчатке особенно высокое экологическое разнообразие наблюдается у нерки бассейна р. Камчатка (Коновалов, 1980, 1989; Бугаев, 1987, 1991).

Особый интерес представляет популяция жилой нерки оз. Кроноцкое, весь жизненный цикл которой проходит в пределах этого крупного пресного водоема. Нерка в этом озере достигает высокой численности, размножается в придаточной системе и самом озере. Стадо жилой нерки в оз. Кроноцкое неоднородно и, по-видимому, со-

стоит из определенного числа микропопуляций, размножающихся в различных речках, впадающих в озеро, и в его разных районах (заливах). Все они принадлежат к двум крупным группировкам - расе бентофагов и расе планктофагов (Куренков, 1977; Черненко и др., 1980). С точки зрения сохранения биологического разнообразия вида эта популяционная система жилой нерки представляет собой уникальное эволюционное явление, поэтому любые проекты и предложения о создании стада проходной нерки в оз. Кроноцкое (Бугаев, 1994 а) следует решительно отвергнуть. Именно по данной причине кажущаяся экономическая выгода должна отступить на второй план перед необходимостью охраны генофонда жилой нерки оз. Кроноцкое единственной популяции на СВР (и второй на азиатском континенте). На Восточной Чукотке и в реках бассейна Охотского моря живая нерка отсутствует, лишь в некоторых, особенно крупных, популяциях встречаются карликовые самцы, созревающие в пресной воде.

На Восточной Чукотке нерка представлена двумя группами популяций, условно названными "прибрежная" (озера Сеутакан, Аччен, Майниц, Пекульнейское, Ваамочка, Элэргытгын), у которой нерестилища расположены относительно близко от моря, и "континентальная" (крупные реки Анадырского лимана и притоки р. Анадырь) - ее места нереста значительно удалены от моря (Черешнев, 1992 а). Морфологически "прибрежные" популяции более сходны друг с другом, чем каждая из них с камчатской и охотоморской неркой. Особи из "прибрежных" стад выделяются среди всех известных азиатских и североамериканских популяций особенно крупными размерами и высокой плодовитостью, при этом самая крупная из всех - нерка оз. Майниц (Черешнев, Агапов, 1992 а). "Континентальная" нерка заметно мельче и близка по размерам к нерке из речных бассейнов охотоморского побережья, где отсутствуют различия между стадами, размножающимися на разном удалении от моря. Возрастная особенность "прибрежной" группировки нерки - сокращенный до минимума период пребывания в пресных водах, что, вероятно, можно рассматривать как один из факторов, определяющих крупные размеры производителей. Важно также отметить, что "прибрежные" популяции нерки Восточной Чукотки размножаются в водоемах у самой северной границы ареала вида в Азии, но, тем не менее, они не демонстрируют каких-либо признаков угнетения, а, напротив, отличаются быстрым ростом, крупными размерами, высокой плодовитостью (Черешнев, 1981; Черешнев, Агапов, 1992 а).

Весьма сложную пространственную и биологическую структуру имеет стадо нерки бассейна р. Камчатка. Здесь выделяют несколько крупных популяционных группировок и стад второго порядка: притоков верхнего и среднего течения, молодь которых скатывается в море

сеголетками (1) и годовиками (2); притоков нижнего и частично среднего течения, молодь которых мигрирует сеголетками в оз. Азабачье и на следующий год - в море (3); стадо оз. Азабачье, молодь которого задерживается в озере на 2 года (4); стадо оз. Нерпичье (5); стадо оз. Двухюрточное (6); стадо оз. Курсин (7). Все стада и часть из перечисленных группировок представлены ранней (весенней) и поздней (летней) сезонными расами, но некоторые (1 и 3) - только одной расой (ранней и поздней). Предполагается, что в бассейне р. Камчатка стада и группировки нерки второго порядка подразделяются на сезонные расы (Бугаев, 1987, 1994 б), а не наоборот, как считалось раньше.

В то же время отдельные крупные группировки популяций подразделяются на более мелкие (субизоляты), привязанные к локальным нерестовым водоемам в самой речной системе, ее притоках, пойменных озерах. Так, в оз. Азабачье выделяют свыше 50 изолятов нерки, размножающихся в придаточной системе и в самом озере. Именно на уровне субизолятов происходит регуляция численности всего стада речного или озерного бассейнов, что диктует стратегию охраны, направленную на сохранение пространственной структуры популяции (Коновалов, 1980, 1989).

Возрастной состав нерестовых популяций анадромной нерки очень сложный, но в них ежегодно численно преобладают какие-либо 2-3 возрастные группы. При этом отдельные стада различаются доминированием тех или иных возрастных групп рыб. Так, в бассейне р. Камчатка размножаются производители 14 возрастов, но основу стада составляют рыбы, прожившие 1 или 2 года в пресной воде и 3 года в море, а также скатившиеся сеголетками и прошедшие 3 года в море (Бугаев, 1987, 1991, 1992 а). В популяции восточно-чукотской нерки оз. Сеутакан при таком же числе возрастных групп преобладают рыбы, прожившие 1 год в пресных и 3-4 года в морских водах. В стаде нерки оз. Аччен среди рыб 11 возрастов больше всего таких, которые на 2 года задержались в озере и 2-4 года провели в море. Возрастной состав производителей может изменяться под воздействием промысла и естественных причин. Так, в оз. Дальнее (Камчатка) в годы с низкой численностью нерки в ее популяции произошло увеличение возраста рыб за счет увеличения продолжительности пресноводного периода жизни в связи с лучшей обеспеченностью кормом в озере (Крогиус и др., 1987). В стаде нерки оз. Аччен, находившемся в 60-70-х годах в сильной депрессии вследствие перелова, больше всего было рыб, мигрировавших в море после 1 года жизни в озере и вернувшихся на нерест через 2 и 3 года. Вследствие ограничения морского прибрежного промысла произошло увеличение доли рыб, проживших 3 года в пресной и столько же в морской воде в стаде оз. Саранное, тогда как раньше доминировали особи с 2 пресноводными и 2-3 мор-

скими годами (Бугаев, 1991, 1992 а). Существенная перестройка возрастной структуры популяции произошла в стаде нерки бассейна р. Камчатка также после введения ограничительных мер для вылова этого лосося на путях миграций в море (l.c.).

Чавыча на СВР наиболее многочисленна и широко распространена лишь на Камчатке, где самое крупное стадо размножается в бассейне р. Камчатка (Вронский, 1972, 1994; Смирнов, 1975). Небольшие, но, по-видимому, самовоспроизводящиеся популяции чавычи существуют севернее, в реках Корякского нагорья и водоемах южного побережья Чукотского полуострова (Черешнев, 1981; Черешнев, Агапов, 1992 б). В реках материкового побережья Охотского моря она встречается крайне редко и заходы ее, как и в некоторые реки арктического побережья СВР, следует считать случайными. Неясно, есть ли самостоятельная популяция чавычи в р. Анадырь; здесь этот лосось также редок (Кагановский, 1933; Агапов, 1941; Берг, 1948 а).

В бассейне р. Камчатка чавыча представлена двумя сезонными расами ранней и поздней, которые различаются морфологически, экологией размножения, сроками эмбриогенеза, динамикой численности. В популяции р. Камчатка насчитывается 7 возрастных групп, среди которых преобладают (до 91 % в отдельные годы) рыбы, прожившие 1 год в пресных и 3-4 года в морских водах (Вронский, 1972, 1983). У чавычи из р. Большая также больше всего особей, скатившихся в море годовиками и вернувшихся после 5-6 лет жизни в море (Черешнев, Агапов, 1992 б).

У восточно-чукотской чавычи из р. Сеутакан и оз. Аччен представлены рыбы 9 возрастных групп; среди них доминируют также годовики по пресноводному возрасту, пробывшие 2-5 лет в море. Восточно-чукотская чавыча мигрирует в реки летом и к сентябрю уже заканчивает нерест. После года жизни в пресных водах чукотская чавыча имеет несколько меньшие размеры, чем камчатская (Грачев, 1967), но заметно превосходит последнюю темпом роста в морской период жизни. В первой океанической зоне роста на чешуе чукотской чавычи расположено от 24 до 31 склерита, что сближает ее с аляскинской, а не азиатской (камчатской) чавычей. Не исключено, что по происхождению чавыча Восточной Чукотки принадлежит именно к североамериканской (скорее всего юконской) чавыче (Черешнев, 1981; Черешнев, Агапов, 1992 б).

Кижуч на СВР распространен более широко, чем чавыча; его несравненно больше в реках материкового побережья Охотского моря, где он по численности уступает лишь кете и горбуше (Волобуев, Рогатных, 1982). Морфологически кижуч чрезвычайно однороден и малоизменчив. Экологически же он довольно разнообразен. Практиче-

ски везде кижуч представлен проходными популяциями, но у него известны и жилые - озерные формы (например, в оз. Малое Саранное на Камчатке) (Берг, 1948 а; Смирнов, 1975). Во многих реках Камчатки достаточно четко выражены относительно ранний и более поздний ход производителей, которые размножаются в разные сроки и на обособленных нерестилищах. Хотя такая экологическая дифференциация у кижуча выражена не столь четко, как у кеты или чавычи. Сезонные расы у кижуча различаются не только сроками анадромной миграции и нереста, но и некоторыми морфологическими признаками, размерами, упитанностью, темпом роста, плодовитостью, зрелостью гонад, окраской тела (Грибанов, 1948; Зорбиди, 1970, 1983; Смирнов, 1975).

Отмечены географические различия в возрастной структуре популяций кижуча: в северных реках преобладают рыбы старших возрастов с продолжительным периодом (2-3 года) пребывания в пресных водах, тогда как в более южных районах созревание наступает в массе у трехлетних рыб, а молодь мигрирует в море в первое лето или после года жизни в реках. Так, в популяциях кижуча из р. Сеутакан и оз. Аччен доминируют рыбы, прожившие 2-3 года в реке и 1 год в море; по этим признакам восточно-чукотский кижуч ближе к анадырскому и восточно-камчатскому (Черешнев, Агапов, 1992 б). Напротив, в реках материкового побережья Охотского моря преобладают рыбы, прожившие 1 год в реке и 1 год в море (Волобуев, Рогатных, 1982). Восточно-чукотский кижуч отличается от охотоморского, кроме того, меньшими размерами и плодовитостью. Обнаружена определенная популяционная неоднородность кижуча в пределах бассейна р. Камчатка в ее разные притоки заходят стада, особи из которых различаются возрастом, размерами, плодовитостью (Грибанов, 1948; Зорбиди, 1983).

Сима распространена в реках только Центральной и Южной Камчатки, где расположены краевые - самые северные популяции этого вида в Азии (Берг, 1948 а; Смирнов, 1975). Здесь она везде малочисленна и практически не имеет промыслового значения. Кроме того, камчатская сима наиболее мелкая и тугорослая по сравнению с остальными, южными, популяциями этого вида (Семенченко, 1989; Семенченко и др., 1983). Эти данные позволяют предполагать, что на Камчатке находится экологический пессимум вида, определяющий границы его северного распространения. Структура популяций сими Западной Камчатки (от р. Большая к северу до р. Воямполка) менее разнообразна, чем в центральной части ареала вида (бассейн р. Амур, Северное Приморье) (Бирман, 1972; Семенченко, 1989). Упрощение биологической структуры северных популяций сими происходит за счет сужения возрастного ряда до 2-3 (против 8-10 в Приморье) воз-

растных групп, что влечет за собой уменьшение размеров тела и плодовитости. В отличие от южных районов ареала, в самых северных не известны жилые популяции симы, весь жизненный цикл которых проходит в пресных водах (Смирнов, 1975; Семенченко, 1989). В целом популяционная структура симы Камчатки изучена крайне слабо, вероятно, по причине малочисленности этого лосося.

2. ТИХООКЕАНСКИЕ ФОРЕЛИ. Таксономический ранг этой группы до сих пор остается дискуссионным. Первоначально этих рыб относили к роду благородных лососей (*Salmo*), распространенных в Северной Атлантике; эта точка зрения сохранилась и у некоторых представителей отечественной ихтиологии. Затем было обосновано выделение тихоокеанских форелей в подрод *Parasalmo* в составе рода *Salmo*, а впоследствии их ранг был повышен до самостоятельного рода. Наконец, согласно новейшим взглядам зарубежных исследователей (Smith, Stearley, 1989), которые, однако, не разделяют российские ихтиологи (Берг, 1948 а; Савваитова и др., 1973; Глубоковский, Глубоковская, 1981; Дорофеева, 1994), тихоокеанских форелей следует относить к роду *Oncorhynchus* (или в составе отдельного подрода, или в качестве отдельных видов)

Похожая ситуация существует с таксономическим статусом камчатской семги и микижи. Их рассматривают или как самостоятельные виды (Берг, 1948 а; Глубоковский, Глубоковская, 1981), или как проходную (камчатская семга) и жилую (микижа) формы одного вида микижи (Савваитова и др., 1973). Камчатская семга распространена в реках Западной Камчатки, хотя имеются данные о ее находках и на восточном побережье полуострова, где относительно широко распространена микижа.

Камчатская семга представлена популяциями, ведущими преимущественно проходной образ жизни. Лишь изредка в реках, куда она заходит на нерест, встречаются жилые - карликовые самцы, принимающие участие в размножении вместе с проходными самками. Локальные популяции проходной формы включают несколько внутри-популяционных группировок типично проходной, далеко уходящей на нагул в море, проходной прибрежной, не совершающей значительных миграций. В популяциях семги доминируют рыбы, относящиеся к первой группировке, но численность их снижается в направлении с севера на юг и в некоторых реках доля жилых самцов может достигать почти трети от общей численности популяции. В крупной р. Большая встречаются рыбы четырех группировок: типично проходные; прибрежные; речные, постоянно живущие в пресной воде, и речные эстуарные, выходящие в лиман. Здесь пресноводные группы представлены особями обоих полов, а соотношение проходных и жилых рыб примерно одинаковое (Савваитова и др., 1973). По-видимому,

в этой реке существует зона симпатрии камчатской семги и микижи, которые здесь экологически довольно четко разобщены.

Микижа наибольшей численности и разнообразия достигает в бассейне р. Камчатка (Берг, 1948 а; Савваитова и др., 1973), где также изредка встречается камчатская семга. В этой реке микижа представлена относительно изолированными, приуроченными к небольшим нерестовым притокам речными популяциями, не совершающими значительных перемещений по реке. Различия между этими локальными стадами заключаются в характере паразитофауны, размерно-возрастной структуре, сроках созревания, соотношения полов (Савваитова и др., 1973).

Неравномерное распределение на Камчатке проходной камчатской семги и жилой микижи объясняют тем, что малые реки западного побережья полуострова малокормны и не пригодны для жизни микижи, а в бассейне р. Камчатка существует недостаток площадей, пригодных для нереста камчатской семги (Савваитова и др., 1973). Вряд ли такое объяснение можно признать удовлетворительным, т.к. в реках Западной Камчатки весьма многочисленны нерестовые стада проходных гольцов и тихоокеанских лососей (особенно горбуши), икра и молодь которых вполне могли бы обеспечить пищевые потребности хищной микижи. В бассейне же самой большой реки полуострова Камчатка - размножаются все виды тихоокеанских лососей, в т.ч. наиболее крупный вид чавыча, поэтому для камчатской семги, нерестующей весной, здесь имеется обширное свободное нерестовое пространство, включающее самые разнообразные типы нерестилищ. Скорее всего, современное распространение тихоокеанских форелей на Камчатке обусловлено иными факторами, связанными с палеогеографией рельефа и гидросети полуострова, определившими формирование ареалов этих рыб.

3. ГОЛЬЦЫ РОДА SALVELINUS. Сложная в таксономическом отношении группа, систематика которой до сих пор до конца не разработана и остается предметом дискуссии в отечественной ихтиологии (Берг, 1948 а; Барсуков, 1958, 1960; Савваитова, 1961, 1989; Савваитова и др., 1988; Викторовский, 1978; Глубоковский, Черешнев, 1981; Черешнев, 1982 б). По центрам происхождения различают две филогенетические группы гольцов: "арктическую", представленную видами и формами, возникшими в Полярном бассейне, и "тихоокеанскую" - соответственно, в бассейне северной части Тихого океана (Глубоковский и др., 1979).

Из числа видов и форм гольцов СВР к "арктической" группе рода относятся: голец Таранца, арктический голец и его подвиды (чукотский и восточно-сибирский), голец Леванидова, нейва, боганидская и малоротая палии, голец Черского, голец Крогиус, начикинский голец, формы гольцов из некоторых озер Восточной Чукотки и мате-

рикового побережья Охотского моря. К "тихоокеанской" принадлежат мальма, кунджа, длинноголовый голец, белый голец, голец Шмидта (Викторовский, 1978; Глубоковский и др., 1979; Глубоковский, Черешнев, 1981).

Среди этих таксонов гольцов есть эндемичные формы, представленные единственными популяциями, у которых какая-либо пространственная и биологическая подразделенность не выражена. Это чукотский голец, малоротая палия, длинноголовый голец и голец Шмидта, голец Крогиус. У также локального эндемика - нейвы известны такие биологические группы, как крупные производители, так и мелкие, карликовые (в основном самцы) гольцы, которые размножаются вместе. При этом крупные особи питаются бентосом и рыбой, мелкие планктоном (Волобуев, 1976). Биологически однороден также эндемичный вид голец Левашидова, занимающий сравнительно небольшой ареал в реках северо-восточной части Охотского моря и представленный только проходной формой (Черешнев и др., 1989; Гудков и др., 1991). Морфологические и биологические различия между двумя его популяциями из рек Яма и Пенжина сравнительно небольшие (l.c.).

Популяционная структура гольца Черского и восточно-сибирского гольца, сравнительно широко распространенных в речных бассейнах Кольмо-Индигирского региона, не изучена. Известно только, что оба этих гольца ведут исключительно озерный образ жизни (Кириллов, 1972).

Боганидская палия представлена на СВР краевыми популяциями в озерах верховьев р. Анадырь (озера Эльгыгытгын, Пеннос, Баранье). Этот вид ведет также исключительно озерный образ жизни. Биологические различия между его популяциями на СВР не изучены. В оз. Эльгыгытгын обнаружены две трофические группировки, различающиеся темпом роста и преобладанием в пище того или иного вида жертвы. Гольцы, посядающие в основном длинноперую палию, растут заметно быстрее тех, которые питаются малоротой палией (Черешнев, Скопец, 1993).

Белый голец, живущий на Камчатке в двух водосамах, в оз. Кроноцкое представлен озерной формой, а в бассейне р. Камчатка проходной и туводной (озерно-речной) (Глубоковский, 1977). Обнаружены различия в составе паразитофауны между этими двумя формами в бассейне р. Камчатка (Буторина, 1980). Насколько различаются биологическими параметрами особи двух известных популяций вида, пока не установлено.

У таких широко распространенных на СВР видов гольцов, как мальма, кунджа, арктический голец (s.l.) и голец Таранца, популяционная организация довольно сложная, она представлена пространственной и биологической структурами. К первой относятся локаль-

ные популяции и их объединения (стада) отдельной речной системы или географического района. Ко второй - так называемые эпигенетические группировки, состоящие из определенных групп рыб, сходных образом жизни, сроками миграций и нереста, предпочитаемыми биотопами и биологическими параметрами особей. В данном отношении биологическая структура у гольцов сходна с таковой у некоторых тихоокеанских лососей, но, в отличие от последних, у гольцов она имеет еще один иерархический уровень - занимающие одинаковый биотоп различные модификационные формы объединяются в экотипы.

Сходные экотипы возникают параллельно и независимо в разных локальных стадах одного вида гольцов, и симпатрично сосуществующие экотипы связаны между собой репродуктивными отношениями, поскольку размножаются они совместно (например, речная и проходная мальма в одном бассейне).

Эволюционное значение экотипов и модификационных форм (биологически сходных группировок в пределах экотипов) у гольцов состоит, по-видимому, только в создании резерва разнообразия, позволяющего локальному стаду приспосабливаться к меняющимся условиям среды обитания, но не выходя при этом за рамки видоспецифичной адаптивной нормы.

Мальма, имеющая самый обширный ареал на СВР, обладает и наиболее сложной популяционной структурой (Берг, 1948 а; Андрияшев, 1954; Савваитова, 1989; Гудков, 1990; Гудков, Скопец, 1987). Поскольку у мальмы почти абсолютный инстинкт дома (хоминг), т.е. все рыбы размножаются обязательно в местах своего рождения, можно утверждать, что в каждом нерестовом водоеме существует самостоятельная популяция (субизолят). В крупных речных бассейнах субизоляты объединяются в изолят (стадо) данной реки. Изоляты мальмы рек Восточной Чукотки, Северной Корьякии и материкового побережья Охотского моря различаются морфологически, причем удалось установить высокую временную стабильность подавляющего большинства морфологических признаков у мальмы из р. Читунь (исследования 1981 и 1985 гг.), свидетельствующую о своеобразном морфологическом облике данной популяции (Черешнев и др., 1989). В то же время в целом направление изменчивости морфометрических признаков у популяций мальмы из этих районов весьма неопределенное, т.е. популяции из удаленных речных бассейнов могут быть более сходны друг с другом, чем из близкорасположенных. Весьма неожиданным оказалось очень высокое морфологическое сходство мальмы из р. Хатырка (Северная Корьякия) с мальмой из р. Тауй (материковое побережье Охотского моря), хотя по биологическим параметрам особей эти популяции различаются весьма значительно (Черешнев и др., 1991 а). В целом пространственная структура мальмы СВР изучена яв-

но недостаточно; особенно это касается таких крупных регионов, как п-ов Камчатка и материковое побережье Охотского моря. Необходимо также отметить, что для таких работ, независимо от места исследования, следует использовать только зрелых, идущих на нерест рыб. Незрелые и пропускающие нерест гольцы могут заходить на зимовку в "чужие" реки, иногда весьма удаленные от "родных" рек водоемов рождения. Примером этого может служить факт поимки в р. Анадырь мальмы, помеченной в реках залива Коцебу на Аляске и пруделавшей морскую миграцию рекордной протяженности (около 1700 км) (DeCicco, 1992). Вместе с тем таксономически мальма СВР весьма монотипна; изменчивость морфологических признаков весьма незначительна, мозаична и не позволяет выделить в пределах СВР подвиды и какие-либо другие внутривидовые формы (Черешнев, 1982 б). Таким образом, мальма СВР относится к номинативному подвиду *S. malma malma* (Walbaum), отличающемуся от мальмы Крашенинникова *S. malma krascheninnikovi* Taranetz, распространенной к югу от лимана Амура.

Биологическая структура мальмы СВР также достаточно сложна и в целом представлена следующими эпигенетическими группировками: 1) типичная проходная мальма, совершающая летом морские нагульные миграции и возвращающаяся осенью в реки на нерест и (или) зимовку; широко распространена по всему СВР; 2) полупроходная речная, постоянно обитающая в речной экосистеме и совершающая в ней сезонные миграции; известна только из крупных рек Камчатки; 3) ручьевая карликовая, живущая в небольших речках и ручьях, не достигающая крупных размеров; в северных районах СВР редка, представлена исключительно самцами, на охотоморском побережье и Камчатке встречаются самовоспроизводящиеся популяции; 4) озерно-речная, нагуливающаяся в крупных озерах (аналог моря) и нерестующая в придаточной системе; известна из оз. Азабачье на Камчатке. Таким образом, разнообразие экотипов у мальмы увеличивается с севера на юг, достигая наибольшей величины на Камчатке, где, по видимому, находится экологический оптимум этого вида (Леванидов, 1981; Савваитова, 1989).

Популяции проходной мальмы из рек отдельных географических районов весьма сходны по биологическим параметрам особей. Удалось обнаружить достаточно рельефные различия только между группами популяций из крупных районов. Одна группировка, условно названная "северной" мальмой, включает популяции из рек арктического и берингоморского побережья Восточной Чукотки и Северной Корякии. Другая - "бореальная" мальма распространена на Камчатке и материковом побережье Охотского моря (Черешнев, 1992 а).

Популяции "северной" мальмы имеют сложную возрастную

структуру. Так, в чаунской популяции обнаружена 31 возрастная группа, в чегитуньской 18, в сеутаканской 29, в хатырской 16 (количество выявленных возрастных групп во многом зависит от объема выборки и продолжительности сбора материала, что связано с длительностью катадромной миграции и разновозрастным составом мигрантов в отдельные периоды хода). Молодь разных стад впервые мигрирует в море в целом в близких возрастных пределах: у чаунской - 1-5 (среднее 3,02) лет, чегитуньской 2-6 (3,22), сеутаканской 1-4 (2,55), хатырской 1-5 (3,18), курупкинской 2-5 (3,13) полных лет. Массовое созревание также наступает в сходном возрасте - после 3-4 ежегодных миграций в море; количество последних может достигать 11, наиболее часто - 4-6 миграций. "Северная" мальма достигает весьма крупных размеров и обладает высокой плодовитостью, что обусловлено ее первым скатом в море в относительно раннем возрасте и поздним созреванием, продлевающим соматический рост (Черешнев, Штундук, 1987; Черешнев и др., 1989, 1991 а; Гудков, 1990; Гудков, Скопец, 1987).

В популяциях "бореальной" мальмы число возрастных групп от 12 до 19 (обычно не больше 16), а возраст первого ската молоди в море в среднем на 1 год больше (от 3,07 до 4 лет), чем у "северной". Также раньше, чем у последней, на 1-2 года происходит созревание особей "бореальных" популяций. "Бореальная" мальма обычно совершает не более трех ежегодных миграций в море. Эти особенности биологии определяют меньшие размеры и плодовитость особей "бореальных" популяций по сравнению с "северными". Последние превосходят "бореальную" такого же возраста в 1,2 раза по длине и в 2 раза по массе; такие различия сопоставимы с приростом "бореальной" мальмы за 2 года жизни (с морскими миграциями). В популяциях "бореальной" мальмы большинство рыб созревает и нерестится ежегодно; отдельные особи могут размножаться до 5 раз в течение жизни, но основная масса - 1-2 раза. У "северной" мальмы больше рыб, пропускающих нерест; количество сезонов с размножением достигает 6, но подавляющее число рыб нерестует все же 1 (68,5 %) или 2 (21 %) раза в течение жизни (Гудков, Скопец, 1987).

Кунджа в водоемах СВР представлена преимущественно проходной формой, но в некоторых крупных речных бассейнах обнаружены жильцы - озерно-речной (оз. Чукча в бассейне р. Тауй, озера Чистое и Киси в бассейне р. Ола) и речной (бассейны рек Парень, Пенжина и Камчатка) экотипы. Озерно-речная кунджа, подобно проходной, нагуливается в озере (аналог моря), а размножается в его придаточной системе, в быстрых речках и ручьях. В популяциях жилой кунджи изредка встречаются карликовые самцы, а проходной - также самцы и неотенические самки (Волобуев, 1987; Волобуев и др., 1985; Гудков, 1991).

Жилая озерно-речная кунджа из оз. Чукча отличается от проходной из той же речной системы р. Тауй меньшими размерами, продолжительностью жизни, более ранним созреванием, низкой плодовитостью и некоторыми морфологическими признаками. В целом же кунджа из рек одного даже довольно обширного региона таксономически весьма однородна, и относительно заметные морфологические различия существуют у кунджи из рек бассейна Охотского моря и кунджи Японского моря (Волобуев, 1987; Волобуев и др., 1985).

Популяции проходной кунджи из рек материкового побережья Охотского моря и Юго-Западной Камчатки различаются продолжительностью жизни (больше на севере ареала), возрастной структурой популяции (северные старше южных), максимальным числом лет с ежегодными миграциями в море (то же), размерами тела и плодовитостью (у северных эти значения больше, чем у южных). Возрастная структура популяций проходной кунджи, особенно тех, которые не подвержены промыслу, бывает весьма сложной. Число возрастных групп в популяции из р. Яма 45, но теоретически их может быть и больше, что зависит от объема выборки и продолжительности сбора материала. Жилая кунджа из разных популяций биологически весьма однородна (Гудков, 1991).

В отличие от мальмы, кунджа на СВР не достигает высокой численности, что связано с дефицитом подходящих для нее мест обитания. Этот вид избегает быстрых горных и полугорных рек и предпочитает реки с относительно спокойным течением и обширными лиманами; кроме того, кунджа не совершает протяженных морских миграций, нагуливаясь в прибрежье моря и в солоноватых лиманах (Волобуев, 1987).

Голец Таранца распространен только на Восточной Чукотке - от устья р. Раучуа до р. Хатырка. Этот вид представлен преимущественно проходной формой, а также озерными популяциями, образующими вместе с проходными единую, репродуктивно связанную популяционную систему. В бассейне р. Амгуэма голец Таранца часто встречается и в реках, но, по-видимому, эти рыбы относятся не к речному экотипу, а являются вышедшими из озер и мигрирующими в море особями. Карликовых самцов и самок у гольца Таранца пока не обнаружено. Этот голец особенно многочислен в тех речных бассейнах, где есть большие озера, в которых он размножается и зимует. При этом он может не каждый год покидать озера, а задерживаться в них на несколько лет, превращаясь в озерный экотип. Такое "промежуточное" состояние популяции характерно для гольца Таранца из некоторых озер бассейна р. Амгуэма, оз. Аччен. Вместе с тем есть популяции типично проходных гольцов (реки Ионивеем, Сеутакан, Кукескуюм, Кооленьвеем) и типично озерных (озера Майниц, Нутенеут) (Волобуев

и др., 1979; Черешнев, 1981; Гудков, 1994 а).

Таксономически голец Таранца однороден. Более сильные морфологические различия наблюдаются между озерными и проходными популяциями, чем между популяциями, принадлежащими к одному экотипу.

Популяции проходных гольцов незначительно различаются возрастным составом, возрастом первого ската в море и созревания, числом ежегодных миграций в море, размерами и плодовитостью. Однако неясно, являются ли эти различия естественными или следствием неравноценной промысловой нагрузки на каждую конкретную популяцию, т.к. в некоторых речных бассейнах голец Таранца находится в депрессивном состоянии из-за чрезмерного промысла (Черешнев, 1992 б; Гудков, 1994 б).

Особи жилых популяций живут в среднем дольше, чем проходных, созревают в том же возрасте, имеют заметно худший рост, меньшие размеры, упитанность и плодовитость, но несравненно большую зараженность полостными и кишечными паразитами (Гудков, 1994 б). Пищевой спектр проходных и жилых гольцов чрезвычайно широкий, он включает все доступные в местообитании гольцов группы водных организмов. В крупном оз. Майниц обнаружена тенденция к расхождению гольцов на две трофические группы - хищников и бентофагов-моллюсковедов (Черешнев, 1981, 1992 а).

Арктический голец (s.l.) встречается также только на Восточной Чукотке, но его ареал, по-видимому, уже, чем у гольца Таранца, он расположен главным образом на арктическом побережье и на Чукотском полуострове. Систематическая принадлежность большинства популяций точно не установлена, но принадлежность всех их к "арктической" группе рода не вызывает сомнений (Глубоковский и др., 1979). Этот полиморфный вид представлен исключительно жилым - озерным экотипом, и у него обнаружены карликовые формы.

Арктический голец достигает очень высокого биологического разнообразия, особенно в бассейне р. Амгуэма, где он заселяет в основном горные тектонические и ледниковые озера, встречается также в пойменных и термокарстовых озерах с самым разнообразным рыбным населением. Соответственно, у него существует довольно широкий пищевой спектр, хотя в некоторых озерах этот голец проявляет определенную специализацию в питании (Черешнев, 1992 а; Черешнев и др., 1994).

В отдельных крупных олиготрофных озерах сообщество гольцов может быть представлено одной-тремя (в любом сочетании) симпатричными морфологическими формами - хищником, бентофагом, планктофагом, полизоофагом, карликом. Довольно четкоеделение

на хищных и мирных (бентосоядных) гольцов наблюдается в крупном тектоническом оз. Экитыки. Биологические особенности озерных популяций изучены крайне слабо, но даже имеющиеся данные свидетельствуют об очень высокой внутривидовой разнокачественности арктического гольца на СВР (Савваитова, Максимов, 1991; Черешнев, 1992 а).

4. ДЛИННОПЕРЫЕ ПАЛИИ. Этот эндемичный род представлен одним видом и единственной локальной популяцией, живущей только в древнем оз. Эльгыгытгын. Какую-либо заметную биологическую неоднородность в пределах этой популяции выявить пока не удалось. Это скорее всего обусловлено чрезвычайно высокой специализацией длинноперой палии, обитающей преимущественно на большой глубине и питающейся исключительно зоопланктоном (Черешнев, Скопец, 1990, 1993).

5. ЛЕНКИ. Взгляды исследователей на систематический состав рода расходятся. Согласно одной точке зрения этот род монотипический с одним видом *Brachymystax lenok* (Pallas) (Берг, 1948 а; Мина, 1986). Другая точка зрения обосновывает существование двух видов ленков, различающихся числом жаберных тычинок, формой головы, остеологическими особенностями и экологией (Кифа, 1976). Один из этих видов многотычинковый и длиннорылый является типичным ленком *B. lenok*, другой малотычинковый и тупорылый ленком *Savinov* *B. savinovi* Mitrofanov. В реках СВР обитает типичный многотычинковый и острорылый ленок *B. lenok*, распространенный на СВР только в Колымо-Индибирском регионе (Кириллов, 1972).

Популяционная структура ленка в регионе не изучена. Судя по характеру его распространения и образу жизни, можно предположить, что в бассейнах таких крупных рек, как Колыма и Индигирка, ленки представлены локальными популяциями притоков разного порядка, пригодных для обитания этого вида (Новиков, 1966; Кириллов, 1972). Живут ленки и в высокогорных озерах Индигирки (Лабынкыр, Ястребиное и Нижнее), при этом они покидают озера только в период нереста, поднимаясь во впадающие реки, а после нереста скатываясь обратно в озера. Весьма вероятно, что эти популяции самостоятельны и репродуктивно не связаны с ленками из нижележащих участков реки. Об этом косвенно могут свидетельствовать морфологические и биологические отличия озерного ленка из оз. Лабынкыр от речных ленков. Обнаружена также биологическая неоднородность ленков из разных участков речного бассейна Индигирки (верхнего, среднего и нижнего) (Кириллов, 1972).

5. Сиговые

1. НЕЛЬМЫ, ИЛИ БЕЛОРЫБИЦЫ. В пресных водах СВР встречается подвид нельма, обычная в Полярном бассейне. Распро-

странена она в реках только Колымо-Индибирского региона и в бассейне р. Анадырь. Морфологически колымо-индибирская нельма отличается от типичной - обской и выделена в особую географическую форму (восточно-сибирская нельма - *natio lenensis*) (Кириллов, 1972). В свою очередь анадырская нельма также представляет собой морфологически и экологически обособленную популяцию, отличающуюся как от восточно-сибирской, так и от аляскинской нельм (Черешнев, 1992 а). Анадырская нельма в большей степени, чем последние, связана с пресными водами и не выходит в Анадырский лиман и прибрежные опресненные участки моря. Она встречается здесь только в заливе Онемен (Агапов, 1941), воды которого имеют очень низкую соленость (1-2‰). Напротив, восточно-сибирская нельма солоноватоводно-полупроходная рыба - основную часть своей жизни проводит в дельтах и прибрежной опресненной морской воде с соленостью до 9‰. В р. Индибирка обнаружена также туводная нельма (в верхнем течении у Оймякона), морфологически сходная с полупроходной (Кириллов, 1972).

Популяционная структура нельмы из Колымо-Индибирского региона не изучена, однако весьма вероятно, что в каждой крупной реке имеются локальные популяции, приуроченные к определенным нерестовым притокам, но нагуливающиеся совместно, в дельтах. Нерестилища нельмы в Колымском бассейне известны на притоках реки Ясачная, Анной, Омолон, Зырянка, Корколдон и в самой Колыме, причем самые удаленные расположены на расстоянии около 1500 км от устья. Биологические показатели индибирского и колымского стад нельмы довольно сходные (Новиков, 1966; Кириллов, 1972).

Анадырская нельма не достигает таких крупных размеров, как восточно-сибирская, у нее также менее быстрый рост, но большая плодовитость, чем у последней. В анадырской популяции обнаружены тугорослый и быстрорастущий экотипы, причем под действием чрезмерного промысла соотношение этих форм существенно изменилось в сторону первого. В Анадырском бассейне локальные стада нельмы существуют в реках Великая, Канчалан, самом Анадыре и его притоках Майн, Белая, Танюрер. Рыбы из этих популяций различаются возрастной и размерной структурой, характером роста и величиной плодовитости. Самая крупная и быстрорастущая нельма размножается в среднем течении р. Анадырь (выше пос. Марково) и в правом притоке - р. Майн.

2. СИГИ. По положению рта этот род сиговых рыб подразделяется на три группы: нижнеротые сиги (чир, муксун, сиг-востряк, сиг-пыжьян), конечноротые (пелядь, ледовитоморский, пенжинский и берингийский омули), верхнеротые (ряпушка) (Берг, 1948 а). Иногда в

пределах рода выделяют подроды - *Coregonus* (все нижнеротые сиги) и *Leucichthys* (конечно- и верхнеротые).

Чир на СВР в целом морфологически мало изменчив, но по трем счетным признакам - число чешуй в боковой линии, жаберных тычинок и позвонков популяции вида достаточно четко разделяются на две крупные группировки. Одна из них, условно названная "арктической", заселяет реки арктического побережья региона, другая - "бореальная" - реки Анадырско-Пенжинской депрессии (Анадырь, Туманская, Пенжина, Таловка, Рекинники). У первой формы число указанных меристических элементов больше, чем у второй. При этом внутривидовая временная изменчивость этих признаков весьма незначительна (Черешнев, 1992 а).

Пространственная структура чира в реках Колымо-Индибирского региона изучена недостаточно. Можно лишь предполагать, что к разным нерестовым притокам приурочены самостоятельные популяции чира, объединяемые в стадо всего речного бассейна. В р. Колыма нерестилища чира расположены как в самой реке, так и в ее притоках - Ясачной, Зырянке, Седедеме, Омолоне, Коркодоне, Анное и др. (Новиков, 1966; Кириллов, 1972). В бассейне Анадыря на основании биологических различий достаточно хорошо выделяются следующие популяции чира: 1) верхнего и среднего течения р. Анадырь; 2) нижнего течения р. Анадырь; 3) р. Великая; 4) р. Канчалан. Не исключено, что в таких крупных притоках р. Анадырь, как реки Майн, Белая, Танорер, обитают также самостоятельные, но более мелкие субпопуляции, входящие соответственно в первую (р. Майн) и вторую (реки Белая и Танорер) крупные популяции.

Также по биологическим показателям и образу жизни в реках арктического побережья СВР выделяют три экологические формы чира: генеративно- и трофически-речная, генеративно-речная, трофически-озерная и озерная (последняя не изучена и известна по косвенным и опросным сведениям) (Кириллов, 1972). На Восточной Чукотке и в бассейне р. Анадырь доминирует, по-видимому, только озерно-речная форма чира.

Сиг-пыжьян на СВР представлен двумя внутривидовыми формами ранга *patio*: восточно-сибирским сигом, широко распространенным в реках Колымо-Индибирской низменности, и ледниково-равнинным сигом, встречающимся в озерах Колымской низменности и верховьев р. Индибирка (Сордонохское плато). Эти сиги отличаются друг от друга многими морфологическими признаками и образом жизни. Восточно-сибирский сиг обладает прогонистым телом, малым числом жаберных тычинок и ведет преимущественно речной и озерно-речной образ жизни. У ледниково-равнинного сига тело высокое (с горбом за головой), жаберных тычинок больше, обитает он в основном в озерах,

но может выходить в реки и даже в дельты рек (Хромская губа). Его пространственная структура включает ряд локальных форм, приуроченных к определенным озерным группам. У восточно-сибирского сига, по-видимому, также имеются локальные популяции, разобщенные по разным нерестовым водоемам речного бассейна (Кириллов, 1972).

Дальше к востоку, в реках арктического побережья Восточной Чукотки, встречаются пыжьяны с таким же, относительно большим, числом жаберных тычинок, как у ледниково-равнинного сига, но лишь в Чаунской губе обитают сиги, похожие габитусом на последнее. В реках Ванкарем и Ионивеем сиги по форме тела ближе к восточно-сибирскому сигу (Черешнев, 1983, 1992 а).

В бассейне Берингова моря распространены как мало-, так и многотычинковый пыжьяны. К первым относятся сиги из рек Эргувеем, Хатырка и Туманская, ко вторым сиг-горбун бассейна р. Анадырь (l.c.). Однако все эти популяции очень сходны между собой формой и пропорциями отдельных костей головы и хондрокраниума и не отличаются по этому комплексу морфологических признаков от типичного, обского, пыжьяна (Берг, 1948 а; Шапошникова, 1977) и пыжьянов Аляски (McPhail, Lindsey, 1970).

В Анадырском бассейне, по-видимому, можно выделить несколько локальных популяций пыжьяна: 1) среднего течения (район Марковской котловины); 2) нижнего течения (район оз. Красное); 3) р. Великая; 4) р. Канчалан (здесь пыжьян малочислен). Эти популяции различаются возрастной структурой, биологическими параметрами особей, сроками созревания и нереста.

Муксун распространен в реках только Колымо-Инди́гирского региона и представлен здесь типичной, многотычинковой, формой. Муксун, хотя и является обычной речной рыбой, заселяет лишь нижние участки рек и речные дельты (в период нагула). В Колыме он редко встречается выше Среднеколымска, заходит также в Омолон и Аной (Новиков, 1966). По Инди́гирке он распространен до с. Крест-Майор (Кириллов, 1972). Пространственная структура муксуна в отдельных речных бассейнах не изучена. Популяции из крупных рек (Инди́гирка и Колыма) различаются возрастным составом, биологическими показателями особей (в Инди́гирке он растет лучше, чем в Колыме), сроками и характером миграций (Новиков, 1966; Кириллов, 1972; Силин, 1990). Популяционная структура муксуна в этих реках весьма сильно нарушена чрезмерным промыслом в дельтах и на путях миграций (l.c.).

Сиг-востряк - эндемик СВР, он распространен в речных бассейнах Анады́рско-Пенжинской депрессии (включая бассейн р. Таловка). В Анады́рском бассейне он симпатричен с пыжьяном (сигом-горбуном) и отличается от последнего многими морфологическими и экологиче-

скими особенностями. Здесь у востряка обнаружена высокая пространственная и временная стабильность таксономических признаков. Пенжинский востряк, хотя и обладает всеми признаками типичного, анадьрского, востряка, отличается от последнего несколько менее длинным рылом и меньшим числом жаберных тычинок, занимая по этому показателю промежуточное положение между анадьрским востряком и пыжьяном (Решетников, 1980; Черешнев, 1983, 1992 а): Весьма изменчивые сиги обитают в бассейне р. Таловка. У них число жаберных тычинок очень близко к пенжинскому востряку, но по форме головы наблюдается весь спектр вариантов перехода от типичного пыжьяна к типичному востряку (Войтович, Войтович, 1991). Какой сиг живет в следующей к югу реке - Рекинники, - неизвестно.

Анадьрский востряк очень широко распространен по речному бассейну, но предпочитает участки реки с быстрым течением и каменисто-галечным грунтом. Летом он встречается и в Анадьрском лимане при солности 11‰. По биологическим показателям в анадьрском бассейне можно выделить следующие крупные популяционные группировки востряка: 1) основного русла Анадьря и его притоков (Майн, Белая); 2) бассейна р. Канчалан; 3) бассейна р. Великая. Несколько репродуктивно изолированы эти группировки, неясно, т.к. способность востряка обитать в солоноватых водах потенциально позволяет ему расселяться летом между речными бассейнами через акваторию лимана.

Сибирская ряпушка самый изменчивый и морфоэкологически разнообразный вид сиговых рыб СВР. По ряду морфологических и биологических особенностей ряпушку из рек арктического побережья к востоку от Карского моря выделяют в особый подвид *S. sardinella orientalis* Kirillov - восточно-сибирская ряпушка (Кириллов, 1972), хотя подвидовые различия у нее нечеткие и практически исчезают при включении в состав подвида популяций ряпушки из водосмов Восточной Чукотки и Анадьрского бассейна (Черешнев, 1983, 1992 а).

В реках Колымо-Индибирского региона широко распространена озерно-речная полупроходная ряпушка. Она нагуливается в авандельте и прибрежных участках с соленостью до 28‰, а также в пойменных озерах низовьев рек, а размножается в нижнем-среднем течении рек. Существенные морфологические различия между колымской и индибирской ряпушками отсутствуют, но эти популяции довольно хорошо различаются биологическими показателями особей, структурой популяции, сроками созревания и темпом роста (Новиков, 1966; Кириллов, 1972).

Кроме обычной полупроходной - формы, из приморских озер Колымской низменности (оз. Малое Морское в бассейне р. Чукочьа)

описана озерная форма ряпушки (якутская ряпушка), созревающая при небольших размерах и имеющая пониженную плодовитость. Морфологически же она сходна с полупроходной ряпушкой (Кириллов, 1972).

К востоку от Колымы наблюдается резкое увеличение биологического разнообразия сибирской ряпушки. Здесь она представлена следующими экотипами: полупроходной (реки Чаунской губы, Анадырь), озерно-речной (реки арктического побережья, Анадырь) и несколькими озерными - "карликовой", "нормальной" и "крупной" (водосмы Чукотского полуострова) (Решетников, 1980; Юсупов, 1987; Черепшев, 1983, 1992 а). Эти формы населяют соответствующие биотопы речных бассейнов и озера различного генезиса и геологического возраста. В некоторых озерах бассейна р. Амгуэма обнаружено совместное обитание двух лобых или отдельно каждой из названных форм. За исключением "крупной" ряпушки, все остальные популяции таксономически близки к ряпушке из рек Индигирка и Колыма; "карликовая" ряпушка сходна биологически с якутской озерной формой. У "крупной" же ряпушки (озера в бассейне р. Амгуэма, Аччен, Пинакульское) общий габитус и сильная пигментация головы и туловища весьма сходны с таковыми у крупной "слоновой пигментированной ряпушки" из озера бассейна р. Юкон на Аляске. "Крупные" чукотские ряпушки питаются (во взрослом состоянии) в основном моллюсками, тогда как остальные формы - преимущественно зоопланктоном. Симпатричная с "нормальной" формой "карликовая" ряпушка из озера бассейна р. Амгуэма созревает при вдвое меньших размерах (10-11 см) в возрасте 3 лет и обладает пониженной (до 600 икр.) в десятки раз плодовитостью. Близкие биологические показатели к амгуэмской "карликовой" ряпушке имеются у ряпушки из тектонического оз. Коолень на самом востоке Чукотского полуострова. В целом изменчивость морфологических признаков ряпушки Восточной Чукотки весьма неопределенна, тем не менее ее анализ позволяет сделать следующие заключения:

у ряпушки Восточной Чукотки (исключая р. Анадырь) больше, чем у колымской и аляскинской, чешуй в боковой линии, жаберных тычинок и позвонков; по этим признакам к последним близка анадырская ряпушка;

ряпушка из некоторых озера южного побережья Чукотского полуострова (между Заливом Креста и бухтой Провидения) высокими значениями счетных элементов весьма сходна с ряпушкой из рек арктического побережья региона, что позволяет предполагать их общее происхождение;

наиболее своеобразные морфоэкологически популяции обитают в бассейне р. Амгуэма и в некоторых озерах на побережье Берингова пролива (Пинакульское, Аччен, Коолень);

характер морфологической изменчивости и особенности распространения разных форм позволяют предполагать формирование на Восточной Чукотке своеобразного комплекса ("букета") форм сибирской ряпушки, находящихся на разных уровнях дивергенции и заселявших водоемы региона в несколько этапов на протяжении довольно длительного периода времени (Черешнев, 1992 а).

Определенная биологическая неоднородность присуща также ряпушке Анадырского бассейна. Здесь у полупроходной ряпушки выделяются популяции нижнего (оз. Красное) и среднего (Марковская котловина) течения, различающиеся биологическими параметрами, сроками созревания и нереста. Кроме полупроходной в некоторых глубоких горных озерах обитает озерная ряпушка, населяющая глубины до 30-40 м (озера Пенное, Баранье) (Юсупов, 1987; Штунднок, 1991).

Камчатская ряпушка - эндемик СВР, описанная всего по 2 экз., до сих пор остается неизученной и загадочной (Куренков, Остроумов, 1965). Ее таксономические признаки настолько сильно отличаются от таковых типичной сибирской ряпушки и ее форм, что можно предполагать не менее чем видовой статус камчатской ряпушки. Филогенетические связи этой ряпушки также не ясны. Она обитает на значительном удалении от ареала сибирской ряпушки и представляет собой зоогеографическую проблему, тем более что существование ряпушки в реках Пенжина и Таловка, откуда она могла бы расселиться в прошлом к югу, пока не доказано (Черешнев и др., 1991 б).

Пелядь широко распространена в водоемах только Колымо-Индибирского района, где она населяет как сами реки (речная форма), так и многочисленные озера (озерная форма) (Новиков, 1966; Кириллов, 1972). В пределах речных бассейнов в отдельных озерах пелядь образует локальные популяции, которые различаются морфологически. Кроме обычной озерной пеляди, преобладающей в речных бассейнах, известна также карликовая озерная пелядь, населяющая остаточные и термокарстовые озера. В целом распространение всех форм пеляди приурочено к нижнему течению рек и озерам приморской низменности. Локальные популяции пеляди, заселяя весьма различные по климатическим, гидрологическим и кормовым условиям водоемы, различаются многими биологическими параметрами (структура популяции, характер роста, плодовитость, возраст созревания и т.д.) и экологией нереста. Эти данные свидетельствуют о наличии довольно сложной популяционной структуры у пеляди Колымо-Индибирского региона (l.c.).

Группа конечноротых сигов, называемых "омулями", представлена на СВР 3 аллопатричными видами: ледовитоморским, берингий-

ским и пенжинским. Систематика их служит предметом дискуссии. В частности, берингийского и пенжинского омулей считают или самостоятельными видами (Черешнев, 1984, 1992 а, 1994 а; McPhail, Lindsey, 1970), или подвидом (берингийский) и реликтовой популяцией (пенжинский) ледовитоморского омуля (Решетников, 1980). Основным аргументом для отнесения всех омулей к ледовитоморскому омулю является сильная трансгрессия между ними по морфометрическим признакам, традиционно используемых для диагностических целей. Однако привлечение других морфологических особенностей, в т.ч. краниологических, а также обнаружение на Аляске зоны симпатрии ледовитоморского и берингийского омулей позволили обосновать видовой статус последнего. Еще более сильные различия по традиционно диагностическим и, особенно, по краниологическим признакам существуют между пенжинским и двумя другими видами омулей. Пенжинский омуль представляет собой сильно обособленный и, вероятно, давно дивергировавший таксон группы конечноротых сигов, который вообще затруднительно относить к "омулям". Ледовитоморский и берингийский омули более близки друг к другу и явно ведут свое происхождение от единой предковой популяции (Черешнев, 1992 а, 1994 а; Черешнев и др., 1991 б; Черешнев, Скопец, 1992 а). Предполагается, что возникновение этих видов связано с изоляцией и последующей дивергенцией популяций исходной предковой формы в Полярном (ледовитоморский омуль) и Тихоокеанском (берингийский омуль) бассейнах в период последнего оледенения Берингии. Генезис пенжинского омуля не ясен, скорее всего, этот эндемик имеет автохтонное происхождение.

Ледовитоморский омуль на СВР распространен в реках только арктического побережья между Индигиркой и Чаунской губой (здесь он малочислен). Наличие определенных морфологических различий позволяет считать, что омуль, как весьма пластичный вид, образует ряд локальных стад, приуроченных к крупным речным бассейнам. Эти стада достаточно рельефно различаются также особенностями биологии особей. В местах совместного нагула в прибрежных пространствах локальные стада не смешиваются и занимают свой, относительно небольшой ареал (Кириллов, 1972). Не исключено, что локальное стадо отдельной крупной речной бассейна представлено более мелкими субпопуляциями нерестовых притоков. В частности, в Колыме омуль заходит на нерест в левые притоки в районе Верхнеколымска (р. Ясачная и ее притоки, р. Зырянка), а также в правые - Коркодон, Омолон (Новиков, 1966).

Пенжинский омуль занимает очень ограниченный ареал и заселяет всего две близко расположенные устьями реки - Пенжину и Талов-

ку, выпадающие в Пенжинскую губу Охотского моря. Эти популяции различаются некоторыми морфологическими признаками, а также биологическими показателями, причем омуль из р.Таловка биологически однороден, тогда как в пенжинской популяции встречаются жилые (озерно-речные) и полупроходные особи. Не исключено существование у последней двух экотипов, различающихся образом жизни (Черешнев и др., 1991 б; Черешнев, Скопец, 1992 а).

Берингийский омуль распространен в реках на самой восточной оконечности СВР. Здесь он редок и самостоятельные популяции его пока не обнаружены (Черешнев, 1984, 1990).

3. ВАЛЬКИ

Обыкновенный валец демонстрирует удивительное сходство в особенностях распространения и пространственной структуре с чиром. Валец также морфологически неоднороден, его популяции объединяются в две крупные группировки - "арктическая" и "бореальная", особи из которых хорошо различаются числом чешуй в боковой линии, жаберных тычинок, позвонков и пилорических придатков. Значения этих признаков больше у "арктических" популяций вида. Ареалы у чира и валька также сходны, за исключением отсутствия валька на большей части Чукотского полуострова, а чира на материковом побережье Охотского моря (Черешнев, 1992 б).

В каждом речном бассейне существует собственная популяция валька, которая, в зависимости от гидрологических особенностей реки, может быть подразделена на ряд мелких локальных субпопуляций нерестовых притоков с той или иной степенью репродуктивной изоляции. Поскольку валец предпочитает горные и предгорные участки рек с каменисто-галечным грунтом, он избегает среднего и нижнего течения, которые могут выступать как изолирующий локальные популяции притоков фактор. В частности, именно такую экологическую преграду для расселения валька из притоков представляет Марковская котловина, в пределах которой Анадырь имеет медленное течение и илистый грунт здесь валец не встречается. В Анадырском бассейне субпопуляции валька из притоков Анадыря и рек Анадырского лимана различаются многими биологическими показателями. Известны также озерные популяции валька, постоянно обитающие в озерах и выходящие в реки только для размножения (озера в бассейне р. Амгуэма, Лабынкыр, Нерка, Потат-Гытгын) (Кириллов, 1972; Черешнев, 1990, 1992 б).

Карликовый валец обнаружен пока только в бассейне р. Амгуэма, где он обитает в горных тектонических и ледниковых озерах. Его популяционная структура не изучена. Скорее всего, в каждом водоеме обитания этот оседлый вид представлен самостоятельной популяцией (Черешнев, Скопец, 1992 а).

6. Хариусовые

В водоемах СВР обитают три аллопатрических подвида сибирского хариуса - восточно-сибирский, камчатский и аляскинский, которые четко различаются большим комплексом морфологических признаков, а также биологической структурой и особенностями экологии (Черешнев, 1983, 1990, 1992 б, 1994 б; Скопец, 1991 а, 1993; Скопец, Прокопьев, 1990).

Таксономический ранг этих форм дискусионен. Так, камчатского хариуса рассматривают как: крупночешуйную форму восточно-сибирского, синоним аляскинского, форму амурского хариуса, самостоятельный подвид или даже подвид европейского хариуса (*Th. thymallus*). Хотя и близкими, но самостоятельными подвидами считают восточно-сибирского и аляскинского хариусов, а также последнего подвидом европейского хариуса (Световидов, 1936; Черешнев, 1983, 1992 б, 1994 б).

Восточно--сибирский хариус обладает мозаичным ареалом, большая часть которого расположена в реках арктического побережья СВР. Отдельные популяции известны из некоторых рек южного побережья Чукотского полуострова и материкового побережья Охотского моря. Таксономически популяции хариуса практически не различаются, несмотря на многообразие природных условий водоемов обитания; подвидовые признаки оказались высоко устойчивыми на протяжении всего ареала восточно-сибирского хариуса (Черешнев, 1983, 1990, 1994 б). Вместе с тем популяции из отдельных рек, а также из разных участков одного крупного бассейна, контрастных по своим экологическим условиям (например, река - озеро), могут различаться счетными признаками и пропорциями тела. Как правило, локальные популяции, удаленные в реке на 70-100 км, или из разных притоков реки обнаруживают довольно заметные различия по биологическим параметрам. У восточно-сибирского хариуса, в отличие от двух других подвигов, существует наибольшее разнообразие типов популяций, которые выделяются по продолжительности жизни и скорости роста. Так, у него известны: 1) длинноцикловые; 2) среднецикловые; 3) короткоцикловые и 4) среднецикловые "карликовые" популяции. Рыбы в них могут быть быстро-, средне- и медленнорастущими (1,2), только средне- и медленно- (3) и только медленнорастущими (4). Обнаружены природные ситуации (озера в верховьях Колымы в хребте Большой Анначаг), когда популяции всех типов встречаются на ограниченной территории, обитают во взаимосвязанных озерах, но сохраняют при этом популяционную обособленность. В пределах крупных озер хариусы могут образовывать отдельные мелкие субпопуляции, приуроченные к основным группам нерестилищ. Типичными являются длинноцикловые популяции со средней скоростью роста, живущие в реках арктического побережья.

режья (Индирикка, Колыма, Чаун) и в охотской группе рек. Медленнорастущие популяции обитают на севере ареала в условиях сурового климата (реки Амгуэма, Эргувеем), а также в высокогорных малокормных озерах и горных верховьях рек на юге ареала (район Верхней Колымы). Быстрорастущие популяции свойственны крупным речным и озерным бассейнам и небольшим, но высококормным речкам (р. Колыма, оз. Джека Лондона, р. Нильберкан) (Скопец, 1985, 1988, 1993).

Камчатский хариус эндемик СВР, его ареал целиком расположен в реках бассейнов Берингова и Охотского морей. Популяции отдельных рек различаются морфологически, но диапазон изменчивости не выходит за пределы подвидового. Обнаружена клинальная изменчивость в некоторых счетных признаках у берингоморских популяций - у северных их значения несколько выше, чем у южных, а также в некоторых пропорциях головы и туловища в пределах всего ареала подвида максимальные значения признаков характерны для южных охотоморских популяций (Черешнев, 1994 б).

У камчатского хариуса известны только длинноцикловые популяции со значительной продолжительностью жизни и созреванием при крупных размерах. Типичные популяции со средней скоростью роста (из рек Тауй, Большая, Парень, Хатырка, Курима, Канчалан). Медленнорастущие обитают на севере ареала (реки Пенжина, Великая, Кукеккуом, верховья Анадыря и его притоков). Быстрым ростом отличаются популяции из лососевых рек южной части ареала (реки Большая, Яна, оз. Пареньское). В целом рост хариусов заметно выше в реках с медленным течением и крупных озерах, где существует экологический оптимум подвида, чем в быстрых притоках. Популяции отдельных речных и озерно-речных бассейнов различаются биологическими параметрами особей. Изменчивость некоторых показателей подчиняется клинальной закономерности с юга на север увеличивается возраст первого созревания (от 6-7 до 10-12 лет), а также сдвигается на более поздние сроки нереста. В целом камчатский хариус по сравнению с восточно-сибирским обладает существенно меньшим биологическим разнообразием (Скопец, Прокопьев, 1990).

Аляскинский хариус распространен в реках только восточной части Чукотского полуострова и на СВР является редким таксоном, основной ареал которого расположен в северо-западной части Северной Америки. Популяции этого подвида также различаются морфологическими признаками и биологическими. На Чукотском полуострове аляскинский хариус предпочитает озера и участки рек с медленным течением. Здесь хариусы представлены особями с длительным жизненным циклом, медленным ростом и поздним созреванием. В целом популяционная структура этого подвида на СВР изучена недостаточно (Скопец, 1991 а).

7. *Корюшковые*

Несмотря на обширное распространение, корюшковые рыбы на СВР в целом изучены крайне слабо.

Азиатская корюшка обитает в прибрежных пространствах всех морей, омывающих регион. Представлена только проходной формой, достигающей особенно высокой численности вдоль тихоокеанского побережья СВР. Корюшки из крупных популяций (Чаунская губа, Анадырь, Тауйский залив) различаются морфологически, структурой популяции, биологическими показателями, протяженностью нерестовых миграций и сроками нереста (Черешнев, Попов, 1987). Практически отсутствуют сведения о биологии азиатской корюшки от берегов Камчатки.

Малоротая корюшка представлена номинативным подвидом и корюшкой Дрягина, отличающейся от типичной морской малоротой корюшки пропорциями плавников и образом жизни (преимущественно озерная форма) (Берг, 1948 а; Кириллов, 1972). Озерные популяции известны также из некоторых озер побережья Охотского моря и Восточной Камчатки, где широко распространена и проходная корюшка. Озерные популяции морфологически и биологически (созревание при небольших размерах) отличаются от проходной формы. Особенно крупными размерами отличается проходная корюшка из Иретского лимана Малкачанского залива Охотского моря.

Японская корюшка известна только из Авачинской бухты Камчатки и является редким, неизученным видом ихтиофауны СВР (Клюканов, 1977).

Мойва так же, как и азиатская корюшка, достигает особенно высокой численности в дальневосточных морях. Ее популяционная структура почти не изучена. Имеющиеся данные об особенностях биологии мойвы из разных районов Охотского и Берингова морей позволяют предполагать наличие нескольких стад североохотского и западно-камчатского в Охотском море и североберинговоморского и восточно-камчатского в Беринговом море (Шилин, 1986).

8. *Даллиевые*

Монотипическое эндемичное семейство районов Берингии представлено тремя видами рыб. Их популяционная структура и особенности биологии изучены весьма слабо. На СВР распространены только на Чукотском полуострове.

Берингийская даллия имеет самый большой ареал на полуострове, включающий прибрежные водоемы от р. Инчоун к югу до бухты Провидения и к западу до мыса Аччен. Изолированные популяции известны также из озер среднего течения р. Ионивсем. Таксономически

однородна, морфологические различия между разными чукотскими популяциями очень незначительные (как и между чукотскими и аляскинскими) (Балушкин, Черешнев, 1982). Учитывая оседлый (озерный) образ жизни, можно предполагать, что пространственная структура вида состоит из множества мелких популяций в каждом водоеме обитания.

Пильхыкайская даллия является эндемиком СВР; известна только из типового местообитания в озерах района мыса Дженретлен на северо-восточном побережье Колочинской губы. Какие-либо сведения о биологии вида отсутствуют (Балушкин, Черешнев, 1982).

Амгузская даллия также является эндемиком СВР. Заселяет пойменные, террасные и термокарстовые озера бассейна р. Амгузма (Черешнев, Балушкин, 1980). Есть сведения об обитании даллии неизвестной систематической принадлежности в бассейне следующей от Амгузмы реки к востоку — р. Ванкарем и в р. Уловесм, впадающей в Колочинскую губу. Популяционная структура и биология плохо изучены. Можно предполагать существование локальных популяций в озерах бассейна р. Амгузма, что подтверждается наличием между ними небольших морфологических различий. Не исключено также существование популяционных группировок, объединяющих несколько локальных популяций из сообщаемых между собой озер, где обитают даллии.

9. Шуковые

Обыкновенная щука довольно широко распространена в водоемах Колымо-Индигирского региона, Анадырско-Пенжинском бассейне; спорадически встречается в реках Корякии, северо-востока Камчатки, материкового побережья Охотского моря. Популяционная структура и биология восточных популяций щуки изучены крайне слабо. В речных бассейнах предпочитает участки реки с замедленным течением и развитой придаточной системой в виде протоков, сообщаемых с речкой пойменных озер, но может обитать также в высокогорных озерах и быстротекущих притоках, типичных тундровых водоемах. Поскольку ведет оседлый образ жизни и не совершает продолжительных миграций, весьма вероятно, что стадо каждой крупной реки состоит из множества локальных популяций конкретных водоемов обитания щуки (Кириллов, 1972). Это подтверждается наличием морфологических и биологических различий между отдельными популяциями щуки даже из близкорасположенных, но различающихся климатическими и трофическими условиями озер и участков рек, а также длительным восстановлением численности после перелова в местах постоянного интенсивного промысла.

Щуки из рек восточных территорий СВР (Анадырь, Пенжина, Хатырка) морфологически отличаются от щук из рек Колымо-Индибирского региона, при этом анадырская и пенжинская популяции более близки друг к другу, чем каждая из них к хатырской (Черешнев, 1992 а). В бассейне рек Анадырского лимана по биологическим показателям различаются группировки щуки из среднего течения (Марковская котловина), нижнего течения р. Анадырь, его притоков - Белая, Майн, Танорер, а также рек Великая и Канчалан. От них достаточно хорошо отличаются популяции из рек северной части Охотского моря - Пенжины, Таловки, Гижиги. Самым быстрым ростом и крупными размерами выделяется щука из Марковской котловины, где расположены основные места нагула сиговых рыб - основной пищи щуки и находится климатический оптимум Анадырского бассейна.

10. Карповые

Обыкновенный голянь является самым распространенным видом карповых рыб на СВР, хотя его ареал здесь сплошной только в западной части региона. На тихоокеанском побережье он встречается спорадически - отсутствует на Восточной Чукотке (есть только в р. Амгуэма) и Камчатке, но обитает в водоемах Анадырской и Пенжинской низменностей, в р. Хатырка, в некоторых реках материкового побережья Охотского моря. Популяционная структура вида изучена недостаточно. В реках восточных территорий СВР по морфологическим признакам выделяются две популяционные группировки, условно названные "северной" (реки Чаун, Амгуэма, Анадырь, Пенжина и Хатырка) и "бореальной" (реки Тауйской губы Охотского моря) (Черешнев, 1983, 1992 а). При общем таксономическом единстве и сходстве по морфометрическим признакам особи "северной" группировки отличаются от таковых "бореальной" формой и пропорциями отдельных костей головы и строением сейсмочувствительной системы. Последние сходны в этом отношении с голянями из рек юга Дальнего Востока (Приморье) и Европы. "Северные" голяни, напротив, обнаруживают определенное морфологическое сходство с североамериканским голянью *Ph. neogaeus*, живущим в р. Маккензи (л.с.). Этот вид считают связующим звеном между голянями Старого и Нового Света. Возможно, "северные" голяни СВР принадлежат той же филетической линии, что и североамериканский *Ph. neogaeus*; этот вопрос требует дальнейшей разработки. В пределах "северной" группы популяций между собой более сходны по морфологическим признакам чаунский, анадырский, хатырский и пенжинский голяни, чем каждый из них с амгуэмским (л.с.).

Озерный голянь обладает существенно меньшим ареалом на СВР и распространен главным образом в реках Колымо-Индибирского региона. Известен также из рек Анадырско-Пенжинской депрессии, р. Тауй и озер в верховьях Охотской группы рек. Популяционная структура не изучена, сведения по биологии вида малочисленны.

Голянь Чекановского известен из рек только Колымо-Индибирской низменности, где является редким, неизученным видом (Кириллов, 1972).

Якутский карась распространен только в Колымо-Индибирском регионе и редко встречается в озерах верховьев охотской группы рек (р. Урак). Здесь он заселяет участки рек и пойменные озера среднего течения реки; отсутствует в термокарстовых озерах Колымо-Алазейского междуречья и в горных озерах верховьев рек (Дрягин, 1933; Кириллов, 1972). Караси из отдельных, различающихся по климату и трофике озер различаются биологическими показателями, что с учетом также оседлого образа жизни этих рыб может свидетельствовать о существовании самостоятельных популяций в каждом озере. В целом популяционная структура карася остается слабо изученной.

Сибирский елец встречается в тех же речных бассейнах, что и карась (исключая охотскую группу рек), но живет только в реках, где заселяет самые разные биотопы. Популяционная структура не изучена. Особи из рек Индибирка и Колыма различаются биологическими показателями.

11. Вьюновые

Сибирский усатый голец распространен в реках Колымо-Индибирского региона и только в охотской группе рек на материковом побережье Охотского моря. Обитает в притоках с быстрым течением. Популяционная структура и особенности биологии не изучены.

12. Чукучановые

Сибирский чукучан является эндемиком СВР и встречается в реках только Колымо-Индибирского региона, где таксономически неоднороден и представлен двумя морфологически различающимися формами в реках Индибирка (*natio sibiricus*) и Колыма (типичная форма) (Берг, 1948 а; Кириллов, 1972). Эти формы различаются также некоторыми биологическими показателями и экологией. Индибирский чукучан живет и в реке, и в озерах, тогда как колымский в озерах не встречается. Популяционная структура отдельных стад чукучана в пределах крупных речных бассейнов не изучена, но не исключено, что эти стада состоят из нескольких локальных популяций, приуроченных к нерестовым притокам реки (Новиков, 1966; Кириллов, 1972).

13. Налимовые

Тонкохвостый налим на СВР наиболее широко распространен в реках Кольмо-Индибирского региона и арктического побережья Восточной Чукотки, редок на южном побережье Чукотского полуострова, обычен в реках Анадырско-Пенжинской низменности и Коряжского нагорья, но на материковом побережье Охотского моря встречается только в р. Парень и в оз. Нерка (бассейн р. Наяхан). Заселяет озера всех типов, а также отдельные участки рек от верховьев до устья. Предполагается существование у налима нескольких экотипов, сформировавшихся в разнообразных по климату и трофике водоемах даже в пределах одного речного бассейна и различающихся морфологически и биологически (Кириллов, 1972). Популяционная структура и особенности биологии налима СВР изучены явно недостаточно.

14. Колюшковые

Трехиглая колюшка распространена в бассейнах только дальневосточных морей; представлена типичной - морской формой, имеющей полное костное вооружение на боках тела (морфа *trachurus*) (Берг, 1948 а; Зюганов, 1991). В бассейне р. Камчатка вместе с морской формой *trachurus* встречается жилая форма с редуцированными боковыми костными пластинками (морфа *leiusus*) (Бугаев, 1992 б). Она распространена в основном в озерах нижнего течения реки, а также в одном из районов верховьев Камчатки. Проходная форма мигрирует вверх по Камчатке почти на 500 км и широко распространена по всему бассейну реки. Обе формы, несмотря на совместное обитание, репродуктивно изолированы друг от друга. Обнаружены морфологические различия между особями жилой колюшки из верхнего и нижнего течения реки (l.c.). Популяционная структура и особенности биологии проходной колюшки в пределах ее ареала на СВР не изучены.

Интересная популяция жилой колюшки, но относящейся к морфе *trachurus*, обитает в теплых лужах горячих ключей р. Гильмимливеем на Чукотском полуострове (Черешнев, 1983, 1990, 1992 а). Таксономически она близка к типичной морской колюшке, но в то же время существенно отличается от нее некоторыми анатомическими признаками. Эта реликтовая форма, несомненно, произошла от проходной колюшки, но приспособилась к обитанию в таких условиях среды (относительно высокая температура и морская соленость горячих ключей), какие не свойственны (и, вероятно, губительны) проходной форме. Еще одна, также реликтовая популяция трехиглой колюшки обнаружена в крупном оз. Элергытгын в верховьях р. Хатырка. Морфологически она оказалась весьма сходной с колюшкой из горячих источников Чукотского полуострова, что может предполагать их общий генезис (l.c.).

Девятиглая колошка обладает самым обширным арсалом, включающим всю территорию СВР. Этот чрезвычайно пластичный вид освоил весь экологический спектр морских и пресноводных биотопов — морские прибрежные и эстуарные участки рек, реки, ручьи, озера разных типов, но редко встречается в верховьях рек и высокогорных озерах. Популяционная структура и особенности биологии почти не изучены. По некоторым морфологическим признакам колошка Восточной Чукотки (включая р. Анадырь) более сходна с колошкой Аляски, чем сопредельных районов Якутии. Не исключено, что восточно-чукотская колошка принадлежит к той же — северной группе, которая заселила Чукотку и Аляску после последнего оледенения из Берингийского рефугиума. Популяции колошки из прибрежных участков моря, по сравнению с живущими в удаленных от моря озерах и реках, обладают более развитым костным вооружением тела (Черешнев, 1983, 1992 а), большим числом лучей в плавниках и жаберных тычинок; первые также заметно крупнее вторых.

15. Окуневые

Окунь и ерш распространены в реках только Колымо-Индигирского региона; лишь в одном районе охотской группы рек окунь проник через тихоокеанский водораздел в реки бассейна Охотского моря. Популяционная структура этих видов плохо изучена. Стада отдельных речных бассейнов незначительно различаются по морфологическим признакам и более существенно — по биологическим, что характеризует окуня и ерша как экологически высоко пластичных рыб (Кириллов, 1972). Разнообразие экологических условий водоемов и оседлый образ жизни этих рыб позволяют предполагать существование определенной пространственной структуры окуня и ерша в водоемах СВР.

16. Подкаменщиковые

Пестроногий подкаменщик СВР довольно существенно отличается от типичной формы из водоемов Европы и, возможно, представляет собой близкий, но самостоятельный вид группы "roesilopus" (Черешнев, 1982 а). Распространение его неравномерно и особенно мозаично в бассейнах дальневосточных морей (Черешнев, 1990, 1992 а). Популяционная структура и биология не изучены. Отдельные популяции из разных водоемов СВР незначительно различаются морфологически. Экология весьма разнообразная — этот подкаменщик заселяет прибрежные опресненные участки моря, эстуарии, реки и горные озера (l.c.).

Слизистый подкаменщик распространен только на Восточной Чукотке, в водосмах Анадырской низменности и в р. Хатырка. Популяционная структура и особенности биологии плохо изучены. Отдельные популяции незначительно различаются морфологически; у подкаменщиков, живущих в озерах, количество костных шипиков на боках тела заметно больше, чем у речных. Экологически весьма пластичный вид, обитающий в морских побережьях, лиманах и эстуариях, реках и ручьях, горных и высокогорных (оз. Эльгыгытгын) озерах, но избегающий термокарстовых озер (Черешнев, 1976, 1983, 1992 а).

ТИПОЛОГИЧЕСКОЕ (ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ) РАЗНООБРАЗИЕ ПРЭСНОВОДНОЙ ИХТИОФАУНЫ СЕВЕРО-ВОСТОКА РОССИИ

2.1 Особенности распространения отдельных видов и групп рыб в пресных водоемах Северо-Востока России

Наиболее широким (повсеместным) распространением на СВР отличаются эвригаллинные рыбы родов *Lethenteron*, *Onchorhynchus*, *Salvelinus*, *Osmerus*, *Hypomesus*, *Mallotus*, *Gasterosteus*, *Pungitius*, *Lota*, *Cottus* (Приложение 2). Среди них по величине ареала безусловно лидируют тихоокеанская минога, девятииглая коллошка, малоротая и азиатская корюшки, мойва - перечисленные виды многочисленны, они успешно размножаются в речных бассейнах и (или) прибрежных участках морей, омывающих регион. Распространение отдельных видов тихоокеанских лососей в целом совпадает с таковым этой группы, но в реках арктического побережья их мало, и только кета и горбуша достигают р. Индигирка (изредка - Лены); западной же границей ареала чавычи является Чаунская губа, а нерки и кижуча р. Амгуэма. Хотя обнаружено размножение всех этих лососей в арктических реках, их самовоспроизводящихся популяций здесь скорее всего нет, поэтому все заходы в реки побережья следует считать случайными. Лишь в р. Чегитунь у Берингова пролива, по-видимому, существует самая северная самостоятельная популяция горбуши. В бассейне Берингова моря также наиболее широко распространены кета и горбуша, занимающие, кроме того, первое место по численности среди тихоокеанских лососей. По этим показателям к ним близка нерка, которая образует небольшие, но устойчивые популяции на южном побережье Чукотского полуострова и затем начинает встречаться во многих реках тихоокеанского побережья, достигая наибольшей численности на обоих побережьях Камчатки. На самом северо-западном побережье полуострова к северу от р. Рскинники, в реках Таловка, Пенжина и по материковому побережью Охотского моря нерки мало. Относительно небольшие популяции нерки размножаются в реках Гижига, Наяхан, Ола, Тауй; более крупное стадо заходит на нерест в р. Охота. У чавычи и кижуча характер распространения и тенденция к

изменению численности в зависимости от географического распространения сходны с таковыми у нерки - больше всего этих лососей на Камчатке, но на материковом побережье Охотского моря, где кижуч обычен, чавыча встречается крайне редко. Шестой вид тихоокеанских лососей - сима, в своем распространении ограничен водоемами только Камчатского полуострова, где он по восточному побережью достигает р. Дранка (широта о-ва Карагинский), а по западному не известен севернее р. Кинкиль (примерно та же широта). Такие, также эвригаллинные, виды рода тихоокеанских форселей (*Parasalmo*) - камчатская семга и микижа обитают, как и сима, только на Камчатке, причем их распространение в целом совпадает.

Весьма обширный ареал у трехиглой колюшки, но по азиатскому побережью она не известна севернее Берингова пролива.

В бассейнах всех морей, омывающих СВР, встречаются чир, сигпыжьян и сибирская ряпушка, правда, достоверность обитания двух последних видов в Охотском море пока вызывает сомнения (особенно сибирской ряпушки). По берингоморскому побережью ряпушка доходит до рек южного склона Коряжского нагорья. Чир же в бассейне Охотского моря известен из рек только его самой северной - северо-восточной части (Пенжина, Таловка, Рекинники). Среди других эвригаллинных сиговых пелядь и муксун распространены в реках лишь Колымо-Индигорской низменности, а нельма и омуль по арктическому побережью в небольших количествах достигают рек у западной границы Чукотского полуострова (Амгуэма, возможно Ванкарем). Берингийский омуль встречается в реках только азиатского побережья Берингова пролива. На Восточной Чукотке ареалы чира и сигпыжьяна не сплошные, а прерванные пыжьяна, к примеру, нет в р. Амгуэма, а чира - на южном побережье Чукотского полуострова, в Пекульнейской озерно-речной системе, в р. Хатырка.

Проходной голец мальма в своем западном распространении достигает только р. Колыма, но затем постоянно встречается практически во всех реках побережья СВР.

Ареал гольца Таранца расположен главным образом в бассейнах арктических морей, по берингоморскому побережью этот вид не известен пока южнее р. Хатырка. Кунджа обычна в реках Охотского моря, а по восточному побережью Камчатки достигает рек залива Корфа (Вывенка, Култушная). Напротив, ареал охотоморского эндемика гольца Леванидова - очень небольшой, он ограничен только материковым побережьем залива Шелихова (к северу от Тауйской губы до р. Пенжина).

Относительно широко распространен налим, достигающий к югу по берингоморскому побережью рек южной части Карагинского за-

лива (Ука и Начики), а по материковому побережью Охотского моря - р. Наяхан.

Слизистый подкаменщик обитает только на Восточной Чукотке - западная граница его ареала на арктическом побережье проходит по бассейну р. Амгуэма, а южная на беринговоморском - по р. Хатырка. Ареал пестроногого подкаменщика мозаичен: он встречается в реках Восточно-Сибирского моря от Индигирки до рек Чаунской губы (весьма вероятно его нахождение еще дальше к востоку в р. Пегтымель); далее он известен из рек Карагинского залива от р. Апука к югу до р. Озерная; в бассейне Охотского моря этот вид отсутствует на Камчатке (есть только в р. Таловка), но затем широко распространен по материковому побережью к югу от Пенжины до охотской группы рек (включая ее).

По-видимому, повсеместно распространена тихоокеанская минога, но в арктических реках она представлена своим жилым сибирским подвидом, а проходная форма начинает встречаться только в бассейне Тихого океана. Так же, как и последняя, распространена дальневосточная ручьевая минога, при этом весьма интересно, что в бассейне р. Анадырь ареалы всех трех форм миног соприкасаются.

Такие эвригалинные осетровые, как длиннорылый сибирский осетр и особенно калуга, имеют небольшие ареалы - первый обитает в реках только Колымо-Индигирской низменности, калуга встречается изредка в охотской группе рек и реках Тауйской губы.

Эвригалинная сельдь-шед обнаружена в северной части Карагинского залива и в р. Анадырь.

Величина ареала у стеногалинных (типично пресноводных) рыб меньше, чем у эвригалинных, но также варьирует в очень широких пределах. Так, весьма широко распространен сибирский хариус, однако ареалы его подвидов далеко не равноценны: наибольший у восточно-сибирского, обитающего во всех реках арктического побережья, в р. Эргувеем на беринговоморском и в ряде рек материкового побережья Охотского моря (Яма, Ола, Армань, охотская группа рек). Ареал камчатского хариуса меньше, но также достаточно велик; он расположен целиком в реках бассейна Тихого океана и представлен несколькими изолированными участками на южном побережье Чукотского полуострова (район залива Креста), реках Анадырско-Пенжинской депрессии и Пенжинской губы, реках Корякского нагорья и Северо-Восточной Камчатки, Камчатской депрессии (включая бассейн р. Большая), реках Тауй и Яна Тауйской губы Охотского моря. Распространение аляскинского подвида ограничено лишь крайней восточной оконечностью Чукотского полуострова.

Весьма мозаичный ареал у обыкновенного валька. Он широко распространен в реках Колымо-Индигирской низменности, почти

всюду отсутствует далее к востоку на арктическом побережье Восточной Чукотки (есть только в р. Амгуэма и, возможно, в р. Ванкарсм), его нет на южном побережье Чукотского полуострова, но этот вид обычен в реках Анадырского лимана и в р. Туманская. Далее к югу валька нет, он появляется в реках только южной части Корякского нагорья и Северо-Восточной Камчатки (до р. Хайлоля). Валек не встречается на юго-восточном и западном побережьях Камчатки, но он известен из рек Пенжинской губы и из двух речных бассейнов материкового побережья Охотского моря (реки Наяхан и Охота). В противоположность обыкновенному вальку, другой вид этого же рода карликовый валек обнаружен лишь в бассейне р. Амгуэма.

Очень сходным с обыкновенным вальком ареалом обладает речной голяк, но по арктическому и охотоморскому побережью (материковому) он распространен более широко, хотя его нет на Чукотском полуострове и на всей Камчатке. Озерный голяк обычен в реках Колымо-Индигорской низменности, отсутствует на Восточной Чукотке и Камчатке, встречается в бассейнах рек Анадырь и Пенжина, а также с большими разрывами ареала на материковом побережье Охотского моря в р. Кава (приток р. Тауй) и охотской группе рек. Третий вид рода - голяк Чекановского так же, как ленок, сибирский чукучан, сибирский елец и ерш, распространен в реках только Колымо-Индигорской низменности. Обычный здесь же якутский карась, сибирский усатый голец и окунь встречаются также в единственном районе материкового побережья Охотского моря в верховьях охотской группы рек.

Распространение щуки на арктическом побережье ограничено реками Колымо-Индигорской низменности, ее нет на Восточной Чукотке, но она обычна в реках бассейна Анадырского лимана и Пенжинской губы; щука отсутствует в р. Туманская и реках восточного побережья Корякского нагорья (есть только в р. Хатырка), но появляется в некоторых реках, впадающих в северную часть Карагинского залива (Вывенка, Тымлат); на материковом побережье Охотского моря она известна из р. Гижига и с большим разрывом ареала - в озерах верховьев охотской группы рек.

Подавляющее число эндемичных и редких видов и форм обладают весьма ограниченными ареалами, поскольку представлены или единственной популяцией или небольшой группой популяций. Наиболее широко распространен эндемичный камчатский подвид сибирского хариуса, представленный довольно большим числом популяций, особенно в реках Анадырского лимана и в р. Пенжина. Также значительным (но меньшим, чем у камчатского хариуса) ареалом и количеством популяций обладает сиг-востряк, распространенный в реках Анадырско-Пенжинской депрессии. Меньший ареал у гольца Левани-

дова и у пенжинского омуля; последний известен только из рек Пенжина и Таловка.

Подвид малоротой корюшки корюшка Дрягина обычна в озерах Колымо-Индигирской и Чаунской низменности и, не исключено, обитает дальше к востоку - на арктическом побережье Чукотского полуострова. Японская малоротая корюшка известна исключительно с самого юга Камчатки, где, по-видимому, проходит северная граница ареала этого вида.

Сравнительно широко распространены на Камчатке микижа и пенжинская семга, число их популяций, по-видимому, довольно велико. Белый голец, напротив, встречается только в бассейне р. Камчатка и в оз. Кронуцкое. Ареал амгуэмской дальии ограничен бассейном р. Амгуэма, а пильхыкайская дальия известна из единственного местонахождения у мыса Дженретлен (Колочинская губа). Берингийская дальия распространена более широко, в основном по юго-восточному и восточному побережью Чукотского полуострова от мыса Беринга к северу до Инчоунской лагуны; есть этот вид и в районе среднего течения р. Ионивеем (оз. Иони). Гонец Черского распространен в озерах Колымо-Индигирской низменности, но не исключено, что именно этот вид встречается и дальше к востоку - во многих озерах Восточной Чукотки. Как и предыдущий вид, только в реках Колымо-Индигирской низменности обитает эндемичный сибирский чукучан, не известный за пределами этого района.

Такие эндемики, как чукотский голец (оз. Эстихед), малоротая и длинноперая палии (оз. Эльгыгытгын), длинноголовый голец и голец Шмидта (оз. Кронуцкое), голец Крогиус (оз. Дальнее), нейва (Уегинские озера), камчатская ряпушка (оз. Тхуклу), реликтовая трехиглая колюшка (горячие ключи р. Гильмимливеем), представлены лишь одной популяцией и имеют локальное распространение.

2.2. Региональные особенности состава ихтиофауны отдельных речных бассейнов и районов Северо-Востока России

Хотя пресноводная ихтиофауна СВР в целом имеет сибирский облик, т.е. преобладание евроазиатских по происхождению таксонов над остальными (см. главу 1), ее отличия от ихтиофауны трех крупных сибирских рек - Обь, Енисей, Лена, - кстати довольно однородной, существенно большие, чем между каждым из этих бассейнов. Причем фаунистические различия касаются главным образом качественного и в меньшей степени количественного состава ихтио-

фауны. Между реками Лена и Индигирка проходит естественная зоогеографическая граница, что четко фиксируется при сравнении ихтиофаун этих рек. Так, в Индигирке и Колыме заметно меньше видов, чем в Лене (31 и 33 соответственно, против 46), отсутствуют виды 4 родов - *Hucho* (*H. taimen*), *Rutilus* (*R. rutilus*), *Gobio* (*G. soldatovi tungussicus*), *Cobitis* (*C. taenia*) и 8 видов из общих для этих речных систем родов - *Salvelinus tolmachoffi*, *S. jacuticus*, *S. boganidae* (возможно, будет обнаружен), *Coregonus tugun*, *Carassius auratus*, *Phoxinus lagowskii*, *Leuciscus idus*, *Cottus sibiricus*. Напротив, в Лене отсутствуют род *Catostomus*, виды *Catostomus catostomus*, *Salvelinus czerskii* и *S. malma* (Берг, 1948 а, 1949 а,б; Кириллов, 1972). Далее к востоку от Колымы число таксонов еще более сильно уменьшается, но появляются группы рыб, не известные западнее Чаунской губы и заселяющие речные системы бассейнов Берингова и Охотского морей. К ним относятся виды родов *Huso*, *Oncorhynchus* (4 вида), *Parasalmo*, *Salvelinus* (все азиатско-тихоокеанские эндемики), *Salvethymus*, *Coregonus* (азиатско-тихоокеанские и берингийские эндемики), *Prosopium* (*P. coulteri*), *Thymallus* (*Th. arcticus mertensi* и *Th. arcticus signifer*), *Hypomesus* (*H. japonicus*), *Dallia* (все три - эндемичные виды), *Gasterosteus* (*G. aculeatus* и ее формы), *Cottus* (*C. cognatus cognatus*) (Берг, 1948 а, 1949 а,б; Андрияшев, 1954; Черешнев, 1990).

Таким образом, эти особенности показывают, что ихтиофауна СВР, кроме отличий от таковых крупных сибирских рек, внутри себя также неоднородна и в самом первом приближении может быть разделена на два крупных ихтиогеографических региона: Колымо-Индигирский (включает 4 реки низменности Индигирку, Алазею, Чукочью и Колыму) и Притихоокеанско-Арктический (вся остальная территория). Границу между ними следует проводить, по-видимому, между реками Колыма и Раучуа, т.к. ихтиофауна последней, хотя и включает все виды рыб, живущие в Колыме, резко обеднена, что характерно для всех остальных рек побережья к востоку от Колымы.

Ихтиофауна Колымо-Индигирского региона чрезвычайно однообразная, она населена одними и теми же видами рыб. Различия между реками практически отсутствуют и сводятся исключительно к обеднению ихтиофауны таких типично равнинных рек, как Алазея и, особенно, Чукочья, реофильными видами рыб (обыкновенный валец, хариус, сибирский усатый голец). Общее число видов рыб данного региона 33, при этом в Индигирке 32 вида, в Алазее 27, в Чукочьей 25, в Колыме 33 вида. Эндемиков крайне мало: голец Черского (вид); восточно-сибирский голец и сибирский чукучан (подвиды); восточно-сибирский и ледниково-равнинный сизи-пыжьяны, лабынькырский голец (внутривидовые формы). Преобладают лососевидные рыбы семейства *Salmonidae* (3 рода, 6 видов), *Coregonidae* (3 рода, 8 видов) и

Thymallidae (1 род и 1 вид) - всего 7 родов, 15 видов, т.е. почти половина состава ихтиофауны. Три рода и 5 видов в семействе карповых (Cyprinidae); также 3 рода, но 3 вида в семействе корюшковых (Osmeridae); остальные семейства представлены 1-2 родами и таким же числом видов. Группа типично пресноводных рыб (13 видов) составляет более трети всей ихтиофауны. В целом данный регион представляет собой весьма компактную ихтиогеографическую единицу и выделен в самостоятельный Колымо-Индигорский район Сибирского округа Евразийской Ледовитоморской провинции Палеарктической области Голарктики (см. раздел 4.2).

Притихоокеанско-Арктический регион, в отличие от Колымо-Индигорского, по составу ихтиофауны весьма неоднороден, и на его территории можно выделить следующие крупные районы (не зоогеографические единицы).

1. Реки Восточной Чукотки (к востоку от Колымы; без района Залива Креста). Ихтиофауна обедненная, но весьма своеобразная; лишь здесь обитают все 3 вида эндемичного (берингийского) семейства дальневосточных рыб и наибольшее число североамериканских элементов чавыча, нерка, обыкновенный и карликовый вальки (только в бассейне р. Амгуэма), берингийский омуль, аляскинский хариус, слизистый подкаменщик (6 видов и 1 подвид); эндемики амгуэмская и пильхыкайская дальлии, чукотский голец, реликтовая трехиглая колюшка; типично пресноводные рыбы - 2 вида вальков и 3 вида дальлий, восточно-сибирский и аляскинский хариусы, речной голяк (7 видов и 2 подвиды).

Восточная Чукотка, таким образом, является территорией взаимного проникновения и сосуществования нескольких фаун рыб: евроазиатской (сибирская минога, голец Таранца, арктический голец, нельма, сибирская ряпушка, чир, сиг-пыжьян, ледовитоморский омуль, восточно-сибирский хариус, речной голяк, пестроногий подкаменщик); североамериканской (обыкновенный и карликовый вальки, аляскинский хариус, слизистый подкаменщик); тихоокеанской азиатской и североамериканской (5 видов тихоокеанских лососей, мальма, 2 вида корюшек и мойва); циркумбореальной (налим, трехиглая и девятииглая колюшки); автохтонной берингийской (азиатской и североамериканской) (3 вида дальлий, берингийский омуль, чукотский голец, реликтовая трехиглая колюшка). При этом смешение фаун в наибольшей степени проявляется в речных бассейнах Чукотского полуострова, тогда как фауна рек Чаунской губы и р. Раучуа - исходно несомненно, колымская (это подтверждается и палеоихтиологическими данными), но чрезвычайно сильно обедненная, что сближает ее в целом с Восточной Чукоткой.

Наибольшее число видов (22 вида, из них 5 типично пресноводных) и самая разнообразная ихтиофауна в бассейне р. Амгуэма; весьма интересно отсутствие здесь такого эвригалинного вида, как сиг-пыжьян, известного из сопредельных рек Восточной Чукотки (Чаун, Ванкарем).

В остальных речных бассейнах к востоку от р. Амгуэма от 13 до 20 видов рыб, причем типично пресноводных в каждом из них всего 1-2 вида (далши, хариус). Бассейн р. Амгуэма, кроме того, отличается высоким биоразнообразием гольцов (3 вида и несколько морфоэкологических жилых форм) и у сибирской ряпушки (несколько морфоэкологических симпатричных форм). Следует отметить, что в целом вся территория Восточной Чукотки выделяется среди других районов именно многообразием форм гольцов и сибирской ряпушки, при этом последняя достаточно хорошо отличается от ряпушки из рек Колымо-Индибирской низменности, а некоторые ее популяции близки к крупной озерной ряпушке из р. Юкон.

2. Реки Анадырского лимана и сопредельных территорий (включая район залива Креста). Ихтиофауна наиболее богатая и разнообразная; здесь меньше, чем в предыдущем регионе, североамериканских видов 5 (чавыча, нерка, сельдь-шед, обыкновенный валец, слизистый подкаменщик), но больше евроазиатских и тихоокеанских азиатских видов и форм (кета, горбуша, кижуч, мальма, боганидская палия, голец Таранца, нельма, сибирская рыпушка, чир, сиг-востряк, сиг-пыжьян (горбун), камчатский хариус, 2 вида корюшек и мойва, щука, речной и озерный гольяны); циркумбореальных видов также 3 (2 вида колюшек и налим); эндемики - малоротая и длинноперая (род и вид) палии, сиг-востряк (анадырско-пенжинский эндемик), здесь же расположена большая часть ареала эндемичного для СВР камчатского хариуса; типично пресноводные рыбы - боганидская, малоротая и длинноперая палии, обыкновенный валец, камчатский хариус, 2 вида гольянов, щука (8 видов). Интересно, что в бассейне р. Туманская, впадающей в Берингово море в непосредственной близости к югу от Анадырского лимана и протекающей по Нижне-Анадырской низменности, нет щуки, но есть валец. В р. Хатырка, значительно удаленной от устья Анадыря, напротив, есть щука, но нет валька. В реках района Залива Креста и пёкульнейской озерно-речной системы из типично пресноводных рыб обитает только камчатский хариус.

В бассейне Анадыря существует зона симпатрии проходной формы тихоокеанской миноги (номинативный подвид), ее жилого - сибирского подвиды и дальневосточной ручьевой миноги. Здесь же, в оз. Эльгыгытгын, находится уникальное сообщество видов гольцовых рыб, два из которых эндемичные (в т.ч. эндемичный род), а один - боганидская палия - красная популяция сибирского эндемика, ранее из-

вестного только из водоемов Таймыра. Так же, как и на Восточной Чукотке, в бассейне р. Анадырь сибирская ряпушка представлена несколькими морфоэкологическими формами, хотя набор их более бедный и распространены они аллопатрично.

Наибольшее число видов - в собственно р. Анадырь (30 видов), в реках Анадырского лимана Канчалан и Великая 23 и 24 вида, в остальных речных бассейнах - от 16 до 21 вида. Южную границу Анадырского района на беринговоморском побережье следует проводить по самому южному распространению здесь слизистого подкаменщика. Пока он достоверно известен из бассейна р. Хатырка и весьма вероятно его обитание в следующей к югу р. Опука. Не исключено также, что этот североамериканский вид заселил все реки восточного побережья Корякского нагорья до мыса Олюторский, но он точно отсутствует в реках южного побережья нагорья к западу от р. Апука, где встречается уже евроазиатский пестроногий подкаменщик.

3. Реки бассейна Пенжинской губы и Северо-Восточной Камчатки (район включает реки Гижига, Парень, Пенжина, Таловка, Рекинники, а также реки Карагинского залива от р. Апука и далее к западу и югу до р. Озерная). Ихтиофауна довольно богатая и разнообразная, близкая к Анадырской (реки Пенжинской губы), но отличается от последней обитанием гольца Леванидова (р. Пенжина) и пенжинского омуля (реки Пенжина и Таловка), кунджи, пестроногого подкаменщика; в р. Озерную и некоторые южные реки Карагинского залива заходят в небольшом количестве сима и камчатская семга; на северо-восточной Камчатке особенно многочисленны популяции тихоокеанских лососей, проходной мальмы и корюшковых рыб. Данный район неоднороден по составу ихтиофауны. В реках восточного побережья Пенжинской губы (Пенжина, Таловка, Рекинники) встречаются чир, сиг-востряк и пенжинский омуль (только в Пенжине и Таловке), озерный (Пенжина) и речной (Пенжина, Таловка) гольяны, отсутствующие на северо-востоке Камчатки. Напротив, в северной части Карагинского залива изредка появляется сельдь-шед (залив Уала), а в оз. Потат-Гытгын (бассейн р. Пахача) обнаружена сибирская ряпушка - эти виды не известны в бассейне Пенжинской губы и всего Охотского моря. Общими для всего района кроме миног, тихоокеанских лососей, мальмы, кунджи, корюшковых и колшошковых рыб являются такие типично пресноводные рыбы, как камчатский хариус, обыкновенный валец, щука, а также эвригалинные налим и пестроногий подкаменщик. Типично пресноводные рыбы - обыкновенный валец, камчатский хариус, щука, речной и озерный гольяны (5 видов).

Наибольшее число видов в бассейне р. Пенжина (26, из них 5 типично пресноводных), в остальных речных бассейнах от 13 до 19 видов рыб и по 1-3 видам типично пресноводных рыб. Эндемики пенжинский омуль, гонец Леванидова, сиг-востряк.

4. Реки юго-восточного и западного побережья Камчатки (к югу от р. Озерная и к северу до р. Рекинники). Ихтиофауна характеризуется широким распространением и большой численностью популяций миноговых, тихоокеанских лососей и форелей, проходных гольцов, корюшковых и колпошковых рыб, высоким разнообразием видов и форм гольцов (проходных и жилых), наибольшим числом корюшковых рыб и чрезвычайной бедностью типично пресноводными рыбами. Не считая акклиматизированных здесь серебряного карася и амурского сазана, типично пресноводные рыбы в этом районе представлены только камчатским хариусом (реки Камчатка и Большая) и камчатской ряпушкой (оз. Тхуклу, бассейн р. Облуковина); к этой же группе следует причислить и эндемичных гольцов озер Кронцкое, Начикинское и Дальнее. Для данного района Камчатки характерно также существование различных экологических форм (жилые и проходные, сезонные расы, экотипы) у кеты и чавычи (исключая жилую форму), кижуча и, особенно, нерки. Эндемики (6 видов и 2 формы) представлены камчатской семгой и микижей, длинноголовым гольцом и гольцом Шмидта (оз. Кронцкое), гольцом Крогиус (оз. Дальнее), белым гольцом (оз. Кронцкое, р. Камчатка); кроме них эндемичны также такие формы гольцов, как каменный голец (р. Камчатка) и жилой голец (оз. Начикинское).

Общее число видов ихтиофауны 24 (с акклиматизированными 26); наиболее многочисленна ихтиофауна р. Камчатка (21 вид), в остальных речных бассейнах от 13 до 19 видов рыб.

5. Реки материкового побережья Охотского моря к югу от р. Гижига до охотской группы рек. Ихтиофауна этого района - самая бедная среди всех районов СВР и по общему облику близка к западно-камчатской, т.е. характеризуется преобладанием проходных лососевых, корюшковых и колпошковых рыб. Однако, в отличие от последней, ихтиофауна более разнообразная; здесь встречаются, хотя и локально, некоторые виды рыб, широко распространенные в сопредельных реках западной и северной территорий СВР, но отсутствующие на Камчатке. Так, в бассейне р. Наяхан обнаружены обыкновенный валец, речной гольян и налим; в бассейнах рек Яма, Ола, Армань - восточно-сибирский хариус и речной гольян (исключая р. Армань); в бассейнах рек Яна и Тауй изредка встречается калуга и распространен камчатский хариус, а в р. Тауй, кроме того, - речной и озерный гольяны. Эндемиков очень мало - голец Леванидова и, возможно, некоторые озерные формы гольцов из озер бассейнов рек Яма и Ола. Типично пресноводные рыбы представлены восточно-сибирским и камчатским хариусами, обыкновенным вальком, речным и озерным гольянами (всего 4 вида и 2 подвида). Всего в ихтиофауне 21 вид, наибольшее число видов в бассейне р. Тауй - 18, в остальных речных бассейнах от 13 до 19 видов рыб.

6. Охотская группа рек (Охота, Урак, Кухтуй, Ульбея, Иня). Ихтиофауна по числу видов (24) близка к таковой р. Пенжина, но более разнообразная за счет присутствия довольно большой группы евроазиатских элементов - калуги, восточно-сибирского хариуса, шуки, якутского карася, окуня, сибирского усатого гольца. Исключая калугу, все перечисленные виды типично пресноводные, к которым добавляются также такие типично пресноводные рыбы, как голец-нейва, обыкновенный валец, речной и озерный голяны; всего в этой экологической группе, обитающей в охотской группе рек, 9 видов, что уступает только ихтиофауне Колымо-Индибирского региона. Из числа перечисленных видов рыб хариус, валец и речной голяны заселяют всю реку, тогда как все остальные - озера верховьев. Эндемичный вид всего один - жилой (озерный) голец-нейва из Уегинских озер. В охотской группе рек, как и в других речных бассейнах и районах Охотского побережья, доминируют проходные лососевые (лососи и гольцы), а также корюшковые и колюшковые рыбы.

2.3. Экологическое разнообразие пресноводных рыб Северо-Востока России

Для реконструкции истории формирования биологического разнообразия пресноводной ихтиофауны региона необходимо учитывать особенности образа жизни отдельных видов и групп рыб.

Как и таксономическое, экологическое разнообразие ихтиофауны региона весьма значительное. По особенностям образа жизни обитающих здесь рыб можно разделить на несколько экологических групп. Следует отметить, что некоторые виды не проявляют четкой специализации по какому-либо одному экологическому признаку и могут находиться одновременно в нескольких группах. В то же время есть примеры очень жесткой экологической специализации, позволяющие рассматривать их как проявления видоспецифического свойства. Естественно также, что в течение жизни различные экологические особенности рыб могут меняться, поэтому факторы, лимитирующие распространение рыб, различаются у молодежи и взрослых особей.

1. Миграционная активность. Эта особенность жизненного цикла присуща в той или иной мере всем видам рыб и в самом общем виде состоит из нерестовой, нагульной и зимовальной миграций. По величине расстояния, проходимого рыбами между районами размножения, нагула и зимовки, их можно разделить на следующие группировки:

А) Проходные рыбы (места размножения и нагула значительно разобщены и расположены в пресной и морской воде): тихоокеанская минога, калуга, сельдь-шед, все 6 видов тихоокеанских лососей, камчатская семга, мальма, кунджа, голец Таранца, голец Леванидова, ледовитоморский и берингийский омули, азиатская и малоротая корюшки, трехиглая и девятииглая коллошки.

Большинство из перечисленных видов рыб ведут облигатный проходной образ жизни, и у них не известны жилые формы и популяции (речные или озерные). Такие же виды, как тихоокеанская минога, кижуч, нерка, мальма, голец Таранца, кунджа, малоротая корюшка, оба вида коллошек, хотя и являются типичными проходными рыбами, способны образовывать самовоспроизводящиеся жилые формы и популяции, весь жизненный цикл которых проходит в пресных водах. Так, сибирский подвид тихоокеанской миноги постоянно живет в реках арктического побережья и в р. Анадырь. Известны жилые популяции кижуча из лагунных озер Камчатки (оз. Малое Саранное на берегу Авачинской бухты). Жилая нерка обитает в некоторых предгорных озерах Камчатки, при этом самая крупная популяция, насчитывающая несколько миллионов особей, живет в оз. Кроноцкое. Мальма образует речные и ручьевые популяции в реках Камчатки и материкового побережья Охотского моря (только ручьевые). Интересно, что на севере ареалов кижуча, нерки и мальмы - на Восточной Чукотке, в бассейне р. Анадырь и реках Корякского нагорья не известны жилые популяции этих видов. Обнаружены жилые - озерные популяции кунджи на Охотоморском побережье (в озерах Чукча бассейна р. Тауй и Чистое бассейна р. Ола). Голец Таранца на Восточной Чукотке встречается часто в озерах в бассейнах рек Амгуэма, Туманская, Хатырка, в оз. Аччен (в т.ч. и изолированных озерах в районе оз. Аччен). Подвид малоротой корюшки - корюшка Дрягина обитает в озерах арктического побережья региона, жилые популяции этого вида обнаружены также на Камчатке и материковом побережье Охотского моря (озера Чукча и Чистое). Чрезвычайно широко распространены жилые (главным образом озерные) популяции девятииглой коллошки, тогда как у трехиглой они известны в основном из водоемов Камчатки и лишь две обнаружены на Восточной Чукотке (горячие ключи в верховьях р. Гильмимливес и оз. Элергытгын в верховьях р. Хатырка).

Б) Полупроходные рыбы (места размножения, нагула и зимовки могут быть разобщены на значительные расстояния, но в пределах одного или близко расположенных речных бассейнов): длиннорылый сибирский осетр, микижа, нельма, сибирская ряпушка, чир, муксун, пенжинский омуль, сиг-востряк, сиг-пыжьян. Микижа на Камчатке может выходить летом в море на небольшое удаление от берега, но зимует в пресных водах, а ранней весной начинает миграцию вверх по

реке к местам размножения. Длиннорылый сибирский осетр из дельты Лены мигрирует на нагул в бухту Тикси и в Оленекский залив. На нерест он поднимается по р. Оленек более чем на 1000 км, хотя в целом в бассейнах якутских рек его нерестовые и нагульные миграции неясно выражены. Напротив, у нельмы нерестовая миграция вполне определенная и она из дельтовых участков Лены мигрирует более чем на 2000 км, а по Колыме примерно на 1650 км от моря. Также значительное расстояние - около 600 км преодолевает нельма по Анадырю. Четко выраженная миграция к местам размножения и нагула отмечена у сибирской ряпушки из рек Индигирка, Колыма и Анадырь. К востоку от Колымы в реках Восточной Чукотки встречается ряпушка, совершающая небольшие нагульные перемещения из рек в озера и обратно (на зимовку), но здесь же обитают и чисто жилые популяции, не покидающие озер. Такие же озерные популяции известны на побережье Чукотского полуострова и в высокогорных озерах бассейна р. Анадырь. Чир, подобно ряпушке, может нагуливаться в дельтах рек и опресненных участках речных лиманов (Анадырский лиман), а также в пойменных озерах, но для размножения поднимается в верхне-среднее течение рек, где и зимует. Сходный характер миграции у сига-пыжьяна, но у него известны популяции (у ледниково-равнинного сига), постоянно живущие и в изолированных озерах (Колымская низменность). Муксун по образу жизни типичная солоноватоводная проходная рыба, зимующая в дельте и авандельте, а нагуливающаяся в опресненных участках морского побережья; созревшие рыбы покидают места зимовок и мигрируют вверх по реке к районам размножения (по Колыме муксун поднимается до Среднеколымска и даже выше). Довольно четко выражена осенняя миграция у пенжинского омуля, поднимающегося на нерест и зимовку из низовьев в район среднего течения реки (устье р. Черная). Сиг-востряк летом нагуливается в Анадырском лимане, а к осени совершает нерестовую миграцию вверх по Анадырю на расстояние около 500 км.

В) Жилые (оседлые) рыбы (места размножения, нагула и зимовки или совпадают, или разобщены на незначительное расстояние): сибирская и дальневосточная ручьевая миноги, жилая (речная) микижа, жилые популяции нерки, кижуча, мальмы, гольца Таранца, кунджи, арктический голец (его подвиды и формы), эндемичные гольцы (озера Чукотки, Камчатки, материкового побережья Охотского моря), ленок, озерные популяции сибирской ряпушки, камчатская ряпушка, озерно-речные популяции чира, сига-пыжьяна, озерная пелядь, обыкновенный и карликовый вальки, подвиды сибирского хариуса, жилые формы и популяции малоротой корюшки, дальневосточные рыбы, щука, гольяны, караси, сазан, елец, усатый голец, чукучан, налим, жилые популяции трехиглой и девятииглой коллошек, пестроногий и слизистый подкаменщики.

Среди рыб этой группы есть виды, у которых места размножения и нагула находятся в разных биотопах речного бассейна. Наиболее типичный пример нагул в озерах, а размножение в текущих водах (либо во впадающих в озера ручьях и мелких реках, либо в основном русле реки и ее притоках). Это характерно для жилых популяций нерки, мальмы, кунджи (оз. Чукча), эндемичных гольцов Кроноцкого озера (длинноголовый и белый гольцы), чира, сига-пыжьяна, обыкновенного валька (бассейн р. Амгуэма), подвидов сибирского хариуса, налима. Некоторые виды, постоянно живущие и кормящиеся в реках, на нерест могут уходить в речные притоки и ручьи (микижа, мальма, ленок, хариус, речной гольян, усатый голец, чукучан). Наконец, оседлые рыбы, живущие и размножающиеся в озерах (иногда замкнутых и имеющих слабо развитую придаточную систему), или отдельных участках больших и малых рек, не совершают протяженных миграций. К обитающим постоянно в озерах следует отнести жилые популяции кижуча, гольца Таранца, арктического гольца и его формы; таких эндемиков, как голец Шмидта, голец Крогиус, боганидская, малоротая и длинноперая палии, озерные популяции сибирской ряпушки и камчатскую ряпушку, озерную пелядь, карликового валька, жилые популяции и формы малоротой корюшки, дальневых рыб (иногда дальни выходят в ручьи и небольшие реки), озерного гольяна и гольяна Чекановского, озерные популяции щуки, окуня, ерша, карасей, сазана, ельца, трехиглой и девятииглой колюшек, обоих подкаменщиков, налима. Некоторые из этих рыб могут также оседло жить в отдельных участках речной системы: в медленнотекущих водах сибирская ряпушка, чукучан, щука, окунь, ерш, караси, сазан, елец; в быстротекущих - обыкновенный валец, хариус, чукучан, оба вида подкаменщиков.

Как видно из данного обзора, диапазон миграционной активности рыб очень велик, причем многие виды в зависимости от конкретных гидрологических и климатических условий могут проявлять не свойственные им черты и высокую экологическую пластичность. Как крайние примеры жесткой специализации по образу жизни можно назвать таких типично проходных рыб, как тихоокеанская минога, сельдь-шед, кета, горбуша, чавыча, сима, северные популяции мальмы, азиатская и японская корюшки, мойва; примером специализации исключительно к оседлому образу жизни может служить длинноперая палия, живущая только в оз. Эльгыгытгын и на большой глубине.

2. Сроки размножения. На СВР фенологические сроки сезонов года не совпадают с календарными, поэтому классификация по данной экологической особенности достаточно условна, но, тем не менее, показательна.

А) *Весенненерестующие рыбы*: камчатская семга, микижа, ленок, хариус, азиатская и малоротая корюшки, щука, дальневые рыбы, окунь, ерш, елец. Эти рыбы начинают размножаться сразу, как только на рсках заканчивается ледоход, а в озерах и протоках освобождаются ото льда хотя бы прибрежные пространства. Наиболее ранний нерест у ерша, когда ледоход еще только начинается.

Б) *Летненерестующие рыбы*: миноги, длиннорылый сибирский осетр, калуга, сельдь-шед, кета, горбуша, нерка, чавыча, сима, северные популяции мальмы, мойва, речной и озерный гольяны, гольян Чекановского, оба вида карасей, сазан, сибирский усатый голец, чукучан, колошковые рыбы, пестроногий и слизистый подкаменщики. У большинства этих, а также у популяций других видов из северных районов ареала сроки размножения относительно сжатые, приходится на летние месяцы. Но известно, что, например, на Камчатке и Анадыре кета продолжает нерестовать и осенью, и даже в декабре. Также до декабря протекает нерест у жилой нерки оз. Кронуцкое.

В) *Осенненерестующие рыбы*: кижуч, южные популяции мальмы, кунджа, голец Леванидова, голец Таранца, арктический голец и его формы, все виды и формы сиговых рыб и эндемичных гольцов. Рыбы этой, наиболее многочисленной по числу видов и форм группы начинают размножаться еще в период открытой, но уже имеющей пониженную температуру воды. Нерест может происходить и подо льдом вплоть до января (пелядь), и даже до весны следующего года (голец Таранца).

Г) *Зимненерестующие рыбы*: налим, а также некоторые популяции нерки, озерных гольцов, сиговых рыб.

По-видимому, только у длинноперой палии оз. Эльгыгытгын, живущей на большой глубине, при низкой температуре воды и отсутствии света нерест протекает круглогодично, причем есть основания предполагать (по наличию большого количества остаточной икры в полости тела), что у этого вида нерест порционный. Если это так, то данная особенность еще более резко отличает длинноперую палию от всех остальных лососевидных рыб. Среди всех других видов ихтиофауны СВР порционный нерест существует также у озерного гольяна, карасей и ерша, у всех остальных - единовременный.

Таким образом, большинство видов рыб, обитающих в водоемах региона, размножается при пониженных температурах воды, и лишь летненерестующие рыбы - при умеренных и редко - при максимальных значениях в данном водоеме.

3. Нерестовый субстрат, характер нереста. По данным признакам пресноводные рыбы СВР разделяются на следующие группы.

А) *Литореофильные* (нерест на каменисто-галечном грунте в текущей воде): 3 вида миног, длиннорылый сибирский осетр, калуга, все

виды тихоокеанских лососей и форелей, проходные гольцы, длинноголовый и белый гольцы, ленок, нельма, популяции полупроходной ряпушки, чир, муксун, 3 вида омулей, сиг-востряк и сиг-пыжьян, обыкновенный валеж, речной голяк, хариусы, азиатская и малоротая корюшки, голяк Чекановского, чукучан, налим, пестроногий и слизистый подкаменщики. В этой группе присутствует подавляющее число лососевидных рыб, определяющих общий облик ихтиофауны региона.

Аа) Литолимнофильная (нерест на каменисто-галечном грунте в озерах): некоторые популяции нерки, жилая форма кижуча, озерные формы и популяции арктического гольца, эндемичные озерные гольцы - чукотский голец, голец-нейва, боганидская и малоротая палии, голец Черского, голец Крогиус, голец Шмидта, озерные популяции сибирской ряпушки, камчатская ряпушка, пелядь, карликовый валеж, мойва, озерные популяции налима, пестроногого и слизистого подкаменщиков.

Б) Псаммофильная (нерест на песчаном грунте; только реофильные виды): сельдь-шед, сибирский усатый голец, ерш.

В) Фитофильная (нерест на высшую водную или затопленную прибрежную растительность, только лимнофильные виды): щука, дальневые рыбы, озерный голяк, оба вида карасей, сазан, елец, окунь, трехиглая и девятииглая колюшки.

Г) Лимузофильные (нерест на илистом грунте; только лимнофильные виды): пелядь, длинноперая палия. Такой характер размножения, как у длинноперой палии, не свойствен лососевым рыбам.

К особенностям нереста пресноводных рыб следует добавить такую, как закапывание икры в гнезда, что характерно для миног, тихоокеанских лососей и форелей, проходных и, по-видимому, большинства озерных форм и видов гольцов. Все остальные виды (исключая колюшек и подкаменщиков) откладывают икру на нерестовый субстрат. Колюшки строят гнезда и охраняют находящуюся в них оплодотворенную икру, а подкаменщики также охраняют кладки икры, но откладывают их на нижней поверхности крупных камней.

4. Особенности питания. В значительной степени характер питания и состав потребляемой пищи зависят от анатомического строения рта и жаберного аппарата рыб. Это предполагает существование определенной специализации в питании. Однако в арктических и субарктических пресноводных экосистемах, довольно бедных в кормовом отношении, у обитающих здесь рыб пищевая специализация или не выражена, или проявляется очень слабо (на уровне тенденции) и во многом зависит от наличия доступной пищи в конкретном местобитании. Тем не менее примеры ярко выраженной специализации, хотя и не многочисленные, но все же имеются. Более того, в отдельных случаях наличие жесткой пищевой специализации может не совпадать с

планом анатомического строения рта и жаберного аппарата. В наиболее законченном виде характер питания выражен у рыб, достигших дефинитивного размера, тогда как у молодежи он может достаточно сильно отличаться (в сторону большего разнообразия) от такового взрослых рыб.

Среди пресноводных рыб СВР представлены виды, питающиеся во взрослом состоянии почти исключительно кормом животного происхождения (икра и молодь рыб, донные и планктонные беспозвоночные, наземные насекомые, рыбы, мелкие млекопитающие). Лишь у некоторых карповых (елец, караси, сазан, озерный и речной голяны) и у колюшковых рыб в питании присутствуют также остатки водной растительности и водоросли. В целом же для рыб региона присуща эврифагия, т.е., поедание рыбы, бентосных и планктонных (в т.ч. морских) организмов. Исключение среди всех видов ихтиофауны СВР составляют миноги, ведущие, как известно, паразитический образ жизни. Предпочтение какого-либо вида пищи зависит от нескольких факторов и может иметь характер лишь тенденции.

Поэтому достаточно условно виды рыб региона подразделяются на следующие группы (только взрослые особи).

1. *Эврифаги* - длиннорылый сибирский осетр, кета, мальма, голец Таранца, арктический голец и его формы, нейва, голец Черского, пенжинский омуль, ленок, муксун, пелядь, хариус, азиатская корюшка, дальневосточные рыбы, елец, караси, окунь, ерш, оба вида подкаменщиков, оба вида колюшек.

2. *Рыбоядные* - калуга, чавыча, кижуч, сима, камчатская семга, микижа, голец Леванидова, кунджа, боганидская палия, длинноголовый голец, белый голец, голец Крогиус, нельма, щука, налим.

3. *Бентосоядные* - голец Шмидта, сиг-востряк, сиг-пыжьян и его формы, чир, обыкновенный и карликовый вальки, малоротая корюшка Дрягина, чукучан, 3 вида голянов, ерш, сибирский усатый голец.

4. *Планктоноядные* - сельдь-шед, нерка, горбуша, малоротая и длинноперая палии, сибирская и камчатская ряпушки, ледовитоморский и берингийский омули, малоротая и японская корюшки, мойва.

Из числа рыбоядных рыб наиболее сильно хищничество выражено у калуги, боганидской палии, длинноголового гольца, нельмы и щуки; среди бентосоядных самыми специализированными видами являются чир, чукучан, обыкновенный валец; среди планктоноядных сельдь-шед и особенно длинноперая палия. Интересно, что у последнего вида строение рта (конечный; челюсти, язык и небные кости с крупными зубами) совершенно не соответствует планктонному питанию и его морфологическая специализация ярко выражена лишь в строении жаберного аппарата - наличие тонких, длинных жаберных тычинок, число которых наибольшее среди лососевых рыб.

5. Межвидовые отношения. В системе межвидовых отношений у рыб СВР важнейшими для жизни рыб являются трофические. Они проявляются в разных направлениях и могут существенно различаться на определенных стадиях жизненного цикла, что связано с различиями в биотопах, предпочитаемых молодью и взрослыми рыбами, а также энергетическими потребностями и физиологическими особенностями рыб. Обычно молодь обитает на мелководьях с замедленным течением и высокой температурой, тогда как взрослые рыбы - на более глубоких участках реки (часто в русловой части), озерах придаточной системы или вообще покидают речную экосистему, уходя на нагул в море (проходные рыбы). При этом энергия корма расходуется у молоди главным образом на соматический рост, тогда как у взрослых - на рост, и на созревание гонад, поэтому потребность в количестве и качестве корма у них иная, чем у молоди.

В самом общем виде трофические взаимоотношения можно представить как конкурентные за пищевые ресурсы между видами рыб на разных этапах онтогенеза, а также как прямое воздействие одного вида на другой в системе "хищник-жертва" (выседание икры, молоди, взрослых рыб). Эти связи могут быть достаточно сложными и определяются многими биотическими и абиотическими факторами: таксономическая структура и число видов фауны, численность и структура популяций, особенности жизненного цикла и экологии видов, доступность корма, экологическая ёмкость водоема, его климатические и гидрологические условия и т.п. Поэтому существуют довольно значительные региональные различия в структуре и сложности межвидовых трофических взаимоотношений в рыбных сообществах Колымо-Индибирского и Тихоокеанско-Арктического регионов.

Ихтиофауна Колымо-Индибирского района наиболее многочисленная и разнообразная, облик ее представляют туводные виды, весь жизненный цикл которых проходит главным образом в пресных водах. При этом районы и биотопы сезонного нагула, нереста, обитания молоди, миграционные пути у большинства живущих здесь рыб в значительной степени перекрываются. Многие виды близки друг к другу и по характеру экологической специализации. В связи с этим межвидовые трофические взаимоотношения рыб весьма сложные и многообразные. В наибольшей степени они выражены между рыбами-эврифагами, а также внутри отдельных трофических группировок видов, сходных по характеру питания. При этом в целом все рыбное сообщество представляет собой определенную, взаимосвязанную трофическую систему, охватывающую, благодаря сезонным миграциям и перемещениям рыб, практически весь речной бассейн. Так, длиннорылый сибирский осетр в реке поедает осенью икру муксуна, с которым конкурирует также в питании бентосом. Ленок поедает мелкие виды

рыб (речного гольяна, усатого гольца, подкаменщиков), которые в свою очередь конкурируют с его молодью, поедают ее (подкаменщик), а также икру ленка. Ленка, кроме того, составляет серьезную конкуренцию сигу-пыжьяну при питании в реке. Нельма поедает всех доступных рыб, но испытывает влияние со стороны других хищников и бентофагов, питающихся ее молодью и икрой. Пелядь сходна с сигом-пыжьяном по доле в питании личинок хирономид, а с налимом, щукой и окунем - бокоплавов. Чир конкурирует со всеми бентосоядными рыбами, а его молодь, как и молодь планктоноядных сигов, в основном потребляет зоопланктон. Сиг-пыжьян ест икру, личинок и молодь рыб, в его зимнем питании преобладает рыба. Муксун составляет конкуренцию многим бентофагам и планктонофагам (зимой). Особенно широкий спектр питания у хариуса, потребляющего любой доступный в данное время года корм; его молодью и икрой в свою очередь питаются хищники и бентофаги. Очень серьезную конкуренцию сигам, определяющую их численность в верховьях, составляет чукучан, поедающий также их икру; в среднем течении он конкурирует с осетром и другими бентофагами. Окунь и ерш в озерах поедают молодь сигов и конкурируют со взрослыми сигами-бентофагами. Мелкие виды рыб служат пищей хищникам, но являются иногда серьезными конкурентами их молоди, а также молоди сиговых рыб. Такой специализированный хищник, как щука, начинающая питаться рыбой при очень небольших размерах и потребляющая все доступные ей жертвы, может испытывать воздействие других хищных и мирных рыб, поедающих ее икру и личинок (Кириллов, 1972). Перечень подобного рода примеров достаточно обширен, но уже из этого краткого обзора видна вся сложность и неоднозначность межвидовых трофических взаимоотношений у рыб речных бассейнов Колымо-Индибирского района. Необходимо также отметить, что общая продуктивность кормовых организмов речных биоценозов рек Колымо-Индибирского региона довольно низкая, она определяется главным образом количеством аллохтонной органики, поступающей из окружающих наземных (пойменных) экосистем. Поэтому популяции жилых, живущих здесь видов рыб относительно малочисленные. Напротив, у полупроходных видов, широко использующих для нагула высококормные дельтовые пространства и опресненные участки побережья, численность популяций может достигать довольно больших (промысловых) значений (Новиков, 1966; Кириллов, 1972).

Принципиально иная ситуация существует в реках Тихоокеанско-Арктического региона, где доминируют проходные лососевые, а также корюшковые и колюшковые рыбы. Туводных рыб здесь значительно меньше, и лишь бассейны рек Анадырь и Пенжина в какой-то степени сходны по структуре ценотических (трофических) связей с сибирскими реками.

Реки региона, особенно его тихоокеанского побережья, довольно однотипны по своей гидрологии, климату, видовому и экологическому составу биоценозов. Это так называемые лососевые реки - горные или предгорные потоки с галечно-каменистым грунтом и быстротекущей холодной водой. Животное население лососевой реки ритрон составляют временно (молодь проходных лососевых) или постоянно живущие (туводные) рыбы, а также личинки амфибиотических насекомых отрядов поденок, веснянок, ручейников и, отчасти, двукрылых. Характерная негативная черта ритрона - отсутствие истинного зоо- и фитопланктона, обильного, однако, в пойменных озерах, входящих в бассейн лососевой реки (Леванидов, 1981; Леванидова, 1982).

Лососевые реки представляют собой открытые экосистемы, имеющие "выход" в сторону океана за счет миграции в море многих миллиардов мальков тихоокеанских лососей и проходных гольцов. Обратная связь осуществляется при заходе в реки на нерест производителей лососей и гольцов, привносящих в лососевую экосистему огромное количество органики, накопленной за время пребывания в море и намного превышающее вынос энергии покатной молодью. Каждая пара отнерестовавших лососей привносит в реку около 6 кг (горбуша 3-4 кг) органической массы, а в море от нее скатывается от 200 до 300 мальков общим весом всего лишь 60-90 г (горбуша) или 10-15 годовиков весом 100-150 г (кижуч, нерка). В лососевой реке эта аллохтонная органика перерабатывается и утилизируется на разных трофических уровнях и существенно повышает общую продуктивность экосистемы (Леванидов, 1981; Куренков, 1984).

Поскольку численность лососей подвержена естественным колебаниям, особенно значительным у горбуши, величина общей продуктивности лососевой экосистемы также варьирует, что отражается на характере роста туводных рыб, обитающих в донной речной системе. Так, у сига-востряка и нельмы р. Анадырь в последующие 1-2 года после обильного захода кеты приросты длины и массы существенно увеличиваются. Такое же заметное ускорение роста наблюдалось у хариуса р. Большая в следующее лето после подхода многочисленного поколения горбуши (Скопец, Прокопьев, 1990).

Популяции проходных лососевых, и в первую очередь тихоокеанских лососей, достигают очень высокой численности, особенно на Камчатке, которая по природным условиям является областью процветания тихоокеанских лососей и проходных гольцов. В реках полуострова находится экологический оптимум этих групп рыб. Здесь чрезвычайно благоприятные условия для нереста производителей и развития икры, большие площади нерестовых грунтов, обильный и круглогодичный грунтовый сток, высокий снежный покров, предохраняющий нерестилища от промерзания, высокая продуктивность

(уступает лишь рекам юга Дальнего Востока), обеспечивающая пищевую потребность покатной молоди, слабая напряженность межвидовых трофических отношений вследствие отсутствия или малого числа видов жилых рыб и низкой численности их популяций (Леванидов, 1981; Леванидова, 1982; Куренков, 1984). Ослаблению межвидовых трофических отношений между молодью собственно тихоокеанских лососей в период пребывания в реках способствует сложная система адаптивных видоспецифичных особенностей экологии видов (Леванидов, 1976). Так, горбуша покидает реку в год рождения и почти не связана активным трофическим отношением с речной экосистемой. Молодь кеты также уходит из рек в первое лето жизни, но питается в реке очень интенсивно; здесь у кеты может существовать конкуренция с молодью генеративно-речной нерки, гольцов, тихоокеанских форелей (правда, численность последних намного ниже, чем кеты). Молодь нерки может жить в пресных водах до 6 лет, обычно 2-3 года, при этом она предпочитает нагуливаться либо в озерах (генеративно-озерная и часть генеративно-речной; например, в бассейне оз. Азабачье), либо в участках реки с медленным течением. При этом уже в первый год жизни в ее питании преобладает зоопланктон. Серьезным конкурентом нерки в озерах является трехиглая колюшка. Молодь чавычи и кижуча экологически и трофически сходна - эти виды активно осваивают все стации реки, но вследствие особенностей этологии (охрана территории) их трофические ниши пространственно разобщены. В трофическом отношении есть определенное сходство между молодью симы и кижуча, эти виды в значительной степени питаются "воздушным кормом" (наземными насекомыми, падающими в воду) (Леванидов, 1976, 1981). Молодь камчатской семги и микижи широко использует различные пищевые организмы лососевой реки, в т.ч. и наземных насекомых; в период массового ската кеты и горбуши семга и микижа потребляют мальков этих рыб. Жилая микижа более крупных размеров имеет ярко выраженный хищный характер питания (поедает молодь лососей, гольцов, колюшек, карася); ее второстепенные кормовые объекты - организмы бентоса, наземные насекомые, земноводные, икра лососей (Савваитова и др., 1973). Жилые гольцы (кунджа, белый голец, длинноголовый голец, голец Крогиус, боганидская палия) также облигатные хищники, при этом в наибольшей степени хищничество свойственно длинноголовому гольцу, питающемуся жилой карликовой неркой, и боганидской палией, поедающей жилых планктоноядных гольцов (Викторовский, 1978; Викторовский и др., 1981; Черешнев, Скопец, 1990).

У молодежи тихоокеанских лососей и гольцов спектры питания значительно совпадают (питаются одной и той же пищей, в одних и тех же местах), но они не являются антагонистами в экосистеме лосо-

сево́й реки. Более того, подъемы численности лососей и гольцов на Камчатке также синхронны, хотя взрослые гольцы и их молодь (двух- и трехгодовики) поедают молодь лососей (Леванидов, 1981).

В целом межвидовые трофические отношения в лососевых реках Тихоокеанско-Арктического региона весьма простые и, как правило, состоят из немногих связей. Лишь в тех речных системах, где живут относительно многочисленные туводные рыбы, такие, как сиговые, хариус, щука, гольяны, бычки и колюшки, межвидовые отношения более сложные (Амгуэма, Анадырь, Хатырка, Пенжина и др.) и структурно представляют собой биоценотическую систему, имеющую определенные функциональные связи. К рыбному населению таких рек применимо понятие "рыбное сообщество". Здесь в разной степени развиты конкурентные отношения, выражающиеся в усилении морфоэкологической специализации (крайние проявления гольцовые рыбы озер Эльгыгытгын и Кроноцкое) и в усложнении внутривидовой структуры, приводящем к возникновению жизненных форм, занимающих разные биоценотические, главным образом трофические, ниши (иногда - уровни). Это наблюдается у гольцов и ряпушки в бассейне р. Амгуэма, у сиговых рыб рек Анадырь и Пенжина. Совокупность перечисленных факторов обеспечивает относительную устойчивость и стабильность рыбных сообществ этих рек, а также стабильную численность популяций входящих в них видов рыб.

К рыбному населению небольших лососевых рек региона (южное побережье Чукотского полуострова, Корякское нагорье, Камчатка, материковое побережье Охотского моря), в которых доминируют проходные лососевые и почти нет жилых рыб, термин "сообщество" вряд ли применим, т.к. биоценотические связи между видами здесь очень слабые. Они существуют в той или иной мере лишь у видов, имеющих длительный пресноводный период, или между молодь лососевых и 1-2 видами жилых рыб. В этих реках, таким образом, существуют не взаимосвязанные сообщества рыб, а отдельные биоценотические "блоки", содержащие малое количество видов и характерные для конкретного речного бассейна. Проходные лососевые представлены независимыми друг от друга популяционными системами, устойчивость каждой из которых достигается усложнением структуры популяции и в основном зависит от климатических условий в период размножения и раннего нагула в море, когда происходит наибольшая элиминация отложенной икры и покатной молоди. Особенно сложную возрастную структуру имеют популяции проходных лососевых (нерка, гольцы), обитающих у северной границы ареалов видов - на Восточной Чукотке.

КЛИМАТИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ ПРЕСНОВОДНЫХ РЫБ В ВОДОЕМАХ СЕВЕРО-ВОСТОКА РОССИИ*

Территория СВР имеет значительную широтную и долготную протяженность и находится в основном в пределах зон субполярного и арктического климата; лишь южная часть региона (на широте Камчатки) в зоне умеренного климата. СВР омывается морями двух океанов - Северного Ледовитого и Тихого.

Основой рельефа СВР являются нагорья с высотой 400-800 м, глубоко расчлененные долинами. Над ними поднимаются многочисленные горные хребты, местами образующие системы горных цепей, нередко вдвое превышающие по высоте окружающие нагорья. Горные цепи Охотско-Чукотского вулканогенного пояса являются водоразделом между Северным Ледовитым и Тихим океанами. В рельефе нагорьев особое место занимают межгорные впадины, достигающие значительных размеров (например, Оймяконская, Момская, Марковская, Амгуэмская, Уловеемская и др.).

Низменности и равнины (с отметками высот менее 200 м) занимают на СВР преимущественно окраинное положение, обычно примыкая ко вдающимся в континент морским заливам или непосредственно морским побережьям. Крупнейшая среди них Колымо-Индибирская; также довольно значительны по размерам Анадырская, Ванкаремская, Пенжинская и Парापольский дол, Гижигинская, Ямская, Тауйская, Центрально-Камчатская, Западно-Камчатская (полоса равнин западного побережья Камчатки).

Эти особенности географического положения и рельефа территории СВР создают весьма разнообразный и часто контрастный спектр климатических условий пресных водоемов региона для обитающих в них рыб. Абиотические факторы могут выступать или как содействующие, или как лимитирующие расселение и обитание рыб, поэтому их учет имеет важное значение для понимания процесса формирования биологического разнообразия ихтиофауны СВР.

* Обзор составлен на основании следующих литературных источников: Север Дальнего Востока, 1970; Голубовский, 1972; Кириллов, 1972, 1984; Океанографическая энциклопедия, 1974; Коучмен и др., 1979; Куренков, 1984; Леванидова, 1982; Николаев, Николаева, 1991.

Реки. Речная сеть СВР характеризуется высоким морфологическим разнообразием, отражающим тектоно-геоморфологические и физико-географические условия ее формирования. Среди двух типов речных долин (горные и равнинные) преобладают горные, отличающиеся большой разветвленностью, сложным рисунком, значительной глубиной врезания и террасированными склонами. Реки равнинного типа протекают по низменностям, имеют слабую разветвленность, менее сложный рисунок и малую глубину врезания. Некоторые крупные реки по своим морфологическим особенностям смешанные - в верховьях они имеют горный и предгорный характер, в нижнем течении равнинный.

Наиболее крупные по протяженности и водосборной площади (а также по экологической емкости) реки Колымо-Индибирского региона (Колыма - около 2600 км, Индибирка - 1790 км, Алазея - около 1000 км, Чукочьа - немногим более 500 км). Значительная часть среднего течения, все нижнее течение и иногда полностью речной бассейн (р. Чукочьа) этих рек расположены в пределах обширной Колымо-Индибирской низменности.

Дальше к востоку, на Восточной Чукотке, реки существенно короче, и их длина обычно не превышает 500 км (Раучуа - 323 км, Паляваам - около 500 км, Пегтымель - 343 км, Амгуэма - 498 км). На Чукотском полуострове протяженность рек еще меньше - в пределах 50-200 км. Наиболее крупные низменности Чаунская, Ванкаремская, Мечигменская, впадины - Амгуэмская и Улювеевская.

Самая крупная река Тихоокеанско-Арктического региона Анадырь (1150 км), большая часть бассейна которого расположена на обширной Марковской впадине и Анадырской приморской низменности. Ей существенно уступают наиболее значительная река Камчатского полуострова - р. Камчатка (771 км) и самая длинная река северной части Охотского моря - Пенжина (713 км). Обе эти реки протекают по большим низменностям - Центрально-Камчатской и Пенжинской.

Длина рек, впадающих в северную часть Охотского моря, не превышает 200-300 км, наиболее крупные из них - Парень (360 км), Гижига (250 км), Тауй (376 км). Реки охотской группы заметно более длинные - от 500 до 650 км.

Еще более короткие реки Камчатки (редко более 100-150 км). Низинные участки горных рек Восточной Камчатки очень короткие, в отличие от Западной, где они расположены на обширной Западно-Камчатской низменности.

Наиболее разнообразны экологические условия в реках арктического побережья СВР, особенно в крупнейших (Индибирке, Колыме, Алазее), у которых четко выражены довольно значительные горные, предгорные и низинные участки. С ними в этом отношении сходны

самые большие реки бассейна Тихого океана Анадырь, Пенжина, Камчатка, охотская группа рек. На южном склоне Чукотского полуострова, Корякском нагорье, Камчатке и материковом побережье Охотского моря реки горного типа с крутым падением и быстрым течением; их пойменные участки узкие, с большим количеством проток и очень малым числом озер.

Существуют довольно резкие региональные различия в структуре питания и водном режиме рек. Так, в реках континентальной части СВР и материкового побережья Охотского моря основное питание рек осуществляется за счет атмосферных осадков, причем соотношение доли снегового и дождевого питания может меняться в разные годы.

В бассейнах же рек Чукотского полуострова, Анадыря и северной части Корякского нагорья всегда преобладает снеговое питание, что обусловлено близостью более теплого, чем другие моря СВР, Берингова моря. Доля подземного питания вследствие широкого распространения многолетней мерзлоты и промерзания рек ничтожна или отсутствует.

Наиболее значительно среди всех районов СВР выделяется Камчатка, где в связи с особенностями геологического строения территории и большой аккумулярующей способностью вулканических пород в реках преобладает подземное питание, доля которого достигает 50-60 % и более (реки Камчатка, Большая, Авача и др.). Снеговое питание большинства камчатских рек значительно уступает подземному, но превышает дождевое; роль последнего возрастает в реках Западной Камчатки.

В континентальных районах СВР суровые климатические условия определяют крайне неравномерное распределение стока и четкое деление года на длительный холодный и короткий теплый периоды, при этом почти весь сток (95-100 %) проходит в теплое время. Лишь в самых крупных реках (Кольма, Индигирка) и реках Охотского склона с более мягким климатом зимний сток может достигать 10 %. В этих речных бассейнах максимальный объем стока (в среднем до 60 %) приходится на весну, а реки, впадающие в Чукотское и Берингово моря, где снег тает позднее, более многоводны летом-осенью.

Реки Камчатки отличаются большим объемом стока в холодное время, достигающим 40 %.

В целом величина среднего годового стока в зависимости от географического положения района сильно меняется в сторону увеличения в направлении с северо-запада (200 мм) на юго-восток (до 800 мм на юге Камчатки, 400 мм на западе и 600 мм в центральных районах полуострова).

После холодного сезона с почти полным отсутствием стока на реках континентальной части наступает весеннее половодье с очень

резким и интенсивным подъемом уровней. Оно сопровождается на спаде дождевыми паводками, продолжающимися с небольшими перерывами весь теплый сезон. На юго-западе территории начало половодья в среднем приходится на вторую декаду мая, максимум - на начало июня. На реках Восточной Чукотки половодье начинается в конце мая-начале июня с максимумом во второй половине июня. Продолжительность половодья 30-50 дней, оно часто прерывается возвратом холодов и ограничением поступления талой воды.

На Камчатке существует иной режим, когда половодье формируется в мае и заканчивается лишь в августе, причем наибольший расход обычно проходит в конце июня-начале июля. Продолжительность половодья 2,5-3 мес, подъем и снижение уровня происходят плавно, без резких колебаний.

В теплое время после прохождения половодья на реках СВР обычны дождевые паводки, из которых 3-4 значительные, когда уровень воды может подняться на 5-7 м в сутки. В континентальных районах максимальные паводки проходят в августе-сентябре, на Камчатке - в сентябре-октябре.

В течение 6-8 мес в году реки покрыты льдом. В теплое время среднемесячная температура воды только в июле и августе поднимается выше 10° . Среднемесячные летние температуры, несмотря на значительную широтную протяженность СВР, меняются в сравнительно небольших пределах: и в реках заполярной зоны (Индибирка, Кольма, Амгуэма), и в реках Камчатки с ледниковым питанием температура воды не превышает 10° . Максимальное прогревание наступает во второй половине июля, при этом суточные максимумы лежат в пределах $15-19^{\circ}$. На крупных реках верхний слой прогревается несколько сильнее, чем придонный, а у берегов, на мелководьях, температура воды на $2-4^{\circ}$ выше, чем на середине потока.

Уже с августа температура воды быстро понижается и к концу сентября-началу октября достигает нулевых значений; начинается льдообразование. Ледовый период отличается длительностью и полным промерзанием большинства континентальных и охотоморских рек. Толщина льда достигает 2 м на севере, но менее 1 м на реках Камчатки. Продолжительность ледостава возрастает с юго-запада на северо-восток от 190-200 дней (Охотское побережье, Центральная Камчатка) до 220-250 дней (бассейны рек арктического побережья, р. Анадырь, реки Коряжского нагорья). Вскрытие рек начинается в апреле (юг Камчатки) - середине мая (Охотоморское побережье) и заканчивается к началу-середине июня (низовья арктических рек).

Феноменальную особенность водного зимнего режима рек СВР представляют польдины открытые в течение всей суровой зимы участки реки значительной протяженности. Они могут занимать до

20-30 % поверхности русла реки при общей длине участков с польньями от 200-300 (реки Коркодон, Большой Анюй, Анадырь) до 600 км (р. Омолон). В реках Охотоморского побережья и Камчатки встречаются также небольшие речки и ручьи, не замерзающие зимой и получающие питание через зоны разломов из глубоких подмерзлотных горизонтов с относительно высокими температурами воды.

Зимой и в летнюю межень прозрачность воды в реках очень значительная. Среднегодовая мутность большинства рек ничтожная – 50-100 г на 1 м³. Повышенная мутность наблюдается в среднем и нижнем течении р. Камчатка 130-150 г на 1 м³, где распространены рыхлые вулканические отложения. Максимальных значений мутность достигает в весеннее половодье и во время сильных дождевых паводков, когда величина среднесуточной мутности может превысить среднегодовую в 10-20 раз (до 1000-1400 г на 1 м³).

Воды рек СВР отличаются мягкостью и очень малой минерализацией (менее 200 мг/л) и относятся к гидрокарбонатному типу. Более высокая минерализация (200-300 мг/л) наблюдается в реках вулканического района Камчатки (верховья рек Камчатка, Большая, Авача и др.).

Озера. Этот тип пресных водоемов в гидрографической сети СВР играет меньшую роль, чем реки. Горные районы сравнительно бедны озерами.

Озерные районы приурочены к низменным континентальным и особенно приморским равнинам обоих побережий СВР. При этом здесь водная поверхность часто превышает площадь суши (коэффициент озерности 50 %). Главные районы развития озер Колымо-Инди-гирский (наиболее крупный), Раучуанский, Чаунский, Амгуэмо-Ванкаремский, Нижне-Анадырский, Пенжинско-Парапольский. Более редкие, но крупные озера развиты в континентальной части Колымо-Инди-гирской низменности и в низовьях Анюя, т.е. в лесной зоне на высокой поверхности древней аллювиальной равнины.

Для СВР характерны следующие типы озер:

1. *Термокарстовые.* Они составляют свыше 95 % всех озер и разделяются на две группы – мелко врезанные повторно-термокарстовые озера аласных равнин и межгорных впадин и глубоко врезанные про-вальнo-термокарстовые озера высоких аллювиальных равнин и хол-мисто-моренных территорий. Озера первой группы широко распро-странены на приморских низменных равнинах, в Марковской и Арка-галинской межгорных впадинах, Пенжинско-Парапольском доле и др. Эти озера геологически очень молодые и неустойчивые. Вода в них насыщена гуминовыми кислотами и имеет бурый и красный цвета. Озера второй группы, особенно в моренных холмах, образования древние. Их глубина бывает значительной, берега стабильные, вода

чистая и прозрачная. По химическому составу воды термокарстовые озера относятся к гидрокарбонатно-натриевым.

2. *Пойменные старичные озера.* Развиты в долинах всех рек СВР, образуются в результате русловых процессов, а также при затоплении паводками низких участков поймы. Вода этих озер мутная, содержит много органики и не отличается от воды, питающей реки.

3. *Лагунные озера.* Они крупнее старичных и термокарстовых; широко развиты на Восточной Чукотке и представляют собой водосмы, расположенные на низменных морских террасах высотой 3-5 м, или отшнуровавшиеся морские лагуны, отделенные от моря песчано-галечной перемычкой. К таким озерам относятся Эстихед, Аччен, Пекульнейское, Нерпичье (самое крупное на СВР) и др. Вода их содержит хлориды и соленовата на вкус. Близки к лагунным реликтовые озера Камчатки - Азабачье, Курсин - обособившиеся довольно давно и полностью опреснившиеся морские заливы.

4. *Ледниковые озера.* Развиты в области древнего оледенения, образовались в троговых долинах на разных абсолютных отметках в результате подпруживания конечными моренами. Вода их слабо минерализована, исключительно прозрачна и с ничтожным количеством органики.

5. *Плотинные озера.* Они характерны в основном для Камчатки и возникли в результате перегораживания горных долин лавовыми потоками и другими продуктами извержений. Самые крупные из них озера Кроноцкое (242 км²) и Паланское (28 км²), остальные не превышают 2-3 км² по площади. Глубина оз. Кроноцкое очень значительная (более 100 м). По химическому составу воды большинство озер Камчатки относится к гидрокарбонатно-кальциевому типу.

6. *Вулканические.* Эти озера располагаются в вулканических котловинах кальдерах разного геологического возраста. Наиболее крупные из них оз. Эльгыгытгын на Чукотке и Курильское на юге Камчатки. Существует также точка зрения о метеоритном происхождении котловины оз. Эльгыгытгын.

Оз. Эльгыгытгын почти круглой формы, имеет средний диаметр 11,5 км, площадь зеркала 117,5 км², максимальную глубину 169 м, объем водной массы 15 км³. Длина оз. Курильское 12,6 км, средняя ширина 6,1 км, площадь зеркала 76,2 км², максимальная глубина 316 м, объем водной массы 13,2 км³.

7. *Тектонические озера.* Располагаются в местах разломов и сдвигов, обычно это узкие глубокие водоемы с чистой прозрачной водой. К этому типу относятся чукотские озера Иони, Коолень, Пичхын-Миитхын, Медвежье, Пегтымельские и Иллирнейские озера и др. По свойствам воды эти озера, как и вулканические, близки к ледниковым озерам.

Питание озер тундровой зоны осуществляется за счет талых и дождевых вод. Термокарстовые озера крупных низменностей обычно соединены между собой и с речными системами сетью мелких протоков и травянистых речек, которые летом или осенью могут пересыхать. Все остальные типы озер, исключая изолированные лагунные и высокогорные кратерные, обязательно имеют связь с речными системами.

Сроки ледостава и вскрытия озер зависят от широтного и высотного положения. Наиболее длительный ледостав на озерах крупных арктических низменностей и высокогорий. К примеру, на оз. Эльгыгытгын ледовый покров держится 9-10 мес, и не каждый год озеро полностью очищается ото льда. Напротив, на оз. Курильское ледостав длится всего около 2 мес и в некоторые годы озеро вообще не замерзает. На первом озере толщина льда достигает 2 м, на втором - 0,3-0,5 м.

Летний температурный режим озер зависит от многих факторов. В термокарстовых озерах арктической низменности под воздействием ветров и вследствие мелководности озер происходит полное ветровое перемешивание воды в течение всего безледоставного периода, поэтому температурный градиент отсутствует. Максимальный нагрев наблюдается короткое время в теплые летние месяцы, температура воды узкого поверхностного слоя может достигать 16°. В некоторых глубоких горных озерах лесной зоны и на Камчатке формируется летняя стратификация с резкими вертикальными температурными градиентами в термоклине (18-20° в эпилимнионе и 4-6° в гипolimнионе). На оз. Эльгыгытгын температурная стратификация вследствие постоянного ветрового перемешивания отсутствует - поверхностные температуры в открытой части озера и на глубине в августе почти равны и не превышают 3°

В лагунных озерах прогревание воды летом сравнимо с таковым близлежащих прибрежных морских акваторий, температура воды превышает таковую впадающих в озера рек и ручьев.

Моря. Территория СВР омывается водами четырех морей, два из которых Охотское и Берингово относятся к бассейну Тихого океана, два других - Чукотское и Восточно-Сибирское - к бассейну Северного Ледовитого океана.

Восточно-Сибирское море. Типичное арктическое море. Средняя температура воздуха на его побережье в самые холодные месяцы (январь и февраль) от -26 до -33°; средняя температура в июле от -3 до +7°. Большую часть года море покрыто льдом; в его восточной части плавучие льды часто остаются вблизи берегов даже летом. Температура и соленость поверхностных вод зависят от ледовых условий и речного стока. Восточная часть моря характеризуется более высокой соленостью и более низкой температурой воды по сравнению с западной. В августе наблюдаются самые высокие температуры воды (6-7°) в

устьях больших рек при южном ветре. Соленость воды здесь от 10 до 15‰, увеличивается до 30‰ у кромки льда, где температура уменьшается до 1-2°. При северных ветрах даже вблизи побережья температура воды не превышает 2°. Лишь осенью под влиянием западных ветров формируется относительно теплое течение, идущее в восточном направлении из района устья Колымы и очищающее пролив Лонга ото льда.

Чукотское море. Одно из самых теплых арктических морей Полярного бассейна. Средние зимние температуры воздуха на побережье несколько выше, чем в Восточно-Сибирском море (-21° на юге и -27° на севере), однако средние летние температуры такие же (+6°). В ледовитые годы, когда кромка пакового льда подходит к берегу, температура на поверхности воды в прибрежной части не превышает -0,5 – -0,9°; в малоледовитые годы она может подниматься до 6°. Самая высокая температура поверхностных вод наблюдается в юго-восточной части моря, где на температурный режим влияют теплое течение, идущее из Берингова моря, и сток пресных вод из залива Коцебу. Температура берингоморского течения 4-12°, соленость меньше 30‰; пониженная соленость обусловлена распреснением течения р. Юкон, впадающей южнее Берингова пролива. Это течение достигает мыса Лисберн и идет дальше на север к мысу Барроу на Аляске; от него отходит ветвь, направленная в сторону острова Врангеля. Из Восточно-Сибирского моря через пролив Лонга в Чукотское море проникает холодное течение, несущее воды с низкой соленостью, обусловленной стоком сибирских рек. Обычно это течение циркулирует в Чукотском море, но иногда может проходить Берингов пролив по его западной стороне. Лед покрывает море большую часть года, и только на 2-3 летних месяца его южная часть очищается ото льда.

Берингово море. Средняя температура воздуха зимой от -25° в Беринговом проливе до 2° у Алеутских островов; летом 6-10°. В году треть дней дождливые, снег обычен с сентября по июнь. К началу ноября ледяной припай встречается в большинстве заливов и гаваней, к январю морской лед достигает максимального развития и распространяется до южной границы шельфа (изобаты 200 м), за исключением Камчатского побережья, где холодные массы воздуха, приходящие с материка, вызывают образование льда за пределами шельфа. Морской плавучий лед обычно покрывает 50-60 % поверхности моря; в апреле происходит быстрое разрушение льда и смещение его границы на север. Позднее всего очищается от льда Анадырский залив, являющийся одним из очагов льдообразования. Уже в первой половине июля море, за исключением Берингова пролива, полностью открытое. Летом температура поверхностных вод северной мелководной части моря повышается до 7-10°, соленость (разбавленная поступлением

пресных вод азиатских и аляскинских рек) варьирует от 22 (у побережья) до 32,8‰. В северной части Берингова моря климатические и гидрологические условия более суровые, чем на юге, находящемся под непосредственным воздействием теплых водных масс Тихого океана. Система течений Берингова моря довольно сложная, она состоит из основного течения со стороны Тихого океана и крупных циклонических и антициклонических локальных круговоротов.

Охотское море. Расположено в зоне муссонного климата умеренных широт, по своим климатическим условиям весьма суровое, особенно его северная часть, глубоко вдающаяся в азиатский материк. Обычно период ледостава длится 6-7 мес, при этом почти три четверти акватории моря покрыто льдами. Климат моря, особенно зимой, в северной части мало отличается от климата полярных морей - в особенно холодные зимы почти все море (до 98 %) покрыто льдами. Средние годовые температуры воздуха в северной части от -6 до -6,9°; в январе минимальная температура опускается до -25,2°. В летний период максимальная и минимальная средние температуры равны примерно 18 и 11°. Поверхностные воды имеют температуру от -1,8 до 2° зимой и от 10 до 18° летом (в южной части моря). Соленость воды около 33-34 ‰ в центральной части, у побережий она летом снижается до 24-28‰. Особенностью Охотского моря является значительная амплитуда приливных колебаний уровня моря, достигающая максимальной величины (13 м) в Пенжинской губе. Основные прибрежные течения узкой полосой распространяются вдоль Западной Камчатки на север, достигают Пенжинской губы и идут к западу и югу вдоль материкового побережья, образуя несколько крупных циркуляций в заливе Шелихова, центральной и западной частях Охотского моря.

**ПУТИ И ФАКТОРЫ ФОРМИРОВАНИЯ
ТАКСОНОМИЧЕСКОГО
И ТИПОЛОГИЧЕСКОГО
БИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ
ПРЕСНОВОДНОЙ ИХТИОФАУНЫ
СЕВЕРО-ВОСТОКА РОССИИ**

**4.1. Влияние экологических факторов
на формирование биологического разнообразия
пресноводной ихтиофауны**

Различия (иногда весьма значительные) в величине ареалов отдельных видов рыб на СВР, а также в составе ихтиофауны между речными бассейнами и более крупными географическими районами региона позволяют предполагать существование факторов, определивших современный облик ихтиофауны СВР. К таким факторам следует отнести абиотические условия среды водоемов (температурный, газовый и ледовый режим, скорость течения, характер грунтов, глубина и размеры водоемов, мутность и т.д.), состав и структуру рыбных сообществ и особенности экологии видов рыб, позволяющие или не позволяющие им обитать в конкретных речных бассейнах. Следует отметить, что подавляющее большинство видов ихтиофауны СВР являются холодолюбивыми, экологически пластичными видами, способными существовать в довольно широком диапазоне параметров среды арктических и субарктических пресных водоемов. Тем не менее далеко не всегда прослеживается достаточно определенная зависимость характера распространения отдельных видов рыб на СВР и их экологических особенностей от абиотических и биотических условий речных бассейнов: число исключений из этого правила намного превышает число соответствий. На СВР есть множество водоемов, в которых вполне могли бы обитать большинство видов ихтиофауны региона, но в этих речных системах они в настоящее время не встречаются.

С точки зрения, рассматривающей связь между экологией видов и экологическими условиями речных бассейнов, необъяснимо отсутствие в реках и озерах Притихоокеанско-Арктического региона таких широко распространенных в Колымо-Индигирском регионе рыб, как

длиннорылый сибирский осетр, ленок, муксун, пелядь, гольян Чекановского, якутский карась, сибирский елец, сибирский усатый голец, чукучан, окунь и ерш. Несомненно, пригодны для обитания нельмы и ледовитоморского омуля крупные реки Восточной Чукотки (Чаун, Амгуэма, Ванкарем, Ионивеем), Корякского нагорья (Хатырка, Апука, Вывенка), п-ва Камчатка (Камчатка, Большая), Пенжинской губы (Пенжина, Таловка) и материкового побережья Охотского моря (охотская группа рек). В этих речных бассейнах экологическая ниша хищника, которым является нельма, свободна, а обильный корм в виде молоди лососей и гольцов (особенно на Камчатке) способен обеспечить устойчивое существование популяций вида. Ледовитоморский омуль, относительно слабо связанный с речными экосистемами, вполне успешно смог бы обитать в высококормных прибрежных морских биоценозах Охотского и Берингова морей, поскольку он способен выдерживать значительную соленость воды (до 20-22 ‰). По-видимому, не меньшей (а может быть, и большей) солеустойчивостью обладает берингийский омуль, но он имеет на СВР крайне ограниченное распространение (только в немногих реках азиатского побережья в районе Берингова пролива), хотя на сопредельной Аляске ареал его весьма обширен (McPhail, Lindsey, 1970).

Очень необычно распространение пенжинского омуля, обитающего только в реках Пенжина и Таловка, но отсутствующего в крупной р. Парень, в бассейне которой есть большое оз. Пареньское, где вполне мог бы обитать этот вид (по аналогии с оз. Таловским). Хотя р. Парень незначительно удалена от р. Пенжина и также впадает в Пенжинскую губу (но с западной стороны), в ней, кроме пенжинского омуля, нет таких эвригалинных видов, как чир, сиг-востряк, и стеногалинного озерного гольяна. Для обитания всех этих рыб безусловно пригодны многие крупные и средние реки Корякского нагорья, Камчатки, Охотоморского побережья, где упомянутые виды отсутствуют в настоящее время.

Также необъяснимо отсутствие обыкновенного валька в реках Чаунской губы и на Чукотском полуострове к востоку от р. Амгуэма, в р. Хатырка, в реках юго-восточного и западного побережья Камчатки, в большинстве рек материкового побережья Охотского моря. Неясно, почему нет сига-пыжьяна в р. Амгуэма, хотя он встречается во всех сопредельных реках Восточной Чукотки (Чаун, Ванкарем), реках Анадырского лимана и Северной Корьякии.

Несомненно, во многих озерах Кольмо-Индибирской низменности, южного побережья Чукотского полуострова, Анадырской и Пенжинской низменностей в настоящее время могли бы обитать дальневосточные рыбы, а щука - в бассейнах рек Камчатка и Большая, Яма, Ола и Тауй на Охотоморском побережье. Все эти реки бассейнов Беринго-

ва и Охотского морей пригодны и для существования в них окуня и ерша, а в реках Камчатки, где отсутствуют нативные карповые, могли бы жить озерный и речной голяны, а также сибирский усатый голец.

Неясны причины отсутствия на материковом побережье Охотского моря таких эвригаллиных проходных лососевых, как сима, тихоокеанские форели, а также очень низкой численности кижуча и чавычи в бассейне р. Анадырь, чавычи в реках охотского склона. Нет убедительных объяснений локального распространения только на севере Камчатки эвригаллиного пестроногого подкаменщика, поскольку экологическая ниша этого вида в большинстве рек полуострова свободна.

Перечень подобных несоответствий между существующим и потенциально возможным распространением рыб на СВР достаточно обширен и может быть продолжен. Но уже очевидно, что наблюдаемая в настоящее время фаунистическая неоднородность в распределении перечисленных видов по отдельным речным бассейнам и районам не является функцией особенностей их экологии и (или) абиотических условий среды обитания. Вряд ли в качестве возможной причины этого феномена могут рассматриваться межвидовые конкурентные отношения, т.к. бедность видового состава ихтиофауны речных бассейнов Притихоокеанско-Арктического региона и свидетельствует о существовании в них свободных экологических ниш и, следовательно, возможности обитания видов. Доказательством этого является пример успешной акклиматизации и натурализации в бассейне р. Камчатка серебряного карася, занявшего нишу лимнофильного эврифага. Другим примером подобного рода может служить попытка первой акклиматизации чира в оз. Чистое (бассейн р. Ола, материковое побережье Охотского моря). И хотя окончательный результат этой работы пока не ясен, т.к. естественное размножение вселенцев не отмечено, но чир в оз. Чистое, по-видимому, нашел благоприятную среду обитания, занял свободную нишу бентофага-моллюскоедо и обладает хорошим ростом.

Таким образом, можно утверждать, что современное распространение большинства видов пресноводной ихтиофауны СВР обусловлено иными причинами, нежели экологические особенности рыб, абиотические и биотические условия речных бассейнов региона.

Вместе с тем для некоторых групп и видов рыб эти факторы могут выступать как лимитирующие не только их широкое распространение на СВР, но и ограничивающие распределение в пределах одного речного бассейна и определяющие численность популяций. Можно предположить, что отсутствие длиннорылого сибирского осетра к востоку от Колымы обусловлено малой экологической емкостью коротких и малокормных рек Восточной Чукотки (но не Анадырь), де-

лающей их непригодными для обитания такого крупного по размерам вида, постоянно живущего в пресной воде. Эти же причины, вероятно, исключают натурализацию в реках материкового побережья Охотского моря такого также крупного речного хищника, как калуга.

Напротив, успешному обитанию тихоокеанских лососей в арктических морях (исключая наиболее теплолюбивую из них симу), в реки которых эти рыбы заходят в небольших количествах и даже размножаются, препятствует крайне низкая температура воды побережья весной-в начале лета, вызывающая элиминацию покатной молодежи. Вряд ли можно также считать благоприятным для выживания преодолевшей этот температурный барьер молодежи лососей летний режим арктических морей, большая часть акватории которых покрыта круглый год толстым паковым льдом.

По-видимому, сходные причины ограничивают распространение к западу тихоокеанского проходного гольца - мальмы. Существование в реках Чаунской губы крупных популяций вида не противоречит высказанному предположению. Климатический и гидрологический режим этого крупного, полузамкнутого (со стороны моря) залива иной и более благоприятный для нагула мальмы, чем открытые прибрежные пространства в местах впадения рек Кольмо-Индибирской низменности. Отсутствие мальмы в таких реках низменности, как Алазея и особенно Чукочьа, может быть также объяснено типичным тундровым характером этих рек с медленными течениями, большой мутностью, илистым грунтом и дефицитом пригодных для размножения участков дна рек. Скорее всего именно подобные причины объясняют тот факт, что мальма не задерживается в среднем течении р. Анадырь (в Марковской впадине с сильным заилением дна реки), а мигрирует вверх на нерест в горные и предгорные притоки, где до ската в море обитает и ее молодежь.

Такое же явное предпочтение быстротекущим, чистым водам демонстрирует обыкновенный валец, который начинает встречаться выше границы илистых грунтов в Марковской впадине вплоть до самых горных верховьев р. Анадырь и ее притоков с каменисто-галечным грунтом. В пойменных и горных озерах бассейна р. Анадырь валец не встречается, но обычен в подобного типа озерах в бассейне р. Амгуэма, в озерах Лабынкыр (верховья Индибирки) и Нерка (верховья р. Наяхан). При этом валец из оз. Нерка не выходит в реку, тогда как на Индибирке распространен по основному руслу и притокам горного и предгорного характера. В период размножения все сиговые рыбы (исключая озерные популяции пеляди) избегают заиленных грунтов и размножаются на быстром течении с каменисто-галечным или галечно-песчаным грунтом. В этом отношении с ситами сходен чукучан, который может обитать в довольно широком диапа-

зоне экологических условий (в т.ч. в сильно заиленных водосемах и при высокой мутности), но размножается исключительно в горных притоках.

Еще большая экологическая пластичность наблюдается у щуки. Она является одной из самых распространенных рыб в водоемах Колымо-Индигорской низменности, где заселяет реки от верховьев до дельты, озера всех типов со значительными глубинами и благоприятным газовым режимом, в т.ч. высокогорные (оз. Лабынкыр). Однако предпочитаемыми биотопами щуки являются засоренные лесом прибрежные участки реки или протоки с замедленным течением, озера с зарослями высшей водной растительности, служащей ей нерестовым субстратом (Кириллов, 1972). Именно этим обстоятельством обусловлены особенности распределения щуки в бассейне р. Анадырь наибольшей численности она достигает в восточной части Марковской впадины, низовьях Анадыря и его притоков, а также рек Анадырского лимана (Канчалан, Великая). Вероятно, только отсутствие подходящих условий для размножения (в первую очередь нерестового субстрата) лимитирует распространение щуки в речных бассейнах тундровой зоны Заполярья. Еще одним фактором, ограничивающим расселение щуки, является оседлый образ жизни этого вида, что подтверждается как прямыми наблюдениями, так и косвенными длительным восстановлением исходной численности после чрезмерного вылова в ограниченном участке речного бассейна.

Скорее всего, как и у щуки, оседлый образ жизни и предпочтение озер с заросшими берегами не способствуют широкому расселению дальневых рыб даже в пределах одного речного бассейна (например, в р. Амгуэма), хотя дальни иногда выходят в ручьи, где питаются сносимым из озер бентосом.

Сочетание двух абиотических факторов высокой солености и низкой температуры морской воды исключает проникновение трехиглой коллошки в арктические моря, т.к. этот вид физиологически не способен жить в таких условиях среды и поэтому не известен севернее Берингова пролива (Черешнев, 1983, 1990; Зюганов, 1991).

Весьма вероятно, что конкуренция между пестроногим и слизистым подкаменщиками, занимающими очень сходную экологическую нишу, препятствует более широкому распространению этих видов за пределы их ареалов на СВР. Слизистый и пестроногий подкаменщики демонстрируют феноменальную способность обитать в самых разнообразных условиях - в высокогорных озерах, на всем протяжении реки и ее притоков, в лиманах и даже в районах солоноватых термальных источников. Поэтому абиотические условия среды не могут ограничивать расселение этих рыб.

Многие абиотические факторы лимитируют обитание и распространение рыб не непосредственно, а опосредованно. При этом механизм воздействия может быть достаточно сложным и влиять на выживаемость рыб на разных стадиях жизненного цикла. Так, низкая температура воды в озерах арктического побережья (особенно термокарстовых приморских низменностей) приводит к резкому количественному обеднению в них организмов бентоса, что отрицательно сказывается на численности бентосоядных рыб. Однако высокая летняя инсоляция способствует обильному развитию фито- и зоопланктона, что создает благоприятные условия для нагула планктоноядной ряпушки, достигающей здесь очень высокой численности (в озерах и низовьях рек Колымо-Индигирской низменности). Сходная ситуация наблюдается в оз. Эльгыгытгын, где в сообществе гольцовых рыб особенно ярко проявляется узкая специализация к планктонному питанию у малоротой и длинноперой палий и к хищному у боганидской палии (Черешнев, Скопец, 1993). Для других сиговых рыб Анадыря здесь нет необходимого количества корма (бентоса) вследствие специфических, крайне суровых климатических условий озера. Ряпушка же в этом водоеме вряд ли смогла бы выжить из-за жесткой конкуренции со стороны палий-планктофагов, обитающих во всех горизонтах озера (главным образом - малоротая палия). Интересно, что в двух других горных озерах в районе оз. Эльгыгытгын - Баранье и Пенное, где также обитает боганидская палия, обнаружена озерная ряпушка, по образу жизни сходная с длинноперой палией, т.е. обитающая на значительной глубине (40-50 м). Кроме того, для сигов-бентофагов в оз. Эльгыгытгын отсутствуют подходящие нерестовые площади (в бассейне озера нет больших водных рек), а их молодь и незрелые особи скорее всего были бы уничтожены хищной боганидской палией.

Медленный характер течения, обилие проток и пойменных озер, относительно высокая температура, наличие подходящего нерестового субстрата способствуют высокой концентрации в восточной части Марковской котловины щуки, питающейся в основном молодью сиговых рыб и оказывающей серьезное влияние на численность их стад. Однако воздействие щуки не столь однозначно отрицательное. Так, в конце 70 первой половине 80-х годов вследствие чрезмерного промысла численность щуки заметно понизилась. Это сопровождалось увеличением стада ряпушки, нагуливающейся в тех же районах поймы, что и щука. Но одновременно у мигрирующей на нерест ряпушки произошло резкое увеличение числа рыб, инвазированных мышечными и полостными паразитами. Последнее вряд ли способствовало процветанию популяции, т.к. размеры и плодовитость одновозрастных особей за данное десятилетие заметно уменьшились (Юсупов, 1987).

Скорее всего именно голоценовое похолодание, вызвавшее деградацию высшей водной растительности в древних речных системах Чаунской низменности, привело к вымиранию обитавших там ранее, но отсутствующих в современной ихтиофауне филофильных по характеру размножения щуки, карася, окуня и озерного гольяна (Назаркин, 1992).

Поскольку среди пресных водоемов СВР наиболее разнообразные по климату, генезису, морфологии, трофности озерные, их рыбное население в зависимости от этих факторов, а также особенностей экологии видов рыб может значительно различаться даже в пределах одного географического региона или бассейна реки. Примером этому являются озера Колымо-Индигорской низменности, среди которых выделяют: сиговые, чировые, пелединные, гольяновые, колюшковые, гольцовые, щуковые (по видам-доминантам) (Дрягин, 1933; Кириллов, 1972). В бассейне р. Амгуэма однотипные и даже близко расположенные (но не соединяющиеся друг с другом) озера могут быть заселены совершенно различными видами и формами рыб. Однако в также очень похожих по гидрологии и климату, но находящихся на значительном удалении друг от друга и принадлежащих бассейнам разных рек (Ола и Тауй) озерах Чистое и Чукча на материковом побережье Охотского моря состав ихтиофауны жилых рыб идентичен (хариус, жилая кунджа, речной гольян, малоротая корюшка, девятииглая колюшка, пестроногий подкаменщик) (Черешнев, 1990).

Особого внимания заслуживает изучение феномена высокого биологического разнообразия в группе гольцовых рыб, представленных большим числом форм и видов (Черешнев и др., 1994). Уникальная по широте диапазона экологическая пластичность гольцов позволяет им обитать в самых разнообразных водоемах, в т.ч. равнинных и горных реках, озерах различного типа — от термокарстовых приморских низменностей до высокогорных ледниковых и тектонических. При этом если проходные гольцы (мальма, голец Таранца, кунджа, голец Леванидова) в период пребывания в пресных водах могут занимать практически все биотопы речного бассейна и свободно перемещаться в нем в поисках благоприятных условий для размножения или зимовки, то жилые виды и формы эндемичных гольцов никогда не покидают заселяемые ими озера даже если они имеют постоянную связь с рекой. Поэтому можно утверждать, что в процессе эволюции, приводящей к возникновению эндемичного вида, происходит выработка не только уникальной морфологической специализации, но и необратимой экологической адаптации к конкретной среде обитания (Абросов, 1987). Причем направления и факторы адаптивной стратегии в разных ситуациях обычно также различаются.

Наиболее яркими и по сути полярными примерами могут служить сообщества эндемичных гольцовых рыб озер Эльгыгытгын и Кронуцкое. В первом озере, отличающемся крайне суровыми климатическими условиями в настоящее время, эволюция предковых форм привела к возникновению двух эндемичных видов гольцов - планктонофагов, один из которых, длинноперая палия, - узко специализированный придонный планктонофаг, другой, малоротая палия, придонно-пелагический планктонофаг. Трофические ниши этих видов перекрываются, но, по-видимому, не столь значительно, чтобы вызывать антагонистическую конкуренцию. Конечный трофический уровень занимает хищный голец - боганидская палия (краевая популяция сибирского эндемика), поедающая обоих гольцов-планктонофагов. Численность других жилых видов рыб (хариус, подкаменщик) в озере ничтожна (Черешнев, Скопец, 1993).

В оз. Кронуцкое, где ниша планктонофага занята жилой неркой-кокани, возникли два эндемичных гольца-хищника: длинноголовый и белый (известен также из бассейна р. Камчатка) и, кроме них, эндемичный голец, но бентофаг - носатый (голец Шмидта). Оз. Кронуцкое отличается от оз. Эльгыгытгын гораздо более теплым климатом и относительно высокой продуктивностью пелагического, донных и речных (придаточной системы) биоценозов, поэтому направление эволюции гольцов в этом озере принципиально иное, чем в оз. Эльгыгытгын (Викторовский, 1978).

Особенно велико морфологическое разнообразие гольцов на Восточной Чукотке. В тектонических горных Пегтымельских озерах (верховья р. Пегтымель) обнаружены три формы жилых гольцов: мелкая глубоководная планктоноядная (с большим числом жаберных тычинок); крупная хищная и крупная бентосоядная (с малым, близким у обеих форм числом жаберных тычинок) (Савваитова, Максимов, 1991). В также тектоническом оз. Экитыки (бассейн р. Амгуэма) обитают крупные хищная (с малым числом жаберных тычинок) и бентосоядная (с большим количеством тычинок) формы. В ледниковом оз. Равкэргыгытгын (в том же речном бассейне) живут крупный хищный голец (малотычинковый) и мелкий бентосоядный (тоже малотычинковый). В других озерах бассейна р. Амгуэма (в т.ч. изолированных и лишенных других видов рыб) встречаются формы гольцов как со смешанным характером питания (рыба, моллюски, бентос), так и специализированные по одному из видов корма. Симпатричные пары, различающиеся по характеру питания, времени созревания и биологическим параметрам, известны из горных и низинных озер придаточной системы оз. Аччен (Гудков, 1994 а). Очень крупные, всеядные гольцы обитают в горном оз. Пичхын-Миитхын (верховья р. Эргувеем). Мелкий глубоководный голец-бентофаг обнаружен в оз. Коолень (исток

р. Кооленьвесем, впадающей в Уэленскую лагуну); в этом же озере многочисленна мелкая ряпушка, питающаяся исключительно зоопланктоном. Следует отметить, что во многие из перечисленных озер Восточной Чукотки заходят также проходные гольцы — мальма и голец Таранца, но в пресной воде проходные экотипы этих видов обычно не питаются (Черешнев, 1981). Есть основания предполагать, что большинство озерных форм восточно-чукотских гольцов репродуктивно обособлены и представляют собой самостоятельные локальные популяционные системы.

В отличие от Восточной Чукотки, где дивергенция гольцов связана с расхождением по трофическим уровням в озерах, на Камчатке наблюдается внутривидовая дифференциация у проходной мальмы, которая выражается в возникновении экологических форм, репродуктивно связанных между собой и занимающих определенные трофические и биоценотические ниши в пределах речных бассейнов (жилые ручьевые, речные и озерно-речные гольцы) (Савваитова, 1989). В некоторых (немногих) озерах Камчатки обитают эндемичные формы и виды гольцов, имеющих или хищное (голец Крогиус, оз. Дальнее), или смешанное питание (начикинский голец, оз. Начикинское) (Крогиус и др., 1987; Савваитова, 1989).

Сходное с восточно-чукотскими гольцами направление дивергенции наблюдается у гольца-нейвы из оз. Корраль (система Уегинских озер, бассейн р. Охота), где она представлена крупной — хищной и мелкой (карликовой) — планктоядной формами. При этом у первой доминируют в основном самки, у второй — самцы, но размножаются они совместно (Волобуев, 1976).

Хотя генеральное направление формирования биологического разнообразия у гольцовых рыб из разных крупных районов СВР в целом одинаковое и направлено на выработку адаптаций, обеспечивающих максимальную приспособленность к условиям среды конкретных местообитаний, пути достижения этого состояния различны (например, на Восточной Чукотке и Камчатке). Они зависят не только от преобладающего типа водоемов, но и от особенностей экологии предкового вида-основателя. Изучение систематики гольцов Восточной Чукотки показало, что различные формы и виды озерных гольцов этого региона, а также факультативно проходной голец Таранца относятся к арктической филогенетической группе гольцов, для которых характерно обитание в медленнотекущих и особенно в стоячих водоемах (озерах), где проходит весь их жизненный цикл. К арктической группе также принадлежат голец Крогиус, начикинский голец и голец-нейва. Именно на Восточной Чукотке, территория которой богата озерами самых разных типов, наблюдается значительное разнообразие форм гольцов арктической группы. На Камчатке же, где домини-

руют горные и предгорные реки, а озер несравненно меньше, основу разнообразия гольцов составляют виды и формы тихоокеанской филогенетической группы (кунджа, мальма и ее формы, белый голец, эндемики Кроноцкого озера). Им свойствен или проходной образ жизни, или жилой, но с сохранением специфических адаптаций к нересту исключительно в текучих водах; это можно рассматривать как предковое состояние и у озерных гольцов Кроноцкого озера, возникших, по видимому, от общего с мальмой предка. Нерест в придаточной системе характерен также для жилой - озерной популяции кунджи, нагуливающейся в озерах Чистос и Чукча на материковом побережье Охотского моря.

Интересный феномен представляет собой проходной голец Леванидова эндемик северной части Охотского моря, который эволюционно относится к гольцам арктической группы, но обладает всеми характерными экологическими адаптациями, свойственными гольцам тихоокеанской группы.

Таким образом, хотя экологические условия и оказывают определенное лимитирующее влияние на возможность расселения и обитания рыб в пресных водоемах СВР, тем не менее они не дают исчерпывающего объяснения наблюдаемого биологического разнообразия пресноводной ихтиофауны региона. Очевидно, что разработка удовлетворительной гипотезы для решения данной проблемы невозможна без учета исторического фактора (Линдберг, 1972), а именно геологического развития рельефа и гидросети, климатических изменений, происходивших на территории региона в конце Кайнозойской эры.

4.2. Исторический фактор формирования биологического разнообразия пресноводной ихтиофауны (анализ истории геологического развития территории региона)

Необходимость применения исторического подхода для реконструкции формирования биологического разнообразия определяется тем, что различные наблюдаемые биологические явления или же различные части биоты никоим образом не могут рассматриваться как результат действия современных экологических условий, поскольку соответствующие нынешней среде виды возникали в процессе длительной эволюции. Поэтому в зависимости от разных исторических обстоятельств (например, способность и возможность видов к расселению, наличие изоляции) в экологически однотипных условиях могут существовать совершенно несходные биоты. Следует также

учитывать, что достаточно редко - лишь в центрах высокого эндемизма, в условиях длительной изоляции возникают автохтонные виды, сообщества и экосистемы. Во всех других ситуациях видовой состав организмов того или иного района Земли является продуктом инвазии таксонов, различных по центрам и геологическому возрасту происхождения, нашедших здесь подходящие условия для обитания и выдержавших конкуренцию между собой и с аборигенными видами. Как следует из содержания предыдущих глав, данное положение в полной мере справедливо и в отношении особенностей биологического разнообразия пресноводной ихтиофауны СВР.

Поскольку главные палеогеографические события, определившие характер современного рельефа СВР, произошли в конце неогена-плейстоцене, а возраст большинства таксонов (ранга вида и подвида) пресноводных рыб, по-видимому, не превышает этот временной интервал, целесообразно провести анализ данных по истории развития региона именно с плиоценового времени. Кроме того, присутствие в составе ихтиофауны СВР различных по географии происхождения рыб, широкое распространение многих видов фауны СВР также в водоемах сопредельной Аляски диктуют необходимость привлечения для палеогеографических реконструкций соответствующих данных и по этой территории. Таким образом, необходим ретроспективный анализ истории развития рельефа наземных пространств, входивших в прошлом в состав палеогеографической страны Берингии. Этот обширный массив суши неоднократно возникал в течение плейстоцена на шельфах восточных арктических морей и Берингова моря в результате глобальных понижений уровня Мирового океана (Берингия в кайнозое, 1976).

Естественно, что всякого рода трансформации земной поверхности, гидросети и климата оказывают определенное прямое или косвенное воздействие на обитающие в пресных водоемах популяции рыб. К лимитирующим палеогеографическим факторам, повлиявшим на процессы формирования биологического разнообразия пресноводной ихтиофауны СВР и в целом Берингии, следует отнести следующие: масштабы, интенсивность развития и количество оледенений, их соотношение с крупными колебаниями уровня моря, характер и эволюция речной сети на суше и прилегающих участках шельфа (в периоды понижения уровня моря), неотектонические и вулканические события.

По имеющимся геологическим данным, к концу миоцена-началу плиоцена на СВР сложился контрастный рельеф, послуживший в дальнейшем основой формирования современной, глубоко расчлененной горной страны. К этому времени уже четко обособились бассейны стока Арктического и Тихого океанов, а в плиоцене существовали все главные области сноса и аккумуляции, выраженные горными систе-

мами и окраинными впадинами (Баранова, Бискэ, 1964; Бискэ, 1975). Плиоценовая эпоха в целом характеризовалась регрессивными условиями и возникновением широкой континентальной связи (Беринггская суша) между Азией и Северной Америкой (i.c.; Ivanov, 1994). Субарральные условия также были свойственны осушенным территориям североохотоморского шельфа Охотии (Баранова и др., 1968; Бискэ, 1975; Пуминов, 1975; Кулаков, 1980). Важно отметить, что во время плиоценовой регрессии был полностью обнажен не только шельф восточных арктических морей, но и значительный по площади Чукотский аваншельф, имеющий площадь 40 тыс км² по изобате 800-1000 м, а также трансарктические поднятия Менделеева и Ломоносова, имеющие кору континентального типа (Киселев, 1986; Grantz et al., 1980) (рис.2). В настоящее время наиболее высоко расположенные участки (плато) Чукотского аваншельфа представлены плоской равниной, лежащей на глубинах от 270 до 400-500 м ниже уровня моря. Погружение аваншельфа произошло в конце плиоцена, когда в результате тектонических процессов по периферии арктического побережья происходили обширные опускания и шельфовые бассейны океана приобрели свои очертания (Баранова и др., 1968; Дибнер, 1970; Пуминов и др., 1973; Патык-Кара, 1982; Киселев, 1986; Аксенов и др., 1987). К этому же времени, по-видимому, относится возникновение крупных подводных каньонов на шельфе Чукотского и Берингова морей, в выработке которых, наряду с тектоническими процессами, активное участие принадлежало эрозионной деятельности древних речных систем (Линдберг, 1972; Grantz et al., 1980; Carlson, Karl, 1984, 1988)(см. рис.2).

Речная сеть на СВР в общих чертах оформилась уже к концу неогенового времени (Ласточкин, 1977; Коржув, 1979; Пуминов, 1981; Пуминов и др., 1973; Глушкова и др., 1987). В периоды плиоцен-плейстоценовых регрессий восстанавливались крупные древние речные системы, фрагменты затопленных долин которых обнаружены на шельфах всех морей, омывающих регион (рис.3). Как следует из рисунка 3А, гипотетическая речная сеть на шельфе восточных арктических морей была представлена крупной речной системой (Сибирско-Аляскинский комплекс), включавшей реки Колымо-Индибирской низменности, арктического побережья Восточной Чукотки, западного склона Аляски; крупным юго-восточным пригоком этой системы была р. Юкон, текущая на север через каньон Геральда. В северо-западной части Берингова моря существовала речная система (Южно-Чукотский комплекс), в состав которой входили реки южного склона Чукотского полуострова и реки Анадырского лимана, впадавшие в Анадырский залив. Основное направление стока Анадыря (вместе с р. Белой) было в Охотское море через Анадырско-Пенжинскую депрессию

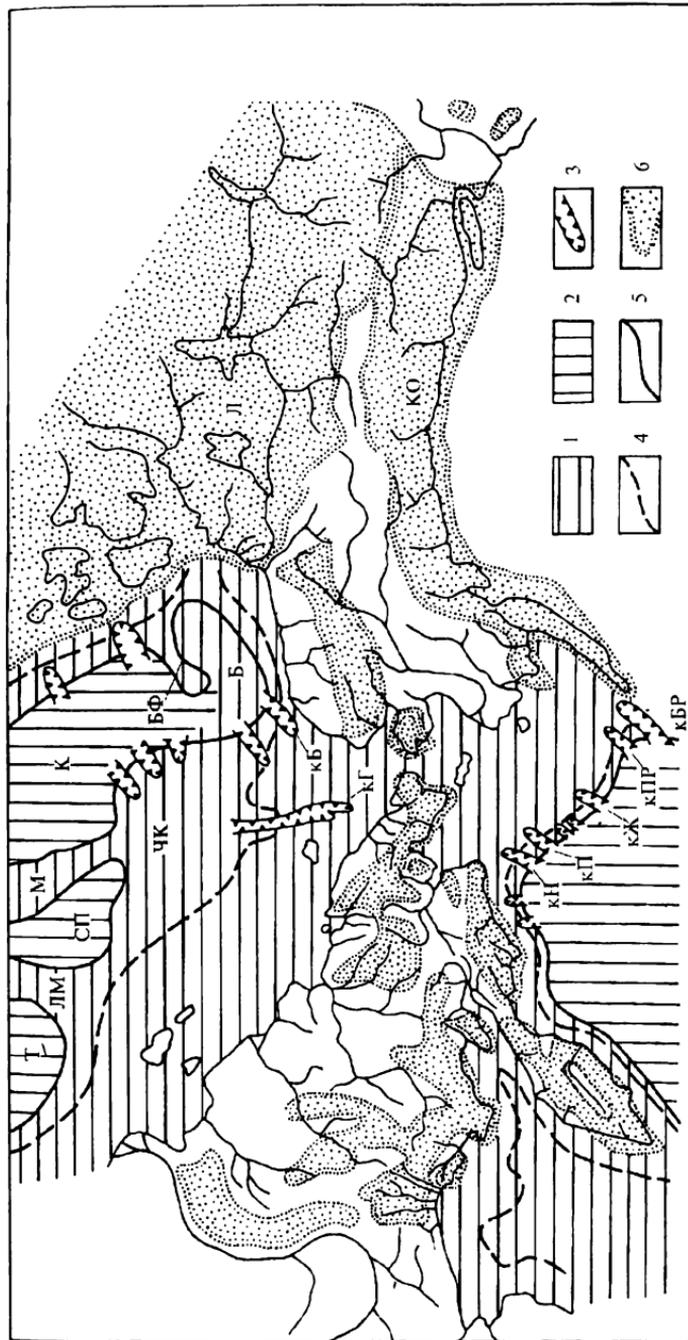


Рис. 2. Карта-схема максимального оледенения и геоморфологии дна морей Восточной Арктики и Северной Пацифики (Карта четвертичных отложений 1965; Дегтяренко, 1984; Киселев, 1986; Беспалый, Глушкова, 1987; Scholl et al., 1970; Hopkins, 1979; Grantz et al., 1980; Carlson, Karl, 1984, 1988; Dredge, Torleifson, 1987; Vincent, Prest, 1987).

1 - участки шельфа, подытия и глубоководные впадины с континентальной корой; 2 - глубоководные впадины с океанической корой; 3 - каньоны; 4 - граница шельфа; 5 - нижняя граница континентального склона; 6 - ледниковые покровы. Ледниковые покровы: Л - Лаврентийский, КО - Кордильерский. Когловины: Б - Бофорта, К - Канадская, Т - Толля, СП - Северный полюс. Подытия: ЛМ - Ломоносова, М - Менделеева, ЧК - Чукотский купол, БФ - Бофорта. Каньоны: кГ - Геральда, кБ - Барроу, кП - Наваринский, кП - Первенец, кЖ - Жемчуг, кПР - Прибылова, кБР - Беринга

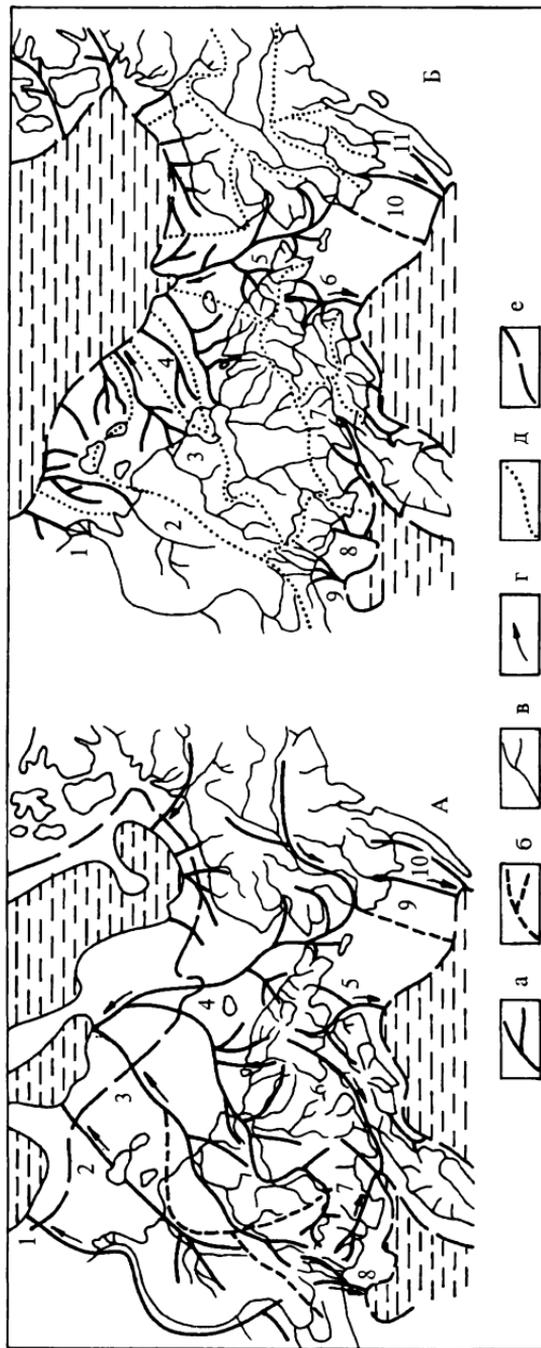


Рис. 3. Топография и гидрография прибережных территорий в периоды позднекайнозойских регрессий моря (Баранова, Блисс, 1964; Карта четвертичных отложений ..., 1965; Баранова и др., 1968; Линдберг, 1972; Дорт-Гольд, Терехова, 1976; Суздальский, 1976; Хопкинс, 1977; Ласточкин, 1977; Норкин, 1967, 1972; Nelson et al., 1974).

А - конфигурация суши и древние речные системы середины плейстоцена (1 - Лена, 2 - Яна, 3 - Индигирка, 4 - Сибирско-Аляскинский речной комплекс, 5 - Южно-Чукотский комплекс, 6 - Анадырский комплекс, 7 - Пенжина, 8 - Тауйский комплекс, 9 - Охотский комплекс, 10 - Кусоквим, 11 - Нушагак).
 Б - то же раннего плейстоцена (1 - Лена, 2 - Яна, 3 - Индигирка, 4 - Кольмо-Чукотский комплекс, 5 - Чукотско-Аляскинский комплекс, 6 - Анадырский комплекс, 7 - Пенжина, 8 - Тауйский комплекс, 9 - Охотский комплекс, 10 - Кусоквим, 11 - Нушагак).

а - древние речные системы, б - фрагменты мionoценовой речной сети, в - современная речная сеть, г - направление течений, д - линии водоразделов, е - граница шельфа (изобата 200 м)

(Анадырско-Пенжинский комплекс) (Дорт-Гольц, Терехова, 1976); с запада в эту реку впадала крупная речная система (Тауйско-Ямский комплекс), протекавшая в восточном направлении через Тауйскую и Ямскую низменности (Баранова и др., 1968). Небольшие речные системы существовали также на месте Охотской группы рек и восточно-камчатском шельфе (район пролива Литке). Река Маккензи и реки арктического склона Аляски впадали в почти замкнутую (вероятно, сильно опресненную) котловину Бофорта, отделенную от Полярного океана крупным поднятием плато Бофорта, имеющем, как и котловина, кору континентального типа (Муратов, 1975; Киселев, 1986; Grantz et al., 1980).

Наиболее существенные перестройки речной сети произошли в результате усиления тектонических процессов на границе плиоцен-плейстоцена и заключались в следующем. В связи с погружением Чукотского аваншельфа прервалась связь р. Индигирка с Сибирско-Аляскинским речным комплексом, который, в свою очередь, распался на две независимые речные системы: Колымо-Чукотскую и Чукотско-Аляскинскую (см. рис. 3,Б). Возникновение водораздела в центральной части Анадырско-Пенжинской депрессии привело к распаду единого Анадырско-Пенжинского комплекса, обособлению Анадыря и Пенжины и становлению этих речных бассейнов в современных очертаниях (Дорт-Гольц, Терехова, 1976). Таким же образом прекратил свое существование Тауйско-Ямский комплекс, распавшийся на реки, впадающие в Тауйскую губу и р. Яма. По-видимому, крупные регрессии моря в среднем плиоцене и раннем плейстоцене были гидрогеократические, т.е. обусловленные именно неотектоническими процессами, поскольку наиболее крупные оледенения, определившие в дальнейшем гляциоэвстатический характер колебаний уровня моря, на СВР происходили в середине-конце плейстоцена (Север Дальнего Востока, 1970; Глушкова, 1982; Глушкова, Прохорова, 1989; Верховская, 1986; Беспалый, Глушкова, 1987). Период между плиоценовой и раннеплейстоценовой регрессиями отличался длительным, существенным повышением уровня моря. На Восточной Чукотке море затапливало все прибрежные низменности и предгорные участки, что привело к образованию комплекса абразионных и абразионно-аккумулятивных террас на высотах 400-700 м (Пуминов и др., 1973; Пуминов, 1975; Иванов, Сухорослов, 1991) и до 180 м в бассейне р. Анадырь (Верховская, 1986). В бассейне Охотского моря береговая линия в это время была близка к современной (Кулаков, 1980), однако в отдельных районах Юго-Западного Приохотья выявлены формы рельефа (террасы) и осадки прибрежно-морского генезиса на абсолютной высоте 150 м (Лебедев и др., 1988). Эта же трансгрессия затопила Колымо-Индигирскую низ-

менность, и ее воды проникли до среднего течения р. Колыма (Чаньшева, Костяев, 1991). Различия в высоте следов плиоцен-раннеплейстоценовой трансгрессии в разных районах СВР, по-видимому, правильно объясняют различной тектонической активностью отдельных участков побережья региона, поэтому высота ее отложений не может свидетельствовать об истинной величине подъема уровня моря (Кулаков, 1980). Следует отметить, что на Аляске - на сопредельном Чукотке п-ве Сьюард уровень моря в течение всего плейстоцена не поднимался выше изогипсы 30-60 м (Sainsbury, 1967; Kaufman et al., 1991). Причиной столь сильных различий в высоте подъема трансгрессирующего моря на разных окраинах Берингии является большая тектоническая мобильность Чукотки по сравнению с Аляской (Петров, 1966; Хопкинс, 1976; Кундышев, 1992), в частности энергетическая оценка подвижности Чукотского полуострова на порядок выше, чем п-ва Сьюард (Филипас, 1973). Этим же объясняется совпадение по срокам морских трансгрессий раннего (Пуминов, 1975) и среднего (Петров, 1966, 1976) плейстоцена с оледенениями на Чукотке, погружение которой, по-видимому, было обусловлено изостатическим действием крупных ледников. На Аляске аналогичное явление имело место лишь в ее южной части, примыкающей к Аляскинскому хребту. В периоды оледенений происходило опускание южного края Юконо-Кускоквимской низменности, что изменяло направление стока Юкона с северного на южное - в юго-восточный район Берингова моря (Hopkins, 1967, 1972, 1979; Kaufman, Hopkins, 1986). Тем не менее на Аляске все оледенения были синхронны с регрессиями, что, в отличие от Чукотки, было свойственно также Восточной и Западной Камчатке (Иванов, 1987; Наумов и др., 1990) и материковому побережью Охотского моря (Кулаков, 1980; Ананьев, 1982; Ананьев и др., 1984; Каплин, 1982 а,б; Беспалый, 1984).

Наиболее достоверные сведения о масштабах и количестве оледенений на СВР относятся ко второй половине плейстоцена. Но в некоторых районах Чукотки, Юго-Западного Приохотья, Восточной Камчатки, Средней Колымы обнаружены ледниковые отложения раннего плейстоцена (Петров, 1965, 1976; Пуминов, 1975; Ананьев и др., 1984; Воскресенский и др., 1984; Чаньшева, 1988). Для п-ва Сьюард отмечены восемь эпизодов роста и деградации ледников начиная с конца плиоцена (Kaufman, Hopkins, 1986; Huston et al., 1990). Самым крупным в приберингийских территориях было среднеплейстоценовое (иллинойское) оледенение (l.c.), но также значительными масштабами отличалось и позднплейстоценовое (висконсинское) оледенение, ледники первой фазы которого (зырянское оледенение) занимали около

40% площади СВР (Беспальный, Глушкова, 1987). Из палеогеографических реконструкций среднего-позднего плейстоцена (рис. 4, 5) важными для формирования фауны пресноводных рыб представляются следующие:

развитие оледенений происходило из постоянных центров, причем почти повсеместно ледники берингоморского побережья СВР выходили на шельф и в отдельные периоды контактировали с отсутствующим морем;

самые мощные ледники (преимущественно сетчатого типа) покрывали Охотско-Колымский водораздел, горные и предгорные районы Камчатки, Корякии, Центральной и Восточной Чукотки;

свободными от ледников также постоянно были низовья Охотско-Кухтуйской депрессии, Кава-Челомджинская, Ямская, Гижигинская, Пенжинская, Анадырская низменности, Центральная Камчатская депрессия, северо-западное и участок северо-восточного побережья (район пролива Литке) Камчатки, Парапольский дол, Средняя и Нижняя Колыма, низовья Индигирки и крупные низменности арктической Чукотки (Чаунская, Амгуэмская, Ванкаремская и Колочинская);

с середины и до конца плейстоцена Анадырский залив существовал уже в виде, близком к современному;

весьма вероятно также, что шельф Чукотского моря в периоды регрессии осушался не полностью (до изобат 55-60 м), и в его центре располагался мелководный морской залив, в который впадали реки арктической Чукотки и Аляски;

синхронно с иллинойским оледенением уровень океана понижался до изобаты 135 м, с висконсинским до 90 м, при этом на шельфах восстанавливались Колымо-Чукотская, Чукотско-Аляскинская и Анадырская речные системы; в центре Берингова пролива существовало крупное мелководное озеро (оз. Мерклина), в которое впадали реки противоположных склонов континентов, а также с о-ва Св. Лаврентия и из залива Нортон;

на северокамчатском шельфе вновь возникала древняя речная система прол. Литке, включавшая реки северо-восточного склона Камчатки от р. Ука до р. Белая и реки о-ва Карагинский; по мощности эта древняя река была сопоставима с р. Камчатка;

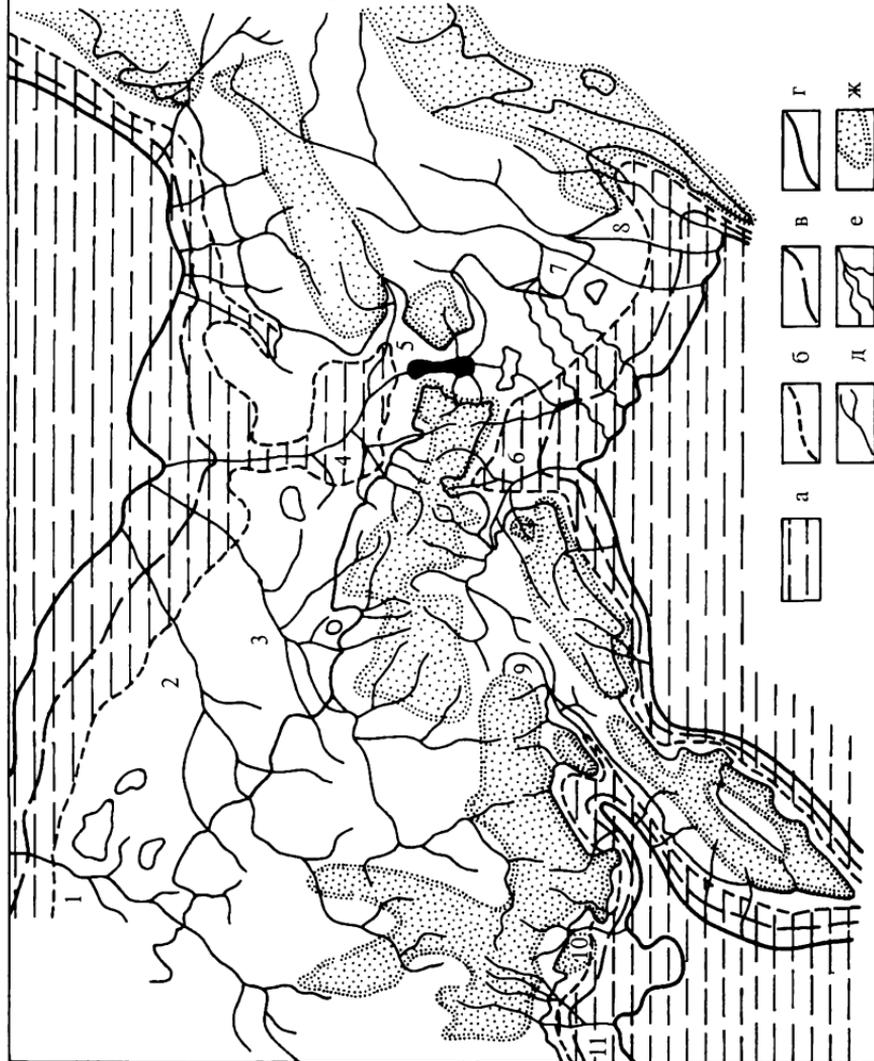
на шельфе Охотского моря соединение могло быть только между близлежащими реками в Пенжинской и Тауйской губах, Охотско-Кухтуйской депрессии;

современный уровень моря установился примерно 3-4 тыс. лет назад, причем подъем вод последней трансгрессии был относительно медленный - 6 м за 1 тыс. лет;

Рис. 4. Топография и гидрография прибрежных территорий в периоды регрессии моря среднего и позднего плейстоцена (Баранова и др., 1968; Юрлев, 1974; Холкин, 1976; Кошуров и др., 1979; Иванова, 1986, 1987; Наумов и др., 1990; Hopkins, 1967, 1972; Grantz et al., 1980; Carlson, Karl, 1984).

Речные бассейны: 1 - Яна, 2 - Пндигирка, 3 - Кольмо-Чукотский речной комплекс, 4 - Чукотско-Алешинский комплекс, 5 - оз. Мерклина, 6 - Анадырский комплекс, 7 - р. Юкон, 8 - р. Кукоквин, 9 - Пенжина, 10 - реки Тауйской губы, 11 - охотская группа рек.

а - море, б - изобата 55-60 м, в - изобата 100 м, г - изобата 200 м, д - речная сеть, е - флукуация русла р.Юкон, ж - ледники



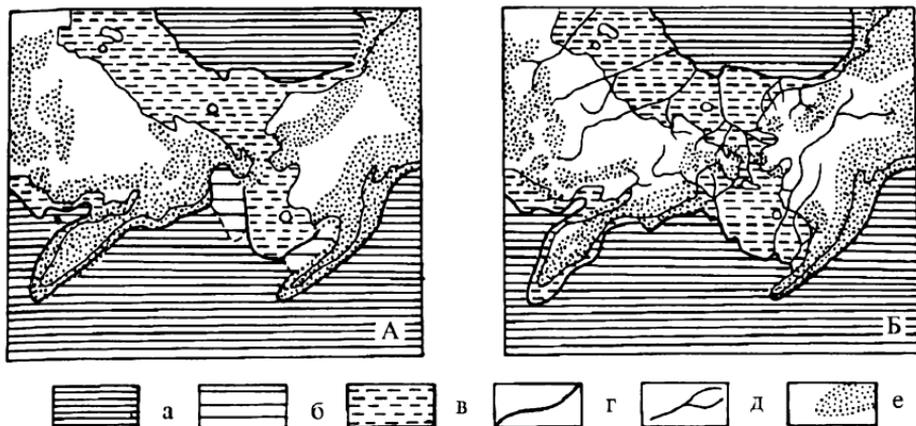
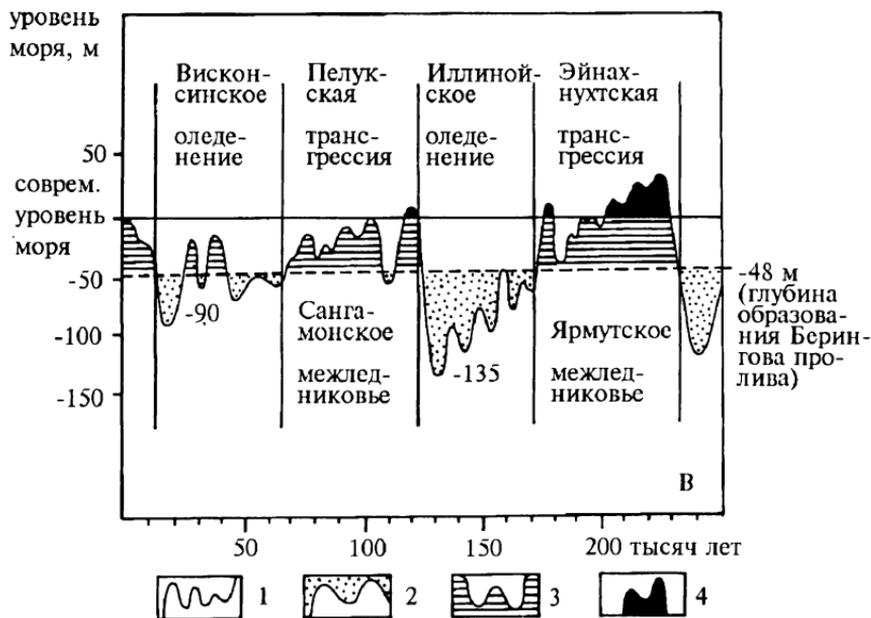


Рис. 5. Топография и гидрография приберингийских территорий в периоды иллинойского (средний плейстоцен)(А) и висконсинского (поздний плейстоцен)(Б) оледенений. а - море, б - морские мелководья, в - шельф, г - граница шельфа, д - речная сеть, е - ледники



Кривая изменения уровня моря в районах приберингийских территорий за последние 250 тыс. лет (В) (Хопкинс, 1976).
 1 - изменение уровня моря, 2 - периоды существования Берингийской суши, 3 - трансгрессии моря после образования Берингова пролива, 4 - трансгрессии, превышающие современный уровень моря

с окончанием последнего оледенения связаны перестройки только верховых участков рек, причем особенно широко на СВР были распространены вершинные и боковые перехваты в приводораздельных районах, а также переливания рек в сторону тектонически обусловленных наклонов отдельных участков межгорных впадин;

несмотря на прогрессирующее с конца плиоцена похолодание, климат приберингийских территорий в целом оставался благоприятным для обитателей пресных водоемов и, скорее всего, не оказал какого-либо существенного влияния на формирование современной ихтиофауны.

4.3. Гипотеза формирования биологического разнообразия пресноводной ихтиофауны Северо-Востока России (синтез биогеографических и палеогеографических данных)

Если провести анализ современного распространения общих и близкородственных для Азии и Северной Америки типично пресноводных видов рыб, которые способны расселяться только в пределах речных бассейнов (сибирский хариус, обыкновенный и карликовый вальки, берингийская дальия, щука, чукучан, речной голянь, окунь), то становится видно, что оно необъяснимо при существующем в настоящее время положении береговой линии (Линдберг, 1972; Черешнев, 1992 б) (рис. 6). К тому же на шельфах не обнаружены соединения подводных долин, бывших продолжением во время регрессий чукотских и аляскинских рек. Почти все перечисленные виды имеют широкий разрыв ареалов на Восточной Чукотке, а карликовый валек, окунь и голянь, кроме того, на Аляске. В целом пресноводная ихтиофауна Азии к востоку от Колымы бедная с мозаичным распространением видов, тогда как на Аляске состав фауны богаче и удивительно однообразный - щука, обыкновенный валек, чукучан и аляскинский хариус (а на западном побережье к ним присоединяется дальия), вместе с другими группами рыб практически везде встречаются вместе (McPhail, Lindsey, 1970; Lindsey, McPhail, 1986). Очень похожая ситуация на таковую в северных районах СВР наблюдается в реках Охотского моря, где весьма большие разрывы ареалов имеются у камчатского хариуса, щуки, валька, озерного голяня; чукучана здесь нет, а окунь встречается только в охотской группе рек (Черешнев, 1990). Вместе с тем современные климатические условия СВР вполне благоприятны для обитания отсутствующих в отдельных речных бассейнах типично пресноводных и большинства других рыб

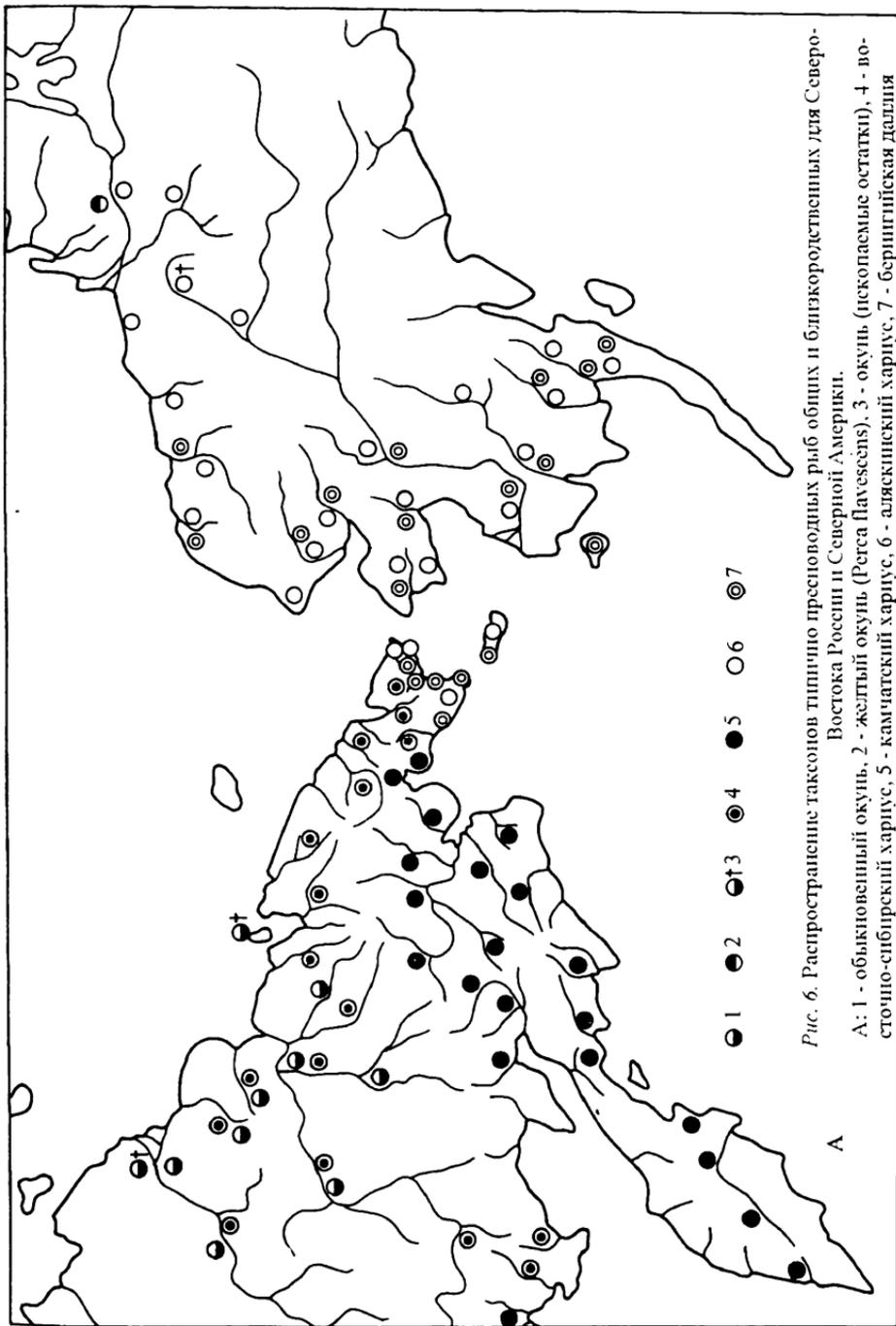


Рис. 6. Распространение таксонов типично пресноводных рыб общин и близкородственных для Северо-Востока России и Северной Америки.

А: 1 - обыкновенный окунь, 2 - желтый окунь (Perca flavescens), 3 - окунь (ископаемые остатки), 4 - восточно-сибирский хариус, 5 - камчатский хариус, 6 - аляскинский хариус, 7 - берингийская дальня

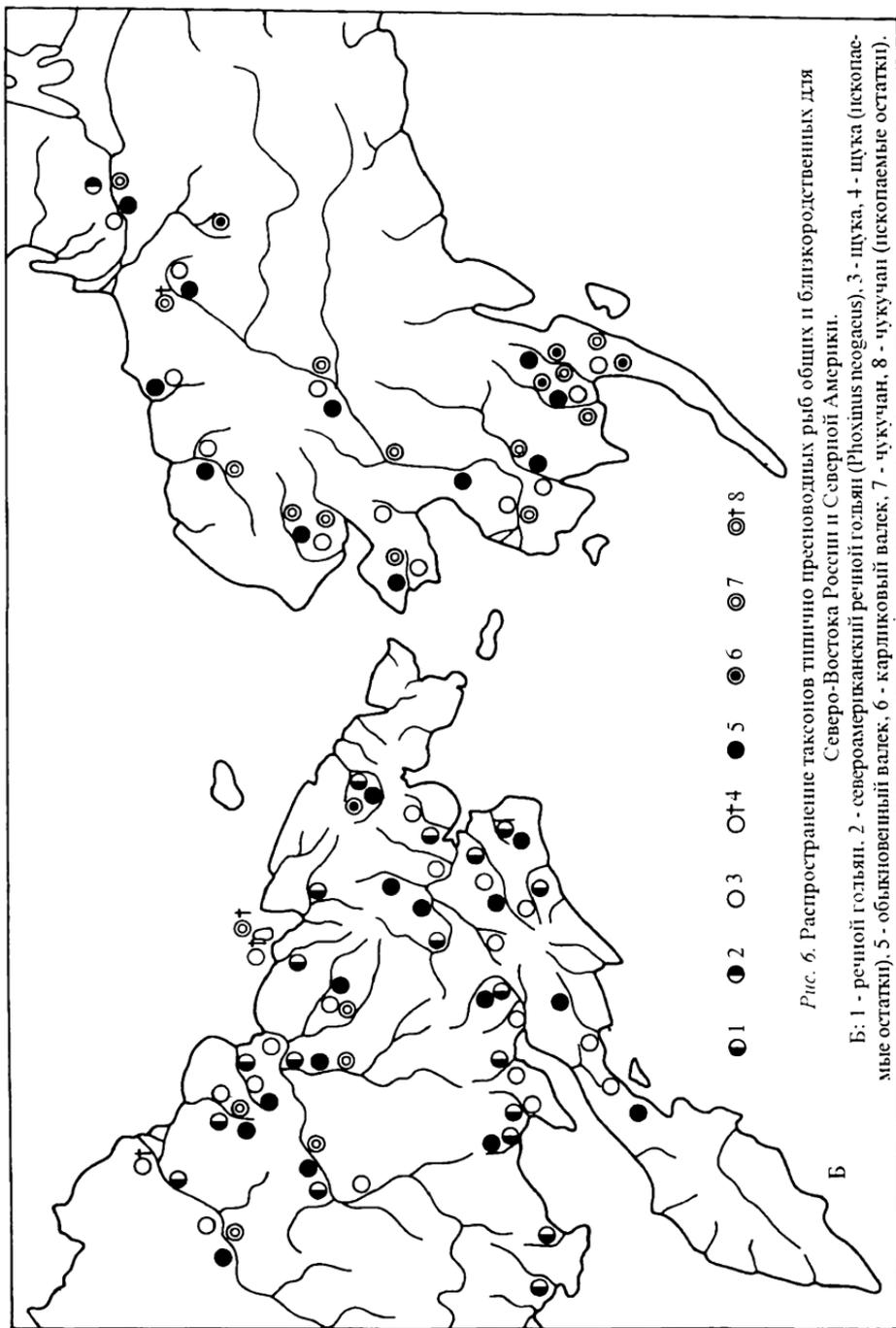


Рис. 6. Распространение таксонов типично пресноводных рыб общих и близкородственных для Северо-Востока России и Северной Америки.

Б: 1 - речной гольян, 2 - североамериканский речной гольян (*Phoxinus neogaeus*), 3 - щука, 4 - щука (ископаемые остатки), 5 - обыкновенный валеж, 6 - карликовый валеж, 7 - чукучан, 8 - чукучан (ископаемые остатки).

Б

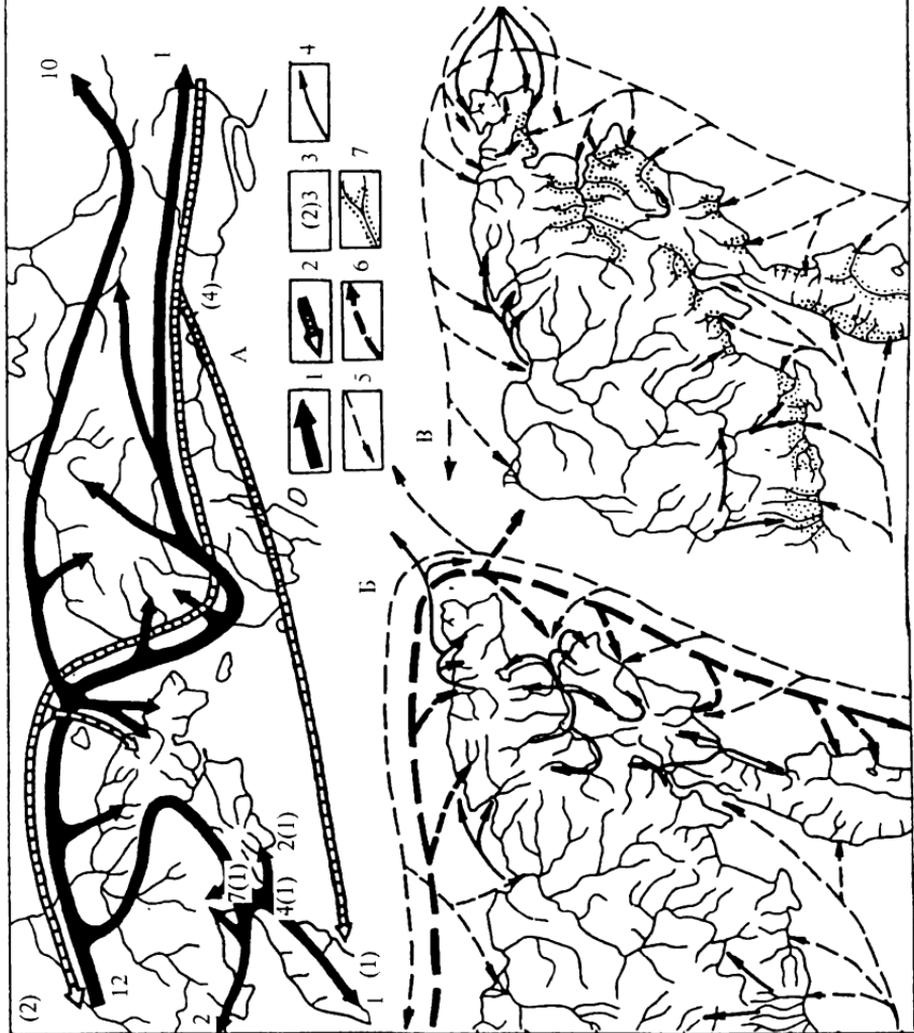
(см. главу 3). Такие особенности ихтиофауны рек азиатских приберингийских территорий обусловлены, на наш взгляд, исключительно историческими причинами.

Поскольку общие типично пресноводные таксоны рыб приберингийских территорий различаются географией и геологическим возрастом происхождения, но способны расселяться только в пределах пресных вод, их современное распространение объяснимо лишь при признании наличия у них в прошлом единых, непрерывных азиатско-аляскинских ареалов. На это же указывают и палеонтологические материалы. В свою очередь, как следует из 2-го положения биогеографического "Правил взаимного определения" Г.У. Линдберга (1972), такие ареалы предполагают генетические связи между реками, в которых обитают общие или близкородственные виды рыб. Иными словами, допустить возможность соединения в единую речную систему азиатских (начиная от р. Индигирка) и аляскинских (включая р. Маккензи) рек в одну из регрессий на шельфе арктических морей, а на берингово-морском шельфе слияние Анадыря и Юкона вместе с реками южных склонов Берингии. Хотя такие соединения арктических рек не прослеживаются (подводные долины обрываются у края шельфов), их ориентация на арктическом шельфе позволяет предположить, что они в прошлом все же могли сливаться далеко к северу — на Чукотском аваншельфе (Карта четвертичных отложений ..., 1965; Ласточкин, 1977). Это предположение вполне согласуется с биогеографическими фактами, а также со сведениями о палеогеографии аваншельфа, имеющего субаэральный рельеф, кору континентального типа и погрузившегося именно в конце плиоцена (см. раздел 4.2). Совокупность изложенных аргументов не противоречит реконструкции на арктическом шельфе Берингии гипотетической единой сибирско-аляскинской речной системы (см. рис. 3,А), по которой в середине плиоцена происходило расселение рыб между континентами. Оно не могло произойти позднее, поскольку с опусканием аваншельфа прервалась связь крупных азиатских рек не только с аляскинскими, но и между собой (см. рис. 3,Б).

Именно в плиоцене и только по рекам арктической Берингии происходило самое массовое (по числу таксонов) расселение рыб (рис. 7). К этому времени уже довольно резко обозначалась тенденция глобального похолодания Северного полушария, в т.ч. на территории Берингии, где широко распространились тундровые растительные сообщества (Бискэ, 1975; Величко, 1982). Похолодание способствовало расцвету холодолюбивых и эврибионтных групп сиговых и лососевых рыб. Поскольку, не без основания, Восточную Сибирь считают самым крупным центром эволюции сиговых рыб (Дрягин, 1933; Шапошникова, 1976, 1977; Решетников, 1980; Сычевская, 1988; Smith, 1957),

Рис. 7 Гипотетические пути расселения пресноводных рыб в водоемах прибрежных территорий и Северо-Востока России (А - середина-конец плейстоцена, В - ранний плейстоцен, В - средний-поздний плейстоцен, голоцен).

1 - расселение из Азии, 2 - расселение из Америки, 3 - предполагаемое количество видов (американские по происхождению таксоны приведены в скобках), 4 - расселение между смежными речными бассейнами по перекатам верховьев или при слиянии на узлом шельфе, 5, 6 - расселение по опресненным прибрежьям и морским акваториям (для эвригалльных рыб), 7 - основные районы воспроизводства проходных лососевых и корюшковых рыб



можно предполагать, что интенсивное формо- и видообразование у них сопровождалось увеличением численности популяций и активным расселением в поисках свободных экологических ниш и пищевых ресурсов. Поэтому, вероятно, вместе со щукой, окунем, хариусом, голяном из Азии в Северную Америку вселились предковые формы североамериканских ряпушек, давшие "букет видов" в Великих озерах, и пыжьяновидного сига, от которого произошел сельдевидный сиг (*Clupeaformis*). Не исключено, что сиговые расселялись первыми, а за ними следовали щука и окунь, для которых сиги, их молодь и икра излюбленная и доминирующая в рационе пища в водоемах Севера (Новиков, 1966; Кириллов, 1972; Решетников, 1980). Если принять гипотезу не о североамериканском, а об азиатском происхождении рода *Proscopium* (Решетников, 1980), то плиоценовая палеогеографическая ситуация была благоприятна для проникновения в Северную Америку предковых форм вальков, давших (подобно ряпушкам в Великих озерах) "букет видов" в оз. Бэр. Но это не противоречит противоположной точке зрения (Smith, 1957) и вселению уже существовавших обыкновенного и карликового вальков в Азию из Северной Америки. Этим же путем вместе с ними или несколько позже проник в Азию чукучан, который в силу своей исходной лимнофильности смог заселить лишь Колыму и Индигирку, тогда как ярко выраженный реофил обыкновенный валец через перехваты верховьев заселил р. Лена и достиг правых (горных) притоков р. Енисей. Особенности распространения и направление морфологической специализации в семействе дальневых рыб позволяют предположить проникновение предковой формы берингийской дальли в бассейн р. Юкон также уже в плиоцене (Балушкин, Черешнев, 1982).

В целом в плиоцене азиатские мигранты значительно превосходили по числу таксонов североамериканских, что отмечено также для наземных млекопитающих, пресноводных моллюсков, растений и объясняется наличием на североамериканском континенте значительного свободного экологического пространства, возникшего в связи с вымиранием теплолюбивой третичной фауны и флоры под воздействием начавшегося глобального похолодания (Шер, 1971; Юрцев, 1974, 1981; Старобогатов, 1986; Reprening, 1967; и др.) Вероятно, последнее справедливо и в отношении пресноводных рыб, поскольку при условии обитания в плиоценовых реках Аляски богатой и разнообразной местной фауны для нее не было преград, чтобы вселиться в Азию, но этого в действительности не произошло.

Судя по характеру распространения и таксономической обособленности, первыми вселенцами из Азии, достигшими р. Маккензи и проникшими далеко к югу до Великих озер, были предковые формы ряпушковидных и сельдевидного сигов, аляскинского хариуса, желто-

го окуня, тонкочешуйного гольяна. Все они сформировались как отдельные таксоны в условиях длительной изоляции в бассейне Великих озер и вторично заселили р. Маккензи, но уже с юга, после окончания последнего оледенения (Lindsey, McPhail, 1986). Весьма вероятным было вселение вместе с этими формами и щуки, а в обратном направлении чукучана и вальков. Однако следующая группа азиатских видов, большинство из которых (исключая дальневых рыб) эвригалитные виды - нельма, омуль, сибирская ряпушка, чир, сиг-пыжьян, возможно налим, вселились несколько позднее, поскольку их современное распространение ограничено в основном Аляской. Весьма вероятно, что в реках арктической Берингии были широко распространены, кроме перечисленных, гольцовые рыбы, а в реках ее южной части плиоценовые формы лососей родов *Oncorhynchus* и *Parasalmo*, а также колюшковые и корюшковые рыбы (Клюканов, 1977; Сычевская, 1986).

Согласно палеогеографическим данным уже в плиоцене не могло быть соединения на беринговоморском шельфе Анадыря и Юкона (см. раздел 4.2), о чем свидетельствуют и довольно сильные различия в составе фауны рыб этих рек. Но именно в плиоцене из сопредельной Колымы в Анадырь вселилась довольно большая группа рыб, большинство из которых по существовавшей тогда единой Анадырско-Пенжинской системе заселили и бассейн р. Пенжина (чир, валец, сиг-востряк, щука, камчатский хариус, налим, озерный и речной гольяны). Учитывая довольно длительный срок существования этой речной системы (вероятно, не менее 4 млн лет), можно предположить, что именно здесь от предковых популяций возникли сиг-востряк, камчатский хариус, "бореальные" формы чира и обыкновенного валька, а также особая популяционная группировка щуки (см. раздел 1.3). Отсюда камчатский хариус и озерный гольян смогли проникнуть в правые притоки Анадырско-Пенжинской системы - в р. Гижига (только хариус) и Тауйско-Ямский комплекс, а через перехваты верховьев (например - рек Таловка и Вывенка) хариус вместе с вальком, щукой и налимом заселили реки северо-восточного побережья Камчатки, впадающие в заливы Корфа и Олюторский, а также пролив Литке. Затем хариус, но уже без перечисленных видов, через смежные верховья проник в р. Камчатка и дальше к югу в р. Большая. Скорее всего хариус расселялся первым и максимально использовал все возможные пути для расширения ареала. Распространившиеся позднее валец, щука и налим не смогли в точности повторить маршруты его расселения либо в связи с уже возникшими механическими преградами (увеличение высоты водоразделов) для всех трех видов, либо в связи с особенностями экологии (приуроченность к озерным и речным равнинным биотопам) для щуки и налима.

Относительно состава ихтиофауны рек Охотского моря к югу от Пенжинской губы многое остается неясным, поскольку к очевидным плиоценовым вселенцам можно отнести только камчатского хариуса и озерного гольяна, а также очень редкого сига - камчатскую ряпушку, известную по единичной находке в бассейне р. Облуковина (Западная Камчатка) (Куренков, Остроумов, 1965). Т.к. Амур в это время впадал в Японское море (Линдберг, 1972), исключалась возможность расселения его фауны к северу. По-видимому, как и в реках южной части Берингии, в охотоморских были широко распространены корюшковые и колюшковые рыбы.

Один из наиболее вероятных районов, в котором могло произойти вселение колымской фауны в р. Анадырь, высокогорная Мечекрынотвеевская впадина с одноименной рекой, расположенная примерно в 30 км к югу от оз. Эльгыгытгын. В прошлом эта река была верховьем р. Малый Анной, но в плиоцене произошло тектоническое опускание впадины и перераспределение стока значительного (около 100 км) участка реки в бассейн р. Анадырь (Белый, 1993 а,б). Судя по геоморфологии и наличию глинистых отложений, впадину занимало крупное озеро, в котором могли обитать относительно большие популяции рыб, что гарантировало успех при вселении. Реальность такого пути подтверждают живущие в оз. Эльгыгытгын гольцы арктической группы - боганидская и эндемичная малоротая палии. К их предполагаемому вселению оз. Эльгыгытгын уже существовало (Гуров, Гурова, 1981; Белый, 1993 а) и в нем скорее всего обитала длинноперая палия - возможно, единственный реликт позднетретичной пресноводной ихтиофауны СВР, близкий к гипотетическому предку гольцовых рыб (Черешнев, Скопец, 1990). Такие колымские виды, как чукучан и окунь типичные обитатели равнинных участков рек и озер, по-видимому, в силу особенностей экологии не смогли достигнуть горной р. Мечекрынотвеев и вселиться по ней в р. Анадырь.

Значительный подъем уровня моря на границе плиоцена и плейстоцена восстановил связь между океанами и затопил древние речные системы шельфа, разрушив единые ареалы пресноводных рыб. В это же время произошел распад Анадырско-Пенжинской речной системы и разобщение стока в Берингово (р. Анадырь) и Охотское (р. Пенжина) моря (Дорт-Гольц, Терехова, 1976). Несомненно, только после этого события произошло вселение в реки Пенжинской губы предковой формы пенжинского омуля. Пути его появления здесь неясны, как, впрочем, и двух других эндемичных сегов - сига-хадары *S. chadary* и амурского сига *S. ussuriensis*, обитающих в р. Амур и некоторых реках юго-западной части Охотского моря (Берг, 1948 а); возможно, предковые формы последних видов проникли в Амур через смежные верховья из Лены (Шапошникова, 1976). Вместе с омулем реки побережья засе-

лила форма пестроногого подкаменника, сумевшего проникнуть через водораздел в реки Северо-Восточной Камчатки и в верховья сибирских рек (Колыма, Индигирка, Лена) (Черешнев, 1982 а).

Образование Берингова пролива после длительной плиоценовой регрессии имело большое значение для эволюции морской и пресноводной фауны Полярного бассейна и Северной Пацифики (Андряшев, 1939; Световидов, 1948; Шмидт, 1950; Линдберг, 1972; Кафанов, 1979; и мн. др.). Из Тихого океана проникли в Арктику и даже достигли Атлантики автохтонные корюшковые рыбы, дивергировавшие с образованием нового вида (европейская корюшка) и подвидов (восточно-американская корюшка и атлантическая мойва); по арктическому побережью расселилась малоротая корюшка, образовавшая на СВР жилую, озерную, форму - корюшку Дрягина (Клюканов, 1977). Однако в обратном направлении вселилось большее количество таксонов (см. рис. 7,а). Впервые проникли гольцы арктической группы и предки тихоокеанской группы рода, от которых произошли тихоокеанские формы мальма и ее подвиды, кунджа, эндемичные гольцы Камчатки (оз. Кроноцкое) (Викторовский, 1978). Позднее обособились голец Таранца Чукотки и голец Леванидова Охотского моря (Глубоковский и др., 1979; Черешнев и др., 1989). Вероятно, вместе с гольцами вселилась предковая форма берингийского омуля, нельма, сиг-пыжьян, чир, ряпушка и налим. Хотя последние 3 вида впервые могли проникнуть в Берингово море через верховья Колымы и Анадыря, скорее всего их инвазия в берингоморский бассейн была неоднократной и происходила в периоды трансгрессий.

Главное и принципиальное различие в путях формирования пресноводной ихтиофауны рек северной (Восточная Чукотка, Корякское нагорье) и южной (побережье Охотского моря, включая западную Камчатку) частей СВР заключалось в следующем.

На протяжении всего плиоцен-плейстоцена отсутствовали условия для вселения рыб в реки материкового побережья Охотского моря через верховья из сопредельных сибирских рек (Колымы, Индигирки и Лены). Такая возможность, естественно, исключалась во время развития мощных ледниковых щитов четырех плейстоценовых оледенений (см. рис. 4) и, судя по составу ихтиофауны, появилась только после последнего оледенения и всего лишь в нескольких районах: Колыма - Наяхан; Колыма - Яма, Ола, Армань; Индигирка, Лена - охотская группа рек. Именно в районах верховьев охотской группы рек существовал самый крупный, доступный для различных экологических групп рыб путь расселения. Скорее всего он проходил по приледниковым озерам, расположенным в межгорных впадинах (Ананьев и др., 1984). По-видимому, именно после окончания последнего оледенения реки побережья заселили тихоокеанские лососи и проходные гольцы,

хотя в некоторых речных бассейнах, не подвергавшихся оледенению, возраст популяций может быть и среднеплейстоценовым. Реки огромной по протяженности территории Западной Камчатки, лишенные типично пресноводных и многих других эвригаллиных пресноводных рыб, были изолированы от сопредельных речных бассейнов обширными ледниками (с востока и севера) и неосушавшимися морскими районами (с севера и запада). Поэтому ихтиофауна этого побережья состоит исключительно из эвригаллиных проходных лососевых, корюшковых и колюшковых рыб, заселивших реки также после исчезновения ледников последнего оледенения, заполнявших многие речные долины. Удивительно, что такой крупный бассейн, как р. Пенжина, оказал слишком незначительное влияние на формирование пресноводной ихтиофауны побережья Охотского моря. Рыбы из р. Пенжина в плейстоцене расселялись только в пределах северной части Пенжинской губы - в реки Парень и Таловка, причем неравноценно, поскольку даже такие эвригаллиные виды, как пенжинский омуль, чир, сиг-вожж, проникли только в р. Таловка, но отсутствуют в р. Парень.

В отличие от охотоморского района, в северной части СВР формирование ихтиофауны происходило на протяжении всего плейстоцена и состояло из нескольких этапов. Главный из них - расселение рыб в регрессию раннего плейстоцена в пределах Анадырской низменности, в реки Анадырского лимана (Канчалан, Великая) и сопредельные речные бассейны, входившие в состав Анадырского речного комплекса. Так, к северу, в реки Залива Креста, впервые проникли камчатский хариус и ряпушка. Эти же виды вместе с вальком, чиром, сигом-пыжьяном, налимом и речным гольяном заселили речные бассейны к югу от Анадырского лимана (реки Туманская, Алькатваам). Но в р. Хатырка, впадающую в море значительно южнее устья Анадырского комплекса, ряпушка, камчатский хариус, щука, речной гольян и налим проникли через смежные верховья из р. Великая.

На арктическом побережье Берингии восстанавливались ареалы видов и фауны рек Колымо-Чукотского и уже изолированного от него Чукотско-Аляскинского комплексов (см. рис. 3, А, Б).

В дальнейшем в ихтиофауне рек Анадырской низменности особых изменений не происходило, за исключением вселения в среднем-позднем плейстоцене тихоокеанских лососей, проходных гольцов из южных районов Берингова моря и слизистого подкаменщика со стороны Аляски. Этот район вместе с Пенжинской низменностью оставался одним из самых крупных рефугиумов для пресноводных рыб на СВР. Однако значение Анадыря и Пенжины как центров расселения рыб ограниченное, поскольку эти бассейны на протяжении плейстоцена не изменяли направление стока. В этом отношении показателен пример Юкона, неоднократная флюктуация русла которого в плей-

стоцене способствовала чрезвычайно широкому расселению рыб на огромной территории Западной Аляски. Другим аналогичным примером может служить Амур, также изменявший направление стока в весьма широких пределах (Линдберг, 1972). Юкон, кроме того, был самым крупным рефугиумом для рыб на Аляске, и в его бассейне так же, как и в Анадыре, возникли эндемичные формы гольцов, сигов и ряпушек. Весьма вероятно, что и такие таксоны, как берингийский омуль, аляскинский хариус и берингийская дальия, связаны своим происхождением именно с р. Юкон.

По-видимому, для расселения рыб на обширной территории, кроме перехватов верховьев или слияния русл сопредельных рек на шельфе в периоды регрессий моря, именно изменение направления стока в широких пределах (как у р. Юкон) имеет наиболее важное значение. Поэтому становится понятно, почему из рек Колымо-Индибирской низменности на протяжении всего плейстоцена не проник к востоку ни один из видов рыб, в т.ч. такие эвригалинные, как осетр, омуль, сельма, муксун, пелядь. Речные бассейны этого региона служили самым крупным рефугиумом на СВР, но конфигурация их низменных участков изменялась крайне незначительно и была близка к современной. Поэтому рефугиумы на территории региона выполняли роль центров, скорее, сохранения ихтиофауны и морфоэкологической дивергенции рыб, а не центров расселения. Длительность существования и палеогеографическая стабильность рефугиумов на СВР способствовали формированию биологического разнообразия ихтиофауны за счет процессов дивергенции и формообразования на популяционном и видовом уровнях. Эти же условия были (и остаются в настоящее время) благоприятны для возникновения рыбных сообществ с устойчивыми и многообразными функциональными связями, а также для сохранения высокой численности популяций обитающих здесь рыб. Не случайно именно в речных бассейнах-рефугиумах находятся основные районы воспроизводства сиговых рыб (только Колымо-Индибирский регион, бассейн р. Анадырь), тихоокеанских лососей, проходных гольцов, хариусов, корюшковых рыб, достигающих здесь очень значительной численности и высокого популяционного разнообразия (Черешнев и др., 1994).

Наиболее существенные трансформации произошли с пресноводной ихтиофауной Восточной Чукотки во второй половине плейстоцена. Синхронное воздействие трансгрессии моря и среднеплейстоценового оледенения в восточных районах региона приводило к уничтожению речных экосистем, оставив мало шансов на выживание не только типично пресноводным, но и эвригалинным рыбам. Именно этим обстоятельством объясняется полное отсутствие типично пресноводных рыб во многих коротких реках южного побережья Чукотского полу-

острова, где доминируют проходные лососевые, корюшковые и колюшковые рыбы (Черешнев, 1990).

Наиболее крупным рефугиумом на Восточной Чукотке был бассейн р. Амгуэма, ихтиофауна которой содержит древние виды (амгуэмская даллия, обыкновенный и карликовый вальки), а также отличается большим разнообразием форм гольцов и ряпушек. Хотя позднеплейстоценовое оледенение проходило в регрессивную фазу (Иванов, 1986; Верховская, Кундышев, 1987), условия среды обитания рыб были крайне суровыми, особенно на арктическом побережье, где (в Чаунской губе) происходило вымирание даже относительно холодолюбивых рыб, вселившихся из бассейна р. Колыма (Назаркин, 1992). Скорее всего именно в последнюю регрессию произошло проникновение в водоемы крайних восточных районов Чукотского полуострова берингийской даллии, аляскинского хариуса и берингийского омуля по речным системам Центральной Берингии, где рефугиумом служило крупное оз. Мерклина (см. рис. 4). Весьма вероятно также генетическая принадлежность ряпушек и налима из озер азиатского побережья Берингова пролива (Коолень, район залива Лаврентия) к популяциям, обитавшим в этой речной системе и имеющим аляскинское происхождение.

С деградацией ледников последнего оледенения связано окончательное формирование биологического разнообразия ихтиофауны Восточной Чукотки, когда происходило расселение рыб по приледниковым озерам, связавшим смежные верховья рек бассейнов Чукотского и Берингова морей. Такие районы фиксируются по фауне рыб в Колочинско-Мечигменской низменности, на водоразделе между реками Ванкарем и Эргувеем (оз. Пичхын-Миитхын). С этого же времени началось заселение рек Восточной Чукотки тихоокеанскими лососями (по-видимому, как азиатскими, так и аляскинскими популяциями), а также проходными гольцами - мальмой и гольцом Таранца.

В североамериканских районах Берингийской области так же, как и в азиатских, основной состав ихтиофауны сложился уже к среднему плейстоцену и впоследствии происходило лишь некоторое его обогащение за счет эвригаллиных мигрантов с юга и окончательное формирование ареалов видов. Принципиально иная ситуация существовала в двух крупных речных бассейнах Юкон и особенно Маккензи, составляющего восточное обрамление Берингийской области. Р. Маккензи, долина которой была почти полностью покрыта ледником висконсинского оледенения, рыбы заселили только после деградации ледника, причем около 30 видов типично пресноводных рыб (из 46 видов всей фауны) проникли с юга из бассейнов рек Миссисипи и Миссури через систему крупных приледниковых озер (Lindsey, McPhail, 1986). Из состава этих мигрантов 8 видов вселились также в

р. Юкон. Связи двух других крупных, но азиатских речных бассейнов у западной окраины Берингийской области Колымы и Анадыря с сопредельными сибирскими реками были намного слабее и существовали только у Колымы. В эту реку в позднем плейстоцене из Индигирки проникли лишь 7 видов (из 34 всей фауны), тогда как ихтиофауна Анадыря не получила дополнительно ни одного нового таксона типично пресноводных рыб с плиоценового времени.

Разумеется, предложенную гипотезу следует рассматривать как очередной этап обобщения накопленных знаний по данной проблеме. Возможно, некоторая корректировка отдельных ситуаций будет внесена после проведения дополнительных таксономических исследований, поскольку ранг ряда форм остается неясным или спорным. Однако эти изменения в целом вряд ли существенно повлияют на основные выводы гипотезы формирования биологического разнообразия пресноводной ихтиофауны СВР.

ТЕОРЕТИЧЕСКОЕ И ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ИЗУЧЕНИЯ БИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ПРЕСНОВОДНОЙ ИХТИОФАУНЫ СЕВЕРО-ВОСТОКА РОССИИ

5.1. Реконструкция палеогеографии и климата Берингии в плиоцен-плейстоцене

Способность пресноводных рыб, равно как и других групп пресноводных животных со сходной вагильностью, расселяться только в пределах пресных вод позволяет использовать их в качестве биогеографических индикаторов генетических связей между фаунами речных бассейнов и, следовательно, между самими речными бассейнами в прошлом (Линдберг, 1972). При этом не имеет значения способ соединения между бассейнами через системы приледниковых озер, тектонически обусловленные перехваты верховьев, слияние в единую речную систему на шельфе в период понижения уровня моря. Кроме того, зная таксономический состав фауны гидробионтов и особенности их экологии, можно судить о палеоклиматической обстановке речного бассейна, в котором они обитают, а также окружающих территорий суши (Старобогатов, 1970; Линдберг, 1972; Леванидова, 1982). Поэтому биогеографические данные могут быть использованы для проверки и коррекции существующих палеогеографических реконструкций и гипотез (Линдберг, 1972; Черешнев, 1986 б).

Факты обитания, особенности распространения и видового состава фауны рыб и водных беспозвоночных, различающихся географией и геологическим возрастом происхождения, а также эволюционной продвинутостью в водоемах СВР и в целом Берингии, позволяют серьезно усомниться в реальности гипотезы (Шило, Томирдиаро, 1981), постулирующей настолько сильное похолодание при оледенениях, которое влекло за собой полное, многовековое промерзание водоемов (в т. ч. крупных) и исчезновение в них жизни. Напротив, убедительным доказательством обратного, кроме данных о современной биоте пресных водоемов Берингии, служат ископаемые находки костей пресноводных рыб, остатков высшей водной растительности, раковин моллюсков, водных беспозвоночных в отложениях периодов плейстоценовых оледенений, в т. ч. в так называемой едомной свите

(Лебедев, 1960; Васьковский, 1963; Юрцев, 1981; Назаркин, 1992; Cumba et al., 1981; и др.). Совокупность всех этих фактов не позволяет согласиться и с максималистскими построениями, касающимися мощности, характера и масштаба оледенений, согласно которым большая часть территории СВР и значительные участки берингийского шельфа были покрыты сплошным ледниковым щитом, достигавшим толщины 800-1000 м (Сакс, 1948; Гасанов, 1969; Хопкинс, 1976; Гросвальд, Возовик, 1982; Возовик и др., 1982; Беспалый, Глушкова, 1987; Hopkins, 1972).

Кроме того, учитывая, что развитие оледенений происходило во время низкого стояния моря, предполагаемое полное промерзание речных систем исключило бы их существование на шельфе. Однако затопленные русла древних рек обнаружены во многих районах шельфа, и их субэдральное происхождение вряд ли может быть оспорено (Линдберг, 1972; Ласточкин, 1977; Бирюков и др., 1982; Вольнев и др., 1982; Зархидзе и др., 1984; Морозова, 1985; Никифоров, 1989; Nelson et al., 1974; McManus et al., 1983; McManus, Creager, 1984).

Биогеографические данные противоречат также явно завышенным высотам трансгрессий моря, достигавшим в некоторых районах Восточной Чукотки 200-700 м (Гасанов, 1969; Пуминов, 1975; Пуминов и др., 1973). При таком положении уровня моря соленой водой были бы покрыты огромные территории СВР, в т. ч. районы и бассейны, в которых обитают эндемичные и редкие виды пресноводных рыб и других гидробионтов (Анадырско-Пенжинская депрессия, оз. Эльгыгытгын, Амгуэмская низменность и др.) (Леванидов, 1980; Викторовский и др., 1981; Леванидова, 1982; Черешнев, 1986 б, 1990, 1992 а; Черешнев, Скопец, 1993).

Вызывает также сомнение предполагаемое положение древних береговых линий в северной части Берингова моря в первую (по изобате -135 м) и вторую (-90 м) фазы последнего (висконсинского) оледенения (Хопкинс, 1976; Иванов, 1986). Во время таких мощных регрессий моря должны были восстановиться древний Анадырский речной комплекс и произойти широкое расселение ихтиофауны Анадыря в водосмы южного побережья Чукотского полуострова. В этом случае можно было ожидать обитания здесь таких отсутствующих в настоящее время чисто речных анадырских рыб, как чир, сиг-востряк, сиг-пыжьян, валек, речной гольян, налим, не связанных в период размножения с высшей водной растительностью, как щука и озерный гольян. Для обитания последних двух видов современные условия пресных водоемов этого района горных и прибрежных тундр не пригодны именно по причине отсутствия подходящего нерестового субстрата в водоемах.

При восстановлении Анадырского речного комплекса бассейн Анадыря могли бы заселить с востока (из района Центральной Берин-

гии) берингийская дальняя и аляскинский хариус, чего, как известно, не произошло (Черешнев, 1990). Поэтому Анадырский залив скорее всего существовал без особых изменений постоянно, начиная со среднеплейстоценового времени, и служил естественной преградой для взаимного расселения пресноводных рыб между прилежащими территориями (Хопкинс, 1976; Черешнев, 1986 б, 1992 а). Его древние границы проходили где-то в районе изобат 55-60 м и не опускались ниже. Восточное побережье залива четко маркируется самым западным на берегу Чукотского полуострова местонахождением берингийской дальни (мыс Аччен) и аляскинского хариуса (р. Курупка) (Черешнев, 1990; 1992 б).

Весьма вероятно также, что и на Чукотском шельфе море не опускалось ниже отметок 55-60 м в конце плейстоцена; при этом в его центре существовал обширный мелководный залив Чукотского моря (Коучмен и др., 1979; McManus et al., 1983), служивший также естественной преградой для расселения пресноводных рыб между Чукоткой и Аляской. Действительно, состав ихтиофауны рек Амгуэма и Кобук, впадавших с противоположных побережий в этот залив, весьма сильно различается: у рек Амгуэма и Кобук из 9 типично пресноводных видов общих всего 1 (обыкновенный валец), а из 27 видов всей фауны общих 15, причем 14 из них - эвригалитные, способные расселяться через опресненные морские акватории. В случае же соединения этих рек в единую речную систему в настоящее время наблюдалось бы полное тождество их ихтиофауны.

Вместе с тем следует отметить примеры или косвенного, или прямого совпадения биогеографических данных и палеогеографических реконструкций.

Так, обоснованное биогеографическим методом предположение о возможном слиянии в период регрессии моря в середине плиоцена на Чукотском аваншельфе сибирских и аляскинских рек в единую речную систему находит косвенное подтверждение палеогеографическими и геологическими данными. В частности, ориентацией затопленных древних речных долин на шельфах восточных арктических морей, субэральным характером рельефа и континентальной по происхождению корой аваншельфа, позднечетверичным временем образования глубоководных впадин Арктического бассейна (Карта четвертичных отложений ..., 1965; Муратов, 1975; Ласточкин, 1977; Киселев, 1986).

Требуют подтверждения геологическими фактами предположение о направлении стока р. Юкон в плиоценовое время на север в Чукотское море и его принадлежность единой сибирско-аляскинской речной системе. Пока это обосновано только биогеографическими данными, но именно такая конфигурация речной сети на территории Арктической Берингии может удовлетворительно объяснить, например, все-

ление обыкновенного и карликового вальков, чукучана в речные системы восточной окраины Азии из Аляски.

Полное совпадение био- и палеогеографических данных наблюдается в трактовке вопроса о характере плиоценовой гидросети в северной части Охотского моря (существование Анадырско-Пенжинской речной системы, включавшей реки Тауйско-Ямской низменности) и ее перестройках на границе плиоцена и плейстоцена (Баранова и др., 1968; Дорт-Гольц, Терехова, 1976). Не вызывает возражения возможность восстановления во все периоды плейстоценовых регрессий моря древней речной системы пролива Литке (Иванов, 1987; Наумов и др., 1990); положение береговой линии на шельфе Охотского моря во время последнего оледенения; максимальная высота морских трансгрессий на Западной Камчатке и материковом побережье Охотского моря (Кулаков, 1980; Вольнев и др., 1982; Каплин, 1982 а,б; Хершберг и др., 1982; Брайцева, Мелкшцев, 1984); возраст возникновения впадины оз. Эльгыгытгын (Гуров, Гурова, 1981; Белый, 1993 а), отсутствие здесь следов четвертичных оледенений и морских трансгрессий (Глушкова, 1993), характер перестройки речной сети в некоторых районах бассейна р. Анадырь и Корякского нагорья (Глушкова, Седов, 1984; Глушкова и др., 1987; Кундышев, Верховская, 1984; Белый, 1993 б).

Перечень подобного рода противоречий и совпадений может быть продолжен. Особенно это проявляется при изучении и анализе локальных ситуаций в пределах одного речного бассейна или района. Тем не менее очевидно, что био- и палеогеографические данные должны взаимно дополнять друг друга и только через разрешение противоречий между ними возможна разработка удовлетворительной гипотезы формирования биологического разнообразия биоты СВР и в целом Берингии.

5.2. Разработка зоогеографического районирования континентальных водоемов Северного полушария (Голарктики)

Создание схем пространственного распределения различных форм жизни является конечным результатом биогеографического исследования (Старобогатов, 1970, 1982; Кафанов, 1991). Процедура составления схем заключается в последовательном объединении на основании фаунистического (флористического) сходства в крупные биогеографические подразделения более мелких, начиная с таких, которые удовлетворяют понятию "минимального выдела", т. е. территории, неразделимой далее методами биогеографии (Старобога-

тов, 1982). Следуя традициям отечественной ихтиологии, принимаем следующую иерархию зоогеографических единиц: район (минимальный выдел), округ, провинция, область (Берг, 1949 б; Решетников, 1980; Черешнев, 1986 а, 1992 а).

Биогеографическое районирование хотя и имеет самостоятельное значение, но представляется весьма важным способом систематизации и унификации сведений, необходимых для оценки уровня, реконструкции путей формирования и в итоге - сохранения биологического разнообразия конкретной территории (или акватории). Действительно, присваивая на основании фаунистических (флористических) особенностей тот или иной биогеографический ранг определенному участку земной (или водной) поверхности, тем самым подчеркивается его уникальность и с точки зрения биологического разнообразия. При этом более высокий таксономический уровень биологического разнообразия свойствен биогеографическим единицам высокого ранга, но занимающим меньшую площадь по сравнению с аналогичными (такого же ранга) биогеографическими подразделениями, расположенными на большей территории.

Среди всех регионов Северного полушария СВР (особенно его территории к востоку от Колымы и побережье северной части Тихого океана) до недавнего времени оставался наименее изученным в ихтиологическом отношении, тогда как ихтиофауна пресных водоемов сопредельных территорий Азии и Аляски уже была достаточно хорошо известна (Берг, 1948 а, 1949 а,б; Никольский, 1956; Кириллов, 1972; McPhail, Lindsey, 1970).

Вместе с тем пограничное положение СВР на стыке двух океанов, принадлежность его в прошлом к Берингии, по которой происходили миграции и расселение растений и животных между континентами, позволяли предполагать исключительную важность региона для зоогеографии пресноводных рыб Голарктики. Изучение состава ихтиофауны, особенностей распространения рыб речных систем Восточной Чукотки, северной части Корякского нагорья и материкового побережья Охотского моря полностью подтвердило это предположение (Черешнев, 1992 б). Определение места ихтиофауны СВР в иерархии ихтиогеографических подразделений потребовало анализа состава фауны рыб водоемов обширных сопредельных территорий Сибири и Северной Америки. Это в свою очередь повлекло необходимость пересмотра существовавших ранее схем зоогеографического районирования данных территорий (Берг, 1949 б; Решетников, 1980). Принципиальные отличия предлагаемой новой схемы от разработанных ранее (л.с.), а также основная аргументация для их ревизии заключаются в следующем.

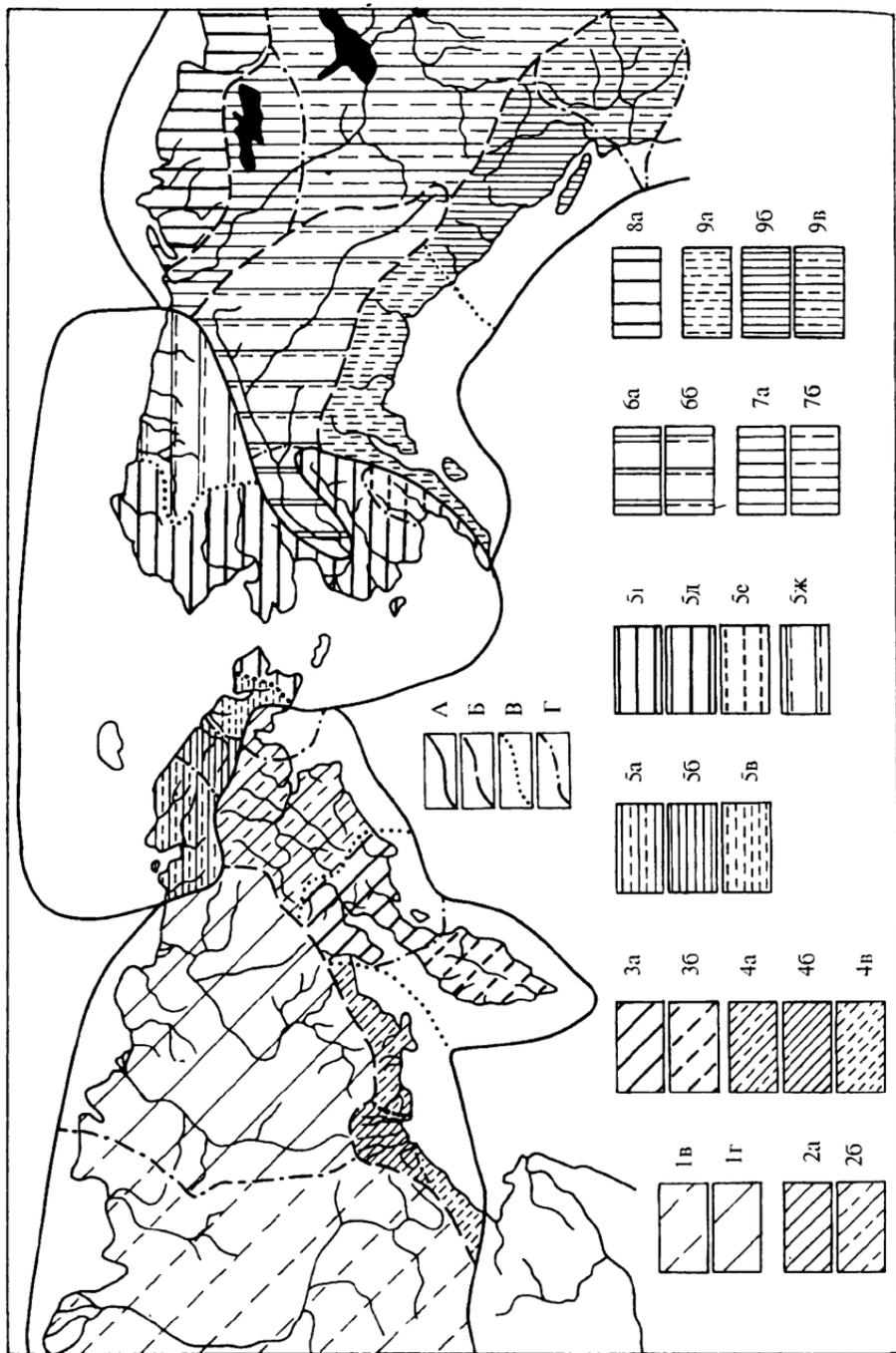
Анализ состава ихтиофауны показал, что фаунистические различия между Старым и Новым Светом достаточно существенны, что позволяет повысить их зоогеографический ранг и рассматривать как самостоятельные области - Палеарктическую и Неарктическую. В существовавших ранее зоогеографических схемах (Берг, 1949б; Решетников, 1980) Палеарктика и Неарктика входили в состав единой Циркумпольярной подобласти Голарктической области. Действительно, даже в пределах территорий, упомянутых в табл. 2 и изображенных на рис. 8 (территории Восточной Сибири к востоку от р. Лена и к северу от устья р. Амур; Северной Америки к западу от бассейна р. Маккензи и к северу от района Британской Колумбии), среди более 160 видов ихтиофауны около 70 таксонов (56 видов и 13 подвидов) - эндемики Палеарктики, причем в их числе присутствуют рыбы 14 эндемичных родов и 1 эндемичного семейства (Cobitidae). Примерно столько же (65 видов) эндемичных рыб в водосмах Неарктики, тогда как число эндемичных родов (21) и семейств (2 Hiodontidae и Percopsidae) здесь больше; кроме того, есть также вид эндемичного неарктического отряда Percopsiformes. Различия этих обширных континентов еще больше увеличатся, если сравнить в целом их ихтиофауны. Такая точка зрения о правомочности повышения биогеографического ранга Палеарктики и Неарктики уже высказывалась ранее на основе анализа фаун современных и вымерших рыб континентов, причем предполагалось, что эти области существуют в современных границах с миоценового времени (Яковлев, 1961). Однако по мере накопления палеоихтиологических данных совсем недавно было убедительно показано, что разделение на самостоятельные области и независимая эволюция ихтиофаун континентов произошли еще раньше - в начале олигоцена, а современная зоогеографическая структура Северного полушария окончательно сформировалась в конце неогенового времени (Сычевская, 1986, 1988).

Вместе с тем вопрос о зоогеографической границе между Палеарктикой и Неарктикой оставался открытым. Для некоторых групп пресноводных животных и наземных растений ее традиционно проводят по Берингову проливу, хотя признается, что пролив - образование совсем недавнее и в прошлом существовала целостность биоты территорий, входивших в состав Берингийской суши (Старобогатов, 1970; Юрцев, 1974; Леванидова, 1982). Для пресноводных ихтиофаун континентов проведение границы по Берингову проливу вызывает серьезные возражения, т. к. резкие фаунистические различия между Палеарктикой и Неарктикой проявляются не по конкретному географическому рубежу, а на довольно значительных территориях СВР и Аляски, лежащих к востоку от р. Колыма и к западу от р. Маккензи (Черешнев, 1986 а,б, 1992 а).

Ихтиогеографическое районирование Восточной Арктики и Северной Пацифики

I. Палеарктическая область	II. Берингийская область	III. Неарктическая область
1. Евразийская Ледовитоморская провинция	1. Берингийская провинция	1. Североамериканская Ледовитоморская провинция
1а. Сибирский округ	1а. Восточно-чукотский округ	1а. Канадский округ
Обский район	Чаунский район	Арктический Канадский район
Енисейский район	Амгуэмский район	2. Провинция Маккензи
Ленский район (вкл.ючая Таймыр)	Колдочинский район	2а. Округ Маккензи
Колымо-Индигирский район	1б. Центральнo-берингийский округ	Медвежеозерский район
2. Азиатская Тихоокеанская провинция	Крайний Восточно-чукотский район	Болшеневольничий район
2а. Анадырский округ	Западный Аляскинский район	3. Провинция Юкон
Конергинский район	Бристольский район	3а.Округ Юкон
Анадырский район	1в. Аляскинский округ	Нижнеюконский район
2б. Камчатско-Корякский округ	Арктический Аляскинский район	4. Североамериканская Тихоокеанская провинция
Корякский район		4а. Южный Аляскинский округ
Южно-камчатский район		Южный Аляскинский район
2в. Охотский округ		4б. Округ "Каскадия"
Североохотский район		Северный район
Центрально-охотский район		Колумбийский район
Южно-охотский район		

С учетом своеобразия пресноводной ихтиофауны приберингийских территорий в одной из ранее существовавших зоогеографических схем (Решетников, 1980) было предложено выделить в составе Ледовитоморской провинции Берингийский округ, включающий реки Чукотки (к востоку от Колымы), р. Анадырь, реки Аляски (Кускоквим, Юкон, Кобук, Колвилл), р. Маккензи и район Андерсон-Бак (к востоку от р. Маккензи). Не возражая в принципе против такого районирования, нельзя согласиться с отнесением рек Анадырь, Юкон и Маккензи к Берингийскому округу, поскольку ихтиофауны этих крупнейших речных бассейнов окраинных территорий континентов чрезвычайно сильно отличаются друг от друга, а также от ихтиофаун рек районов арктического побережья Восточной Чукотки, западного и также арктического побережья Аляски. Ихтиофауна последних перечисленных



районов резко обеднена и относительно однообразна. Напротив, в р. Маккензи, к примеру, из 52 видов рыб 23 вида и 11 родов (*Hiodon*, *Hybognathus*, *Mylocheilus*, *Notropis*, *Pimephales*, *Ptychocheilus*, *Richardsonius*, *Semotilus*, *Culea*, *Etheostoma*, *Stizostedion*) встречаются только в этой реке. В р. Юкон среди 35 видов 7 видов неизвестны в Маккензи, но обитают общие с этой рекой виды 4 родов (*Couesius*, *Hybopsis*, *Rinichthys*, *Percopsis*), также отсутствующие в реках сопредельных арктических и западных территорий Аляски. В р. Анадырь, в отличие от рек Восточной Чукотки и Аляски, есть эндемичный род *Salvethymus*, 3 эндемичных вида (*Salvethymus svetovidovi*, *Salvelinus elgyticus*, *Coregonus anaulogum*), а также 7-9 видов, не встречающихся на Восточной Чукотке. Следовательно, нет оснований для объединения ихтиофаун этих крупных бассейнов, а также сопредельных территорий Восточной Чукотки и Аляски в рамках единого Берингийского округа, поскольку все они довольно сильно различаются составом ихтиофауны (Черешнев, 1992 а).

С учетом этих фактов, в новой схеме зоогеографического районирования Восточной Арктики и Северной Пацифики (см. табл. 2, рис. 8) предложено выделить самостоятельную переходную Берингийскую область в границах, показанных на рис. 8. Берингийская область удовлетворяет всем требованиям, традиционно предъявляемым к переходным зоогеографическим областям (Берг, 1962), и характеризуется следующими особенностями:

обитанием эндемичного таксона высокого ранга - семейства дальневых рыб (3 вида); кроме них эндемичны также берингийский омуль, голец Андрияшева и реликтовая трехиглая колюшка;

Рис. 8. Ихтиогеографическое районирование Восточной Арктики и Северной Пацифики (цифрами обозначены районы) (см. табл. 2).

I. Палеарктическая область (косая штриховка).

Евразийская ледовитоморская провинция. Сибирский округ: 1в - Ленский, 1г - Колымо-Индигирский.

Азиатская тихоокеанская провинция. Анадырский округ: 2а - Конергинский, 2б - Анадырский. Камчатско-Корякский округ: 3а - Корякский, 3б - Южно-камчатский. Охотский округ: 4а - Северо-охотский, 4б - Центрально-охотский, 4в - Южно-охотский.

II. Берингийская область (горизонтальная штриховка).

Восточно-чукотский округ: 5а - Чаунский, 5б - Амгуэмский, 5в - Колочинский. Центрально-берингийский округ: 5г - Крайний восточно-чукотский, 5д - Западный Аляскинский, 5е - Бристольский. Аляскинский округ: 5ж - Арктический Аляскинский.

III. Неарктическая область (вертикальная штриховка).

Провинция Юкон. Округ Юкон: 6а - Нижнеюконский, 6б - Верхнеюконский.

Провинция Маккензи. Округ Маккензи: 7а - Медвежьеозерский, 7б - Большепенольничный.

Североамериканская ледовитоморская провинция. Канадский округ: 8а - Арктический канадский.

Североамериканская тихоокеанская провинция. Южный Аляскинский округ: 9а - Южный Аляскинский. Округ "Каскадия": 9б - Северный, 9в - Колумбийский.

Обозначение границ: А - областей, Б - провинций, В - округов, Г - районов

резко обедненным составом ихтиофауны (негативным свойством); в водоемах области отсутствуют виды 12 палеарктических и 19 неарктических родов, живущих в сопредельных речных бассейнах Восточной Арктики и Северной Пацифики; отличия на видовом уровне еще более значительны;

уникальным, смешанным составом ихтиофауны, включающей таксоны, различные по географическому происхождению и геологическому возрасту возникновения. Североамериканских таксонов 15, азиатских 19, берингийских 6, циркумбореальных 3. Вероятно, **миоценового возраста** миноговые, колюшки, амгуэмская дальлия; **плиоценового** - сиговые (исключая берингийского омуля), арктический голец, американская озерная паляя, щука, пильхьяйская дальлия, чукучан, гольян, налим, подкаменщики; **ранне-среднеплейстоценового** подвиды сибирского хариуса, чавыча, кижуч, нерка, мальма, голец Таранца, берингийский омуль, берингийская дальлия; **средне-позднеплейстоценового** - кета, горбуша, голец Андрияшева;

большим морфологическим сходством конспецифичных популяций обитающих здесь рыб друг с другом, чем с популяциями этих же видов из сопредельных бассейнов Палеарктики и Неарктики.

Таким образом, к существовавшим ранее в зоогеографии пресноводных рыб Северного полушария трем переходным областям - Амурской, Сирийской и Месопотамской (Берг, 1962) следует добавить Берингийскую - переходную между Палеарктикой и Неарктикой. Следует также отметить, что ни в одной из перечисленных ранее переходных областей нет эндемиков, рангом выше рода. В целом же в Сирийской и Месопотамской областях только эндемичные виды (12 и 18) и только в Амурской есть один эндемичный род и 16 эндемичных видов (Берг, 1962).

Границы Берингийской области весьма близки к очертаниям Берингийской суши эпохи максимального понижения уровня моря в плейстоцене ("Большая Берингия") (Юрцев, 1974) и практически совпадают с арсалом дальневосточных рыб (особенно с учетом находки ископаемой дальлии на р. Чукочь). Конфигурация области асимметрична: се арктические районы примерно равновелики, а берингоморский район Аляски существенно больше такового на Чукотке, что обусловлено особенностями палеогеографии Берингии, определявшими направления расселения рыб (флюктуация русла р. Юкон). В целом районирование приберингийских территорий по пресноводным рыбам обнаруживает высокое сходство с районированием на основании распространения наземных растений и пресноводных моллюсков (Юрцев, 1974; Старобогатов, 1986), что скорее всего отражает общие законо-

мерности формирования биоты Восточной Арктики и Северной Пацифики.

Южнее Берингской области по побережьям Тихого океана расположены Азиатская и Североамериканская Тихоокеанские провинции (см. рис. 8, табл. 2). Различия в составе ихтиофауны этих провинций весьма значительные, что исключает их объединение в рамках единой Тихоокеанской провинции Голарктики, как предлагалось ранее (Решетников, 1980; Андреев, Решетников, 1981). Так, среди 99 видов и подвидов обитающих здесь рыб общие для обеих провинций всего 19, причем среди них только 2 вида (щука и обыкновенный валец) - типично пресноводные, все же остальные (лососевые, корюшковые, колюшковые, миноговые) - эвригалинные рыбы, широко распространенные в северной части Тихого океана. Из 46 таксонов рыб Азиатской Тихоокеанской провинции 21 эндемики Палеарктики, среди которых 1 род (*Salvelinus*), 11 видов и 1 подвид эндемики самой провинции. Здесь же целиком расположены арсалы "бореальных" группировок чира и валька (см. раздел 1.3). В Североамериканской провинции из 70 видов 48 - неарктические эндемики, из них 14 видов - эндемичные для данной провинции. Здесь эндемики сосредоточены в округе "Каскадия", в основном в его Колумбийском районе (бассейн р. Колумбия) (McPhail, Lindsey, 1986).

По сходному принципу выделены самостоятельная Евразийская и Североамериканская Ледовитоморские провинции. При этом в Евразийской, в пределах Сибирского округа, эндемичные для рек данной территории 11 видов и 8 подвидов (с учетом эндемиков в верховьях Оби, Енисея и Лены их число увеличится до 21 вида и 16 подвидов). В Североамериканской Ледовитоморской провинции эндемиков нет, ихтиофауна крайне бедная, она представлена главным образом гольцами, сиговыми и колюшковыми рыбами.

Анализ состава пресноводной ихтиофауны Восточной Арктики и Северной Пацифики методами теории множеств в основном подтвердил предложенную схему районирования (Черешнев, 1986 а, 1992 а). При этом наибольшее совпадение результатов математических исследований с разработанной схемой получено при сопоставлении ихтиофаун выделенных подразделений по типично пресноводным рыбам. Включение в анализ эвригалинных рыб в ряде случаев дало противоположные результаты, т. е. способность таких рыб расселяться через морские акватории маскирует истинные пресноводные связи между речными бассейнами и, следовательно, генезис ихтиофауны в прошлом (Линдберг, 1972).

5.3. Сохранение биологического разнообразия пресноводной ихтиофауны Северо-Востока России

В международной Конвенции по сохранению биологического разнообразия названы три уровня организации биологических систем, на которых построена стратегия охраны природы: 1) уровень генов и генотипов, определяющих генетическое разнообразие каждого вида (или популяции); 2) уровень вида (видовое разнообразие отдельных частей - стран, областей и т.д., и в целом всей планеты); 3) уровень экосистем (разнообразие экосистем, включая разнообразие экотопов, биологических сообществ и экологических процессов в биосфере) (см.: Юрцев, 1991). Два первых уровня относятся к разным уровням структурированности биоты, третий - к структурированности всей биосферы как глобальной биокосной системы. Применительно к охране редких и исчезающих рыб предложена более дробная классификация стратегии и принципов охраны, что соответствует биологической специфике рыб как организмов, полностью связанных с водной средой. Эта классификация включает следующие уровни (целиком входящие в три основные, рекомендованные Конвенцией): 1) генотипический; 2) организменный; 3) популяционный; 4) видовой; 5) биотопический; 6) биоценотический; 7) экосистемный (Павлов, 1992). Нетрудно убедиться, что 1-3-й пункты соответствуют популяционно-генетическому уровню Конвенции, 4-й пункт - видовому, 5-7-й - экосистемному.

Как известно, главной причиной (по масштабу воздействия намного превышающей естественные эволюционные факторы) сокращения численности популяций рыб, исчезновения видов, трансформации рыбных сообществ и в целом снижения биологического разнообразия ихтиофауны является усиливающееся антропогенное воздействие. Оно резко ускорило темп преобразования фаун рыб, особенно в течение последнего столетия, и становится все более многофакторным. Различают несколько основных типов (угрожающих факторов) антропогенного воздействия по главному направлению стрессоров (Павлов, 1992; Nyman, 1991).

1. Разрушение местообитания. Результатом является как прямое уничтожение популяций рыб и их местообитаний, так и косвенное их угнетение. Формы воздействия связаны с зарегулированием стока, водопотреблением, влиянием турбин ГЭС, тепловым загрязнением, судоходством, разработкой полезных ископаемых, лесосплавом и вырубкой лесов по берегам водоемов, мелиоративными и ирригационными работами, осушением мелких рек, сейсморазведкой, электромагнитными полями, строительством портов и мостов и др.

2. Ухудшение качества воды. Особую опасность представляют химическое загрязнение, воздействие которого разнообразно и летально опасно для водных экосистем, т. к. обладает токсичной, тератогенной, канцерогенной и мутагенной активностью. Наиболее существенные группы воздействия - токсиканты (металлы и их соли, нефтепродукты и фенолы, поверхностно-активные вещества, пестициды и др.), радионуклиды, биогенные элементы (эффект эвтрофикации), кислотные дожди. Ухудшению качества воды способствуют также бытовые стоки, сброс органических веществ, резкое и долговременное повышение мутности при добыче полезных ископаемых (разработка россыпных месторождений в речных долинах).

3. Интродукция чужеродных видов и популяций. Негативные результаты для местной фауны рыб могут проявиться при акклиматизации, создании условий для саморасселения видов (зоогеографическое загрязнение), пастбищном рыбоводстве (подавление видов местной фауны), искусственном воспроизводстве (снижение генетического разнообразия). Основным генетическим эффектом действия интродуцированных экзотов является снижение генетического разнообразия аборигенных видов вследствие или прямого уничтожения, или гибридизации.

4. Рыболовство. Обычно нацелено на один или несколько массовых видов (виды-мишени), но может отрицательно влиять и на все рыбное сообщество и его трофические уровни. Чрезмерно интенсивный промысел приводит к снижению численности популяций, нарушению естественной пространственной и биологической структуры вида (потеря устойчивости), ухудшению биологических параметров особей и изменению их жизненного цикла. Селективность промысла является также причиной изменения генетического состава стад, снижения гетерозиготности. Однако по сравнению с другими угрожающими факторами рыболовство редко вызывает резкое уменьшение биологического разнообразия и генетическое истощение популяций.

Перечисленные факторы, действие которых приводит к снижению численности и исчезновению видов, сообществ и целых экосистем, к сожалению, редко воздействуют поодиночке. По данным Международного союза охраны природы, наибольшую опасность среди антропогенных воздействий на рыб представляют разрушение местобитаний и ухудшение качества воды (78%), существенно меньшую влияние вселенных видов (20%) и чрезмерная добыча (12%) (см.: Павлов, 1992).

Вряд ли возникает сомнение в том, что необходимо охранять не только отдельные виды и подвиды рыб - это имеет бесспорное утверждение только для локальных эндемиков, представленных единственной популяцией, но и внутривидовые формы более низкого ранга (эколо-

гические формы, сезонные расы, а в некоторых случаях и отдельные популяции). Действительно, каждая популяция любого вида, а изолированная в особенности, представляет уникальный генофонд, адаптированный к конкретным условиям среды и требующий охраны. Именно с сокращения числа внутривидовых форм и популяций отдельных видов, а не с сокращения числа видов начинается снижение биологического разнообразия (Павлов, 1992). Поэтому, с точки зрения охраны генофонда, главными требованиями сохранения генетических ресурсов являются сохранение разнообразия внутри вида и обеспечение его долговременной устойчивости (Алтухов, 1974, 1983; Салменкова, 1994; Nyman, 1991).

По степени воздействия среди антропогенных факторов на пресноводную ихтиофауну Северо-Востока России наиболее важным является **рыболовство**, т. к. в реках региона сосредоточены значительные запасы промысловых рыб, имеющие не только локальное (местное), но и общегосударственное значение как федеральный ресурс.

Следующий фактор по тяжести последствий для биологического разнообразия ихтиофауны **разрушение мест обитания** рыб, хотя он имеет несравненно меньшие географические масштабы и проявляется лишь в немногих районах СВР, где производится разработка полезных ископаемых. К числу таких районов в первую очередь относятся участки речных долин, на которых разрабатывают россыпные месторождения золота открытым способом. Крупнейшим районом золотодобычи, охватывающим весьма значительную территорию, является бассейн Верхней Колымы практически от истоков до устья р. Сеймчан. Здесь разработка россыпных месторождений ведется уже более полувека. Отдельные участки по добыче россыпного золота имеются также на нижних притоках Колымы (среднее течение р. Малый Апой), на р. Раучуа, реках Чаунской губы, арктическом побережье Чукотки (район мыса Шмидта), реках Анадырь, Пенжина. Добыча полезных ископаемых довольно интенсивно ведется также в верховьях (Усть-Нера) и левых притоках р. Индигирка. Отсутствует золотодобыча на п-ве Камчатка, но в долинах рек Камчатка и Большая сосредоточены основные районы сельскохозяйственного производства, негативно влияющие на состояние водных экосистем этих рек (Вронский, 1994; Леман, Упрямов, 1994). Также вовлечены в сельскохозяйственный оборот земли речных долин на материковом побережье Охотского моря (реки Тауйской губы) и в южной континентальной части региона (районы Верхней Колымы). Кроме того, прямое и косвенное разрушительное воздействие на речную экосистему оказало строительство Колымской гидроэлектростанции и обширного водохранилища, радикально перестроивших гидрологический режим участков реки значительной протяженности, расположенных выше и ни-

же плотины ГЭС. Есть основания считать, что изменение гидрологии и климата Колымы в связи со строительством гидростанции произошло на всем протяжении реки, вплоть до устья. Несомненно отрицательный эффект для мест обитания рыб имели лесоразработки и лесосплав при освоении месторождений полезных ископаемых в районах Верхней Колымы, а также в бассейнах некоторых лососевых рек материкового побережья Охотского моря и в долине р. Камчатка, где были уничтожены несколько крупных нерестилищ лососей (Куренков, 1984; Волобуев, 1994).

Ухудшение качества воды на водосмах СВР наблюдается только в районах высокой концентрации населения (загрязнение бытовыми стоками, нефтепродуктами), золотодобычи (долговременное существенное повышение концентрации взвешенных частиц грунта), сельскохозяйственного производства (попадание в воду биогенных элементов, удобрений и пестицидов). По-видимому, определенное химическое загрязнение происходит от деятельности крупных горнообогатительных комбинатов, использующих химические технологии (цианирование) при обогащении золоторудных пород (вопрос этот пока не изучен).

Интродукция чужеродных видов и популяций на СВР имеет ничтожное значение и сводится к удачной попытке акклиматизации в 30-х годах серебряного карася в бассейне р. Камчатка (его максимальный улов достигал 370 т) (Куренков, 1984). Последующие опыты с интродукцией здесь других видов рыб (сазана, стерляди) успеха не имели (i.c.). Более того, учитывая уникальность Камчатки как основного района воспроизводства (и повышенного биологического разнообразия) тихоокеанских лососей, в 1978 г. на государственном уровне было принято решение о запрещении интродукции в водоемы полуострова каких-либо видов пресноводных рыб (Куренков, 1984). Искусственное разведение лососей на СВР пока имеет весьма ограниченные масштабы: три лососевых рыборазводных завода действуют на материковом побережье Охотского моря в районе Тауйской губы (Ольский, Янский и Арманский) и три на Камчатке (Малковский - в верхнем течении р. Камчатка, Паратунский - на р. Паратунка и Озерновский - на р. Плотникова); кроме того, разведение кеты осуществляется на Паратунской экспериментальной базе Камчатского отделения ТИПРО (р. Хайковая) (Рогатных и др., 1994; Запорожец, Запорожец, 1994). Однако существующая практика перевозки на Ольский (с 1983 г.) и Арманский (с 1986 г.) рыборазводные заводы оплодотворенной икры кеты из других водоемов (реки Тауй и Яма), имеющих сложную популяционную структуру, привела к снижению генетического разнообразия искусственно созданного генофонда и, соответственно, эффективности воспроизводства. Не менее важным следствием этого является умень-

шение численности популяций-доноров, что также ведет к снижению биологического разнообразия кеты в целом на побережье Охотского моря.

Применительно к СВР негативное воздействие рыболовства приводит к снижению биологического разнообразия главным образом на популяционно-генетическом уровне, реже - на видовом (в случае эксплуатации эндемичных и редких видов и форм) и не проявляется на экосистемном. Также на популяционно-генетический уровень влияет интродукция и акклиматизация чужеродных видов и популяций. Два других фактора - разрушение местообитаний и ухудшение качества воды - приводят к снижению биологического разнообразия на всех трех уровнях, но их воздействие, хотя и очень значительное по последствиям, имеет локальный характер (Скопец, 1991 б).

Из 65 видов всей пресноводной ихтиофауны СВР промыслом используются 40-42 вида рыб. Среди них наиболее важное экономическое значение, безусловно, имеют тихоокеанские лососи, большая часть ресурсов которых сосредоточена на Камчатке и материковом побережье Охотского моря; самое крупное стадо кеты на СВР размножается в бассейне р. Анадырь (Смирнов, 1975; Куренков, 1984). В районах тихоокеанского побережья и в меньшей степени на Восточной Чукотке многочисленны также промысловые популяции азиатской корюшки и мойвы, проходного гольца - мальмы.

В реках Колымо-Индигирского региона основу промысла составляют сиговые рыбы (в основном полупроходные популяции), из них наибольшей численности достигает сибирская ряпушка (Кириллов, 1972, 1984); сравнительно много добывают сиговых рыб, кроме того, в бассейнах рек Анадырь и Пенжина.

Довольно большая по числу видов группа рыб используется местным промыслом, а также как объекты спортивного рыболовства. Среди них наибольшей численности достигает сибирский хариус, широко распространенный на СВР и образующий иногда значительные сезонные скопления. В разных районах СВР кроме хариуса добывают ленка, микижу, проходных и озерных гольцов, обыкновенного валька, малоротую корюшку, шуку, озерного гольяна, якутского и серебряного карасей, сльца, чукучана, налима, ерша и окуня (Новиков, 1966; Кириллов, 1972, 1984). Такие виды, как длиннорылый сибирский осетр и камчатская семга*, вследствие перелова резко сократили свою численность и перешли в разряд охраняемых, вылов их запрещен любым промыслом (Савваитова и др., 1973; Соколов, 1983; Кириллов, 1984).

* Камчатская семга включена в список видов "Красной книги РСФСР" как редкий вид, существенно сократившийся в численности (Соколов, 1983).

Естественно, что промысел видов, вылов которых достигает значительной величины (от сотен до десятков тысяч тонн), может осуществляться крупными добывающими организациями государственного уровня. Несравненно меньшая доля в общем объеме добычи, в частности тихоокеанских лососей, приходится на лицензионный лов и местное (коренное) население, живущее на территории речных бассейнов, куда заходят для размножения лосося. Соответственно, прогнозированием запасов и определением допустимого лимита вылова лососей занимается государственная организация региональные отделения Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ТИНРО; Камчатское и Магаданское отделения). На реках Колымо-Индигирского региона планирование рыбодобычи полупроходных сиговых (и других промысловых видов) осуществляет Якутское отделение Восточно-Сибирского научно-исследовательского и проектно-конструкторского института рыбного хозяйства (ВостсибрыбНИИпроект). Контроль за соблюдением лимитов вылова массовых промысловых видов возложен на региональные бассейновые управления по охране и воспроизводству рыбных запасов и регулированию рыболовства (Якутрыбвод, Камчатрыбвод, Охотрыбвод); эти же управления осуществляют порядок ведения лицензионного, любительского и спортивного рыболовства, а также определяют допустимый вылов тех или иных видов рыб в конкретных районах и речных бассейнах СВР. Соответствующая информация по поводу режима рыболовства во внутренних водоемах СВР публикуется в ежегодно издаваемых Правилах рыболовства.

Очевидно, что стратегия сохранения биологического разнообразия пресноводной ихтиофауны будет различной у разных видов и групп рыб, она определяется особенностями их популяционной структуры, экологии и жизненного цикла. Поэтому в каждом конкретном случае, будь то уровень отдельной популяции, вида или всего рыбного населения пресноводной экосистемы, должен, по возможности, применяться индивидуальный подход, учитывающий характерные черты биологии вида и основанный на мониторинге состояния популяций (промысловых единиц) и среды их обитания.

Вместе с тем степень изученности биологии большинства промысловых рыб (а также всех остальных видов ихтиофауны СВР) крайне неравноценная и в целом далека от желаемой, т. е. необходимой для решения задачи максимального сохранения биологического разнообразия (см. раздел 1.3). В первую очередь это относится к сведениям, характеризующим популяционную структуру видов рыб, в частности - пространственную и биологическую (Глубоковский, 1989).

В связи с этим возникают следующие вопросы: Учитывает ли существующий промысел популяционно-генетическую структурирован-

ность промысловых видов? Какие требования должны быть предъявлены к способам ведения лова, чтобы снизить до минимума его негативное воздействие на биологическое разнообразие на популяционном уровне? Вопросы эти достаточно сложны и зависят как от степени изученности добываемых видов, так и от экономических причин. При этом даже для тихоокеанских лососей - наиболее хорошо изученной и экономически важной группы рыб пока существуют самые общие подходы и принципы, которые, безусловно, не могут охватить все многообразие природных ситуаций (Глубоковский, 1989). Несомненно также, что стратегия сохранения биологического разнообразия будет существенно различаться у видов с относительно слабым (горбуша, кета) и сильно выраженным хомингом (остальные виды тихоокеанских лососей, проходные гольцы); есть данные, свидетельствующие о наличии хоминга и у полупроходных сиговых рыб, а также хариуса.

Главное условие рационального использования ресурсов рыб, теснейшим образом связанное с сохранением биологического разнообразия, - обеспечение нормального уровня естественного воспроизводства, т. е. пропуск на нерестилища оптимального количества производителей. Для разных видов эта проблема решается по-разному, причем основу ее составляют точная оценка возможного улова и соблюдение жесткого режима норм изъятия. В частности, для горбуши, имеющей наименее сложную популяционную структуру, слабый хоминг и чрезвычайно значительные колебания численности, предлагается или щадящий режим (в годы минимальной численности), или предельная интенсификация промысла (при мощных подходах) (Вронский, 1994), способная изъять излишки производителей сверх оптимального для воспроизводства количества рыб. Последний прием оправдан и с биологической точки зрения, т. к. переполнение нерестилищ приводит к перекапыванию нерестовых бугров позднее заходящими рыбами и гибели ранее отложенной икры (Смирнов, 1975); избыток производителей, кроме того, вызывает различные стрессы у нерестующих рыб, что также снижает эффективность воспроизводства (Чебанов, 1994). Вместе с тем, несмотря на очень слабое проявление у горбуши хоминга и способность заходить на нерест в "чужие" реки на значительном удалении от "родной" реки (до десятков сотен и первых тысяч километров), восстановление запасов в отдельных районах после длительной депрессии, вызванной океаническим промыслом в 50-70-е годы, происходит довольно медленно (охотская группа рек). Такая же ситуация сохраняется и в отношении некогда крупных стад кеты материкового побережья Охотского моря - их численность составляет от 15 до 40% от уровня запасов в годы оптимума. Поэтому для находящихся на низком уровне численности стад кеты этого региона установлен щадящий режим промысла, не превышающий 30% подхода

(Волобуев, 1994). Эти данные могут косвенно свидетельствовать о существовании "регионального" хоминга у охотоморских стад кеты и горбуши, связанных с районами воспроизводства, включающими несколько близкорасположенных речных систем. В целом же наличие хоминга определяет относительно жесткую привязанность рыб к местам своего рождения, поэтому перелов может привести к длительной депрессии и крайне медленному восстановлению или даже полному исчезновению популяций (для видов со строгим хомингом). При этом в лососевых экосистемах не происходит замена исчезнувших популяций одного вида лососей другим или проходными гольцами (Леванидов, 1981).

Несколько необычный механизм поддержания численности разных группировок нерки предлагается для стада этого вида бассейна р. Камчатка. Здесь в обширном оз. Азабачье размножается крупная популяция нерки, представленная более чем 50 субизолятами, относящимися к двум сезонным расам. Сюда же заходит на нагул молодь нерки из притоков среднего и нижнего течения р. Камчатка. Поскольку увеличение численности локального стада озера сопровождается снижением численности генеративно речной молоди, предлагается ограничить пропуск на нерестилища в оз. Азабачье лишь 40-60 тыс. производителей (после 100 тыс. производителей происходит резкое снижение эффективности воспроизводства вследствие переполнения нерестилищ и обострения конкуренции между рыбами) (Бугаев, 1994 б). Таким образом достигается двойной эффект, проявляющийся в улучшении условий воспроизводства обеих крупных группировок нерки бассейна р. Камчатка.

Тихоокеанские лососи, заходя из моря во множество рек побережья и распределяясь затем по озерам, притокам первого-третьего порядков, создают сложнейшую пространственную структуру, на которую у ряда видов накладывает отпечаток биологическая структура наличие сезонных рас, возрастная, половая и размерная структура субизолятов, их генетические и морфологические особенности (Коновалов, 1980, 1989). Поэтому с целью сохранения биологического разнообразия целесообразно производить вылов неселективными орудиями лова (ставные и закидные невода), размещая их в приустьевых участках рек, чтобы свести к минимуму непропорциональный вылов локальных стад отдельных рек за счет других (Коновалов, 1989). Такая диспропорция обычно возникает при промысле в открытом море, где локальные стада используют для нагула одни и те же акватории. В связи с этим вряд ли удачным с биологической точки зрения следует признать сосредоточение промысла анадырской кеты в горле Анадырского лимана (место слияния заливов Онемен и Канчаланский), т. к. здесь мигрируют на нерест три крупных стада, размножающиеся в ре-

ках Канчалан, Великая и собственно Анадырь. Есть данные, позволяющие считать, что в бассейнах каждой из этих рек существуют самостоятельные популяции, характеризующиеся собственной динамикой популяционных параметров. В данном случае при сохранении главного принципа - неселективности промысла (применяют ставные невода) - возникает ситуация, подобная вылову в море. Поэтому для сохранения популяционной структуры анадырской кеты целесообразно разместить места промысла непосредственно в районах приустьевых пространств каждой из рек лимана, хотя с экономической точки зрения такое решение может быть довольно дорогостоящим. Следует также определить оптимальные сроки постановки неводов, чтобы исключить вылов анадырской нерки, которая идет раньше кеты, но не является объектом промысла вследствие низкой численности.

Важным моментом при рациональном промысле является, кроме того, равномерный вылов в течение всего хода лососей, чтобы предотвратить искусственный отбор производителей во время закладки икры (Коновалов, 1989). Для нерки Восточной Чукотки отмечено существенное изменение биологической структуры популяции (оз. Сеутакан, Аччен) в течение хода, который растянут на 1,5-2 мес. Длительный период нерестовой миграции характерен также для анадырской кеты (до 4-5 мес), многих популяций лососей Камчатки и материкового побережья Охотского моря. Однако промысел охватывает относительно незначительный временной интервал, когда мигрирует основная масса производителей, что несомненно выгодно экономически, т. к. позволяет в короткое время выловить и обработать установленный лимит вылова. Между тем в ряде стран давно применяется режим промысла, основанный на чередовании дней интенсивного лова с днями его полного запрета, что оказалось довольно эффективным методом регулирования и сохранения естественной структуры стад (Коновалов, 1989).

Эти примеры, перечень которых может быть продолжен, показывают, насколько сложной и многоплановой является проблема сохранения биологического разнообразия проходных лососей. Она включает в себя множество факторов как чисто научного, так и экономического характера, причем к числу последних следует отнести также затраты на научные исследования, разработку краткосрочных и долгосрочных прогнозов, охрану лососей в период речных миграций, их нерестилищ и качества среды обитания молоди и др. Именно высокая стоимость научных исследований (но все-таки существенно меньшая, чем экономическая прибыль от промысла лососей) заставляет при обосновании лимита вылова экстраполировать соответствующие данные, полученные на модельной популяции (изоляте), на стадо всей речной системы (иногда такой крупной, как Анадырь или Камчатка)

или даже отдельного района побережья. Естественно, что точность прогноза при этом весьма относительная, с большой долей ошибки.

Не менее трудную проблему представляет сохранение биологического разнообразия проходных гольцов, в частности наиболее многочисленной на СВР мальмы. Положение с гольцами осложняется тремя причинами: 1) существованием в отечественной ихтиологии двух альтернативных точек зрения относительно систематики гольцов (см. главу 1); 2) отсутствием точных данных о количестве популяций, их границах и особенностях популяционной структуры видов; 3) традиционным отношением со стороны добывающих и контролирующих органов к гольцам как к второстепенным, сорным и даже вредным видам рыб.

До сих пор в рыбохозяйственной практике, в т. ч. в статистике промысла и Правилах рыболовства, все виды и формы гольцов (исключая кунджу) фигурируют под одним названием "голец", при этом иногда указывается его региональная принадлежность и экологическая особенность. Например, в Правилах любительского и спортивного рыболовства в водоемах Магаданской области фигурируют: голец побережья Чукотского автономного округа, голец Охотского побережья, голец озерный Чукотского автономного округа, голец озерный Колымских районов. Вместе с тем известно, что в водоемах Восточной Чукотки размножаются два симпатричных вида гольцов, ведущих проходной образ жизни — мальма и голец Таранца, причем оба вида могут встречаться и в озерах, где они зимуют и (или) размножаются (голец Таранца) (Черешнев, 1981, 1990; Гудков, 1990, 1994 а, б). Оба вида служат объектами местного промысла, который не учитывает их видовую специфику и биологические особенности, в результате чего довольно часто происходит перелов популяций гольцов. Так, если вылов сосредоточен в самой реке, то основная нагрузка ложится на производителей мальмы, размножающихся в текучей воде. Напротив, если промысел производится в озерах, вылавливают производителей гольца Таранца, которые здесь же нерестуют и зимуют (Черешнев, 1981, 1982 б). Кроме того, во многих водоемах Восточной Чукотки, куда заходят также проходные мальма и голец Таранца, обитают жилые гольцы, представляющие собой самостоятельные популяционные системы, репродуктивно изолированные от проходных гольцов (например, оз. Экитыки в бассейне р. Амгуэма, оз. Пичхын-Миитхын в бассейне р. Эргувеем, оз. Коолень в бассейне р. Кооленьвеем и др.) (Черешнев, 1990). Перелов озерных форм приводит к быстрому снижению их численности и крайне медленному восстановлению. Разумеется, этого не могло бы произойти в случае принадлежности озерных и проходных гольцов к одному виду, что предполагает существование у них единого генофонда, компенсирующего уменьшение

численности или потерю жилых популяций за счет проходных (и наоборот). Такие репродуктивно связанные группировки характерны лишь для проходной мальмы и ее жилых - речных и ручьевых - форм, обитающих в реках Камчатки и материкового побережья Охотского моря (Савваитова, 1989). Все они действительно принадлежат к единой популяционной системе, о чем свидетельствуют их совместный нерест и высокое морфологическое сходство. Структура популяций проходной мальмы испытывает еще большие изменения в период хода из моря, чем у лососей. Первыми из моря в реки заходят самые крупные, зрелые производители, которые будут размножаться в год миграции. Затем число их постепенно уменьшается, возрастает доля незрелых и пропускающих нерест гольцов, и завершают ход многочисленные мелкие особи, возвращающиеся в пресные воды после первой в жизни морской нагульной миграции (Черешнев, 1981; Савваитова, 1989; Гудков, 1990). Естественно, промысел должен быть сосредоточен на наиболее массовой части популяции, состоящей из незрелых и пропускающих нерест гольцов, идущих в середине хода. Это почти нигде не соблюдается, и основная промысловая нагрузка приходится именно на головную часть стада.

Симпатричные виды проходных гольцов известны также на Камчатке (мальма, белый голец и кунджа в бассейне р. Камчатка) и на Охотоморском побережье (мальма, голец Леванидова и кунджа в бассейне р. Яма, голец Леванидова и кунджа в бассейне р. Пенжина) (см. раздел 1.3). Здесь же имеются речные системы, в которых кроме проходных гольцов обитают жилые гольцы. Они, как и на Восточной Чукотке, репродуктивно изолированы от проходных гольцов и являются самостоятельными видами и формами - длинноголовый голец и голец Шмидта в оз. Кроноцкое, голец Крогиус в оз. Дальнее, начикинский голец в оз. Начикинское, голец-нейва в системе Угинских озер, гольцы в озерах верховьев рек Яма, Ола, Наяхан (см. раздел 1.3). Многие из перечисленных жилых видов гольцов являются эндемичными, что исключает ведение любого типа лова и требует особых мер охраны.

Организация рационального промысла проходных гольцов становится с пока что не решенной проблемой определения границ популяций и отсутствия надежных критериев для их диагностики, хотя общая схема миграций и жизненного цикла гольцов известна. В частности, достаточно точно установлено, что у гольцов, идущих на нерест, почти абсолютный хоминг, т. е. производители для размножения обязательно возвращаются в реку своего рождения. Напротив, незрелые и пропускающие нерест особи могут удаляться в период морского нагула на сотни километров от "родной" реки и зимовать в "чужих" реках, где происходит смешение разных стад. Рекордной по протяженности (около 1700 км) оказалась трансконтинентальная миграция

проходной мальмы, проделавшей путь из р. Анадырь в р. Улик (севернее залива Коцебу на Аляске), где она перезимовала, была помечена и летом возвратилась в р. Анадырь. Особи мальмы, помеченные также в р. Улик, мигрировали к югу в залив Нортон на Аляске и в реки о-ва Святого Лаврентия (DeCicco, 1992). Можно предполагать, что в северной части Берингова моря происходит довольно интенсивный обмен особями между популяциями мальмы Восточной Чукотки и Аляски. Поэтому не исключен вылов в реках обоих континентов определенного количества "чужих" рыб. Данное обстоятельство переводит проблему сохранения популяционно-генетического разнообразия проходных гольцов северной части Берингова моря из чисто региональной в международную плоскость.

По-видимому, довольно обширные морские миграции свойственны мальме из рек Камчатки, Охотоморского побережья. Так, в результате траловых съемок в июне-июле 1991 г. у восточных берегов Камчатки были обнаружены большие скопления незрелых и зрелых гольцов над Командорской котловиной на удалении около 300 км от побережья. (Шунтов и др., 1993). Численность их здесь достигала 8,41 млн особи, а суммарная во время съемки вдоль всего восточного побережья оценивалась в 8,86 млн особи общей массой 4,8 тыс.т. Эта цифра близка к вычисленному на основании промысловой статистики запасу гольцов на северо-восточном побережье Камчатки 5-7 тыс.т; для западного побережья приводят существенно большую величину запаса - 17-19 тыс.т (Тиллер, 1987). По-видимому, не менее 10 тыс.т составляют промысловые ресурсы гольца на материковом побережье Охотского моря (Савваитова, 1989).

Вместе с тем интенсивность промысла проходных гольцов на СВР весьма сильно различается в разных районах и зависит главным образом от плотности населения и мощности перерабатывающей базы. Большинство некогда крупных популяций мальмы и гольца Таранца Восточной Чукотки чрезвычайно сильно подорваны промыслом и нуждаются в серьезной охране (голец Таранца из рек Амгуэма, Ионивеем, Эргувеем, Сеутакан, Кукеккуюм; мальма из рек Курупка, Эргувеем, Кукеккуюм, Амгуэма, Паляваам) (Черешнев, 1981, 1990; Гудков, 1994 б). Здесь проходные гольцы являются основным промысловым ресурсом и их средний годовой вылов достигал 240-270 т. В остальных речных системах СВР, где главным объектом промысла являются тихоокеанские лососи, гольцов добывают как прилов при ходе лососей. В бассейне р. Анадырь наибольшее количество гольца (мальмы) было добыто в 1955 г. 249 т, после этого добыча держится на уровне 20-30 т в год.

Промысел гольца существует и на Камчатке. Здесь его ежегодный вылов в прошлое десятилетие составил в среднем 355 т на западном и

96 т на восточном побережье (Тиллер, 1987). Учитывая оценки запаса, очевидно, что голец на Камчатке явно недоиспользуется промыслом. Максимальные уловы гольцов следуют с опозданием на 1-2 года после урожайных поколений горбуши, но эти 2 вида не являются антагонистами в лососевых реках (Леванидов, 1981), хотя гольцы поедают не попавшую в гнезда икру горбуши (впрочем, обреченную на гибель) и ее покатную молодь. На эффективность воспроизводства горбуши в гораздо большей степени влияют абиотические факторы и выедание хищниками (в основном азиатской корюшкой) в эстуариях и прибрежных пространствах.

Средний годовой вылов гольцов на материковом побережье Охотского моря (от Гижиги до охотской группы рек) достигал в 80-х годах 400-450 т. Но здесь, как и на Камчатке и Восточной Чукотке, основной промысел сосредоточен вблизи населенных пунктов, ресурсы гольцов из отдаленных рек недоиспользуются и находятся в удовлетворительном состоянии. Напротив, в некоторых традиционных районах промысла численность популяций гольцов достигла катастрофически низкого уровня. Показателен пример с популяцией мальмы бассейна р. Яна, впадающей в Тауйскую губу Охотского моря. Большая концентрация населения на побережье Тауйской губы, доступность реки вследствие наличия автомагистрали и постоянный интенсивный промысел, достигавший 120 т (1984 г., только учтенный статистикой), привели к резкому снижению запасов гольца этой реки. Так, если в 1983 г. за один замет невода добывали в среднем 850 (150-2500) экз., то в 1991 г. 1-2 экз. При этом существенно уменьшилась длина вылавливаемых гольцов с 340 до 280 мм. Есть косвенные основания считать, что бассейн р. Яна - крупнейший в Тауйской губе зимовальный водосм, куда заходят на зимовку незрелые гольцы из близлежащих рек побережья, поэтому перепромысел в итоге может привести к снижению уровня воспроизводства проходного гольца всего этого района Охотского моря.

На основании изучения биологических параметров рыб из интенсивно эксплуатируемых и совершенно не затронутых промыслом популяций проходных гольцов установлено, что в реках Охотского моря первые характеризуются преобладанием молодых особей, совершивших 2-4 ежегодные миграции в море и 1-2 нереста; у вторых, напротив, число морских миграций 3-6, нерестов 2-4 (Гудков, Скопец, 1987). Эти данные позволяют достаточно быстро определить состояние популяции, основываясь только на структуре возраста гольцов (т. е. разделяя "пресноводный" и "морской" периоды жизни).

Рационализация промысла проходных гольцов с целью сохранения их биологического разнообразия должна быть основана на знаниях о популяционной структуре видов, особенностях их жизненного

цикла, воспроизводительной способности, постоянном мониторинге состояния популяции. Рекомендуется при добыче гольцов ориентироваться не на промысловую длину, а на возрастную структуру популяции и ее динамику в течение анадромной миграции (Гудков, 1994 б). Иными словами, промысел должен не изымать из популяции производителей, идущих на нерест первыми (по срокам хода), а отлавливать незрелых и пропускающих нерест рыб, заходящих в реки позднее. Правда, при этом есть риск перелова гольцов из "чужих" рек, но его последствия могут быть сведены к минимуму за счет обеспечения максимальной эффективности воспроизводства "своих" производителей и уменьшения объема вылова в случае обнаружения большого числа "чужих" гольцов, т. е. при проведении мониторинга. В связи с этим безусловно вредным для состояния популяций проходных гольцов следует признать их вылов на местах зимовки и в период катадромной миграции, практикуемый на некоторых реках Восточной Чукотки, Камчатки и Охотоморского побережья. Это также нарушает структуру популяции и снижает ее воспроизводительную способность. К тому же перезимовавшие гольцы обладают пониженной пищевой ценностью по сравнению с нагулявшимися в море. У коренных жителей Чукотки существует моральный запрет на лов перезимовавших гольцов.

При определении оптимального изъятия из озерных популяций гольцов, в отличие от проходных, необходимо ориентироваться исключительно на промысловую меру, учитывающую возраст первого созревания рыб и структуру популяции. Поскольку условия обитания и биологические параметры особей из популяций озерных гольцов могут достаточно сильно различаться, в идеале необходимо устанавливать допустимый объем вылова и промысловую меру для каждой из них. Эта задача трудно выполнима, хотя вполне реальна для тех озер, на которых существует постоянный лов гольцов.

Проблема сохранения биологического разнообразия других лососевидных рыб, используемых промыслом, во многом сходна с таковой у гольцов, хотя и имеет специфику, определяемую особенностями образа жизни и биологии видов.

Так, в группе сиговых рыб также существуют виды, систематическое положение которых остается дискуссионным. В частности, это относится к конечноротым сигам, объединяемым под общим названием "омули", к паре симпатричных нижнеротых сигов бассейна р. Анадырь - сиг-востряк и сиг-горбун, которых считают формами одного вида (см. раздел 1.3). В рыболовной статистике востряк и горбун фигурируют под общим названием "сиг", а пенжинского омуля рыбаки на р. Пенжина называют "ряпушкой". Более того, известны случаи, когда под видом крупной ряпушки неоднократно происходил массовый вылов неполовозрелой нельмы, что послужило главной причиной

резкого снижения ее запасов в бассейне р. Анадырь (с 967 ц в 1961 г. до 20-30 ц в 80-х годах). В бассейне р. Индигирка существенно уменьшение численности стада нельмы в 60-70-х годах было обусловлено переломом не только на местах нагула неполовозрелых рыб (в дельте и авандельте), но и производителей в районе нерестилищ (Кириллов, 1972, 1984). Лов в дельтах рек Колымо-Индигирского региона селективными орудиями лова (ставными сетями), изымающими вместе с половозрелыми большое количество молоди (до 80-90%), оказал отрицательное влияние на численность муксуна, нельмы, омуля. Так, если в 1958 г. в Индигирке муксун составлял 10,7% общего вылова, то в 1967 г. только 2%; в Колыме эти различия проявились еще сильнее - 23 и 2% (Кириллов, 1984; Силин, 1990). Дельтовые участки этих рек представляют собой чрезвычайно разветвленную систему больших и малых протоков и служат основными районами нагула и высокой концентрации полупроходных сиговых рыб, места размножения которых могут находиться в разных участках речных бассейнов. Поэтому промысел здесь, безусловно выгодный с экономической точки зрения, приводит к снижению биологического разнообразия вследствие его селективности и неравномерной нагрузки на виды, имеющие разную численность и биологические особенности (в частности, разный возраст первого созревания). Не исключено также существование диспропорции в вылове различных локальных стад одного вида, у которых совпадают места нагула, но пространственно разобщены районы размножения. Так, обнаружено, что скопления преднерестовой ряпушки, расположенные в дельте, первыми идут на нерест и поднимаются до границы нижнего и среднего течения (Кириллов, 1972). За ними следуют особи из придельтовых озер, и завершают нерестовую миграцию рыбы, нагуливающиеся в приморских участках - последние не совершают больших нерестовых перемещений и обычно не выходят за пределы дельты (л.с.). Популяционная неоднородность существует и у ряпушки бассейна р. Анадырь, где она представлена двумя крупными группировками нижнего (район оз. Красное) и среднего (Марковская котловина) течения; особи из этих группировок различаются биологическими параметрами, структурой популяции, возрастом созревания (Юсупов, 1987; Штундук, 1991).

Изучение возрастной, размерно-весовой структуры популяции чира из бассейна р. Анадырь и рек Анадырского лимана позволило ориентировочно выявить популяционную структуру этого вида, представленного в речных бассейнах Анадырского лимана несколькими относительно хорошо изолированными группировками ранга популяции: 1) верхнего и среднего течения р. Анадырь; 2) нижнего течения р. Анадырь; 3) р. Великая; 4) р. Канчалан. Не исключено также, что в таких крупных притоках р. Анадырь, как Майн, Белая, Танюрер, оби-

тают самостоятельные, более мелкие субпопуляции, входящие, соответственно, в 1-ю (р. Майн) и 2-ю (реки Белая, Танорер) группы.

Сходную популяционную структуру имеют анадырские сиг-востряк и сиг-горбун, но количество их группировок меньше: 1) основного русла р. Анадырь и его крупных притоков (Белая, Майн); 2) р. Канчалан; 3) р. Великая. Насколько изолированы эти популяции, неясно, т. к. востряк летом обычно нагуливается в Анадырском лимане, поэтому экологически способен к широкому расселению между реками, впадающими в лиман. Напротив, у горбуна, весь жизненный цикл которого проходит в пресных водах, существование высокой изоляции весьма вероятно, что следует учитывать при проведении промысла.

Для расселения валька, широко распространенного в бассейнах рек Анадырского лимана, экологическую преграду представляет не только Анадырский лиман, но и низовья рек и крупные низменности (например, Марковская котловина) с медленным течением и заиленным грунтом. Поэтому можно утверждать, что во всех крупных притоках р. Анадырь и рек Анадырского лимана существуют относительно хорошо пространственно изолированные популяции валька; это подтверждается также различиями в биологических параметрах особей из каждого водоема обитания.

Перечисленные далеко не полные примеры свидетельствуют о наличии определенной популяционной подразделенности у сиговых рек СВР, хотя это остается крайне слабо изученным. Явно недостаточно исследована популяционная структура сиговых рыб Колымско-Индибирского региона. Вместе с тем продолжающаяся золотодобыча и строительство Колымской ГЭС с крупным водохранилищем привели к значительной трансформации речной экосистемы не только обширной территории Верхней Колымы, но и ниже расположенных участков основного русла вплоть до дельты. Несомненно, это отразилось и на состоянии биологического разнообразия ихтиофауны, что выразилось в его снижении как у отдельных видов, так и всего рыбного сообщества. По-видимому, в данной ситуации сохранение и поддержание определенного уровня разнообразия может осуществляться за счет ихтиофауны (популяций рыб) крупных правых притоков Колымы, не затронутых серьезным антропогенным воздействием (реки Балыгычан, Сугой, Коркодон, Омолон, Большой и Малый Аншой).

Кроме несомненно важной проблемы изучения популяционной структуры видов и определения границ популяции, для эффективного поддержания и сохранения биологического разнообразия необходим постоянный мониторинг облавливаемых популяций, т. к. под действием промысла и естественных причин у сиговых рыб происходят изменения в структуре популяции, биологических показателях, жизненном цикле. В частности, обнаружено уменьшение размеров и плодовитости

с 1975 по 1985 г. у проходной ряпушки р. Анадырь, но численность стада при этом увеличилась (Юсупов, 1987). За этот же период заметно увеличились размеры тела у сига-востряка. Напротив, в популяции нельмы под действием перелова произошло полное исчезновение быстрорастущих рыб и увеличение сроков первого созревания. Также в связи с переловом у муксуна Колымы произошло ускорение роста и уменьшение на 2 года возраста первого созревания вследствие лучшей обеспеченности пищей оставшихся рыб (Силин, 1990). Эти обстоятельства, безусловно, следует учитывать при определении стратегии промысла (установлении промысловой меры, определении объема вылова) и охраны популяций сиговых рыб.

Изменение жизненного цикла под воздействием промысла разной интенсивности обнаружено и у сибирского хариуса на СВР. Небольшая нагрузка вызывает некоторое снижение численности, сокращение доли старых и увеличение впервые созревающих рыб. Популяция остается длинноцикловой, но скорость роста вследствие улучшения обеспеченности пищей особей возрастает. Именно на этой первой стадии антропогенных изменений наиболее эффективны мониторинг и рационализация промысла. При чрезмерном вылове происходит резкое сокращение численности популяции и доминирование в уловах незрелых рыб. При этом длинноцикловые популяции восточно-сибирского хариуса становятся среднецикловыми и даже короткоцикловыми, а камчатского остаются длинноцикловыми, но их численность сильно сокращается. Такие явления наблюдаются в районах постоянного лова, обычно у населенных пунктов, что требует полного запрещения или ограничения промысла и любительского лова. Оказалось также, что существующая единая промысловая мера для хариуса всего СВР (270 мм) занижена и не соответствует реальным размерам впервые созревающих рыб из разных конкретных популяций. Поэтому рекомендовано увеличить ее до 290 мм. Предлагается также запретить сплошное перегораживание водотоков орудиями лова при сезонных миграциях хариуса, т. к. этот неселективный способ приводит к вылову большого количества молоди, мигрирующей вместе со взрослыми рыбами. Для селективных орудий лова (ставные сети) целесообразно использовать ячею не менее 36 мм (Скопец, 1985, 1988, 1991 а, 1993; Скопец, Прокопьев, 1990).

На популяции хариуса, как, впрочем, и на все рыбное сообщество, резко отрицательное воздействие оказывает деятельность горнодобывающих предприятий. Количество мелкодисперсных частиц при разработке россыпей в речных долинах может достигать десятков граммов на 1 л, что намного превышает пороговый предел в 100 мг/л, вызывающий у хариусов серьезные сублетальные изменения. Длительное воздействие взвесей в бассейне Верхней Колымы привело к суще-

ственному (в десятки раз) уменьшению численности популяций хариусов и снижению его роста на самых загрязненных участках (Скопец, 1991 б).

Промышленное загрязнение прослеживается на значительном протяжении р. Индигирка и отрицательно влияет как на все рыбное сообщество реки, так и на отдельные виды. В частности, предполагается, что массовая (до 100%) дегенерация половых клеток у самок длиннорылого сибирского осетра из нижнего течения Индигирки обусловлена именно существенным ухудшением качества воды от деятельности горнодобывающих предприятий (Рубан, Акимова, 1991).

Изучение сукцессионных процессов в речных сообществах рыб в районах золотодобычи на Верхней Колыме показало, что нативное сообщество горных и предгорных участков с доминированием хариуса, валька и ленка, а в участках с меньшим уклоном - хариуса, сига и щуки в результате длительного воздействия взвесей замняется малопродуктивным сообществом, состоящим из чукучана, гольяна и налима; восстановление же нарушенных участков реки происходит крайне медленно и затягивается на десятилетия (Скопец, 1991 б). В данном случае наблюдается типичный для многих подверженных антропогенному воздействию речных экосистем процесс "банализации" ихтиофауны, т. е. замена "ценных" видов "сорными" (Nyman, 1991). Очевидно также, что такие явления могут иметь место только в относительно многовидовых рыбных сообществах, состоящих из оседлых рыб, какие населяют реки Колымо-Индигирского региона и р. Анадырь. Напротив, а лососевых экосистемах тихоокеанского побережья экологическая ниша исчезнувшей популяции лососей или гольцов остается свободной и не заполняется каким-либо другим видом рыб. По-видимому, это относится и к также маловидовым, но озерным сообществам рыб в высокогорных районах и тундровой зоне СВР, представленных локальными популяциями 1-3 видов, занимающих различные трофические ниши.

В отношении остальных промысловых видов рыб ихтиофауны СВР существуют все те же проблемы сохранения их биологического разнообразия, что описаны выше на примере массовых - лососевидных рыб. Как правило, снижение численности популяций происходит на местах интенсивного, долговременного лова, традиционно расположенных в основном вблизи населенных пунктов. Вместе с тем имеется значительный резерв рыболовства в многочисленных (но труднодоступных) озерах тундровой зоны Колымо-Индигирской низменности, где популяции озерных и озерно-речных сиговых рыб практически не используются промыслом (Кириллов, 1984). Напротив, запасы речных и полупроходных сиговых, формирование популяций которых происходит в дельтах рек, вследствие перелова находятся в напряженном со-

стоянии. То же самое относится и к ресурсам сиговых рыб бассейна р. Анадырь, хотя и здесь существуют определенные резервы рыболовства в отдельных притоках самой реки и реках Анадырского лимана. Следовательно, необходима гибкая стратегия управления рыбными ресурсами, которая бы вовремя изменяла промысловую ориентацию и нагрузку на отдельные популяции и виды в связи с наметившимся снижением численности в пределах всего речного бассейна. Поэтому освоение нетронутых промыслом популяций (по сути - новых районов лова) позволит путем ограничения и даже полного запрета на вылов восстановить численность традиционных объектов рыбодобычи. Разумеется, такое решение должно быть подкреплено соответствующим научным обеспечением (проведение мониторинга) и финансовыми дотациями, а также жестким контролем со стороны природоохранных органов за соблюдением режима лова.

Поскольку рыбы являются одним из основных объектов питания местного населения на СВР, их промысел будет осуществляться и в дальнейшем. Поэтому охрана рыб должна быть построена таким образом, чтобы сочетать необходимость сохранения биологического разнообразия с рациональным использованием рыбных ресурсов, восстановлением численности видов и популяций, сохранением мест их обитания. Иными словами осуществляться на всех уровнях организации биологических систем, определенных международной Конвенцией по сохранению биологического разнообразия.

Особой задачей этой проблемы является охрана редких и эндемичных видов рыб, особенно таких, которые являются узкоареальными эндемиками и представлены единственной популяцией. В определении категории редких видов пока нет ясности (Павлов, 1992). Используя самые простые показатели - величину ареала и численность, выделяют следующие критерии редких видов: 1) широкораспространенные, но малочисленные; 2) имеющие ограниченный ареал, но обычные; 3) имеющие ограниченный ареал и малочисленные (Nyman, 1991). Кроме того, весьма важным представляется такой критерий, как филогенетическая уникальность, показывающая уровень возможных генетических потерь при исчезновении данного таксона. Понятно, что в виду, единственному в отряде, должно быть отдано предпочтение при определении очередности мер охраны перед видом, единственным в семействе и тем более в роде (и так далее по таксономической иерархии до подвида) (Павлов, 1992). Можно также добавить, что монотипические таксоны должны иметь преимущество при охране перед политипическими такого же ранга.

К частным критериям для оценки состояния редких видов в пределах анализируемой территории следует добавить: тенденции общего состояния водной экосистемы и конкретных биотопов, тенденции в

изменении численности, уровень мониторинга. Очевидно, полезными будут также сведения об образе жизни, характере динамики численности, статусе родственных форм (с точки зрения необходимости охраны); целесообразно дать в целом по анализируемому таксону оценку полноты имеющихся данных (Павлов, 1992). В итоге необходима дальнейшая разработка унифицированной схемы выявления и сравнительной экспертной оценки состояний таксонов, рекомендуемых к охране.

В отечественной ихтиологии предпринята удачная попытка создания такого унифицированного подхода, включающего общие и частные критерии оценки, а также описания различных подходов к охране редких видов на разных уровнях организации живого (Павлов, 1992).

Оценка состояния популяций редких видов пресноводной ихтиофауны СВР и среды их обитания проведена по модифицированной схеме Д.С. Павлова (1992), включающей как общие, так и частные критерии (табл. 3); при этом введены цифровые обозначения сравнительных оценок (по горизонтали), что позволяет легко количественно характеризовать любой таксон по сумме баллов (табл. 4). Очередность цифр соответствует ранжированию по различным критериям (по вертикали). Знак "?" обозначает отсутствие необходимых сведений для оценки; по-видимому, в таких случаях следует присваивать максимальный балл как показатель требования проведения специальных исследований. Цифра "0" приведена в соответствующих позициях для тех редких видов, которые лишь заходят в пресные водоемы СВР, но не образуют здесь самостоятельных популяций.

Необходимо также отметить, что при более дробном географическом делении СВР всегда окажутся виды рыб, редкие в том или ином районе. К ним относятся: кета, горбуша, мальма в реках Колымо-Индигирской низменности; тихоокеанские лососи (кроме сими), нельма и ледовитоморский омуль на Восточной Чукотке; восточно-сибирский хариус в бассейне Берингова моря; валец и щука на Камчатке; чир, налим и озерный голяк в бассейне Охотского моря; чавыча, якутский карась, сибирский усатый голец, окунь на материковом побережье Охотского моря (см. разделы 2.1, 2.2). Хотя все они в таком отношении являются редкими видами, вряд ли целесообразно устанавливать для них особые меры охраны, поскольку численность их обычно невелика, заходы в реки случайны, популяции единичны, расположены в удаленных и труднодоступных речных бассейнах и озерах, не подверженных антропогенному воздействию. Поэтому, вероятно, не следует выделять их специально в разряд редких видов, а лишь ограничиться указанием на находки таких рыб за границей основного ареала, т. е. рассматривать как зоогеографических экзотов конкретных речных бассейнов и районов.

**Критерии для сравнительной оценки таксонов пресноводной ихтиофауны
Северо-Востока России в целях их охраны.**

Критерии	Сравнительные оценки				
1. Уровень генетических потерь при исчезновении таксона	1. Отдельные популяции без статуса таксона	2. Подвид. экологическая форма	3. Вид	4. Род	5. Семейство и таксоны более высокого ранга
2. Экологическая валентность	1. Эврибионтный	2. Эврибионтный по нескольким основным признакам	3. Стенобионтный по 1-2 признакам	4. Стенобионтный по нескольким признакам	5. Высокоспециализированный
3. Технология искусственного воспроизводства	1. Хорошо разработана и проста	2. Разработана, но сложная	3. Слабо разработана и дорогая	4. Разработка только начата	5. Не разработана
4. Значение ресурса (экономическое, рекреационное, эстетическое, научное и др.)	1. Не известно	2. Некоторое значение	3. Значение по одной из позиций	4. Значение по нескольким позициям	5. Исключительно важное значение по нескольким позициям
5. Распространение	1. По всей территории	2. В большей части территории	3. В меньшей части территории	4. На отдельных участках	5. На одном участке
6. Популяционная структурированность	1. Много дискретных популяций	2. Несколько дискретных популяций	3. Много субпопуляций	4. Несколько субпопуляций	5. Единственная субпопуляция
7. Встречаемость	1. Повсеместно многочислен	2. Многочислен в отдельных участках	3. Обычен, но малочислен	4. Редкий	5. Единичен (случайная встречаемость)
8. Тенденция общего экологического состояния водной экосистемы	1. Улучшается	2. Стабильная	3. Ухудшается	4. Кризисное	5. Катастрофическое (необратимое)
9. Тенденция в изменении численности	1. Увеличивается	2. Стабильная	3. Медленно снижается	4. Быстро снижается	5. Давно не встречались
10. Уровень мониторинга	1. Хороший	2. Удовлетворительный	3. Посредственный	4. Неудовлетворительный	5. Отсутствует

**Сравнительные оценки редких таксонов пресноводной ихтиофауны
Северо-Востока России для целей их охраны**

Виды, подвиды	Критерии (номера как в табл. 3)										Сумма баллов
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Калуга	0	2	5	2	5	0	4	2	2	5	27
Длиннорылый осетр	1	2	1	4	3	2	4	3	3	?	28
Сельдь-шед	0	2	1	2	4	0	5	2	5	5	26
Сима	1	2	1	4	3	1	3	2	2	4	23
Микижа	3	2	1	4	3	1	2	2	2	4	24
Камчатская семга	3	2	1	4	3	2	3	2	3	4	26
Чукотский голец	2	2	5	4	5	5	4	2	3	5	37
Восточно-сибирский голец	2	2	5	4	3	2	3	2	?	5	33
Гонец-нейва	3	2	5	4	5	4	3	2		5	38
Боганидская паляя	1	3	5	4	4	2	3	2	4	5	33
Малоротая паляя	3	5	5	4	5	5	3	2	3	5	40
Гонец Черского	3	2	5	4	3	2	2	2	?	?	33
Длинноголовый голец	3	5	5	4	5	5	3	2	2		39
Белый голец	3	3	5	4	4	2	2	2	?		35
Гонец Крогиус	3	4	5	4	5	5	4	2	4		41
Гонец Шмидта	3	3	5	4	5	5	3	2	?		40
Гонец Леванидова	3	2	5	4	4	4	3	2	3	5	35
Длинноперая паляя	4	5	5	5	5	5	2	2	?	5	43
Камчатская ряпушка	2	4	5	2	5	5	5	2		?	40
Берингийский омуль	1	2	5	3	3	2	4	2		5	32
Пенжинский омуль	3	2	5	4	4	2	2	2		5	34
Сиг-востряк	3	2	5	4	4	2	2	2	3	4	31
Карликовый валец	1	4	5	3	4	2	4	2	?	5	35
Камчатский хариус	2	2	5	4	3	1	2	2		4	30
Аляскинский хариус	1	2	5	4	4	2	3	2		5	33
Корюшка Дрягина	2	3	5	4	3	1	3	2		5	33
Японская корюшка	1	2	5	3	5	?	4	2		5	38
Амгуэмская даллия	3	4	5	4	4	2	3	2		5	37
Пильхьикайская даллия	3	4	5	2	5	?	?	2		5	41
Берингийская даллия	1	4	5	4	3	1	2	2		5	30
Сибирский чукучан	2	2	5	4	3	2	2	3		5	33
Реликтовая колпошка	2	3	5	3	5	5	3	2		5	38
Слизистый поджаменщик	1	2	5	4	3	1	2	2	2	5	27

В табл. 4 приведены сравнительные оценки редких таксонов пресноводной ихтиофауны СВР по отдельным категориям и в суммарном выражении. Разумеется, данные оценки, как частные, так и суммарные, следует считать достаточно условными и предварительными по следующим причинам. Значение, или вес, каждой категории относительно всех остальных не определен, поэтому все они оцениваются в одинаковом интервале баллов. Но вряд ли следует приравнивать, к примеру, уровень возможных генетических потерь при исчезновении таксона ранга рода (4 балла) ко всем другим категориям, ранжируемым этим же баллом. Для большинства редких видов неизвестна тенденция изменения численности вследствие отсутствия или неудовлетворительного уровня мониторинга; недостаточно конкретна категория "значение ресурса" (нясно, что понимается под ресурсом и какое его значение более весомо); чем принципиально отличается "редкая встречаемость" от "единичной" и обе они от "давно не встречались". Далее, для таких редких видов, как длиннорылый сибирский осетр и сибирский чукучан, достаточно широко распространенных в реках Колымо-Индигирского региона, в одних участках речных бассейнов состояние среды обитания может быть благоприятным, а в других наоборот. В частности, оба вида в бассейне Колымы находятся под техногенным воздействием Колымской ГЭС и золотодобычи в районах Верхней Колымы (чукучан), что требует специальных мер охраны и мониторинга именно колымских популяций этих видов. Сходным образом сиг-востряк в районе основного русла р. Анадырь (особенно в среднем течении) подвержен сильному прессу промысла, но его популяции из притоков реки находятся в благополучном состоянии.

Перечисленные обстоятельства, естественно, снижают точность оценок, тем не менее из анализа табл. 4 можно сделать достаточно показательные выводы.

1. Все узкоареальные (встречаются только в одном участке) эндемики ранга подвида и рода, представленные единственной популяцией, имеют больший суммарный балл (37-43 - виды и роды, 37-40 - подвиды), чем региональные эндемики, населяющие несколько водосмов и состоящие из нескольких (иногда многих) популяций (24-35 - виды и 30-35 - подвиды). При этом оценки для видов и подвидов в каждой из этих групп весьма близки.
2. К уровню локальных эндемиков близки редкие виды (32-38), представленные на СВР красивыми популяциями и сосредоточенные также на ограниченной территории. Редкие виды, имеющие достаточно много дискретных популяций и более обширный ареал, близки (23-30) к региональным эндемикам.
3. Основной вклад в суммарную оценку таксонов вносят категории: технология искусственного воспроизводства (не разработана для

большинства видов); тенденция в изменении численности и уровень мониторинга (первая неизвестна, поскольку отсутствует второе также для большинства видов).

Таким образом, для разработки стратегии охраны редких видов пресноводной ихтиофауны СВР имеются довольно полные для решения этой задачи биологические данные (категории 1,2,4-8), но отсутствуют практические разработки и решения (категории 3,9,10), способные обеспечить ее реализацию в полном объеме. Поэтому основные усилия научных исследований должны быть сосредоточены именно на недостающих разделах общей схемы, при этом обязательными являются наблюдения над тенденцией изменения численности и организация мониторинга, тогда как технология искусственного воспроизводства должна разрабатываться в случае необходимости. Последнее, немаловажное обстоятельство для сохранения редких видов, в настоящее время не столь актуально, т. к. состояние среды пресных водоемов СВР в целом благополучное и реальная угроза исчезновения существует для популяций лишь некоторых видов, обитающих в районах золотодобычи (чукучан в бассейне Верхней Колымы, камчатский хариус в притоках рек Пенжина и Анадырь) или находящихся в депрессии численности под воздействием промысла и иных причин (длиннорылый сибирский осетр, камчатская семга, боганидская палия, чукотский голец, голец Крогиус).

Наиболее эффективным способом сохранения редких видов, а также уникальных рыбных сообществ и в целом биологического разнообразия рыб является организация охраняемых водоемов или водоемов-заповедников с границами в пределах всей своей акватории или (что предпочтительнее) всего водосборного бассейна. Но, очевидно, такая охрана реально может быть организована лишь на сравнительно небольших озерах, малых реках и ручьях. В данном случае полностью реализуется экосистемный уровень охраны, направленный на сохранение не только конкретного вида, но и всей среды его обитания. Иногда функцию охраны рыбного сообщества и отдельных редких видов выполняют наземные заповедники и биосферные парки, но они не нацелены конкретно на эту задачу. Специализированные же водоемы-заповедники на территории России отсутствуют, хотя необходимость в них существует довольно острая.

На СВР под охраной заповедного режима находятся всего 4 редких эндемичных вида рыб: длинноголовый, белый голец и голец Шмидта в оз. Кроноцкое, расположенном в пределах Кроноцкого заповедника на Восточной Камчатке, и популяция гольца Леванидова в бассейне р. Яма (типовое местообитание), нижний и средний участок которой находятся в пределах Ямского лесничества заповедника "Магаданский". Но часть черестилищ гольца Леванидова, распо-

женных в самых верховьях р. Яма, оказались вне заповедной зоны, и существует угроза их исчезновения в связи с неконтролируемым (браконьерским) выловом нерестующего здесь гольца. Все остальные редкие и эндемичные виды рыб СВР обитают в водоемах, лишенных официального охранного статуса. Вместе с тем печальный пример с эндемичным сообществом гольцовых рыб оз. Эльгыгытгын показывает, что промедление с принятием природоохранных решений в отношении редких видов рыб может привести к невозполнимым потерям биологического разнообразия (Черешнев, Скопец, 1993). Лишь вмешательство широкой научной общественности спасло уникальную экосистему впадины оз. Эльгыгытгын от хозяйственного "освоения", но несмотря на многочисленные рекомендации со стороны ученых, вопрос о создании здесь особо охраняемой территории до сих пор остается открытым (Белый, Черешнев, 1993). Серьезная угроза также существовала для единственной популяции реликтовой трехиглой колюшки из горячих источников верховьев р. Гильмимливеем (Чукотский полуостров), где в конце 70-х годов была устроена полевая база геологов непосредственно у выхода горячих ключей и мест обитания колюшки. Этот район, кроме того, оказался уникальным и с точки зрения всей наземной экосистемы, что способствовало принятию решения о его сохранении как памятника природы и ликвидации антропогенного фактора (Экосистемы термальных источников ..., 1981). Под угрозой исчезновения находится чукотский голец, живущий в оз. Эстихед и являющийся объектом круглогодичного любительского лова.

Очевидно, что в первую очередь должна быть организована охрана редких видов, представленных единственной популяцией (или немногими локальными популяциями в пределах одного речного бассейна), обитающей в одном водоеме. При этом одинаково важно сохранение не только локальных эндемиков, но и редких для региона видов, у которых на СВР располагаются краевые популяции. Эти две группы редких видов включают следующих рыб: чукотский голец, голец-нейва, боганидская и малоротая палии, голец Крогиус, длинноперая палия, камчатская ряпушка, карликовый валец, амгуэмская и пильхикайская дальии, реликтовая трехиглая колюшка. Водоемам, где обитают эти редкие рыбы, необходимо придать статус особо охраняемых с запрещением любого вида промысла и хозяйственной деятельности; это решение должно быть закреплено в соответствующих Правилах рыболовства и доведено до местного населения через средства массовой информации.

В отношении остальных редких видов рыб СВР стратегия охраны должна быть основана на всех трех уровнях сохранения биологического разнообразия, т. е. экосистемном, видовом и популяционно-генетическом. Так как большинство этих рыб представлены несколь-

кими (иногда многими) дискретными популяциями и широко распространены в пределах заселяемых ими бассейнов, их охрану следует организовать таким образом, чтобы были защищены в первую очередь критические периоды жизни рыб — размножение, эмбриогенез и ранний онтогенез, зимовка. Это предполагает охрану мест размножения, миграционных путей и районов нагула молоди, зимовальных водоемов и участков рек. Для многих редких, а также промысловых видов такие важные для воспроизводства места обитания охраняются Правилами рыболовства (например, нерестилища лососей и сиговых рыб, зимовальные ямы в реках, нагульные водоемы молоди и т.д.). Но поскольку важно не только сохранение отдельных видов, но всей среды обитания, включая биоценотическое окружение, перспективным представляется создание предложенного недавно особого типа охраняемых территорий, названного "территориями управления водным разнообразием" (ТУВР) (см.: Numan, 1991). Они представляют собой водоемы и прилегающую площадь водосбора, где приоритетным является сохранение и поддержание водного биологического разнообразия. Требования, которые предъявляются к ТУВР, должны быть следующие:

1) ТУВР должны включать ресурсы и местообитания, необходимые для жизни видов и экосистем, для защиты которых они предназначены;

2) ТУВР должны быть достаточно велики, чтобы содержать все условия для поддержания естественного видового разнообразия;

3) необходимо создание не менее двух ТУВР, содержащих большинство одинаковых видов, но находящихся на большом расстоянии друг от друга и не подверженных одновременно антропогенным воздействиям.

4) ТУВР должны быть способны поддерживать состояние популяций видов своей биоты, которые достаточно велики и имеют незначительный риск исчезновения вследствие случайных демографических и генетических флуктуаций.

1 и 2-й пункты — основные требования к ТУВР. Водоемы, содержащие ТУВР, должны содержать по возможности полный набор водной биоты и обладать высокой степенью естественной защиты.

Создание ТУВР сравнительно легко осуществимо в малонаселенных районах и для рыбных сообществ, представленных оседлыми рыбами, не совершающими протяженных сезонных миграций в реках. Для полупроходных видов, вероятно, целесообразно выделение нескольких ТУВР. Например, для полупроходных сиговых рек Колымо-Индибирского района они могут быть расположены в дельтах рек, где нагуливаются длиннорылый сибирский осетр, все виды сигов (исключая валька), и в районах наиболее крупных нерестилищ, кото-

рые также в основном совпадают. Несомненно актуальна организация ТУВР в районе среднего течения р. Анадырь - Марковской котловине, где проходит весь жизненный цикл сиговых (исключая вострыка и, вероятно, нельму), популяций хариуса, щуки, налима, мелких видов рыб (гольяны, подкаменщик, девятииглая колюшка), а также расположены наиболее крупные нерестилища кеты. Водная флора и фауна беспозвоночных животных этого района отличается большой биомассой, численностью и видовым разнообразием. По этим же соображениям создание ТУВР может быть рекомендовано для района среднего течения р. Пенжина и в районе оз. Таловское в бассейне р. Таловка в данных участках речных бассейнов многочисленны популяции сиговых рыб (в т. ч. эндемичного пенжинского омуля), хариуса, щуки, налима, мелких видов рыб. Целесообразно включить в состав ТУВР наиболее богатые по числу видов, численности популяций, биологическому разнообразию водной биоты такие речные системы Камчатки, как реки Большая и Камчатка; в последней особенно перспективен для создания ТУВР бассейн оз. Азабачье. На материковом побережье Охотского моря ТУВР должна охватить весь бассейн р. Яма для защиты нерестилищ эндемичного гольца Леванидова, мальмы и тихоокеанских лососей. Очень привлекательны для создания ТУВР среднее и верхнее течения рек, входящих в Охотскую группу - здесь кроме многочисленных проходных лососевых, эндемичного гольца-нейвы обитают виды сибирской ихтиофауны, неизвестные более нигде на побережье. В крупных реках Колымо-Индибирского района ТУВР, в первую очередь, следует создавать на притоках, еще не затронутых золотодобычей и слабо заселенных. На Колыме перспективны для этого среднее и верхнее течения рек Коркодон, Олой (приток р. Омолон); Большой и Малый Анной. Разумеется, ТУВР должен иметь статус водоема-заповедника, что запрещает ведение здесь любой хозяйственной деятельности, исключая лишь ту, которая связана с традиционным укладом и образом жизни коренного населения.

Вне пределов ТУВР, которые, кроме защитной, также будут выполнять функцию водосмов-доноров для всей речной системы, охрана редких видов в этих речных бассейнах должна быть основана на мониторинге их популяций и регулировании промысловой нагрузки через своевременное изменение Правил рыболовства. При этом необходима разработка подобных Правил и режима рыболовства не только для обширных территорий, подведомственных определенному территориальному бассейновому управлению, как это практикуется в настоящее время, но и для более мелких (хотя бы ранга административного района), а в идеале - для конкретных речных бассейнов, где существует тот или иной вид промысла и хозяйственной деятельности. Реализация последнего позволит перейти к управлению рыбными ре-

сурсами на популяционно-генетическом уровне, т. е. на уровне отдельных популяций рыб. Основу такого подхода составляет постоянный мониторинг, требующий значительных затрат на его проведение, однако в итоге эти расходы окажутся несравненно меньше тех, которые возникнут при необходимости восстановления исходного биологического разнообразия пресноводной ихтиофауны СВР.

Весьма важным и актуальным вопросом сохранения биологического разнообразия пресноводной ихтиофауны СВР (как, впрочем, и для других групп организмов) является подготовка и издание Красной книги редких пресноводных рыб региона. Пока такая сводка отсутствует. Имеется лишь аннотированный список редких видов рыб для Тихоокеанско-Арктического региона СВР (Черешнев, 1990). Данный список включает также популяции некоторых видов (в т. ч. широко распространенных на СВР), численность которых в отдельных речных бассейнах под воздействием промысла находится на критически низком уровне. Для восстановления таких популяций требуются незамедлительные меры охраны, полный запрет на промысел и проведение мониторинга. Последний важен не только с практической, но и с научной точки зрения, т. к. позволит выявить пока неизвестные репарационные возможности видов рыб в условиях арктических и субарктических пресных водоемов СВР. Иными словами - необходимо установить период полного восстановления численности популяций.

В отечественной ихтиологии имеется точка зрения о целесообразности создания Красных книг не только для всей территории России и крупных регионов страны, но и для мелких субрегионов (Мина, 1986). Это позволит существенно проще и легче распознать виды, которые еще находятся в благополучном состоянии в одних субрегионах, но сокращают ареал и численность в других. Такой подход следует признать безусловно плодотворным. По-видимому, границы и размер территории субрегионов должны совпадать с таковыми самых малых административных единиц - районов, входящих в состав более крупных административных подразделений (областей, краев, округов), поскольку охрана природы в России территориально организована именно по такому принципу. Практически во всех административных районах имеются структурные подразделения Министерства охраны окружающей среды и природных ресурсов России, а также инспекции рыбоохраны бассейновых управлений по охране и воспроизводству рыбных запасов и регулированию рыболовства. Исходя из конкретной ситуации, целесообразно включить в состав субрегиона нескольких компактно расположенных административных районов, но принадлежащих обязательно к одной крупной административной единице. Возможно также уславливать границы субрегионов, исходя из бассейнового принципа, т. е. включать в его состав территорию всего

водного бассейна (и находящихся здесь административных районов), но опять-таки расположенных в пределах одного крупного административного подразделения. Последнее обусловлено тем, что стратегия охраны природы, кроме общих принципов, может иметь специфику (и соответствующее законодательство) в отдельных субъектах Федерации. Однако эти различия не должны влиять на основные положения природоохранного законодательства, отдающего приоритет в охране узкоареальным эндемикам и уникальным сообществам организмов, которые следует рассматривать исключительно с позиции общечеловеческого научного достояния.

Сохранение биологического разнообразия СВР невозможно без повышения до необходимого уровня экологического образования населения. Эта задача может быть решена только совместными усилиями ученых, располагающих соответствующими знаниями, специалистов по охране природы, преподавателей учебных заведений, средств массовой информации. Вклад ученых-биологов должен заключаться в предоставлении информации по данной проблеме в природоохранные органы, участии в подготовке экологических обоснований при промышленном освоении региона и организации мониторинга, издании справочной, научно-популярной литературы и учебных пособий, оказании консультативной помощи в подготовке экспозиций для краеведческих музеев, характеризующих биоту СВР, ее типичные и уникальные природные ландшафты, участие в теле- и радиопередачах, посвященных природе Севера и т.п. Как показывает мировой опыт, такого рода природоохранная деятельность в развитых странах рассматривается не менее важной, чем административные меры (например, создание охраняемых территорий). Однако более широкие - в пределах всей страны - масштабы просветительского и патриотического воспитания населения в деле охраны природы в итоге оказываются решающими в проблеме сохранения биологического разнообразия биоты конкретных территорий Земли (Nyman, 1991).

**ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ
ИХТИОФАУНЫ ПРЕСНЫХ ВОД СЕВЕРО-
ВОСТОКА РОССИИ**

Класс I. CEPHALASPIDOMORPHI - КРУГЛОРОТЫЕ

Отряд 1. *Petromyzontiformes* - Миногообразные

Семейство 1. *Petromyzontidae* - Миноговые

Род 1. *Lethenteron Creaser et Hubbs, 1922* - Обыкновенные миноги

1. *Lethenteron japonicum* (Martens, 1868) - Дальневосточная минога

1а. *L. japonicum japonicum* (Martens, 1868) - Дальневосточная проходная минога

1б. *L. japonicum kessleri* (Anikin, 1905) - Сибирская минога

2. *Lethenteron reissneri* (Dybowski, 1869) - Дальневосточная ручьевая минога

Класс II. TELEOSTOMI - КОСТНЫЕ РЫБЫ

Отряд 2. *Acipenseriformes* - Осетрообразные

Семейство 2. *Acipenseridae* - Осетровые

Род 2. *Huso Brandt, 1869* - Белуги

3. *Huso dauricus* (Georgi, 1775) - Калуга

Род 3. *Acipenser Linnaeus, 1758* - Осетры

4. *Acipenser baeri* Brandt, 1869 - Сибирский осетр

4а. *A. baeri stenorhynchus* A. Nykolsky, 1896 - Длиннорылый сибирский осетр

Отряд 3. *Clupeiformes* - Сельдеобразные

Семейство 3. *Clupeidae* - Сельдевые

Род 4. *Alosa Linck, 1790* - Сельди-пузанки

5. *Alosa sapidissima* (Wilson, 1811) - Сельдь-шэд

Отряд 4. *Salmoniformes* - Лососеобразные

Семейство 4. *Salmonidae* - Лососевые

Род 5. *Oncorhynchus Suckley, 1861* - Тихоокеанские лососи

6. *Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792) - Кета

7. *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) - Горбуша

8. *Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum, 1792) - Чавыча

9. *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792) - Нерка

10. *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum, 1792) - Кижуч

11. *Oncorhynchus masu* (Brevoort, 1856) - Сима

Род 6. *Parasalmo Vladykov, 1972* - Тихоокеанские форели

12. *Parasalmo penshinensis* (Pallas, [1814]) - Камчатская сёмга

13. *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) - Микижа

Род 7. *Salvelinus Richardson (ex Nilsson), 1836* - Гольцы

14. *Salvelinus malma* (Walbaum, 1792) - Мальма
15. *Salvelinus leucomaenis* (Pallas, [1814]) - Кунджа
16. *Salvelinus taranetzi* Kaganowsky, 1955 - Голец Таранца
17. *Salvelinus levanidovi* Chereshnev, Skopetz et Gudkov, 1989 - Голец Леванидова
18. *Salvelinus albus* Glubokovsky, 1977 - Белый голец
19. *Salvelinus kronocius* Viktorovsky, 1978 - Длинноголовый голец
20. *Salvelinus schmidti* Viktorovsky, 1978 - Носатый голец
21. *Salvelinus neiva* Taranetz, 1933 - Голец-нейва
22. *Salvelinus czerskii* Drjagin, 1932 - Голец Черского
23. *Salvelinus boganidae* Berg, 1926 - Боганидская паляя
24. *Salvelinus elgyticus* Viktorovsky et Glubokovsky, 1980 - Малоротая паляя
25. *Salvelinus krogiusae* Glubokovsky, 1990 - Голец Крогиус
26. *Salvelinus alpinus* (Linnaeus, 1758) - Арктический голец
- 26а. *Salvelinus alpinus andriashevi* Berg, 1948 - Чукотский голец
- 26б. *Salvelinus alpinus orientalis* Kirillov, 1972 - Восточно-сибирский голец

Род 8. *Salvelthymus Chereshnev et Skopetz, 1990* - Длинноперые паляи

27. *Salvelthymus svetovidovi* Chereshnev et Skopetz, 1990 - Длинноперая паляя Свето-видова

Род 9. *Brachymystax Gunther, 1866* - Ленки

28. *Brachymystax lenok* (Pallas, 1773) - Ленок

Семейство 5. *Coregonidae* - Сиговые

Род 10. *Stenodus Richardson, 1836* - Белорыбицы или нельмы

29. *Stenodus leucichthys* (Guldenstadt, 1772) - Белорыбца или нельма
- 29а. *St. leucichthys nelma* (Pallas, 1773) - Нельма

Род 11. *Coregonus Linnaeus, 1758* - Сиги

30. *Coregonus sardinella* Valenciennes, 1848 - Сибирская ряпушка
 - 30а. *C. sardinella kamtschatica* Kurenkov et Ostromov, 1965 - Камчатская ряпушка
 31. *Coregonus peled* (Gmelin, 1789) - Пелядь
 32. *Coregonus nasus* (Pallas, 1776) - Чир
 33. *Coregonus muksun* (Pallas, 1776) - Муксун
 34. *Coregonus anaulorum* Kaganowsky, 1932 - Сиг-востряк
 35. *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758) - Сиг
 - 35а. *C. lavaretus pidschian* (Gmelin, 1788) - Пыжьян (*C. lavaretus pidschian natio brachymystax* Smitt, 1886 - восточно-сибирский сиг; *C. lavaretus pidschian natio glacialis* Kirillov, 1972 - ледниково-равнинный сиг)
 36. *Coregonus autumnalis* (Pallas, 1776) - Ледовитоморский омуль
 37. *Coregonus subautumnalis* Kaganowsky, 1932 - Пенжинский омуль
 38. *Coregonus laurettae* Bean, 1881 - Берингский омуль
- Род 12. *Prosopium Jordan (ex Milner), 1878* - Вальки
39. *Prosopium cylindraceum* (Pallas, 1784) - Обыкновенный валец
 40. *Prosopium coulteri* (Eigenmann et Eigenmann, 1892) - Карликовый валец

Семейство 6. *Thymallidae* - Хариусовые

Род 13. *Thymallus Linck, 1790* - Хариусы

41. *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) - Сибирский хариус
- 41а. *Th. arcticus pallasi* Valenciennes, 1848 - Восточно-сибирский хариус
- 41б. *Th. arcticus mertensi* Valenciennes, 1848 - Камчатский хариус
- 41в. *Th. arcticus signifer* (Richardson, 1823) - Аляскинский хариус

Семейство 7. *Osmeridae* - Корюшковые

Род 14. *Osmerus Linnaeus, 1758* - Корюшки

42. *Osmerus mordax* (Mitchill, 1814) - Радужная корюшка
 42a. *Osmerus mordax dentex* Steindachner, 1870 - Азиатская (зубатая) корюшка
- Род** 15. *Hypomesus Gill, 1862* - Малоротые корюшки
 43. *Hypomesus olidus* (Pallas, [1814]) - Малоротая корюшка, огуречник
 43a. *Hypomesus olidus drjagini* Taranez, 1935 - малоротая корюшка Дрягина
 44. *Hypomesus japonicus* (Brevoort, 1856) - Морская малоротая (японская) корюшка
- Род** 16. *Mallotus Cuvier, 1829* - Мойвы
 45. *Mallotus villosus* (Milner, 1776) - Мойва
 45a. *M. villosus catervarius* (Pennant, 1784) - Дальневосточная мойва
- Семейство 8. Dalliidae** - Даллиевые, черные рыбы
Род 17. *Dallia Bean, 1879* - Черные рыбы, даллии
 46. *Dallia admirabilis* Chershev, 1980 - Амгуэмская даллия, даллия-крошка
 47. *Dallia delicatissima* Smitt, 1881 - Пильхыкайская даллия
 48. *Dallia pectoralis* Bean, 1880 - Берингийская даллия
- Семейство 9. Esocidae** - Щуковые
Род 18. *Esox Linnaeus, 1758* - Щуки
 49. *Esox lucius* Linnaeus, 1758 - Обыкновенная щука
- Отряд 5. Cypriniformes** - Карпообразные
Семейство 10. Cyprinidae - Карповые
Род 19. *Phoxinus Agassiz, 1835* - Гольяны
 50. *Phoxinus phoxinus* Linnaeus, 1758 - Обыкновенный гольян
 51. *Phoxinus percunurus* (Pallas [1814]) - Озерный гольян
 52. *Phoxinus czekanowskii* Dybowski, 1869 - Гольян Чекановского
- Род** 20. *Carassius Jarocki, 1822* - Караси
 53. *Carassius carassius* (Linnaeus, 1758) - Золотой карась
 53a. *C. carassius jacuticus* Kirillov, 1972 - Якутский карась
 54. *Carassius auratus gibelio* (Bloch, 1783) - Серебряный карась
- Род** 21. *Cyprinus Linnaeus, 1758* - Сазаны
 55. *Cyprinus carpio haematopterus* Temminck et Schlegel, 1842 - Амурский сазан
- Род** 22. *Leuciscus (Cuvier) Agassiz, 1817* - Ельцы
 56. *Leuciscus leuciscus* (Linnaeus, 1758) - Елец
 56a. *L. leuciscus baikalensis* (Dybowski, 1874) - Сибирский елец
- Семейство 11. Cobitidae** - Вьюновые
Род 23. *Noemacheilus Hasselt, 1823* - Усатые гольцы
 57. *Noemacheilus barbatulus* (Linnaeus, 1758) - Усатый (обыкновенный) голец
 57a. *N. barbatulus toni* (Dybowski, 1869) - Сибирский (уса́тый) голец
- Семейство 12. Catostomidae** - Чукучановые
Род 24. *Catostomus Lesueur, 1817* - Чукучаны
 58. *Catostomus catostomus* (Forster, 1773) - Обыкновенный чукучан
 58a. *C. catostomus rostratus* (Tilesius ex Pallas [1814]) - Сибирский чукучан
- Отряд 6. Gadiformes** - Трескообразные
Семейство 13. Lotidae - Налимовые
Род 25. *Lota Oken (ex Cuvier), 1817* - Налимы
 59. *Lota lota* (Linnaeus, 1758) - Обыкновенный налим
 59a. *L. lota leptura* Hubbs et Schultz, 1941 - Тонкохвостый налим

Отряд 7. *Gasterosteiformes* - Колюшкообразные
Семейство 14. *Gasterosteidae* - Колюшковые
Род 26. *Gasterosteus Linnaeus, 1758* - Трехиглые колюшки
60. *Gasterosteus aculeatus Linnaeus, 1758* - Трехиглая колюшка
Род 27. *Pungitius Coste, 1848* - Малые, девятииглые колюшки
61. *Pungitius pungitius (Linnaeus, 1758)* - Малая, или девятииглая, колюшка

Отряд 8. *Perciformes* - Окунеобразные
Семейство 15. *Percidae* - Окуневые
Род 28. *Perca Linnaeus, 1758* - Окунь
62. *Perca fluviatilis Linnaeus, 1758* - Обыкновенный окунь
Род 29. *Gymnocephalus Bloch, 1793* - Ерши
63. *Gymnocephalus cernuus (Linnaeus, 1758)* - Обыкновенный ёрш

Отряд 9. *Scorpaeniformes* - Скорпенообразные
Семейство 16. *Cottidae* - Керчаковые
Род 30. *Cottus Linnaeus, 1758* - Подкаменщики
64. *Cottus cognatus Richardson, 1836* - Слизистый подкаменщик
64а. *C. cognatus cognatus Richardson, 1836* - Западный слизистый подкаменщик
65. *Cottus poecilopus Heckel, 1840* - Пестроногий подкаменщик

При изложении систематической части за основу принята система Л.С.Берга (1948а, 1949а,б) с дополнениями и изменениями других авторов (Сычевская, 1976; Клюканов, 1977; Глубоковский, Глубоковская, 1981; Дорофеева, 1988, 1994; Андрияшев, Чернова, 1994).

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПРЕСНОВОДНЫХ РЫБ В ОТДЕЛЬНЫХ ВОДОЕМАХ И РАЙОНАХ СЕВЕРО-ВОСТОКА РОССИИ

(знак "?" обозначает весьма вероятное присутствие вида, известное по опросным или другим косвенным данным)

1. АРКТИЧЕСКОЕ ПОБЕРЕЖЬЕ

1. Бассейн р. Индигирка: сибирская минога, длиннорылый сибирский осетр, кета, горбуша, арктический голец, восточно-сибирский голец (озера в верховьях), лабынкырский голец (оз. Лабынкыр), голец Черского (озера в низовьях), ленок, нельма, сибирская ряпушка, чир, муксун, пелядь, ледовитоморский омуль, восточно-сибирский сиг-пыжьян, ледниково-равнинный сиг-пыжьян (озера в верховьях), обыкновенный валец, восточно-сибирский хариус, азиатская корюшка, малоротая корюшка Дрягина, мойва, щука, речной и озерный голяны, голян Чекановского, якутский карась, сибирский елец, сибирский (усатый) голец, чукучан, налим, девятииглая коллошка, окунь, ерш, пестроногий подкаменщик.

2. Бассейн р. Алазея: сибирская минога, длиннорылый сибирский осетр, кета (?), горбуша(?), ленок, нельма, сибирская ряпушка, чир, муксун, пелядь, ледовитоморский омуль, восточно-сибирский сиг-пыжьян, восточно-сибирский хариус, азиатская корюшка, малоротая корюшка Дрягина, мойва, щука, речной и озерный голяны, якутский карась, сибирский елец, чукучан, налим, девятииглая коллошка, окунь, ерш, пестроногий подкаменщик.

3. Бассейн р. Чукочьа: сибирская минога (?), кета (?), горбуша(?), голец Черского (оз. Елере), нельма, сибирская ряпушка, чир, муксун, пелядь, ледовитоморский омуль, восточно-сибирский сиг-пыжьян, восточно-сибирский хариус (?), азиатская корюшка (?), малоротая корюшка Дрягина, мойва, щука (?), сибирский елец (?), речной и озерный голяны, якутский карась (?), чукучан, налим, девятииглая коллошка, пестроногий подкаменщик.

4. Бассейн р. Колыма: сибирская минога, длиннорылый сибирский осетр, кета, горбуша, мальма, арктический голец, восточно-сибирский голец, голец Черского (озера в низовьях), ленок, нельма, сибирская ряпушка, чир, муксун, пелядь, ледовитоморский омуль, во-

сточно-сибирский сиг-пыжьян, ледниково-равнинный сиг-пыжьян (озера в низовьях), обыкновенный валек, восточно-сибирский хариус, азиатская корюшка, малоротая корюшка Дрягина, мойва, щука, речной и озерный гольяны, гольян Чекановского, якутский карась, сибирский елец, сибирский (усатый) голец, чукучан, налим, девятииглая коллошка, окунь, ерш, пестроногий подкаменщик.

5. Бассейн р. Раучуа: сибирская минога (?), кета (?), горбуша (?), мальма, голец Таранца, арктический голец (в озерах), нельма (?), сибирская ряпушка, чир, ледовитоморский омуль, сиг-пыжьян, восточно-сибирский хариус, азиатская корюшка, малоротая корюшка Дрягина (?), мойва, речной гольян, девятииглая коллошка, пестроногий подкаменщик.

6. Реки бассейна Чаунской губы: сибирская минога (?), кета, горбуша, чавыча, мальма, голец Таранца, арктический голец (в озерах), нельма, сибирская ряпушка, чир, ледовитоморский омуль, сиг-пыжьян, восточно-сибирский хариус, азиатская корюшка, малоротая корюшка Дрягина (озера в низовьях), мойва, речной гольян, девятииглая коллошка, пестроногий подкаменщик.

7. Бассейн р. Амгуэма: сибирская минога, кета, горбуша, чавыча, кижуч, нерка, мальма, голец Таранца, арктический голец (в озерах), нельма (?), сибирская ряпушка (комплекс форм), чир, обыкновенный и карликовый вальки, восточно-сибирский хариус, амгуэмская дальия, азиатская корюшка, малоротая корюшка (?), речной гольян, налим, девятииглая коллошка, слизистый подкаменщик.

8. Бассейн р. Ванкарем: сибирская минога (?), кета, горбуша, чавыча, кижуч, нерка (?), мальма, голец Таранца, нельма, сибирская ряпушка, чир, сиг-пыжьян, ледовитоморский омуль (?), обыкновенный валек (?), восточно-сибирский хариус, дальия (?), азиатская корюшка, малоротая корюшка (?), налим, слизистый подкаменщик.

9. Водосмы бассейна Колочинской губы (включая р.Ионивеем): сибирская минога (?), кета, горбуша, чавыча, кижуч (?), мальма, голец Таранца, нельма (?), сибирская ряпушка, чир, сиг-пыжьян, восточно-сибирский хариус, пильхьяйская дальия (озера восточного побережья у мыса Джентрелен), берингийская дальия (среднее и верхнее течение р. Ионивеем, район оз. Иони), азиатская корюшка, малоротая корюшка (?), налим, девятииглая коллошка, слизистый подкаменщик.

10. Бассейн р. Чегитунь: сибирская минога (?), кета, горбуша, чавыча, нерка, мальма, голец Таранца, берингийский омуль, аляскинский хариус, азиатская и малоротая корюшки, мойва, девятииглая коллошка, слизистый подкаменщик.

11. Бассейн рек Инчоун и Кооленьвесм: сибирская минога (?), кета, горбуша, чавыча, нерка, кижуч, мальма, голец Таранца, арктический голец (оз. Коолень), берингийский омуль, сибирская ряпушка,

аляскинский хариус, берингийская дальня, азиатская и малоротая корюшки, мойва, налим, девятииглая коллошка, слизистый подкаменщик.

II. БЕРИНГОВОМОРСКОЕ ПОБЕРЕЖЬЕ

12. Водоемы побережья залива Лаврентия: кета, горбуша, чавыча, кижуч, мальма, голец Таранца, сибирская ряпушка, аляскинский хариус, берингийская дальня, азиатская и малоротая корюшки, мойва, девятииглая коллошка, слизистый подкаменщик.

13. Водоемы бассейна Мечигменского залива: кета, горбуша, кижуч, мальма, голец Таранца, сибирская ряпушка, восточно-сибирский хариус, берингийская дальня, азиатская и малоротая корюшки, мойва, налим, девятииглая коллошка, реликтовая трехиглая коллошка (горячие ключи р. Гильмимливеем), слизистый подкаменщик.

14. Бассейн р. Гэтлянгэн: кета, горбуша, нерка, мальма, голец Таранца, аляскинский хариус, азиатская и малоротая корюшки, мойва, налим, девятииглая коллошка, трехиглая коллошка (в теплых источниках), слизистый подкаменщик.

15. Водоемы района бухты Провидения: кета, горбуша, нерка, мальма, голец Таранца, арктический голец, чукотский голец (оз. Эстихед), сибирская ряпушка, берингийская дальня (озера о-ва Аракамчечен), азиатская и малоротая корюшки, мойва, налим, девятииглая коллошка, трехиглая коллошка (морская форма), слизистый подкаменщик.

16. Бассейн р. Курупкан: кета, горбуша, нерка, чавыча, мальма, голец Таранца, сибирская ряпушка (?), азиатская и малоротая корюшки, мойва, аляскинский хариус, берингийская дальня, девятииглая и морская трехиглая коллошки, слизистый подкаменщик.

17. Бассейн оз. Аччен: тихоокеанская минога (?), кета, горбуша, нерка, кижуч, чавыча, мальма, голец Таранца, арктический голец (в озерах в районе оз. Аччен), сибирская ряпушка, берингийская дальня, азиатская и малоротая корюшки, мойва, девятииглая и морская трехиглая коллошки, слизистый подкаменщик.

18. Бассейн р. Эргувеем: тихоокеанская минога, кета, горбуша, нерка, кижуч, чавыча, мальма, голец Таранца, арктический голец (оз. Пичхын-Миитхын), сибирская ряпушка, сиг-пыжьян, восточно-сибирский хариус, азиатская и малоротая корюшки, мойва, налим, девятииглая и морская трехиглая коллошки, слизистый подкаменщик.

19. Водоемы района р. Сеутакан (оз. Утиное, р. Курима). Бассейн р. Сеутакан: тихоокеанская минога (?), кета, горбуша, нерка, кижуч, чавыча, мальма, голец Таранца, азиатская и малоротая корюшки,

мойва, девятииглая и морская трехиглая коллошки, слизистый подкаменщик.

Оз. Утиное (в 5 км к востоку от лагуны р. Сеутакан): сибирская ряпушка.

Бассейн р. Курима (в 20 км к западу от лагуны р. Сеутакан): кета, горбуша, нерка, чавыча, мальма, голец Таранца, камчатский хариус, азиатская и малоротая корюшки, мойва, девятииглая и морская трехиглая коллошки, слизистый подкаменщик.

20. Водоемы побережья залива Креста: тихоокеанская минога (?), кета, горбуша, нерка, кижуч, чавыча, мальма, голец Таранца, сибирская ряпушка, камчатский хариус, азиатская и малоротая корюшки, мойва, девятииглая и морская трехиглая коллошки, слизистый подкаменщик.

21. Бассейн р. Анадырь: тихоокеанская минога, сибирская минога, дальневосточная ручьевая минога, сельдь-шед, кета, горбуша, нерка, кижуч, чавыча, мальма, голец Таранца (оз. Нутенеут), боганидская палия (озера Эльгыгытгын, Пенное - верховья р. Большая Осиновая и оз. Баранье - верховья р. Танорер), малоротая палия и длинноперая палия Световидова (оз. Эльгыгытгын), нельма, сибирская ряпушка (комплекс форм), чир, сиг-пыжьян (горбун), сиг-востряк, обыкновенный валец, камчатский хариус, азиатская и малоротая корюшки, мойва, щука, речной и озерный гольяны, налим, морская трехиглая и девятииглая коллошки, слизистый подкаменщик.

22. Реки Анадырского лимана:

А. Бассейн р. Канчалан: минога, кета, горбуша, нерка, кижуч (?), чавыча, мальма, нельма, сибирская ряпушка, чир, сиг-пыжьян (горбун), сиг-востряк, обыкновенный валец, камчатский хариус, азиатская и малоротая корюшки, мойва, щука, речной гольян, налим, морская трехиглая и девятииглая коллошки, слизистый подкаменщик.

Б. Бассейн р. Великая: минога, кета, горбуша, нерка, кижуч (?), чавыча (?), мальма, голец Таранца (озера в верховьях), нельма, сибирская ряпушка, чир, сиг-пыжьян (горбун), сиг-востряк, обыкновенный валец, камчатский хариус, азиатская и малоротая корюшки, мойва, щука, речной гольян, налим, морская трехиглая и девятииглая коллошки, слизистый подкаменщик.

23. Бассейн р. Туманская: минога (?), кета, горбуша, нерка, кижуч, чавыча, мальма, голец Таранца, сибирская ряпушка, чир, сиг-пыжьян, обыкновенный валец, камчатский хариус, азиатская и малоротая корюшки, мойва, речной гольян, налим, морская трехиглая и девятииглая коллошки, слизистый подкаменщик.

24. Бассейн Пекульнейской озерно-речной системы (озера Пекульнейское и Ваамочка): минога (?), кета, горбуша, нерка, кижуч (?), чавыча (?), мальма, голец Таранца, сибирская ряпушка, сиг-пыжьян,

камчатский хариус, азиатская и малоротая корюшки, мойва, речной голянь, налим, морская трехиглая и девятииглая коллошки, слизистый подкаменщик.

25. Бассейн р. Хатырка: минога (?), кета, горбуша, нерка, кижуч, чавыча, мальма, голец Таранца (озера в верховьях), сибирская ряпушка, сиг-пыжьян, камчатский хариус, азиатская и малоротая корюшки, мойва, щука, речной голянь, налим, трехиглая коллошка (морская и жилая, озерная, формы), девятииглая коллошка, слизистый подкаменщик.

26. Бассейн р. Опука: кета, горбуша, нерка, кижуч, чавыча, мальма, сиг-пыжьян, камчатский хариус, азиатская и малоротая корюшки, мойва, морская трехиглая и девятииглая коллошки, слизистый подкаменщик (?).

Северо-Восток Камчатки

27. Бассейн р. Апука: тихоокеанская и дальневосточная ручьевая миноги (?), кета, горбуша, нерка, кижуч, мальма, обыкновенный валец, камчатский хариус, азиатская и малоротая корюшки, мойва, налим, трехиглая и девятииглая коллошки, пестроногий (?) подкаменщик.

28. Бассейн р. Пахача: тихоокеанская и дальневосточная ручьевая миноги, кета, горбуша, нерка, кижуч, чавыча, мальма, жилой голец (оз. Потат-Гытгын), обыкновенный валец (там же), сибирская (?) ряпушка (там же), камчатский хариус, азиатская и малоротая корюшки, мойва, налим, трехиглая и девятииглая коллошки, пестроногий (?) подкаменщик.

29. Бассейны рек Вывенка и Култгушная: тихоокеанская и дальневосточная миноги (?), сельдь-шед (в зал. Корфа), кета, горбуша, нерка, кижуч, чавыча, мальма, кунджа, обыкновенный валец, камчатский хариус, азиатская и малоротая корюшки, мойва, щука (р. Вывенка), трехиглая и девятииглая коллошки, пестроногий подкаменщик.

30. Бассейн р. Анапка: тихоокеанская и дальневосточная миноги, сельдь-шед (в зал. Уала), кета, горбуша, нерка, кижуч, чавыча, мальма, камчатский хариус, азиатская и малоротая корюшки, мойва, трехиглая и девятииглая коллошки, пестроногий подкаменщик.

31. Бассейн рек Кичига, Белая, Тымлат: тихоокеанская и дальневосточная миноги, кета, горбуша, нерка, кижуч, чавыча, мальма, азиатская и малоротая корюшки, мойва, щука (р. Тымлат), трехиглая и девятииглая коллошки, пестроногий подкаменщик.

32. Бассейн р. Дранка: миноги (?), кета, горбуша, нерка, кижуч, чавыча, сима, мальма, азиатская и малоротая корюшки, мойва, трехиглая и девятииглая коллошки.

33. Бассейн р. Хайполя: миноги (?), кета, горбуша, нерка, кижуч, чавыча, сима (?), мальма, кунджа, обыкновенный валек, камчатский

хариус, азиатская и малоротая корюшки, мойва, трехиглая и девятииглая коллошки.

34. Бассейн рек Ука и Начики: миноги (?), кета, горбуша, нерка, кижуч, чавыча, сима (?), камчатская семга, мальма, кунджа (?), камчатский хариус, азиатская и малоротая корюшки, мойва, налим, трехиглая и девятииглая коллошки.

35. Бассейн р. Озерная: миноги (?), кета, горбуша, нерка, кижуч, чавыча, сима (?), мальма, кунджа (?), камчатский хариус, азиатская и малоротая корюшки, мойва, трехиглая и девятииглая коллошки, пестроногий подкаменщик.

36. Бассейн р. Камчатка: тихоокеанская и дальневосточная миноги, кета, горбуша, нерка, кижуч, чавыча, сима(?), микижа, камчатская семга, мальма, кунджа, белый голец, камчатский хариус, азиатская и малоротая корюшки, мойва, серебряный карась (аккл.), сазан (аккл.), трехиглая и девятииглая коллошки.

Юго-Восток Камчатки

37. Бассейн р. Кроноцкая: миноги (?), кета, горбуша, нерка (в т.ч. жилая форма нерки в оз. Кроноцкое), кижуч, чавыча, сима (?), мальма, кунджа, длинноголовый голец, белый голец и голец Шмидта (оз. Кроноцкое), азиатская и малоротая корюшки, мойва, трехиглая и девятииглая коллошки.

38. Реки Кроноцкого залива (Жупанова, Налычева, Островная): миноги, кета, горбуша, нерка, кижуч, чавыча, сима, камчатская семга, мальма, кунджа, азиатская и малоротая корюшки, мойва, трехиглая и девятииглая коллошки.

39. Реки Авачинской губы (Авача, Паратунка): миноги (?), кета, горбуша, нерка, кижуч, чавыча, сима (?), микижа, камчатская семга (?), мальма, кунджа, голец Крогиус (оз. Дальнее, р. Паратунка), азиатская корюшка, японская (Авачинская губа) и малоротая корюшки, мойва, трехиглая и девятииглая коллошки.

III. ОХОТОМОРСКОЕ ПРОБЕРЕЖЬЕ

Юго-Западная Камчатка

40. Бассейн р. Озерная (включая оз. Курильское): миноги (?), кета, горбуша, нерка, кижуч, чавыча, мальма, кунджа, азиатская и малоротая корюшки, мойва, трехиглая и девятииглая коллошки.

41. Бассейн р. Большая: тихоокеанская и дальневосточная миноги, кета, горбуша, нерка, кижуч, чавыча, сима, микижа, камчатская семга, мальма, кунджа, жилой голец (оз. Начикинское), камчатский

хариус, азиатская и малоротая корюшки, мойва, трехиглая и девятииглая колюшки.

42. Бассейны рек Коль и Кехта: миноги (?), кета, горбуша, нерка, кижуч, чавыча, сима, микижа, камчатская семга, мальма, кунджа, азиатская и малоротая корюшки, мойва, трехиглая и девятииглая колюшки.

43. Бассейн р. Облуковина: миноги (?), кета, горбуша, нерка, кижуч, чавыча, сима (?), микижа, камчатская семга, мальма, кунджа, камчатская ряпушка (оз. Тхуклу), серебряный карась (акклиматизирован, там же), азиатская и малоротая корюшки, мойва, трехиглая и девятииглая колюшки.

44. Реки побережья к северу от р. Облуковина до р. Рекинники (Ича, Сайчик, Сопочная, Белоголовая, Хайрюзова, Утхолок, Тигиль, Амина, Воямполка, Палана, Кинкиль, Лесная): тихоокеанская и дальневосточная миноги, кета, горбуша, нерка, кижуч, чавыча, сима (северная граница ареала по р. Кинкиль), микижа (то же), камчатская семга (то же), мальма, кунджа, жилой голец (бассейн р. Палана, оз. Паланское), азиатская и малоротая корюшки, мойва, трехиглая и девятииглая колюшки.

Северо-Западная Камчатка

45. Бассейн р. Рекинники: миноги, кета, горбуша, нерка (?), мальма, кунджа, чир, сиг-пыжьян (востряк?), камчатский хариус, азиатская и малоротая корюшки, мойва, щука, налим, трехиглая и девятииглая колюшки.

46. Бассейн р. Таловка: миноги (?), кета, горбуша, нерка, мальма, пенжинский омуль, чир, сиг-пыжьян (?), сиг-востряк, обыкновенный валец, камчатский хариус, азиатская и малоротая корюшки, мойва, щука, речной гольян, налим, трехиглая и девятииглая колюшки, пестроногий подкаменщик.

Материковое побережье

47. Бассейн р. Пенжина: тихоокеанская и дальневосточная (?) миноги, кета, горбуша, нерка, кижуч, чавыча (?), голец Леванидова, мальма (?), кунджа, сибирская ряпушка (?), пенжинский омуль, чир, сиг-востряк, обыкновенный валец, камчатский хариус, азиатская и малоротая корюшки, мойва, щука, речной гольян, озерный гольян (?), налим, трехиглая и девятииглая колюшки, пестроногий подкаменщик.

48. Бассейн р. Парень: минога(?), кета, горбуша, кижуч, мальма, кунджа, обыкновенный валец, камчатский хариус, азиатская и мало-

ротая корюшки, мойва, щука, речной голянь, налим, трехиглая и девятииглая колюшки, пестроногий подкаменщик.

49. Бассейн р. Гижига: минога, кета, горбуша, нерка, кижуч, чавыча (?), мальма, кунджа, камчатский хариус, азиатская и малоротая корюшки, мойва, щука, речной голянь, трехиглая и девятииглая колюшки, пестроногий подкаменщик.

50. Бассейн р. Наяхан: минога(?), кета, горбуша, кижуч, нерка, мальма, арктический голец (оз. Нерка, жилая форма), обыкновенный валек, азиатская и малоротая корюшки, мойва, речной голянь, налим, трехиглая и девятииглая колюшки, пестроногий подкаменщик (17 видов).

51. Бассейн р. Тахтояма: минога (?), кета, горбуша, кижуч, голец Леванидова, мальма, азиатская и малоротая корюшки, мойва, речной голянь, трехиглая и девятииглая колюшки, пестроногий подкаменщик.

52. Бассейн р. Яма: тихоокеанская минога, кета, горбуша, нерка, кижуч, чавыча, голец Леванидова, мальма, кунджа, арктический голец (Элекчанские озера), восточно-сибирский хариус, азиатская и малоротая корюшки, мойва, речной голянь, трехиглая и девятииглая колюшки, пестроногий подкаменщик.

53. Бассейн р. Ола: тихоокеанская минога, кета, горбуша, нерка, кижуч, чавыча, мальма, кунджа, арктический голец (оз. Мак-Мак, жилая форма), озерный голец (оз. Чистое), восточно-сибирский хариус, азиатская и малоротая корюшки, мойва, речной голянь, трехиглая и девятииглая колюшки, пестроногий подкаменщик.

54. Бассейн р. Арманы: минога (?), кета, горбуша, кижуч, чавыча (?), мальма, кунджа, восточно-сибирский хариус, азиатская и малоротая корюшки, мойва, трехиглая и девятииглая колюшки, пестроногий подкаменщик.

55. Бассейн р. Яна: минога (?), калуга, кета, горбуша, кижуч, чавыча, мальма, кунджа, голец Леванидова, камчатский хариус, азиатская и малоротая корюшки, мойва, трехиглая и девятииглая колюшки, пестроногий подкаменщик.

56. Бассейн р. Тауй: тихоокеанская минога, калуга, горбуша, нерка, кижуч, чавыча, мальма, кунджа, камчатский хариус, азиатская и малоротая корюшки, мойва, речной голянь, озерный голянь (р. Кава), трехиглая и девятииглая колюшки, пестроногий подкаменщик.

57. Охотская группа рек (реки Урак, Охота, Кухтуй, Ульбея, Иня): тихоокеанская минога, калуга, кета, горбуша, нерка, кижуч, чавыча, мальма, кунджа, голец-нейва (Уегинские озера, жилая форма), обыкновенный валек, восточно-сибирский хариус, азиатская и малоротая корюшки, мойва, щука, речной голянь, озерный голянь (р. Охо-

та), якутский карась (р. Урак), сибирский (усатый) голец, окунь (р. Урак), трехглая и девятиглая колшошки, пестроногий подкаменщик.

Сведения о распространении рыб и фаунистическом составе ихтиофауны конкретных речных бассейнов Северо-Востока России взяты из следующих литературных источников: Аргентов, 1860; Сокольников, 1910, 1911; Солдатов, Линдберг, 1930; Талиев, 1932; Дрягин, 1933; Кагановский, 1933, 1955; Таранец, 1933, 1936, 1937; Световидов, 1936, 1948, 1952, 1976; Андрияшев, 1939, 1954; Андрияшев, Чернова, 1994; Агапов, 1941; Берг, 1948 а, б, 1949 а, б; Шмидт, 1950; Барсуков, 1958, 1960; Саввантова, 1961, 1989; Саввантова и др., 1973, 1988, 1989; Саввантова, Максимов, 1991; Грачева, 1965; Постников, 1965; Куренков, 1965, 1984; Куренков, Остроумов, 1965; Новиков, 1966; Новиков и др., 1975; Костарев, Тюрин, 1970; Линдберг, 1972; Кириллов, 1972, 1984; Черешнев, 1976, 1981, 1982 а, б, 1983, 1984, 1986 а, 1990, 1992 а, б; Черешнев, Балушкин, 1980; Черешнев, Жарников, 1989; Черешнев и др., 1989, 1991 а, б; Черешнев, Скопец, 1990, 1992 б; Черешнев, Агапов, Клюканов, 1977; Глубоковский, 1977; Глубоковский и др., 1979; Глубоковский, Шевчук, 1994; Викторowski, 1978; Викторowski и др., 1981; Андреев, Решетников, 1978, 1981; Этнографические материалы 1978; Штундюк, 1979; Решетников, 1980; Решетников и др., 1976; Балушкин, Черешнев, 1982; Волобуев, Рогатных, 1982, 1984; Пугачев, 1984; Войтович, Войтович, 1991; Hubbs, Schultz, 1941; Murdoch, 1885; Nordenskiöld, 1881; Smitt, 1881; Walters, 1955. Дополнительная информация получена из отчетов бассейновых управлений "Охотскрибвод" (Магадан) и "Камчатрыбвод" (Петропавловск-Камчатский).

- Абросов В.Н.* О видообразовании в озерах. М.: Наука, 1987. 85 с.
- Агапов И.Д.* Рыбы и рыбный промысел Анадырского лимана // Тр. НИИ поляр. землед. и промысл. хоз-ва. 1941. Вып. 16. С. 73-114.
- Аксенов А.А., Дунаев Н.Н., Ионин А.С., Калинин В.В., Медведев В.С., Павлидис Ю.А., Юркевич М.Г.* Арктический шельф Евразии в позднечетвертичное время. М.: Наука, 1987. 277 с.
- Алтухов Ю.П.* Популяционная генетика рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1974. 247 с.
- Алтухов Ю.П.* Генетические процессы в популяциях. М.: Наука, 1983. 279 с.
- Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Рябова Г.Д., Куликова Н.И.* Генетическая дифференциация популяций кеты и эффективность некоторых акклиматизационных мероприятий // Биология моря. 1980. N 3. С. 23-38.
- Ананьев Г.С.* Четвертичная история северного Приохотья // XI конгр. ИНКВА: Тез. докл. М., 1982. Т.2. С. 9-10.
- Ананьев Г.С., Ананьева Э.Г., Пахомов А.Ю.* Четвертичные оледенения северо-западного Приохотья // Плейстоценовые оледенения Востока Азии. Магадан: СВКНИИ ДВНЦ АН СССР, 1984. С. 43-56.
- Андреев В.А., Решетников Ю.С.* Анализ состава пресноводной ихтиофауны северо-восточной части СССР на основе методов теории множеств // Зоол. журн. 1978. Т. 57, N 2. С. 165-175.
- Андреев В.А., Решетников Ю.С.* Классификационные построения с использованием списков видов пресноводных рыб Чукотки и Аляски // Зоол. журн. 1981. Т. 60, N 9. С. 1285-1296.
- Андряшев А.П.* Очерк зоогеографии и происхождения фауны рыб Берингова моря и сопредельных вод. Л.: Изд-во ЛГУ, 1939. 187 с.
- Андряшев А.П.* Рыбы северных морей СССР, М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 566 с.
- Андряшев А.П., Чернова Н.В.* Аннотированный список рыбообразных и рыб морей Арктики и сопредельных вод // Вопр. ихтиологии. 1994. Т. 34, вып. 4. С. 435-456.
- Аргентов С.А.* Рыбы водной системы р. Колымы с прилежащими к ней озерами и Ледовитым морем // Акклиматизация. Сиб. изд-во Комитета акклиматизации, 1860. Т. 1. С. 352-368.
- Балушкин А.В., Черешнев И.А.* Систематика рода *Dallia* (Umbridae, Esociformes) // Систематика и экология костистых рыб: Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1982. Т. 114. С. 36-54.

Баранова Ю.П., Бискэ С.Ф. История развития рельефа Сибири и Дальнего Востока. Северо-Восток СССР, М.: Наука, 1964. 290с.

Баранова Ю.П., Бискэ С.Ф., Гончаров В.Ф., Кулькова И.А., Титков А.С. Кайнозой Северо-Востока СССР, Новосибирск: Наука, 1968. 124 с.

Барсуков В.В. Рыбы бухты Провидения и сопредельных вод Чукотского полуострова // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1958. Т. 25. С. 130-163.

Барсуков В.В. К систематике чукотских гольцов рода *Salvelinus* // Вопр. ихтиологии. 1960. Вып. 14. С. 3-17.

Белый В.Ф. Впадина озера Эльгыгытгын и некоторые связанные с ней геологические проблемы // Природа впадины озера Эльгыгытгын. Магадан: СВКНИИ ДВО РАН, 1993а. С. 10-25.

Белый В.Ф. Образование впадины озера Эльгыгытгын и перестройка рек северной части Анадырского плоскогорья // Природа впадины озера Эльгыгытгын. Магадан: СВКНИИ ДВО РАН, 1993б. С. 49-61.

Белый В.Ф., Черешнев И.А. Проблема сохранения уникальной природы впадины озера Эльгыгытгын // Природа впадины озера Эльгыгытгын. Магадан: СВКНИИ ДВО РАН, 1993. С. 212-222.

Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.;Л.: Изд-во АН СССР, 1948а. Ч. 1. 466 с.; 1949а Ч. 2. С. 469-925; 1943б. Ч. 3. С. 929-1382.

Берг Л.С. О чукотском гольце (*Salvelinus andriashevi* Berg Nv. sp.) // Докл. АН СССР, 1948б. Т. 49, N 8. С. 1495-1496.

Берг Л.С. Разделение территории Палеарктики и Амурской области на зоогеографические области на основании распространения пресноводных рыб // Избр.тр. М.: Изд-во АН СССР, 1962. Т.5. С. 320-360.

Берингия в кайнозое / Под ред. В.Л. Коштримавичуса. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976. 594 с.

Беспальный В.Г. Основные проблемы плейстоценовых оледенений Северо-Востока Азии // Плейстоценовые оледенения востока Азии. Магадан: СВКНИИ ДВНЦ АН СССР, 1984. С. 3-15.

Беспальный В.Г., Глушкова О.Ю. Северо-Восток // Четвертичные оледенения на территории СССР, М.: Наука, 1987. С. 62-69.

Бирман И.Б. Некоторые данные к исследованию локальных стад и расового состава камчатской ксты // Вопр. географии Камчатки. 1964. Вып. 2. С. 82-87.

Бирман И.Б. Некоторые вопросы биологии симы (*Oncorhynchus masu* Brevoort) // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океаногр. 1972. Т. 82. С. 235 -247.

Бирюков В.А., Дунаев Н.Н., Мысливец В.И. Древняя речная сеть на шельфе Чукотского моря // XI конгр. ИНКВА: Тез. докл. М., 1982. Т.3. С. 49-50.

Бискэ С.Ф. Палеоген и неоген Крайнего Северо-Востока СССР, Новосибирск: Наука, 1975. 268 с.

Брайцева О.А., Мелекесцев И.В. Четвертичные оледенения Камчатки и Курильских островов // Плейстоценовые оледенения Востока Азии. Магадан: СВКНИИ ДВНЦ АН СССР, 1984. С. 90-102.

Бугаев В.Ф. Возрастная структура нерки *Oncorhynchus nerka* реки Камчатки // Вопр. ихтиологии. 1987. Т. 27, вып. 4. С. 627-636.

Бугаев В.Ф. Возрастная структура промысловых стад азиатской нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа. Ч. I. Петропавловск-Камчатский. 1991. С.46-54.

Бугаев В.Ф. Возрастная структура азиатской нерки *Oncorhynchus nerka* и методические аспекты ее оценки // Вопр. ихтиологии. 1992а. Т. 32, вып. 3. С. 36-51.

Бугаев В.Ф. Трехиглая колпошка *Gasterosteus aculeatus* p. Камчатка // Вопр. ихтиологии. 1992б. Т. 32, вып. 4. С. 71-82.

Бугаев В.Ф. Перспективы естественного и искусственного воспроизведения азиатской нерки // Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб. Материалы 5-го Всерос. совещ. Спб.: Изд-во ГОСНИОРХ, 1994а. С. 22-24.

Бугаев В.Ф. Пути рационального использования запасов нерки реки Камчатки // Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб. Спб.: Изд-во ГОСНИОРХ, 1994б. С. 24-26.

Буторина Т.Е. Экологический анализ паразитофауны гольцов (*Salvelinus*) реки Камчатки // Популяционная биология и систематика лососевых. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980. С. 65-81.

Васьковский Л.П. Очерк стратиграфии антропогенных (четвертичных) отложений крайнего северо-востока Азии // Материалы по геологии и полезным ископаемым Северо-Востока СССР, Магадан: Кн. изд-во, 1963. Вып. 16. С. 24-53.

Величко А.А. Термические тенденции изменения климата в кайнозой // XI конгр. ИНКВА: Тез. докл. М., 1982. Т. 3. С. 72-73.

Верховская Н.Б. Плейстоцен Чукотки. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. 112 с.

Верховская Н.Б. Кундышев А.С. Четвертичные отложения западного побережья Берингова пролива. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1987. 116 с.

Викторовский Р.М. Механизмы видообразования у гольцов Кроноцкого озера. М.: Наука, 1978. 111 с.

Викторовский Р.М., Глубоковский М.К., Ермоленко Л.Н. Скопец М.Б. Гольцы рода *Salvelinus* из озера Эльгыгытгын (Центральная Чукотка) // Рыбы в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981. С.67-73.

Викторовский Р.М., Бачевская Л.Т., Ермоленко Л.Н., Рудминайтис Э.А., Рябова Г.Д., Макоедов А.Н., Шевченко Н.Г., Гутин Л.И. Генетическая структура популяций кеты Северо-Востока СССР и проблемы рационального использования ее запасов // Резервы лососевого хозяйства Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. С. 66-74.

Возовик Ю.И., Бабаев Ю.М., Дунаев Н.Н., Ионин А.С. Фиорды Восточной Чукотки и проблемы их происхождения // Проблемы геоморфологии, литологии и литодинамики шельфа. М.: Наука, 1982. С.129-142.

Войтович Н.В., Войтович В.В. Итоги изучения сиговых рыб бассейна р. Таловка (Камчатка) // Современные проблемы сиговых рыб. Владивосток: ДВО АН СССР, 1991. Ч. I. С. 82-90.

Волобуев В.В. Систематика и экология нейвы *Salvelinus neiva* Taranetz оз. Уегинского (бассейн р. Охота) // Вопр. ихтиологии. 1976. Т. 16, вып. 6. С. 989-999.

Волобуев В.В. О биологии кунджи *Salvelinus leucomaenis* (Pallas) материкового побережья Охотского моря // Биология пресноводных рыб Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1987. С. 89-100.

Волобуев В.В. О состоянии запасов кеты материкового побережья Охотского моря // Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб: Материалы 5-го Всерос. совещ. Спб: Изд-во ГОСНИОРХ, 1994. С. 28-30.

Волобуев В.В., Васильева Е.Д., Савваитова К.А. О систематическом статусе чукотских проходных гольцов рода *Salvelinus* // Вопр. ихтиологии. 1979. Т. 19, вып. 3. С. 408-418.

Волобуев В.В., Максимов В.А., Рогатных А.Ю. Жилая кунджа *Salvelinus leucomaenis* (Pallas) озерно-речной системы Чукча (материковое побережье Охотского моря) // Вопр. ихтиологии. 1985. Т. 25, вып. 4. С. 546-552.

Волобуев В.В., Рогатных А.Ю. Эколого-морфологическая характеристика кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) (Salmonidae) материкового побережья Охотского моря // Вопр. ихтиологии. 1982. Т. 22, вып. 6. С. 974-980.

Волобуев В.В., Рогатных А.Ю. О структуре ихтиоценозов в лососевых экосистемах материкового побережья Охотского моря // Вид и его продуктивность в ареале. Свердловск, 1984. вып. 3. С. 10-11.

Волобуев В.В., Рогатных А.Ю., Кузицин К.В. О внутривидовых формах кеты *Oncorhynchus keta* материкового побережья Охотского моря // Вопр. ихтиологии. 1990. Т. 30, вып. 2. С. 221-228.

Вольнев В.М., Михайлов О.В., Белов В.В., Баранов В.В. К вопросу о генезисе подводного рельефа в северо-восточной части Охотского

моря // Структура и состав осадочного чехла северо-запада Тихого океана. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1982. С. 121-131.

Воскресенский С.С., Чанышева М.Н., Воскресенский И.С., Караевская И.А. Плейстоценовые оледенения бассейна Колымы // Плейстоценовые оледенения Востока Азии. Магадан: СВКНИИ ДВНЦ АН СССР, 1984. С. 57-65.

Вронский Б.Б. Материалы о размножении чавычи *Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum) // Вопр. ихтиологии. 1972. Т. 12, вып. 2. С. 293-308.

Вронский Б.Б. Сезонные расы чавычи *Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum) в бассейне р. Камчатки // X Всесоюз. симпоз. "Биол. пробл. Севера" Ч. 2. Магадан, 1983. С. 159.

Вронский Б.Б. Воспроизводство и эксплуатация запасов камчатских лососей // Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб: Материалы 5-го Всерос. совещ. СПб: Изд-во ГОСНИОРХ. 1994. С. 32-34.

Гасанов Ш.Ш. Строение и история формирования мерзлых пород Восточной Чукотки. М.: Наука, 1969. 168 с.

Глубоковский М.К. *Salvelinus albus* sp.n. из бассейна реки Камчатки // Биология моря. 1977. N 4. С. 48-56.

Глубоковский М.К. 1989. Лососевое хозяйство Дальнего Востока: резервы с точки зрения биологов // Резервы лососевого хозяйства Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. С. 5-12.

Глубоковский М.А., Черешнев И.А., Черненко Е.В., Викторский Р.М. Распространение гольцов (*Salvelinus*, *Salmoniformes*) арктической группы на азиатском побережье Тихого океана // Систематика и экология рыб континентальных водоемов Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1979. С. 86-98.

Глубоковский М.К., Глубоковская Е.В. Пути эволюции тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* Suckley // Рыбы в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981. С. 5-66.

Глубоковский М.К., Черешнев И.А. Спорные вопросы филогении гольцов рода *Salvelinus* Голарктики. I. Изучение проходных гольцов из бассейна Восточно-Сибирского моря // Вопр. ихтиологии. 1981. Т. 21, вып. 5. С. 771-786.

Глубоковский М.К., Животовский Л.А. Популяционная структура горбуши // Резервы лососевого хозяйства Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. С. 34-51.

Глубоковский М.К., Шевчук С.А. Систематика гольцов озера Кроноцкого (Камчатка) // Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб: Материалы 5-го Всерос. совещ. СПб: Изд-во ГОСНИОРХ, 1994. С. 44-46.

Глушкова О.Ю. Оледенение территории Северо-Востока СССР в конце позднего плейстоцена // Развитие природы территории СССР в позднем плейстоцене и голоцене. М.: Наука, 1982. С. 78-83.

Глушкова О.Ю. Геоморфология и история развития района озера Эльгыгытгын // Природа впадины озера Эльгыгытгын. Магадан: СВКНИИ ДВО РАН, 1993. С. 26-48.

Глушкова О.Ю., Седов Р.В. Позднечетвертичные и современное оледенения хребта Пекульней // Плейстоценовые оледенения Востока Азии. Магадан: СВКНИИ ДВНЦ АН СССР, 1984. С. 131-140.

Глушкова О.Ю., Прохорова Т.П. Плейстоценовые оледенения Северо-Востока СССР // Палеоклиматы и оледенения в плейстоцене. М: Наука, 1989. С. 224-231.

Глушкова О.Ю., Дегтяренко Ю.П., Прохорова Т.П. Плейстоценовые оледенения, особенности осадконакопления и перестроек гидросети в Корякском нагорье // Четвертичный период Северо-Востока Азии. Магадан: СВКНИИ ДВНЦ АН СССР, 1987. С. 35-54.

Голубовский М.Б. Гидрогеологическое районирование (Камчатская складчатая область, гидрогеологический массив Командорских островов, Курильская складчатая область) // Гидрогеология СССР, М.: Недра, 1972. Т. 29. С. 151-168.

Грачев Л.Е. Темп роста камчатской чавычи // Изв. ТИНРО. 1967. Т. 57. С. 89-98.

Грачев Л.Е. Дифференциация азиатских стад горбуши // Биологические основы развития лососевого хозяйства в водоемах СССР, М.: Наука, 1983. С. 84-97.

Грачева М.Н. Рыбохозяйственные исследования в водоемах Магаданской области // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. 1965. Т. 59. С. 3-13.

Грибанов В.И. Кижуч *Oncorhynchus kisutch* (Walb.) (биологический очерк) // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. 1948. Т. 28. С. 43-101.

Гриценко О.Ф. О популяционной структуре горбуши *Oncorhynchus gorbusha* (Walbaum) // Вопр. ихтиологии. 1981. Т. 21, вып. 5. С. 787-799.

Гросвальд М.Г. Возовик Ю.И. Оледенение Берингии: новая рабочая гипотеза // XI конгр. ИНКВА: Тез. докл. М., 1982. Т. 1. С. 81-82.

Гудков П.К. Материалы по биологии проходной мальмы *Salvelinus malma* (Walbaum) (Salmonidae) бассейна р. Чаун (арктическое побережье Чукотки) // Вопр. ихтиологии. 1990. Т. 30, вып. 3. С. 404-415.

Гудков П.К. Материалы по биологии кунджи *Salvelinus leucomaenis* бассейна Охотского моря // Вопр. ихтиологии. 1991. Т. 31, вып. 6. С. 898-908.

Гудков П.К. Оценка состояния и перспективы хозяйственного использования проходных гольцов Чукотского полуострова // Система-

тика, биология и биотехника разведения лососевых рыб: Материалы 5-го Всерос. совещ. СПб: Изд-во ГосНИОРХ, 1994б. С. 46-49.

Гудков П.К. О некоторых особенностях биологии гольца Таранца *Salvelinus taranetzi* Kaganowsky (Salmonidae) из оз.Аччен // *Вопр. ихтиологии.* 1994а. Т. 34, вып. 1. С. 58-63.

Гудков П.К., Скопец М.Б. К вопросу о структуре популяций и некоторых особенностях биологии проходной мальмы *Salvelinus malma* (Walbaum) бассейна Охотского моря // *Биология пресноводных рыб Дальнего Востока.* Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1987. С.79-88.

Гудков П.К., Скопец М.Б., Черешнев И.А. К биологии гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae) бассейна Охотского моря. Характеристика биологических параметров симпатричных проходных гольцов из рек залива Шелихова // *Биология гольцов Дальнего Востока.* Владивосток: ДВО АН СССР, 1991. С. 21-36.

Гуров Е.П., Гурова Е.П. Геологическое строение и ударный метаморфизм вулканогенных пород метеоритного кратера Эльгыгытгын. Препр. 81-4. Киев: ин-т геол. наук АН УССР, 1981. 60 с.

Данильченко П.Г. Отряд Perciformes // *Ископаемые костистые рыбы СССР* // *Тр. ПИН АН СССР*, 1980. М.: Наука, Т. 178. С. 115-121.

Дегтяренко Ю.П. Масштабы современного и четвертичных оледенений Коряжского нагорья и Восточной Чукотки // *Плейстоценовые оледенения Востока Азии.* Магадан: СВКНИИ ДВНЦ АН СССР, 1984. С. 66-76.

Дибнер В.Д. Палеогеография. Второй этап (меловой период и кайнозой) // *Советская Арктика (моря и острова Северного Ледовитого океана).* М.: Наука, 1970. С. 102-107.

Дорт-Гольц Ю.Е., Терехова В.Е. История развития западной окраины Берингийской суши в кайнозое // *Берингия в кайнозое.* Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976. С. 54-59.

Дорофеева Е.А. Классификация, филогения и особенности эволюции лососевых рыб (salmoniformes, Salmonidei, Salmonidae) // *III Всесоюз. совещ. по лососевидным рыбам.* Тольятти, 1988. С. 93-94.

Дорофеева Е.А. Современные представления о классификации тихоокеанских форелей (род *Parasalmo*) и лососей (род *Oncorhynchus*) // *Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб: Материалы 5-го Всерос. совещ.* СПб: Изд-во ГосНИОРХ, 1994. С. 55-57.

Дрягин П.А. Рыбные ресурсы Якутии // *Тр. Совета по изуч. производительных сил Якутской АССР.* Л.: Изд-во АН СССР, 1933. Вып. 5. С.3-34.

Запорожец Г.В., Запорожец О.М. Анализ эффективности искусственного воспроизводства тихоокеанских лососей на Камчатке // *Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб: Материалы 5-го Всерос. совещ.* СПб: Изд-во ГосНИОРХ, 1994. С. 69-71.

Зархидзе В.С., Соловьев В.А., Барановская О.Ф., Слободин В.Я. Условия накопления плиоценовых и четвертичных отложений на островах и шельфах Советской Арктики // Возраст и генезис переуглублений на шельфах и история речных долин. М.: Наука, 1984. С. 29-37.

Зорбиди Ж.Х. О динамике стада кижуча // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. 1970. Т. 78. С. 60-72.

Зорбиди Ж.Х. Популяционная структура кижуча Камчатки // X Всесоюз. симп. "Биол. пробл. Севера". Ч. 2. Магадан, 1983, С. 179.

Зюганов В.В. Семейство коллошковых (Gasterosteidae) мировой фауны. Фауна СССР: н.с. Л.: Наука, 1991. N 137. т. 5, вып. 1. 261 с.

Иванов В.Ф. Четвертичные отложения побережья Восточной Чукотки. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. 139 с.

Иванов В.Ф. Четвертичные отложения побережья пролива Литке // Четвертичный период Северо-Востока Азии. Магадан: СВКНИИ ДВНЦ АН СССР, 1987. С. 55-67.

Иванов В.Ф., Сухорослов В.Л. Морские позднекайнозойские трансгрессии Чукотского полуострова // Стратиграфия и корреляция четвертичных отложений Азии и Тихоокеанского региона. М., 1991. С. 126-129.

Кагановский А.Г. Промысловые рыбы реки Анадырь и Анадырского лимана // Вестн. ДВФ АН СССР, Владивосток, 1933. N 1-3. С. 3-4.

Кагановский А.Г. Голец из бассейна Берингова моря // Вопр. ихтиологии. 1955. Вып. 3. С. 54-56.

Каплин П.А. Древние береговые линии Дальнего Востока СССР // XI Конгр. ИНКВА: Тез. докл. М., 1982а. Т. 2. С. 115-116.

Каплин П.А. Плейстоценовые изменения береговой линии дальневосточных морей СССР // Изменения уровня моря. М.: Наука, 1982б. С. 96-103.

Карта четвертичных отложений Арктики и Субарктики. М-б 1:5000000 / Под ред. Загорской М.Г и др. М.; Л.: Мин-во геол. СССР; НИИГА. 1965.

Кафанов А.И. О статусе арктической морской биогеографической области (по палеонтологическим данным) // Палеоэкология сообществ морских беспозвоночных. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1979. С. 100-129.

Кафанов А.И. Двустворчатые моллюски и фаунистическая биогеография Северной Пацифики. Владивосток: ДВО АН СССР, 1991. 195 с.

Кириллов Ф.Н. Рыбы Якутии. М.: Наука, 1972. 358 с.

Кириллов Ф.Н. Рыбные ресурсы Якутии и перспективы их использования // Биологические ресурсы внутренних водоемов Сибири и Дальнего Востока. М.: Наука, 1984. С. 75-86.

Киселев Ю.Г. Глубинная геология арктического бассейна. М.: Недра, 1986. 224 с.

Кифа М.И. Морфология двух форм ленка (род *Brachymystax*, сем. *Salmonidae*) из бассейна Амура и их систематическое положение // Зоогеография и систематика рыб (ЗИН АН СССР). Л., 1976. С.142-156.

Клюканов В.А. Происхождение, расселение и эволюция корюшковых (*Osmetidae*) // Основы классификации и филогении лососевидных рыб. Л.: ЗИН АН СССР, 1977. С. 13-27.

Коновалов С.М. Популяционная биология тихоокеанских лососей. М.: Наука, 1980. 337 с.

Коновалов С.М. Научные основы рационального промысла тихоокеанских лососей и его принципиальная схема // Резервы лососевого хозяйства Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. С. 13-23.

Коржуев С.С. Индигирка // Морфоструктурный анализ речной сети СССР, М.: Наука, 1979. С. 61-68.

Костарев В.Л., Тюрнин Б.В. Калуга в водах северо-западной части Охотского моря // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. 1970. Т. 74. С. 346-347.

Коучмен Л.К., Огород К., Трумп Р.Б. Берингов пролив. Л.: Гидрометеиздат, 1979. 199 с.

Крогиус Ф.В., Крохин Е.М., Мешуткин В.В. Тихоокеанский лосось-нерка в экосистеме озера Дальнего (Камчатка). Л.: Наука, 1987, 198 с.

Кулаков А.П. Морфотектоника и особенности развития северного побережья Охотского моря в антропогене // Геолого-геоморфологические конформные комплексы Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980. С. 48-70.

Кундышев А.С. Палиностратиграфия и ландшафты кайнозоя Ванкаремской впадины. Владивосток: ДВО АН СССР, 1992. 131 с,

Кундышев А.С., Верховская Н.Б. Развитие гидросети в верховьях Анадыря // Геоморфология. 1984. N 4. С. 68-73.

Куренков И.И. Зоогеография пресноводных рыб Камчатки // Вопр. географии Камчатки. 1965. Вып. 3. С. 25-34.

Куренков И.И. Биологические ресурсы внутренних водоемов Камчатки // Биологические ресурсы внутренних водоемов Сибири и Дальнего Востока. М.: Наука, 1984. С. 87-98.

Куренков И.И., Остроумов А.Г. Нахождение ряпушки (*Coregonus sardinella* Val.) на Камчатке // Вопр. ихтиологии. 1965. Т. 5, вып. 3. С. 558-560.

Куренков С.И. Две репродуктивно изолированные группы жилой нерки *Oncorhynchus nerka kennerly* (Suckley) Кроноцкого озера // Вопр. ихтиологии. 1977. Т. 17, вып. 4. С. 597-606.

Ласточкин А.Н. Подводные долины северного шельфа Евразии // Изв. Всесоюз. геогр. о-ва. 1977. Т. 109, вып. 5. С.412-417.

Лебедев В.Д. Остатки окуня *Perca fluviatilis* L. в четвертичных отложениях северо-востока Сибири // *Вопр. ихтиологии.* 1960. Вып.14. С.63-65.

Лебедев С.А., Фишкин О.Н., Лебедева Е.В., Косолапова М.В. Следы морских ингрессий в пределах депрессионных морфоструктур юго-западного Приохотья // *Прибрежная зона дальневосточных морей в плейстоцене.* Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. С. 36-52.

Леванидов В.Я. Экологические параллели внутри рода *Oncorhynchus* // *Экология и систематика лососевидных рыб.* Л.: Изд-во Зоол. ин-та АН СССР, 1976. С. 69-72.

Леванидов В.Я. Новые виды и распространение водяных осликов *Asellus* s. str. (*Isopoda, Asellidae*) на Северо-Востоке Азии // *Фауна пресных вод Дальнего Востока.* Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980. С. 13-23.

Леванидов В.Я. Экосистемы лососевых рек Дальнего Востока // *Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока.* Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981. С.3-21.

Леванидова И.М. Амфибиотические насекомые горных областей Дальнего Востока СССР, Л.: Наука, 1982. 214 с.

Леман В.Н., Упрямов В.Е. Экологическая оценка влияния осушительной агромелиорации на воспроизводство лососей в нерестовых реках (Камчатка) // *Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб: Материалы 5-го Всерос. совещ.* Спб.: Изд-во ГосНИОРХ, 1994. С. 116-118.

Линдберг Г.У. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. Л.: Наука, 1972. 547 с.

Мина М.В. Микроэволюция рыб. М.: Наука, 1986. 207 с.

Морозова Л.Н. Уровень позднеплейстоценовой (сартанской) регрессии на шельфе восточно-арктических морей // *Геология и геоморфология шельфов и материковых склонов.* М.: Наука, 1985. С. 85-88.

Муратов В.М. Происхождение материков и океанических впадин. М.: Наука, 1975. 176 с.

Назаркин М.В. Пресноводные рыбы из позднечетвертичных отложений побережья Восточно-Сибирского моря // *Вопр. ихтиологии.* 1992. Т.32, вып.5. С.48-56.

Наумов А.Ю., Дуглас В.К., Ветошкевич А.Д., Черепанова М.В. Строение и развитие шельфовой зоны залива Карагинский в четвертичное время // *Вопросы стратиграфии и палеогеографии Дальнего Востока.* Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. С. 25-38.

Никифоров С.Л. Основные черты развития шельфа Чукотского и Восточно-Сибирского морей в позднеплейстоцен-голоценовое время // *Геоморфология.* 1989. N 3. С.85-89.

Николаева Е.Т. Овчинников К.А. О внутривидовой структуре кеты *Oncorhynchus keta* на Камчатке // *Вопр. ихтиологии.* 1988. Т. 28, вып. 3. С. 493-497.

Николаев А.С., Николаева Е.Т. Некоторые итоги лимнологической классификации нерковых озер Камчатки // *Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа.* Петропавловск-Камчатский: ч.1. 1991. Вып. 1. С. 3-17.

Никольский Г.В. Рыбы бассейна Амура. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 551 с.

Новиков А.С. Рыбы реки Колымы. М.: Наука, 1966. 135 с.

Новиков А.С. Простантин В.Е., Штундюк Ю.В. К вопросу о распространении сибирского чукучана // *Гидробиологические исследования внутренних водоемов Северо-Востока СССР,* Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1975. С. 303-308.

Обручев Д.В., Казанцева А.А. Отряд *Acipenseridae.* Осетровые // *Основы палеонтологии. Бесчелостные, рыбы.* М.: Наука, 1964. С. 374-375.

Оксанографическая энциклопедия: (Пер. с англ.). Л.: Гидрометеоиздат, 1974. 631 с.

Овчинников К.А. Макоедов А.Н. Особенности сезонных группировок кеты северо-западного побережья Камчатки // *Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб: Материалы 5-го Всерос. совещ.* Спб.: Изд-во ГосНИОРХ, 1994. С. 142-144.

Павлов Д.С. Подходы к охране редких и исчезающих рыб // *Вопр. ихтиологии.* 1992. Т. 32, вып. 5. С. 3-19.

Паракецов К.В. Четвертичные отложения района Чаунской губы // *Зап. Чукот. краевед. музея.* 1961. Вып.2. С.45-59.

Патык-Кара Н.Г. Новейшая тектоника арктического побережья Востока Азии // *XI конгр. ИНКВА: Тез. докл. М.,* 1982. Т. 2. С.219.

Петров О.М. Палеогеография Чукотского полуострова в позднем неогене и четвертичном периоде // *Антропогенный период в Арктике и Субарктике.* М.: Недра, 1965. С. 65-88.

Петров О.М. Стратиграфия и фауна морских моллюсков четвертичных отложений Чукотского полуострова. М.: Наука, 1966. 290 с.

Петров О.М. Геологическая история Берингова пролива в позднем кайнозое // *Берингия в кайнозое.* Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976. С. 28-32.

Полторыхина А.Н. Морфологические особенности и изменчивость сибирской миноги *Lampetra japonica Kessleri (Anikin)* водоемов Верхнего Иртыша // *Вопр. ихтиологии.* 1974. Т. 14, вып. 2. С. 218-230.

Постников В.М. О сырьевых ресурсах основных озер Чукотки // *Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии.* 1965. Т. 59. С. 227-245.

Пугачев О.И. Паразиты пресноводных рыб Северо-Востока Азии. Л.: Изд-во ЗИН АН СССР, 1984. 156 с.

Пуминов А.П. Корреляция позднекайнозойских береговых линий Чукотского моря // Геология моря. Л.:НИИГА, 1975. Т.4. С.35-47.

Пуминов А.П. О погребенных речных долинах побережья восточной части Северной Арктики // Геология и минерагения арктических областей СССР, Л.: НИИГА, 1981. С. 77-88.

Пуминов А.П., Дегтяренко Ю.П., Ломаченков В.С. Позднекайнозойская история Чукотского моря и Чукотского шельфа в связи с формированием россыпей // Геология моря. 1973. Т.2. С.11-18.

Путивкин С.В. О формировании гидрологического режима анадырской кеты // Вопр. ихтиологии. 1989. Т. 29, вып. 1. С. 96-103.

Путивкин С.В. Современное состояние, распределение и пути повышения численности популяций нерки на Чукотке // Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб: Материалы 5-го Всерос. совещ. Спб.: Изд-во ГосНИОРХ, 1994. С. 156-159.

Решетников Ю.С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 304 с.

Решетников Ю.С., Слугин И.В., Штундюк Ю.В., Простантин В.В., Черешнев И.А. Систематика и экология лососевидных рыб рек Амгуэма, Анадырь и Пенжина // Экология и систематика лососевидных рыб. Л.: Изд-во ЗИН АН СССР, 1976. С. 82-87.

Рубан Г.И., Акимова Н.В. Особенности экологии сибирского осетра *Acipenser baeri* реки Индигирка // Вопр. ихтиологии. 1991. Т. 31, вып. 4. С. 596-605.

Рогатных А.Ю., Яковлев К.А., Бойко И.А., Акиничева Е.Г. Бачевская Л.Т. Макоедов А.Н. Состояние, проблемы и перспективы искусственного воспроизводства тихоокеанских лососей в Магаданской области // Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб: Материалы 5-го Всерос. совещ. Спб.: Изд-во ГосНИОРХ, 1994. С. 163-165.

Савваитова К.А. К систематике гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae) из бассейна Восточно-Сибирского моря // Науч. докл. высшей школы. Сер. биол. науки. 1961. Вып. 2. С. 37-41.

Савваитова К.А. Арктические гольцы. М.: ВО Агропромиздат, 1989. 223 с.

Савваитова К.А., Максимов В.А., Мина М.В., Новиков Г.Г. Кохменко Л.В., Мацук В.Е. Камчатские благородные лососи. Воронеж: Изд-во ВГУ, 1973. 120 с.

Савваитова К.А., Максимов В.А. О нересте тихоокеанских миног рода *Lampræta* в связи с проблемой таксономического статуса мелких форм // Вопр. ихтиологии. 1978. Т. 8, вып. 4. С. 636-641.

Савваитова К.А., Максимов В.А. О симпатрических формах гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae) из Пегтымельских озер Чукотки //

Биология гольцов Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР, 1991. С. 37-56.

Савваитова К.А., Максимов В.А., Волобуев В.В. О взаимоотношениях проходных форм чукотских гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae, Salmoniformes) // Зоол. журн. 1988. Т. 67, вып. 10. С. 1488-1508.

Савваитова К.А., Максимов В.А., Груздева М.А., Дерябина Л.В. О нахождении чавычи *Oncorhynchus tshawytscha* в бассейне Чукотского моря // Вопр. ихтиологии. 1989. Т. 2, вып. 6. С. 1034 -1035.

Сакс В.Н. Четвертичный период в советской Арктике. Л., 1948. 134 с. (Тр. Аркт. науч.-исслед. ин-та Главсевморпути; Т. 201).

Салменкова Е.А. Внутривидовое генетическое разнообразие и его изменения под влиянием антропогенных воздействий // Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб: Материалы 5-го Всерос. совещ. СПб.: Изд-во ГосНИОРХ, 1994. С. 167-168.

Световидов А.Н. Европейско-азиатские хариусы (genus *Thymallus* Cuvier) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1936. Т. 3. С. 183-301.

Световидов А.Н. Трескообразные. Фауна СССР. Рыбы. Т. 9, вып. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 222 с.

Световидов А.Н. Сельдевые (Clupeidae). Фауна СССР: н.с. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. N 48. Т. 2, вып. 1. 331 с.

Световидов А.Н. Типы видов рыб, описанных П.С. Палласом в "Zoographia Rosso-Asiatica". Л.: Наука, 1978. 34 с.

Север Дальнего Востока / Под ред. Н.А. Шилю. М.: Наука, 1970. 488 с.

~~Семенин В.А.~~ *Семенченко А.Ю.* Приморская сима. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. 191 с.

Семенченко А.Ю., Гориков С.А., Бугаев В.Ф., Беньковская М.Л. Популяционная структура сима - *Oncorhynchus masu* (Brevoort) в пределах ареала // Морфология, структура популяций и проблемы рационального использования лососевидных рыб. Л.: Наука, 1983. С. 198-199.

Силин Б.В. Об изменении популяционной структуры муксуна р. Колымы // Четвертое Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб: Тез. докл. Л.: Изд-во ГОСНИОРХ, 1990. С. 98-99.

Скопец М.Б. О биологии рыб бассейна Верхней Колымы // Пояс редколесий верховий Колымы. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985. С. 129-138.

Скопец М.Б. Биологические особенности популяций восточносибирского хариуса *Thymallus arcticus pallasi* из горных водоемов хребта Большой Анначаг (Верхняя Колыма) // Вопр. ихтиологии. 1988. Т.28, вып.5. С. 731-742.

Скопец М.Б. Биологические особенности подвидов сибирского хариуса на Северо-Востоке Азии. II. Аляскинский хариус *Thymallus arcticus signifer* // Вопр. ихтиологии. 1991а. Т.31. Вып.1. С.46-57.

Скопец М.Б. Влияние гидростроительства и золотодобычи на ихтиоценозы Северо-Востока Азии (на примере Верхней Колымы) // Проблемы и пути сохранения экосистем севера Тихоокеанского региона: Тез. докл. Петропавловск-Камчатский. 1991б. С. 117-119.

Скопец М.Б. Биологические особенности подвидов сибирского хариуса на Северо-Востоке Азии. III. Восточносибирский хариус *Thymallus arcticus pallasi* // Вопр. ихтиологии. 1993. Т.33, вып.4. С. 469-474.

Скопец М.Б., Прокопьев Н.М. Биологические особенности подвидов сибирского хариуса на Северо-Востоке Азии. I. Камчатский хариус *Thymallus arcticus mertensi* // Вопр. ихтиологии. 1990. Т.30, вып.4. С. 564 -576.

Смирнов А.И. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М.: Изд-во МГУ, 1975. 335 с.

Соколов Л.И. Проходная форма камчатской микижи, или камчатская семга. Красная книга РСФСР. М.: Россельхозиздат, 1983. С. 379-380.

Сокольников П.П. Река Анадырь, ее рыбы и рыболовство // Русское судоходство. 1910. N 12. С. 55-74; 1911. N 1. С. 88-113.

Солдатов В.К., Линдберг Г.У. Обзор рыб дальневосточных морей // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океаногр. 1930. Т.5. 567с.

Старобогатов Я.И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. Л.: Наука, 1970. 372 с.

Старобогатов Я.И. Проблема минимального выдела в биогеографии и ее приложение к фаунистической (фауногенетической) зоогеографии моря // Морская биогеография. М.: Наука, 1982. С. 12-18.

Старобогатов Я.И. Плиоцен-плейстоценовые связи, происхождение и зоогеография малакофауны азиатской окраины Берингии // Биогеография берингийского сектора Субарктики. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. С. 58-63.

Сычевская Е.К. Ископаемые щуковидные СССР и Монголии. М.: Наука, 1976. 116 с.

Сычевская Е.К. Пресноводные рыбы из неогеновых отложений Приморья // 14-й Тихоокеан. науч. конгр., комитет В, секция В III, подсекция "Кайнозой": Тез. докл. Хабаровск. 1979. С. 113.

Сычевская Е.К. Отряд *Surginiiformes*. С. 50-62. Отряд *Gasterosteiformes* // Ископаемые костистые рыбы СССР // Тр. ПИН АН СССР, М.: Наука, 1980. Т. 178. С.50-62, 83-84.

Сычевская Е.К. Пресноводная палеогеновая ихтиофауна СССР и Монголии // Совмест. сов.-монг. палеонтол. экспедиция. М.: Наука, 1986. вып. 29. 157 с. (Труды; Вып. 29).

Сычевская Е.К. Происхождение сиговых рыб в свете исторического развития лососевидных (*Salmonidea*) // Биология сиговых рыб. М.: Наука, 1988. С. 17-28.

Сычевская Е.К. Пресноводная ихтиофауна неогена Монголии // Совмест. сов.-монг. палеонтол. экспедиция. М.: Наука, 1989. вып. 29. 144 с. (Труды; Вып. 39).

Сычевская Е.К., Девяткин Е.В. Первые находки рыб из неогеновых и нижнечетвертичных отложений Горного Алтая // Докл. АН СССР, 1962. Т. 142, N 6. С. 173-177.

Сычевская Е.К., Гречина Н.И. Ископаемые колюшки рода *Gasterosteus* из неогеновых отложений Дальнего Востока // Палеонт. журн. 1981. Вып. 1. С. 95-104.

Суздальский О.В. Палеогеография арктических морей СССР в неогене и плейстоцене. Л.: Наука, 1976. 112 с.

Талиев Д.Н. Новая форма лосося из рода *Oncorhynchus* // Докл. АН СССР, Сер. А. 1932. N 14. С. 346-351.

Таранец А.Я. О некоторых пресноводных рыбах из Дальневосточного края // Докл. АН СССР: 1933. N 2. С. 1-2.

Таранец А.Я. Пресноводные рыбы бассейна северо-западной части Японского моря // Тр. ЗИН АН СССР, 1936. Т. 4, вып. 2. С. 483-540.

Таранец А.Я. Краткий определитель рыб советского Дальнего Востока и прилежащих вод // 1937. 201 с. Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии; Т. 11.

Тиллер И.В. Промысел, запасы и перспективы использования проходного гольца // Биологические ресурсы Камчатского шельфа. Петропавловск-Камчатский, 1987. С. 129-131.

Тугарина П.Я. Систематическое положение хариуса (род *Thymallus*) бассейна р. Камчатки // Вопр. ихтиологии. 1972. Т. 12, вып. 3. С. 452-463.

Федотов В.Ф. Тресковые палеоген-неогеновых отложений СССР. 1976. 83 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 157).

Филипас С.Ф. Современная сейсмо тектоническая подвижность дна Берингова моря и его обрамления в связи с проблемой Берингийской суши // Берингийская суша и ее значение для развития голарктических флор и фаун в кайнозойе: Тез. докл. Хабаровск, 1973. С. 95-96.

Хершберг Л.Б., Рязанцев А.А., Мечетин А.В. Древние береговые линии последней послеледниковой трансгрессии и их картирование на шельфе Японского и Охотского морей // XI конгр. ИНКВА: Тез. докл. М., 1982. Т. 3. С. 323-324.

Хопкинс Д.М. История уровня моря в Берингии за последние 250000 лет // Берингия в кайнозойе. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976. С.9-27.

Чанышева М.Н. Геолого-геоморфологические признаки древних оледенений в бассейне среднего течения р. Колымы // Геоморфология. 1988. N 3. С. 77-82.

Чанышева М.Н., Костяев А.Г. О морской трансгрессии в бассейне среднего течения Колымы // Стратиграфия и корреляция четвертичных отложений Азии и Тихоокеанского региона. М., 1991. С. 116-126.

Чебанов Н.А. Роль нерестового поведения в плотностной регуляции численности поколений у горбуши и нерки // Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб: Материалы 5-го Всерос. совещ. Спб.: Изд-во ГосНИОРХ, 1994. С. 211-212.

Черешнев И.А. О систематическом положении бычка-подкаменщика рода *Cottus* (Cottidae, Pisces) Чукотского полуострова // Пресноводная фауна Чукотского полуострова. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976. С. 123-128.

Черешнев И.А. Материалы по биологии проходных лососевых Восточной Чукотки // Рыбы в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981. С. 116-148.

Черешнев И.А. Бычок-подкаменщик рода *Cottus* (Cottidae) из бассейна реки Чаун (арктическая Чукотка) // Вопр. ихтиологии. 1982а. Т. 22, вып. 1. С. 15-26.

Черешнев И.А. К вопросу о таксономическом статусе симпатричных проходных гольцов (*Salvelinus*, Salmonidae) Восточной Чукотки // Вопр. ихтиологии. 1982б. Т. 22, вып. 6. С. 922-936.

Черешнев И.А. Фауна, систематика и родственные связи пресноводных рыб Восточной Чукотки // Экология и систематика пресноводных организмов Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1983. С. 89-108.

Черешнев И.А. Новый для фауны СССР вид сига *Coregonus laurettae* Bean берингийский омуль из бассейна реки Чегитунь (арктическое побережье Чукотского полуострова) // Вопр. ихтиологии. 1984. Т. 24, вып. 5. С. 888-892.

Черешнев И.А. Зоогеографическое районирование приберингийских территорий на основании распространения пресноводных рыб // Биогеография Берингийского сектора Субарктики. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986а. С. 100-121.

Черешнев И.А. Происхождение пресноводной ихтиофауны районов Берингии // Биогеография Берингийского сектора Субарктики. Владивосток: 1986б. С.122-145.

Черешнев И.А. Состав ихтиофауны и особенности распространения пресноводных рыб в водоемах Северо-Востока СССР // Вопр. ихтиологии. 1990. Т.30, вып.5. С.836-844.

Черешнев И.А. Пресноводные рыбы Северо-Востока Азии: фауна, систематика, история расселения: Дис. д-ра биол. наук в форме научного доклада. Владивосток: Ин-т биол. моря ДВО РАН, 1992а. 75 с.

Черешнев И.А. Редкие, эндемичные и нуждающиеся в охране пресноводные рыбы Северо-Востока Азии // Вопр. ихтиологии. 1992б. Т. 32, вып. 4. С. 18-29.

Черешнев И.А. Таксономическая структура сибирского хариуса Северо-Востока Азии// Систематика, биология и биотехника разведе-

ния лососевых рыб: Материалы 5-го Всерос. совещ. Спб.: Изд-во ГосНИОРХ, 1994а. С. 217-221.

Черешнев И.А. Сравнительная крапивоология омулей Голарктики // Биология и биотехника разведения сиговых рыб: Материалы 5-го Всерос. совещ. Спб.: Изд-во ГосНИОРХ, 1994б. С. 157-161.

Черешнев И.А., Балуйкин А.В. Новый вид черной рыбы *Dallia admirabilis* (Umbrellidae, Esociformes) из бассейна реки Амгуэма (арктическая Чукотка) // Вопр. ихтиологии. 1980. Т. 20, вып. 6. С. 800-805.

Черешнев И.А., Штундюк Ю.В. К изучению биологии гольцов (*Salvelinus*, Salmonidae) бассейна реки Анадырь. Материалы по систематике и биологии проходного гольца-мальмы *Salvelinus malma* (Walbaum) // Биология пресноводных рыб Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1987. С. 55-78.

Черешнев И.А., Попов С.А. Первые данные по биологии азиатской корюшки *Osmerus mordax dentex* Steindachner Тауйской губы (северо-западное побережье Охотского моря). Биология пресноводных рыб Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1987. С. 128-146.

Черешнев И.А., Гудков П.К., Нейман М.Ю. Первые данные по биологии проходной мальмы *Salvelinus malma* (Walbaum) (Salmonidae) бассейна: р.Чегитунь (арктическое побережье Восточной Чукотки) // Вопр. ихтиологии. 1989. Т.29. вып.1. С. 68-83.

Черешнев И.А., Скопец М.Б., Гудков П.К. Новый вид гольца *Salvelinus levanidovi* sp. n. из бассейна Охотского моря // Вопр. ихтиологии. 1989. Т. 29, вып. 5. С. 691-704.

Черешнев И.А., Жарников С.И. О первой находке американской сельди-шед *Alosa sapidissima* (Wilson) (Clupeidae) в реке Анадырь (Северо-Восток Азии) // Вопр. ихтиологии. 1989. Т. 29, вып. 3. С. 501-503.

Черешнев И.А., Гудков П.К., Назаркин М.В. Первые сведения по биологии проходной мальмы *Salvelinus malma* (Walbaum) р. Хатырка (северо-восточная часть Корякского нагорья) // Биология гольцов Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР, 1991а. С. 124-132.

Черешнев И.А., Скопец М.Б., Челюков Ф.Г. Первые данные по биологии пенжинского омуля *Coregonus subautumnalis* Kaganowsky из бассейна р. Таловка (Пенжинская губа Охотского моря) // Современные проблемы сиговых рыб. Владивосток: ДВО АН СССР, Ч.1. 1991б. С. 66-81.

Черешнев И.А., Скопец М.Б. *Salvethymus svetovidovi* gen. et sp. n. новая эндемичная рыба из подсемейства лососевых (Salmoninae) из озера Эльгыгытгын (Центральная Чукотка) // Вопр. ихтиологии. 1990. Т.30, вып.2. С.201-213.

Черешнев И.А., Скопец М.Б. Новые данные по биологии омуля *Coregonus subautumnalis* Kaganowsky (Coregonidae) бассейна р. Пенжина // Вопр. ихтиологии. 1992а. Т.32, вып.2. С.42-52.

Черешнев И.А., Скопец М.Б. Новый для фауны России вид сига карликовый валек *Prosorium coulteri* (Eigenmann et Eigenmann) из бассейна р. Амгуэма (Чукотский полуостров) // *Вопр. ихтиологии.* 1992а. Т.32. Вып.1. С. 21-28.

Черешнев И.А., Скопец М.Б. Биология голецовых рыб озера Эльгыгытгын // *Природа впадины озера Эльгыгытгын (проблемы изучения и охраны).* Магадан: СВКНИИ ДВО РАН, 1993. С. 105 - 127.

Черешнев И.А., Агапов А.С. Материалы по биологии нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) бассейна р.Туманская (Восточная Чукотка). Популяционная биология лососей Северо-Востока Азии. Владивосток: ДВО РАН, 1992а. С. 137 - 146.

Черешнев И.А., Агапов А.С. Новые данные по биологии малоизученных популяций и видов тихоокеанских лососей Северо-Востока Азии // *Популяционная биология лососей Северо-Востока Азии.* Владивосток: ДВО РАН, 1992б. С. 5 - 41.

Черешнев И.А., Штундюк Ю.В., Скопец М.Б. О некоторых особенностях биологии и родственных связях кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) бассейна р.Пенжины. Популяционная биология лососей Северо-Востока Азии. Владивосток: ДВО РАН, 1992. С.81 - 93.

Черешнев И.А., Гудков П.К., Агапов А.С. Эволюционно-исторический и экологический аспекты формирования биологического разнообразия у лососевидных рыб Северо-Востока Азии // *Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб: Материалы 5-го Всерос. совещ.* Спб.: Изд-во ГосНИОРХ. 1994. С. 221-223.

Черненко Е.В., Куренков С.И., Рябова Г.Д. Дифференциация стада жилой нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) озера Кроноцкого // *Популяционная биология и систематика лососевых.* Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980. С. 11-15.

Чернов Ю.И. Биологическое разнообразие: сущность и проблемы // *Успехи современной биологии.* 1991. Т. 111, вып. 4. С. 499-507.

Шапошникова Г.Х. История расселения сига рода *Coregonus*// *Зоогеография и систематика рыб.* Л.: ЗИН АН СССР, 1976. С. 54-67.

Шапошникова Г.Х. История расселения сигов полиморфного вида *Coregonus lavaretus* (L.) и некоторые соображения о его внутривидовой дифференциации // *Основы классификации и филогении лососевидных рыб.* Л.: ЗИН АН СССР, 1977. С. 78-86.

Шер А.В. Млекопитающие и стратиграфия плейстоцена Крайнего Северо-Востока СССР и Северной Америки. М.:Наука, 1971. 310 с.

Шилин Ю.А. Особенности биологии дальневосточной мойвы // *Ихтиология, гидробиология, гидрохимия, энтомология и паразитология Тез. докл. 11 Всесоюз. симп. "Биол. пробл. Севера".* Якутск, 1986. Вып. 4. С. 69.

Шмидт П.Ю. Рыбы Охотского моря. М.;Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 370 с.

Шило Н.А., Томирдиаро С.В. Палеогеография и абсолютная геохронология позднего плейстоцена на Северо-Востоке Сибири // Изв. АН СССР, Сер. геогр. 1981. N 3. С. 22-39.

Штундюк Ю.В. Озерный голянь *Phoxinus phoxinus* (Pallas) - новый вид в составе Анадырского зоогеографического округа // Вопр. ихтиологии. 1979. Т. 19, вып. 3. С. 553-555.

Штундюк Ю.В. Материалы по биологии озерно-речной и озерной форм сибирской ряпушки бассейна р. Анадырь // Современные проблемы сиговых рыб. Владивосток: ДВО АН СССР, Ч.2. 1991. С. 249-263.

Штундюк Ю.В., Жарников С.И. Об изменении плодовитости кеты р. Анадырь // Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб: Материалы 5-го Всерос. совещ. Спб.: Изд-во ГосНИОРХ, С. 234-235.

Шунтов В.П., Радченко В.И., Лапко В.В., Полтев Ю.Н. Распределение лососей в западной части Берингова моря и сопредельных водах Тихого океана в период анадромных миграций // Вопр. ихтиологии. 1993. Т. 33, вып. 3. С. 337-347.

Этнографические материалы Северо-Восточной географической экспедиции 1785-1795 г. /Под общ. ред. И.С. Вдовина. Магадан: Кн. изд-во, 1978. 176 с.

Экосистемы термальных источников Чукотского полуострова. Л.: Наука, 1981. 144 с.

Юрцев Б.А. Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л.: Наука, 1974. 159 с.

Юрцев Б.А. Реликтовые степные комплексы Северо-Восточной Азии. Новосибирск: Наука, 1981. 186 с.

Юрцев Б.А. Изучение биологического разнообразия и сравнительная флористика // Ботан. журн. 1991. Т. 76, N 3. С. 305-313.

Юсунов Р.Р. Особенности биологии и роста сибирской ряпушки *Coregonus sardinella* Valenciennes реки Анадырь // Биология пресноводных рыб Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1987. С. 101-111.

Яковлев В.Н. История формирования фаунистических комплексов пресноводных рыб // Вопр. ихтиологии. 1961. Т. 4, вып. 1. С. 10-22.

Carlson P.R., Karl H.A. Discovery of two new large submarine canyons in the Bering sea // Marine Geology. 1984. Vol. 56. P. 159-179.

Carlson P.R., Karl H.A. Development of large submarine canyons in the Bering sea, indicated by morphologic, seismic and sedimentological characteristics // Bull. Geol. Soc. Amer. 1988. Vol. 100, N 10. P. 1594-1615.

- Cavender T.M.* Systematics of *Salvelinus* from the North Pacific Basin. In: Charrs. Salmonid fishes of the genus *Salvelinus* Ed. E.K. Balon. Dr. W. Junk Publishers. The Hague, The Netherlands. 1980. P. 295-322.
- Cumaa S.L., McAllister D.E., Morlan R.E.* Late Pleistocene fish fossils of *Coregonus*, *Stenodus*, *Thymallus*, *Catostomus*, *Lota* and *Cottus* from the Old Crow basin, Northern Yukon, Canada // *Can. J. Earth Sci.* 1981. Vol. 18, N 11. P. 1740-1754.
- DeCicco A.L.* Long-distance movements of anadromous Dolly Varden between Alaska and the USSR // *Arctic.* 1992. Vol. 45, N 2. P. 120-123.
- Dredge L.A., Torleifson L.H.* The Middle Wisconsinan history of the Laurentide ice sheet // *Geogr., Phys. et quarten.* 1987. Vol. 41, N 2. P. 215-235.
- Grantz A., Eittreim S., Whitney O.T.* Geology and physiography of the continental margin North of Alaska and implications for the origin of the Canada Basin // *The Ocean Basins and Margins* / Eds A.E.M. Nairn, M. Churkin. 1980. P. 439-492.
- Hopkins D.M.* Quarternary marine transgression in Alaska // *The Bering Land Bridge.* California. Stanford Univ. Press, 1967. P. 47-90.
- Hopkins D.M.* The paleogeography and climatic history of Beringia during Late Cenozoic time // *Internord.* 1972. N 12. P. 121-150.
- Hopkins D.M.* Landscape and climate of Beringia during Late Pleistocene and Holocene time // *The first Americans: origins, affinities and adaptations* / Eds A.B. Harper, W.S. Laughlin. Quastav Fisher, New York, 1979. P. 15-41.
- Hubbs C.L., Schultz L.P.* Contributions to the ichthyology of Alaska with description of two new fishes 1941. 31 pp. (Oass. Pap. Mus. Zool. Univ. Mich.; Vol. 431).
- Huston M.M., Brigham-Grette J., Hopkins D.M.* Paleogeographic significance of middle pleistocene glaciomarine deposits on Baldwin Peninsula, Northwestern Alaska // *Ann. Glaciol.* Cambridge, 1990. Vol. 14. P. 111-114.
- Ivanov V.F.* Arctic transgression in Eastern Asia during the Late Cenozoic // 1994 Intern. Confer. on Arctic Margins. Abstracts. Magadan, 1991. P. 52.
- Kaufman D.S., Hopkins D.M.* Glacial history of the Seward Peninsula // *Glaciation in Alaska - The geological record* / Eds T.D. Hamilton, K.M. Reed, R.M. Thorson. Alaska Geological Society, 1986. P. 51-77.
- Kaufman D.S., Walter R.C., Brigham-Grette J., Hopkins D.M.* Middle pleistocene age of the Nome River glaciation, Northwestern Alaska // *Quarternary Research.* 1991. Vol. 36(3). P. 1-32.
- Kimmel P.G.* Fishes of the miocene-pliocene Deer Butte Formation, Southeast Oregon // *Univ. Michigan Mus. Paleontol. Pap. Paleontol.* 1975. N 14. P. 69-87.
- Lindsey C.C., McPhail J.D.* Zoogeography of fishes of the Yukon and Mackenzie basins // *Zoogeography of North American Freshwater Fishes* /

Eds C.H. Hocutt, E.O.Wiley. Copyright (c) by John Wiley and Sons, Inc. 1986. P. 639-673.

McManus D.A. Creager J.S., Echols J, Holmes M.L. The holocene transgression on the arctic flank of Beringia: Chukchi valley to Chukchi estuary to Chukchi sea // *Quarternary Coastlines and Marine Archaeology /* Eds P.M. Masters, N.C. Flemming. L.: Pergamon Press. 1983. P. 365-388.

McManus D.A. Creager J.S. Sea-level data for parts of Bering-Chukchi shelves of Beringia from 19,000 to 10,000 14C yr B.P. // *Quarternary Research.* 1984. Vol. 21. P. 317-325.

McPhail J.D., Lindsey C.C. Freshwater fishes of Northwest Canada and Alaska 1970. 375 p. (Bull. Fish. res. Board of Canada. N 173).

McPhail J.D. Lindsey C.C. Zoogeography of the freshwater fishes of Cascadia (the Columbia system and rivers North to the Stikine) // *Zoogeography of North American Freshwater Fishes /* Eds C.H. Hocutt, E.O.Wiley. Copyright (c) by John Wiley and Sons, Inc. 1986. P. 615-637.

Murdoch J. Fish and fishing of Point Barrow, Arctic Alaska // *Trans. Amer. Fish. Cult. Assoc.* 1885. N 13. P. 111-115.

Nelson C.H., Hopkins D.M., Scholl D.W. Cenozoic sedimentary and tectonic history of the Bering sea // *Oceanography of the Bering Sea.* Fairbanks. Univ. Alaska Press. 1974. P. 485-516.

Nordenskiöld A.E. Vegas fard kring Asien och Europe. Jenite eu historisk arkeblick pa foregaende resor langs gamba veridens Nordkust. Stockholm. Delen 1. 1881. 510 p.

Nyman L. Conservation of freshwater fish (protection of biodiversity and genetic variability in aquatic ecosystem). Inst. Freshwater Res. Drottningholm. Sweden, 1991. 38 p.

Preisnitz K. Fussflachen und Taler in der arktis NW Kanadas // *Verh. Dtsch. Geographentag.* 1983. N 43. S. 89-91.

Reppening Ch. A. Palearctic-Nearctic mammalian dispersal in the Late Cenozoic // *The Bering Land Bridge.* Stanford, California: Stanford Univ. Press. 1967. P. 288-311.

Sainsbury C.L. Quarternary geology of western Seward Peninsula // *The Bering Land Bridge.* California: Stanford Univ. Press. 1967. P. 121-143.

Smitt F.A. Offer kongl Vetensk // *Acad. Forh. Arg. Stockholm,* 1881. Vol. 38, N 5. P. 1.

Smith S.H. Evolution and distribution of Coregonids. *Journ. Fish. Res. Board Canada.* 1957. Vol.14, N 4. P. 599-604.

Smith G.R. Fishes of the Pliocene Glenns Ferry Formation, Southwest Idaho // *Univ. Michigan Mus. Paleontol. Pap. Paleontol.* 1975. Vol. 14. P. 1-68.

Smith G.R. Late Cenozoic freshwater fishes of North America // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1981. Vol. 12. P. 163-193.

Smith G.R., Stearley. The classification and scientific names of rainbow and cutthroat trouts // *Fisheries.* 1989. Vol.14, N1. P. 4-10.

Scholl D.W., Baffington E.C., Hopkins D.M., Alpha T.R. The structure and origin of the large submarine canyons of the Bering Sea // Marine geology. 1970. Vol. 8. P. 187-210.

Tomoda Y., Koderu H., Nakajima T., Yasu N T Fossil freshwater fishes from Japan // *Tsichigarcuronaja*. 1977. N 14. P. 221-243.

Ueno T Kimura S., Hasegawa Y Freshwater fishes from Late Cenozoic deposits in Kusu Basin, Oita Prefecture, Japan // *Memoirs of the Nat. Sci. Mus.* 1975. N 8. P. 57-65.

Vincent J.-S., Prest V The Early Wisconsinan history of the Laurentide ice sheet // *Geogr., phys. et quarten.* 1987. Vol. 41, N 2. P. 199-213.

Walters V Fishes of western arctic America and eastern arctic Siberia. 1955. 368 p. (*Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* Vol. 106, Art. 5).

Wilson M.V.H. Williams R.R.G. Phylogenetic, biogeographic and ecological significance of early fossil records of North American freshwater teleostean fishes // *Systematics, historical ecology and North American Freshwater Fishes* / Ed R.L. Mayden. Stanford Univ. Press, 1993. P. 224-244.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	5
Глава 1. Таксономическое и эволюционное разнообразие пресноводной ихтиофауны Северо-Востока России.....	13
1.1. Общая структура ихтиофауны	13
1.2. Палеонтологические находки пресноводных рыб на территории Северо-Востока России.....	17
1.3. Таксономическое и эволюционное разнообразие в отдельных группах пресноводных рыб Северо-Востока России	20
Глава 2. Типологическое (эколого-географическое) разнообразие пресноводной ихтиофауны Северо-Востока России.....	58
2.1. Особенности распространения отдельных видов и групп рыб в пресных водоемах Северо-Востока России	58
2.2. Региональные особенности состава ихтиофауны отдельных речных бассейнов и районов Северо-Востока России	62
2.3. Экологическое разнообразие пресноводных рыб Северо-Востока России	68
Глава 3. Климатические условия обитания пресноводных рыб в водоемах Северо-Востока России	80
Глава 4. Пути и факторы формирования таксономического и типологического биологического разнообразия пресноводной ихтиофауны Северо-Востока России.....	89
4.1. Влияние экологических факторов на формирование биологического разнообразия пресноводной ихтиофауны	89
4.2. Исторический фактор формирования биологического разнообразия пресноводной ихтиофауны (анализ истории геологического развития территории региона).....	98
4.3. Гипотеза формирования биологического разнообразия пресноводной ихтиофауны Северо-Востока России (синтез биогеографических и палеогеографических данных).....	108

<i>Глава 5. Теоретическое и практическое значение изучения биологического разнообразия пресноводной ихтиофауны Северо-Востока России</i>	121
5.1. Реконструкция палеогеографии и климата Берингии в плиоцен-плейстоцене	121
5.2. Разработка зоогеографического районирования Северного полушария (Голарктики)	124
5.3. Сохранение биологического разнообразия пресноводной ихтиофауны Северо-Востока России	132
Приложение 1. Таксономический состав ихтиофауны пресных вод Северо-Востока России	161
Приложение 2. Распределение пресноводных рыб в отдельных водоемах и районах Северо-Востока России	165
Литература	174

Игорь Александрович ЧЕРЕШНЕВ

**Биологическое разнообразие
пресноводной ихтиофауны
Северо-Востока России**

Утверждено к печати
Ученым советом Института
биологических проблем Севера ДВО РАН

Сводный темплан
издательства "Дальнаука" 1996 г.

Редактор *Л.А. Русова*
Художник *Р.К. Стукалова*
Техн.редактор *В.М. Мошкина*
Редактор электронной верстки *О.Ю. Полянская*
Корректор *Ю.А. Симакова*

Лицензия ЛР N 040118 от 15.10.91 г.
Подписано в печать 31.10.95. Формат 60x84/16.
Печать офсетная. Усл.п.л. 12,5. Уч.-изд.л. 11,92
Тираж 300 экз. Заказ 321.

Отпечатано в типографии
издательства "Дальнаука" ДВО РАН
690041, г.Владивосток, ул. Радио, 7