

**ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ РЕК
ВУЛКАНИЧЕСКИХ ТЕРРИТОРИЙ КАМЧАТКИ**

Е.В. Есин¹, С.Р. Чалов^{1,2}

¹ *Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО), ул. В. Красносельская, 17, Москва 107140, Россия.*

E-mail: esinevgeniy@yandex.ru

² *Географический факультет МГУ имени М.В. Ломоносова, Ленинские горы, ГСП-1, Москва, 119991, Россия. E-mail: hydroserg@mail.ru*

Рассмотрено разнообразие условий формирования фауны рек в пределах вулканических территорий Камчатки в связи со специфическими изменениями стока воды и наносов, мутности, температурного и руслового режимов, а также химического состава речных вод. Предложена классификация, основанная на ранжировании рассматриваемых факторов по степени неблагоприятного воздействия.

**ECOLOGICAL CLASSIFICATION OF THE RIVERS
WITHIN KAMCHATKA VOLCANIC TERRITORIES**

E.V. Esin¹, S.R. Chalov^{1,2}

¹ *Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (VNIRO), 17 V. Krasnoselskaya Str., Moscow, 107140, Russia. E-mail: esinevgeniy@yandex.ru*

² *Faculty of Geography Lomonosov MSU, Leninskie Gory, GSP-1, Moscow, 119991, Russia. E-mail: hydroserg@mail.ru*

Variety of conditions of the river fauna formation within the volcanic Kamchatka territories is considered. Specific changes in water flow and sediment, turbidity, temperature and stream flow regime as well as the chemical composition of river water are evaluated. Environmental classification based on the ranking factors considered by the degree of adverse effects.

В составе Курило-Камчатской островной дуги насчитывается не менее 70 действующих вулканов (Короновский, Якушева, 1991). Современный вулканизм определяет здесь орографическую структуру территорий, играя исключительную роль в формировании речной сети и пресноводных экосистем (Ермакова, 2009). Трансформация среды в реках вулканических территорий происходит под влиянием поступления пирокластических пород, высокоминерализованных вод и серосодержащих летучих соединений. Основными источниками воздействия вулканогенного происхождения становятся минеральные взвеси и влекомые по дну наносы; растворы, изменяющие соотношение основных ионов (обычно наблюдается ацидификация и замещение гидрокарбонатных мягких вод на жесткие сульфатные); токсиканты, включая ионы в растворе и адсорбаты (обычно тяжелые металлы и металлоиды); воды с высокой температурой. Изменение условий среды также происходит под влиянием косвенных факторов. В частности, из-за высокой проницаемости слагающих русла пирокластических материалов наблюдается пересыхание и снижение устойчивости русел (Чалов и др., 2010а; Major, 2003). Указанные изменения могут фиксироваться в пределах емкости экосистем, не приводя к значительным изменениям структуры фауны, но также вызывать санитарно-токсикологические нарушения и обедне-

ние биоразнообразия, либо деградацию и падение продуктивности, вплоть до стерилизации водотоков (Куренков, 1957; Есин и др., 2011а; Newcomb, Fagg, 1983).

В пределах Камчатского края вулканическая деградация потенциально высокопродуктивных речных экосистем приводит к снижению рентабельности природопользования. Большая часть водотоков полуострова относится к так называемым рекам «лососевого типа» – горным и предгорным водотокам с каменистым ложем, низкой температурой и прозрачной водой, которые пригодны для воспроизводства рыб семейства Salmonidae (Леванидов, 1981; Barnes et al., 1983). Промысел лососевых рыб, нерестящихся в пресных водах Камчатки, в настоящее время составляет основу экономики края. При этом не менее 15 % речной сети приурочено к вулканическим ландшафтам и исключено из нерестового фонда, а пеплопады, лахары и вулканические лавины затрагивают также удаленные реки. Только Авачинско-Корякская группа вулканов занимает 300 км² и дренируется 8 самостоятельными речными бассейнами, верхние звенья которых не могут быть использованы рыбами.

Вулканическая деятельность также затрудняет определение фоновых гидрологических характеристик, используемых в экологическом мониторинге при оценке воздействия различных видов хозяйственной деятельности. В частности, концентрация природных загрязнителей нередко превышает установленные предельные нормативы. Учитывая сырьевую направленность развития экономики региона (Стратегия..., 2009), между предприятиями горнодобывающей сферы и природоохранными органами при обосновании и ведении добычи природных ресурсов возникают противоречия. Во многом проблема разработки региональных ПДК и оптимизации методик нормирования техногенного воздействия затруднена из-за неравномерности проявления вулканических аномалий (Кузьмич, 2009). В пределах одного бассейна типичные «лососевые» реки соседствуют с водотоками, отличающимися крайне специфическим водным, русловым, температурным или гидрохимическим режимом. Показатели рыбопродуктивности таких бассейнов характеризуются повышенной мозаичностью, часто наблюдается удаленное влияние несистемных катастрофических изменений среды в результате извержений, фреатических взрывов, сходов селей, лавовых потоков и т.п. Например, пеплопад 1956 г. над притоками р. Камчатка вызвал в них гибель всей молоди рыб (Куренков, 1957). В нижнем течении крупнейших рек вулканических территорий аномальные проявления вулканической деятельности, как правило, минимальны, однако здесь может существенно возрасти естественная неустойчивость речных русел. Для таких участков характерна повышенная опасность проявления русловых процессов, когда масштабные преобразования руслового рельефа в течение одного паводка приводят к катастрофическим изменениям среды обитания.

Важной научно-прикладной задачей является разработка региональной экологической классификации водотоков вулканических территорий на основе обобщения сведений о специфических типах природных воздействий. Решение задачи возможно путем пространственно-временного анализа вулканических проявлений в речных экосистемах и определения критических значений условий развития речной фауны. В связи с масштабностью проблемы, в работе рассмотрены только взаимосвязи между аномальными факторами среды и состоянием сообществ лососевых рыб. Цель статьи – классифицировать реки вулканических территорий Камчатки по условиям обитания и нересту лососей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа основана на результатах полевых исследований, проводившихся на реках Камчатки с 2003 по 2012 год (рис. 1), и дополнена литературным обзором влияния лимитирующих факторов среды на рыб. Исследовали водотоки, берущие начало на склонах вулканов Кошелева и Камбальный (1), Асача (2), Мутновский и Горелый (3), Авачинский и Корякский (4), Семячикский (5), Узон и Кихпиньч (6), Ича (7) и Шишель (8). В пределах каждого вулканического центра материал собирали одновременно на 4–5 водных объ-

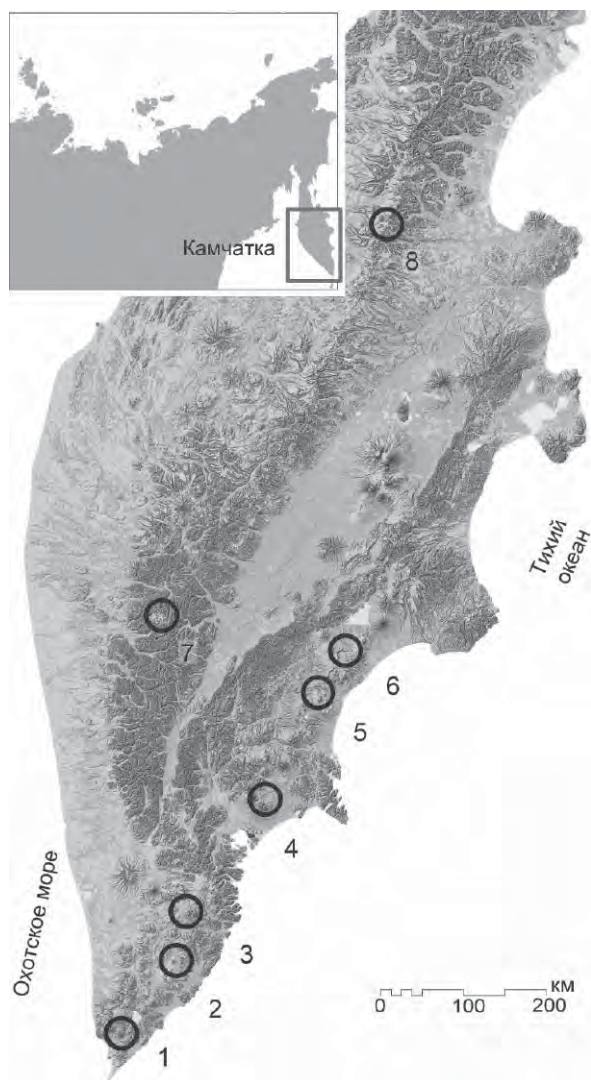


Рис. 1. Положение участков исследования рек вулканических территорий (O) в пределах вулканических центров полуострова Камчатка (расшифровка цифровых обозначений вулканических центров дана в тексте).

ектах, различающихся степенью проявленности вулканических факторов. Данные, характеризующие условия воспроизводства рыб вне вулканических территорий, получены при исследовании рек западной (бассейн р. Большая-Быстрая), северо-восточной (р. Карага), а также центральной (рр. Камчатка, Авача) Камчатки (Есин и др., 2009 и 2012; Чалов и др., 2010б и др.).

Гидрологические наблюдения включали измерения расходов воды, взвешенных и влекомых наносов; уклонов водной поверхности; съемку русел и русловых отложений, температуры воды; отбор проб воды и взвешенного минерального материала для определения химического состава. В большинстве случаев выполнялись суточные измерения указанных характеристик, на многих реках – многократные измерения в разные фазы водного режима и в разные годы. Отбор проб воды осуществлялся интегральным методом на стрежне. Вода фильтровалась через бумажные фильтры с помощью вакуумного насоса Millipore. Определение концентрации тяжелых металлов и прочих поллютантов (всего 36 элементов) проводилось во взвешенной и растворенной форме методом плазменной эмиссии и атомной абсорбции по HСAM-480-х.

Особое внимание на всех водотоках уделялось изучению распределения, разнообразия и обилия рыбного населения. Работы

включали многократные обловы молоди и жилых рыб с целью определения таксономической и возрастной структуры сообществ и оценки численности (биомассы) рыб. На участках с избыточной мутностью и минерализацией (токсичностью) вод проводили исследования развития, морфологии и физиологического состояния рыб. На нерестовых реках оценивали плотность заполнения нерестилищ проходными лососями.

Результаты и обсуждение

Выделено 5 специфических факторов вулканической деятельности, оказывающих влияние на разнообразие, структуру и продуктивность сообществ рыб Камчатки:

- явления пересыхания рек;
- повышенная мутность речных вод;

- специфический состав донных отложений и неустойчивый русловой режим;
- измененный температурный режим;
- сложный химический состав речных вод.

Экстремальные проявления этих факторов (iii) приводят к уничтожению рыбного населения. При меньших воздействиях (ii) происходит трансформация и частичная дегградация сообществ. При фоновых значениях (i) негативное влияние на структуру сообществ не прослеживается. В случае минимальной проявленности всех вулканических факторов отмечается максимальное для данной речной системы разнообразие и обилие рыбного населения.

Пересыхание рек. Изменения водного режима за счет фильтрации на Камчатке связаны с распространением вулканогенно-аллювиальных и вулканогенно-пролювиальных отложений (Мелекесцев, 1970), представленных, как правило, слабо сцементированным песчаниково-галечниковым материалом. Широко распространены сильно пористые вулканогенные породы андезитового состава. Фильтрация руслового потока в толщу речных отложений в отдельных случаях достигает 100 % от объема стока (Есин, Чалов, 2006; Ермакова, 2008). Многомесячное пересыхание отмечается не только на водотоках, стекающих с конусов вулканов, но и на притоках крупнейших рек полуострова – Камчатка, Большая Быстрая, Авача.

В зависимости от условий формирования стока выделяются две разновидности пересыхания: суточная и сезонная, или отмечается комбинированный тип пересыхания (рис. 2). Внутрисуточный режим стока характерен для рек, протекающих в условиях повсеместного распространения пористого материала, где наличие поверхностного стока определяется фильтрацией воды в подземные горизонты. В периоды внутрисуточного увеличения стока вода движется по руслам, активно фильтруясь в рыхлые отложения и постепенно заполняя подрусловые пути. Последнее уменьшает фильтрацию и, таким образом, определяет увеличение поверхностного стока. Освобождение подземных горизонтов вызывает очередное усиление фильтрации, являясь причиной усиления внутрисуточной цикличности стока. На это накладывают сезонный режим питания за счет таяния горных снежников и ледников.

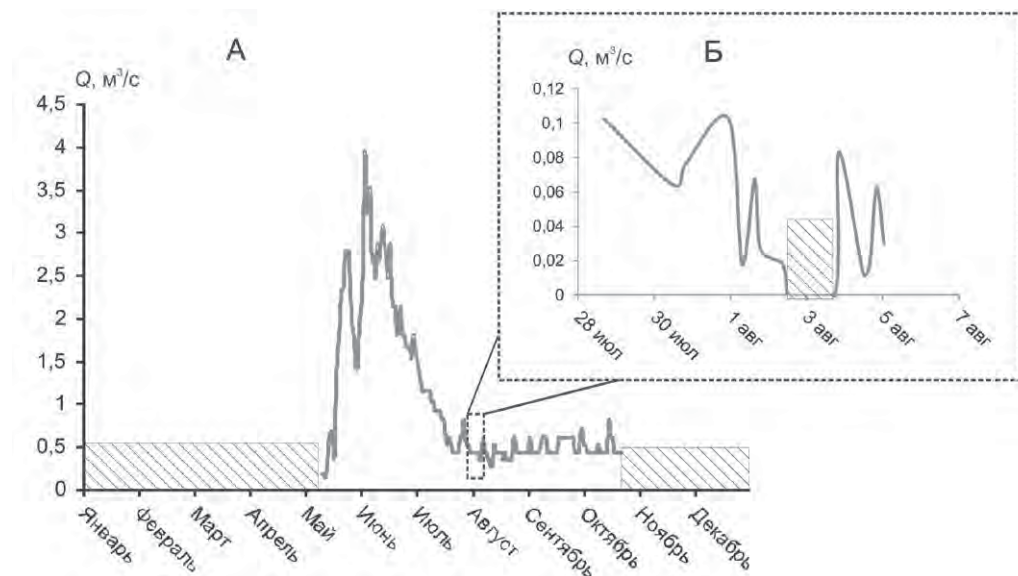


Рис. 2. Внутрисезонный (А) и внутрисуточный (Б) режим расходов воды в нижнем течении р. Гаванка (Корякско-Авачинская группа вулканов), – периоды без стока.

Изменения в сезонном режиме стока также характеризуются крайней неравномерностью. В течение межени верхние звенья речной сети на склонах вулканов часто оказываются отчлененными от основной речной системы. Основная часть водотоков достигает приемных водоемов только в период половодья, т.е. в течение 3-х месяцев (согласно данным многолетних наблюдений на рр. Авача и Толбачик). Некоторые русла находятся в полностью обсохшем состоянии до 10 месяцев в году.

На степень деградации ихтиофауны влияют продолжительность, частота и скорость наступления обсыхания русел (Rolls et al., 2012). Даже при кратковременном исчезновении поверхностного потока (ii) отмечаются пониженные показатели численности и разнообразия всех компонентов фауны (Lake, 2003; Bunn, Arthington, 2002). Реофильная молодь лососевых рыб предпочитает мигрировать из мест падения уровня вверх по течению (Davey, Kelly, 2007). Наши наблюдения на р. Китхажинец (западная Камчатка) показали, что голец - мальма *Salvelinus malma* ежедневно совершает кормовые миграции, двигаясь сразу за границей распространения воды, а вечером поднимается в непересыхающие верховья (Чалов, Есин, 2006). В случае быстрого осушения предгорных рек отмечается гибель молоди лососей на галечных отмелях (Bradford, 1997), оставшиеся рыбы скапливаются в заполненных водой ямах (Davey et al., 2006). В местах локального скопления нередко случаются заморы, происходит массовая гибель рыб (Magoulick, Kobza, 2003).

Водотоки с сезонным пересыханием отличаются низкой численностью и разнообразием, либо полным исчезновением рыбного населения (Lake, 2003; Bunn, Arthington, 2002). Темпы реколонизации камчатских рек, где сток отсутствует большую часть года, крайне малы, чаще они остаются безрыбными, что соответствует экстремальному проявлению (iii) этого фактора.

В соответствии с разными временными масштабами (сезонные и суточные) пересыхания могут быть выделены следующие группы: реки с постоянным стоком (i), реки с внутрисуточным и кратковременным сезонным пересыханием (ii), реки с сухим руслом большую часть года (iii).

Мутность речных вод. Вулканические районы Камчатки в целом относятся к регионам с повышенной мутностью воды (Ресурсы..., 1973). Экстремально высокая мутность (iii) отмечается в реках, протекающих по лахаровым долинам. Здесь происходит насыщение потока пирокластическим материалом и мутность в весовом эквиваленте может достигать 10^4 мг/л и более. В таких условиях существование водной фауны невозможно. Насыщение потока материалом происходит за счет максимального модуля смыва, характерного для лишенных растительности склонов вулканов и днищ лахаровых долин с большим уклоном (порядка 25–60 ‰). За счет легкости материала в составе взвеси переносятся песчаные и даже галечные частицы (рис. 3). По наблюдениям на р. Сухая Елизовская (Авачинско-Корякская группа вулканов), при расходе воды $0,1 \text{ м}^3/\text{с}$ размеры перемещаемых частиц в потоке достигают 5 см (средняя галька).

Большинство рек вулканических территорий (ii) при прохождении половодья и паводков характеризуется значениями мутности, превышающими 20 мг/л. В правобережных притоках среднего течения р. Камчатка и левобережных притоках р. Авача средняя годовая мутность достигает 100 мг/л. В составе взвеси преобладают фракции мелкого и среднего песка и пыли (рис. 3), которые частично осаждаются при выходе на равнины (Власов, Чемяков, 1950; Ермакова, 2009).

Изменение структуры и обилия ихтиофауны за счет воздействия постоянной повышенной мутности характерно для большинства рек в пределах вулканических территорий, где увеличению содержания взвешенных наносов способствует легкий механический состав грунтов и высокое содержание пепла в грунте. Взвешенные минеральные частицы повреждают покровы рыб, вызывая нарушения дыхания и солевого обмена, снижая резистентность к токсикантам и инфекциям (Русанов и др., 1990; Lloyd, 1987; Marks, Rutt, 1997). Снижение прозрачности затрудняет ориентировку и кормление молоди (Gregory,



Рис. 3. Гранулометрический состав взвеси гиперконцентрированных потоков (А), а также рек повышенной (Б) и малой (В) мутностью в бассейне р. Авача (Авачинско-Корякская группа вулканов).

Northcote, 1993). Оседая на дно, взвеси уничтожают перифитон, уменьшают доступность листового опада и детрита для беспозвоночных, лишают бентос местообитаний и снижают, тем самым, кормовую базу рыб (Allan, 1987). Многолетнее замутнение и заилиение изначально чистых водотоков приводит к тотальной деградации сообществ (Ebel, 1985; Carol et al., 2002). У молоди тихоокеанских лососей концентрация взвеси 30–40 мг/л вызывает повреждения жаберного эпителия, сопровождающиеся угнетением дыхания и снижением подвижности (Русанов и др., 1990). Концентрация 240 мг/л оказывает острый стресс, внешне проявляющийся в частых спазматических движениях жаберной крышки (Servizi, Martens, 1992). При 500 мг/л сразу же начинаются патологические изменения в составе крови и нарушения осморегуляции (Servizi, Martens, 1987; Redding et al., 1987).

В экспериментах пороговые значения концентраций минеральных взвесей, вызывающие у лососевых рыб нарушения жизнедеятельности и смерть, различаются в зависимости от вида, стадии жизненного цикла, температуры и дополнительных стрессирующих факторов (Lloyd, 1987; Servizi, Martens, 1992; Carol et al., 2002; Bash et al., 2011). Особо уязвимой оказывается икра на поздних стадиях развития, молодь в период выхода из грунта и смолтификации. В 6-дневных тестах стабильный сублетальный эффект для личинок радужной форели *Parasalmo mykiss* регистрируется при концентрации 2 мг/л, 20% гибель – при 90 мг/л. Для мальков и взрослых рыб острая сублетальная концентрация находится в диапазоне 33–90 мг/л, летальная концентрация – 245–1810 мг/л (Carol et al., 2002). В Сибирских реках повышение фона мутности до 40–60 мг/л снижает численность хариуса и сига в 4–20 раз (Зюсько, Русанов, 1989). Для рек Великобритании пороговые концентрации взвесей, приводящие к падению численности лососей, определены в диапазоне 100–300 мг/л (Herbert, Richards, 1963). В целом, опасным для лососей становится продолжительное пребывание в воде с мутностью более 25–30 мг/л.

Ряд рек даже в пределах территорий современного вулканизма характеризуется малой мутностью (i). Такие водотоки приурочены к горным районам, сложенным твердыми кристаллическими породами, болотно-тундровым равнинам, зонам многолетней мерзлоты. Они распространены на западном склоне Срединного хребта и Западно-камчатской низменности (Большая, Удова, Большая Воровская, Тигиль, Воямполка и др.), на материковой части Камчатского края (р. Тылговаям), в южной части полуострова (Паратунка, Ходутка, Озерная, Паужетка), в верховьях бассейна р. Камчатка (Кунч, Уксичан, Быстрая-

Эссовская, сама р. Камчатка в верхнем течении). В составе взвеси рек с малой мутностью возрастает доля самых мелких глинистых и илистых фракций (рис. 3).

Учитывая разные условия формирования сообществ, указанные типы рек могут рассматриваться как экологические группы: реки с чистой водой, где большую часть года мутность ниже 30 мг/л (i); реки с повышенной мутностью (постоянная мутность более 20 мг/л при эпизодических увеличениях мутности до 100 мг/л) (ii); гиперконцентрированные потоки (постоянная мутности более 100 мг/л при вовлечении в толщу потока песчаных и гравийных фракций вулканогенного происхождения) (iii).

Русла рек и русловые процессы. В воспроизводстве лососей, которые закапывают икру в грунт, важную роль играют состав речных грунтов, морфология русел, режим русловых деформаций (Алексеевский, Чалов, 2009; Stanford et al., 2005; Chalov, Esin, 2007). На Камчатке в пределах вулканических территорий, сложенных пирокластическим материалом, возникают особые условия формирования русел (Ермакова, 2009). Абсолютно неустойчивые русла, сложенные мелкофракционным аллювием, образуются в лахаровых долинах (Чалов и др., 2010а). Водный поток может формировать здесь абсолютно новое русло в течение нескольких минут. Неустойчивость русел увеличивает прохождение гиперконцентрированных потоков и их фильтрация в рыхлые отложения. Характерная для таких участков осередковая многоруканность отличается максимальной временной изменчивостью структуры речной сети (Алексеевский, Чалов, 2009; Clague et al., 2003). Эти русла оказываются непригодными для нереста и нагула лососей (iii).

Особое значение в нересте и эмбриональном развитии лососей играет фракционный состав дна (Русанов и др., 1990; Леман, 2003). При содержании в грунте более 25–30 % частиц мельче 1 мм интенсивность фильтрации воды падает ниже критических для развития эмбрионов значений (Coble, 1966; Леванидов, 1981). Средняя выживаемость икры тихоокеанских лососей в таких условиях не превышает 20 % (Леман, 2003; Соопер, 1965). При образовании поверх нерестовых гнезд наилка толщиной 1 мм смертность икры радужной форели увеличивается на 70 % (Русанов и др., 1990). Кислородное голодание эмбрионов в заиленном субстрате вызывает снижение средних размеров выходящей из грунта молоди, что влечет за собой повышение смертности во время ската (Holtby et al., 1989). В итоге, заиление нерестовых субстратов при постоянной мутности в диапазоне 40–100 мг/л вызывает падение рыбопродуктивности в 2–3 раза (Hartman, Scrivener, 1990).

Вынос русловыми потоками материала за пределы областей, сложенных пирокластическими породами, приводит к быстрому истиранию и дроблению пористых обломков. Преобладание туфов в составе русловых отложений приводит к снижению плотности донного грунта и его стабильности. Так, в р. Бармотина, стекающей с Семячикского вулкана, плотность грунта в 1,5 раза ниже, а расход влекомых по дну наносов выше, чем в соседних водотоках (Чалов, Есин, 2014). Включение пирокластического материала в состав отложений, образованных эффузивными породами, снижает среднюю крупность аллювия. Так, руслообразующие наносы р. 1-ая Мутная у подножья Авачинского вулкана имеют среднюю крупность 2,2 см, тогда как в соседних невулканических реках того же размера показатель составляет 3,5 см. Замещение стабильного галечно-гравийного субстрата на подвижный песчано-гравийный (ii) приводит к снижению плотности нереста горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, по сравнению с соседними водотоками, в несколько раз (Есин, 2012).

Таким образом, все многообразие русел рек в пределах вулканических территорий может быть сведено к 3-м основным группам: русла рек, не подверженные воздействию факторов вулканической деятельности (i); измененные русла, сложенные нестабильным пирокластическим материалом (ii); абсолютно неустойчивые русла лахаровых долин (iii).

Температурный режим. Температура — важнейший фактор развития фауны рек лососевого типа (Petchey et al., 1999; Duggan, Boothroyd, 2007). В общем случае содержание тепла в потоке определяется изменениями составляющих теплового баланса на вышележащем участке. Роль случайных изменений составляющих в формировании продольного

градиента температуры водной массы ($\Delta\vartheta$), в том числе за счет точечного поступления термальных вод, возрастает с уменьшением размеров водотока (Mosley, 2010).

На Камчатке выходы термальных вод имеют широкое распространение, причем наиболее высокотемпературные гидротермы тяготеют к грабенам, кольцевым вулканотектоническим депрессиям и крупным кальдерам (Паужетка, Узон, Долина Гейзеров, влк. Академии Наук) (Карпов и др., 2008). Учитывая, что доля подземного стока в общем питании рек полуострова достаточно велика (в среднем 57 %), роль термальных вод в стоке отдельных рек приобретает исключительное значение. Так, в притоках рр. Озерная (Кошелевско-Камбальная группа вулканов) и Николка (Ключевская группа вулканов) удельный вес термальных вод в годовом стоке достигает 94 %.

Тихоокеанские лососи *Oncorhynchus* не поднимаются на нерест в притоки с температурой воды выше 20 °С (Armour, 1991; Смирнов, 1975), гольцы *Salvelinus* – выше 14–15 °С (Сидоров, Пичугин, 2005). Молодь лососей характеризуется наиболее высокими темпами роста при температурах от 16 (кижуч *O. kisutch*) до 19–20 (нерка *O. nerka*, чавыча *O. tshawytscha*) °С (Brett et al., 1958; 1982). Дальнейшее повышение температуры сопровождается снижением способности к конкуренции за пищу и местообитания из-за физиологического стресса, повышением потребности в кислороде на фоне снижения его концентрации в воде и повышения токсичности большинства поллютантов, ростом заболеваемости (Armour, 1991; Beschta et al., 1987). При длительном выдерживании в воде с температурой выше 22 °С у молоди начинаются изменения состава крови (Wedemeyer, 1973), функциональные нарушения работы ферментных комплексов (Lund et al., 2002). Летальная температура для молоди тихоокеанских лососей составляет порядка 25 °С (Brett et al., 1958; 1982). Зимой выходы термальных вод в небольших ключах становятся важнейшими убежищами для молоди (Функционирование..., 2011; Cunjak, Power, 1986). В арктических водотоках Исландии на жилых популяциях кумжи *Salmo trutta* показано увеличение средней массы особей с ростом температуры даже в зоне выше оптимума скорости роста (Woodward et al., 2009).

В целом, большое число и температурное разнообразие источников подземного питания на фоне нестабильных погодных условий и частых осадков определяют формирование сложной картины температурного режима камчатских рек (рис. 4). Фоновая температура нетермальных грунтовых вод составляет на полуострове около 2–4 °С. Водотоки, в питании которых исключительную роль играют холодные грунтовые воды, могут быть отнесены в группе холодных ключей, $\vartheta = 3\text{--}5$ °С. Более крупные реки, в которых роль поступления термальных вод не высока, характеризуются выраженным суточным ходом температуры, $\vartheta = 5$ °С + ϑ (А). При достоверной роли термальных вод в формировании температурного режима (ii) суточный ход температуры в реках может прослеживаться ($\vartheta = 5$ °С + ϑ (А) + ϑ (В)), или не быть заметным ($\vartheta = 5$ °С + ϑ (В)), когда термальные воды играют в питании небольшого водотока исключительную роль. В последнем случае среднесуточная температура в межень как правило не опускается ниже 20 °С (iii), а фауна отличается низким разнообразием и значительной специализацией (Есин и др., 2011б).

Учет условий формирования сообществ при разном температурном режиме позволяет разделить водотоки на следующие группы: нетермальные реки, в т.ч. холодные ключи с грунтовым питанием (i); теплые реки с термальным питанием, в которых температура воды повышена на 5–10 °С в результате выходов термальных вод, и наблюдается выраженный суточный ход температуры (ii); термальные водотоки со среднесуточной температурой выше 20 °С, в которых суточный ход не выражен (iii).

Химический состав вод. Вулканическая деятельность обеспечивает масштабный перенос растворенных веществ из недр на поверхность. Химический сток рек Камчатки превышает аналогичный показатель горно-таежных рек Сибири в 2–5 раз, в частности интенсивность выноса железа здесь выше в 10 раз, кремнезема в 2–3 раза (Соколов, 1979). Общая минерализация и обогащение ионно-солевого состава поверхностных вод проис-

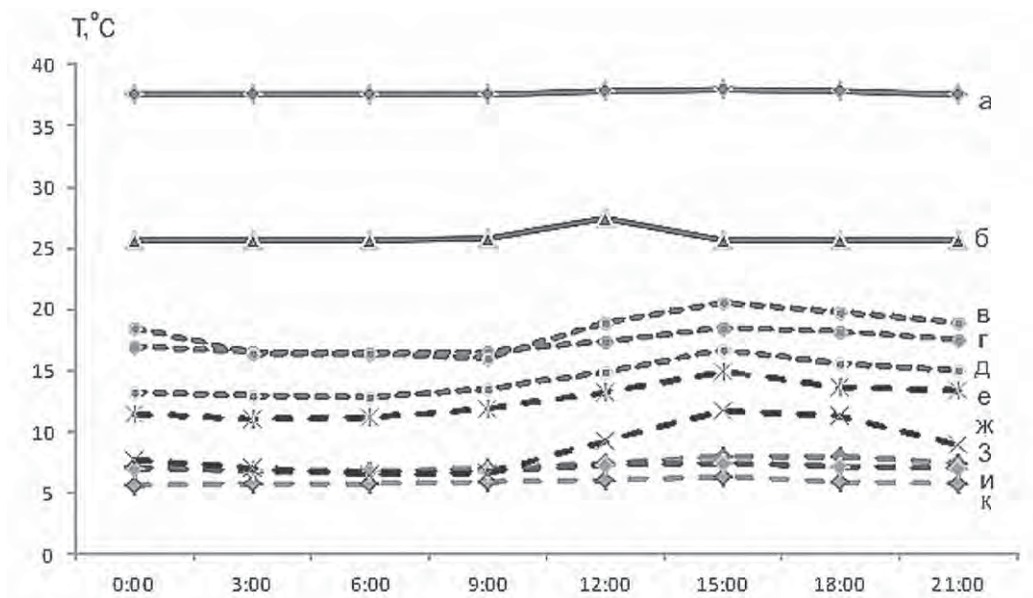


Рис. 4. Суточный ход температуры воды камчатских рек вулканических территорий в середине августа при стабильной малооблачной погоде.

Термальные водотоки: а – руч. Горячий Ключ (верхнее течение); б – руч. Горячий Ключ (нижнее течение); водотоки с термальным питанием: в – р. Гейзерная; г – руч. Теплый; д – р. Ключевка (нижнее течение); нетермальные водотоки и ключи: е – р. Ключевка (верхнее течение); ж – руч. Короткий; з – р. Бармотина; и – руч. Начиловский; к – руч. Веселый.

ходят в процессе размыва рыхлых пирокластических отложений, выщелачивания эффузивных пород, растворения тонкодисперсных пеплов, поступления термальных растворов и т.д. В реках вулканических и сопредельных территорий происходит увеличение жесткости и токсичности воды. На Камчатке повсеместно повышена концентрация нескольких неспецифических токсикантов, среди которых медь, цинк, молибден, ванадий (тяжелые металлы), а также алюминий, сера и селен.

Действие тяжелых металлов на организм рыб связано с блокировкой работы функциональных белков. Накапливаясь в организме, тяжелые металлы вызывают оксидативный стресс, снижают иммунитет, активность ферментов, эффективность ассимиляции пищи, замедляют обмен веществ (Golovanova, 2008; Redding, 2002). На ранних этапах отравления от меди и цинка сильнее всего страдают жабры – происходит истончение и разрушение респираторного эпителия (Eisler, 1993). В острых тестах на молоди чавычи минимальный сублетальный эффект наблюдался уже при 0,011 мг/л меди и 0,093 мг/л цинка (Finlayson, Verrue, 1980). Совместное действие этих металлов оказывает аддитивный эффект: 50 % смертность в тех же тестах изменяется от 0,034 до 0,026 мг/л меди при добавлении 0,011 мг/л цинка (Finlayson, Verrue, 1982). В жесткой воде токсичность меди и цинка снижается, например, подбирая концентрации кальция и магния, острую летальную токсичность металлов для радужной форели удалось снизить на порядок (Eisler, 1993).

Молибден и ванадий менее ядовиты, чем медь и цинк. Тяжелые отравление и разрушение почек происходят у ранней молоди форели лишь при 0,73–0,79 мг/л молибдат-иона (Aquatic..., 2008). Избыток ванадия тормозит синтез АТФ и фосфолипидов, нарушает лейкоцитоз (Rehder, 1991). В острых тестах 50 % смертность молоди форели фиксировалась при 13 мг/л ванадил-иона и 10 мг/л пятиокси ванадия (Разработка..., 1982).

Поступление в вулканические водотоки самородной серы и сероводорода вызывает замещение гидрокарбонатных вод на сульфатные, закисление среды. Хронический

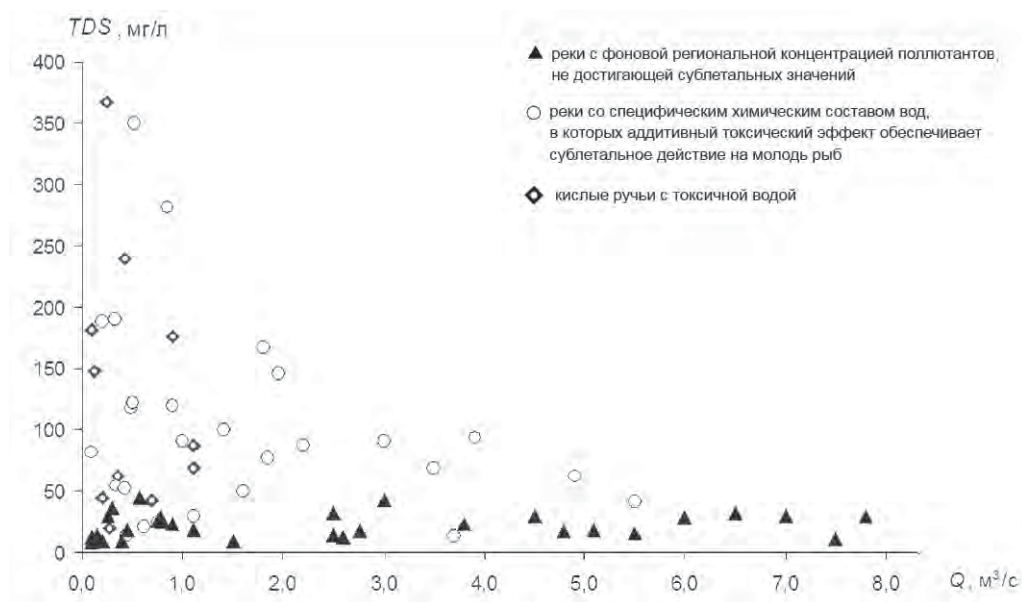


Рис. 5. Соотношение общей минерализации (TDS) и межennaleго расхода воды (Q) в камчатских реках вулканических территорий.

сублетальный эффект у лососей регистрируется при pH = 6.0 (Almer et al., 1974), хотя даже при pH 6.4 у самок тихоокеанских лососей и гольцов может наблюдаться катастрофическое угнетение полового поведения (Kitamura, Ikuta, 2001). При pH менее 5.5 резко падает жизнеспособность половых клеток, зародышей и молоди лососей. У личинок чавычи 50 % смертность в острых тестах наблюдается при pH 5.0, у радужной форели – при 4.5 (Bishai, 1960; Carrick, 1979). В хронических тестах pH 5.1 вызывает у ранней молоди форели смерть более 20 % особей, падение плавательной активности и скорости роста выживших рыб почти в 3 раза (Зеленников, 1994). Устойчивость к закислению также зависит от жизненной стадии рыб (Watanabe et al., 2004) и сопутствующих абиотических условий. Так, присутствие в воде алюминия вызывает смещение летальных значений pH для лососевых рыб с 5.0 до 5.5–6.0 (Buckler et al., 1995).

Многокомпонентный состав камчатских вод и антагонистическое действие некоторых токсикантов, например, тяжелых металлов и селена (Ates et al., 2008), а также высокая роль сопутствующих факторов не позволяют установить для природных вод единый количественный критерий хронической токсичности. Оценка влияния растворенных веществ на жизнедеятельность гидробионтов осуществляется отдельно для каждой территории на основе установления фоновых концентраций и степени токсичности воды при данном специфическом сочетании поллютантов. Однозначно к экстремальным проявлениям вулканической деятельности (iii) относятся распространенные на полуострове реки с суммарной концентрацией меди и цинка в районе 0.08–0.09 мг/л (или) с pH < 6.0, где рыба и подавляющее число таксонов беспозвоночных отсутствуют. В определенной степени о токсичности речных вод для рыб можно судить по общей минерализации воды (TDS), которая в химически чистых камчатских реках по нашим данным не превышает 42 мг/л (рис. 5).

Использование качественных критериев токсичности вод позволяет выделить следующие экологические группы: реки с фоновой региональной концентрацией поллютантов, не достигающей сублетальных значений (i); реки со специфическим химическим составом вод (со сложным ионно-солевым составом и повышенной концентрацией тяжелых металлов в воде, аддитивный токсический эффект которых вызывает сублетальный эффект у молоди рыб) (ii); кислые ручьи с токсичной водой (iii).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обобщение сведений о степени проявленности специфических гидрологических характеристик, обусловленных вулканической деятельностью, позволяет говорить о формировании в пределах вулканических территорий Камчатки 3-х типов речных экосистем (табл. 1). Изменение экологического типа реки по сравнению с фоновым (нормальным) состоянием происходит, если хотя бы один из факторов вулканического воздействия проявляется аномально (ii или iii).

В условиях экстремальных значений (iii) любого из факторов наблюдается исчезновение или выраженная деградация ихтиофауны. В моменты наименьшей проявленности воздействия на кратковременный нагул из более крупных водотоков в вулканические реки (тип III) заходят жилые формы самых толерантных видов камчатских рыб – мальмы и колюшек сем. *Gasterosteidae*. В реках со сложным водным режимом и кратковременными обсыханиями русел, устойчивой избыточной мутностью и минерализацией воды, мелкофракционным составом донных отложений, неустойчивыми формами донного рельефа, повышенной температурой воды и превышением фоновых концентраций токсикантов (ii) повсеместно отмечается угнетенное состояние сообществ. Даже при минимальной трансформации среды из состава рыбного населения исчезают второстепенные и редкие виды (чавыча, сима *O. masou*, нерка, кунджа *S. leucotaenis*), снижается численность анадромных лососей на нерестилищах. В нижнем течении загрязненных рек с вулканическими

Таблица 1

Экологическая классификация рек вулканических территорий Камчатки

Тип	I	II	III
Реки	Обычные реки (без вулканических проявлений)	Реки с вулканическими проявлениями	Вулканические реки
Рыбное население	типичное (4–8 видов молоди и жилых форм, нерест 3–5 видов анадромных лососей)	трансформированное (1–5 видов молоди и жилых форм, нерест 1–4 видов анадромных лососей)	отсутствует или предельно деградировавшее (1 жилой вид)
Водный сток	постоянный	с кратковременным или внутрисуточным пересыханием	с сухим руслом большую часть года
Мутность воды	низкая, в среднем < 30 мг/л	постоянно повышенная, в межень > 10мг/л, в среднем > 30 мг/л	очень высокая, постоянно > 100 мг/л
Русла рек	доля пирокластического материала минимальна, в межень образуется аллювиальная отмостка	сложены пирокластическим материалом, подвижное дно	абсолютно неустойчивые в лахаровых долинах
Температурный режим	нетермальные водотоки	теплые водотоки (увеличение температуры на 5–10 °С в результате выходов термальных вод)	термальные водотоки с постоянной температурой более 20°С
Токсичность и pH	фоновая региональная концентрация токсичных веществ, нейтральный pH	превышение фоновых концентраций нескольких поллютантов	хронические летальные концентрации поллютантов и (или) pH < 6.0

проявлениями (тип II) обычно нерестится горбуша, кижуч и проходная мальма, в верхнем течении нагуливается и зимует только мальма. Часто при специфическом сочетании условий образуются обособленные жилые группировки рыб (Есин, Сорокин, 2011; Есин и др. 2011б; Есин и др., 2014). При этом ни один из факторов среды не достигает экстремальных значений. Отсутствие значимых проявлений вулканизма (i) в гидрологических характеристиках определяет образование типичного рыбного сообщества (тип I).

Несмотря на разнообразие сочетаний вулканогенных факторов, большинство из них имеет единую (сопряженную) природу, что позволяет выделить ограниченное число качественных вариантов модификации условий (табл. 2). Вулканические реки (тип III) в зависимости от лимитирующего показателя (водный сток и мутность, температурный режим, токсичность и pH) могут быть отнесены к группе сухих, термальных или кислых (токсичных). Аналогично реки с вулканическими проявлениями (тип II) разделяются на пересыхающие, мутные или замутненные, с измененным подвижным руслом и теплые. Все реки с фоновыми характеристиками среды (тип I) служат местом нереста и нагула лососевых рыб.

Определенную сложность вызывает стабильность отнесения рек к тому или иному экологическому типу в районах новейшего вулканизма. Например, при активизации вулканических процессов группа замутненных рек в течение нескольких сезонов переходит в группу мутных рек с более выраженными неблагоприятными факторами. Стремительная смена экологического типа может быть вызвана несистемными катастрофическими изменениями выделенных факторов среды в результате извержений, фреатических взрывов, сходов селей, лавовых потоков. Поражающий эффект от самих извержений обычно ограничен первыми километрами от эпицентра (Певзнер и др., 1994). Масштабная деградация фауны происходит в результате замутнения и токсификации среды после осаждения пеплов и размыва свежей тефры на водосборах. Взвешенная фракция пепла повреждает покровы рыб, а растворенная – вызывает резкое увеличение гематокрита крови, критические нарушения биохимических процессов, в частности осморегуляции (Blong, 1984; Redding et al., 1987). Пеплопад 1956 г. над притоками р. Камчатка вызвал гибель всей молоди рыб (Куренков, 1957). Массовая гибель смолтов лососей также зарегистрирована после пеплопада над притоками р. Колумбия в 1980 г. (Newcomb, Fagg, 1983). Хоминг чавычи в замутненные пеплом притоки был в 3 раза ниже по сравнению с не пострадавшими водотоками (Quinn et al., 1991). Аналогичное воздействие оказывают сходы селей. Размыв тела селя, сошедшего в верхнем течении р. Фальшивая на Камчатке в 1996 г., привел к многолетнему замутнению и повышению концентрации тяжелых металлов в воде ниже по течению. В результате, экосистемы реки деградировали (Есин и др., 2011а). С другой стороны, после выноса большей части токсикантов или при пеплопадах слабой мощности умеренное повышение концентрации основных ионов и соединений биогенных элементов может повышать продуктивность речных экосистем (Bisson et al., 1988).

Таким образом, формирование специфических сообществ рыб в реках вулканических территорий определяется совокупным воздействием аномальных характеристик водности, стока наносов, температурного режима, русловых процессов и химического состава вод. К этим воздействиям относятся соответственно явления пересыхания, повышенные значения мутности и температуры воды, неустойчивость русел и форм донного рельефа, а также повышенное содержание токсикантов и сложный ионный состав воды. За фоновые природные условия формирования сообществ может быть принят вариант, при котором все перечисленные характеристики не испытывают изменений в связи с действием вулканических факторов среды. В условиях экстремальных значений хотя бы одного из факторов наблюдается исчезновение или выраженная деградация фауны. В прочих случаях при различном сочетании неблагоприятных факторов происходит в большей или меньшей степени выраженная трансформация сообществ в сторону снижения разнообразия и обилия. Трех вариантам формирования ихтиофауны соответствуют выделенные экологические типы рек вулканических территорий Камчатки. Обобщение литературных данных

Таблица 2

Наиболее распространенные на Камчатке варианты сочетания факторов среды в реках вулканических территорий

Тип реки	Группы рек*, примеры	Водный сток	Мутность воды	Русле рек	Температурный режим	Токсичность и рН
I	Лососевые: р. Камбалыная (самостоятельный басс., 2), р. Жировая (самостоятельный басс., 3), р. Крупенинская (басс. р. Налычева, 4), руч. Короткий ключ (басс. р. Тихая, 6) и Т.Д.	i	i	i	i	i
	Пересыхающие: р. Гаванка (басс. р. Авача, 4), руч. Извилистый (басс. р. Тихая, 6), руч. Ипукик, Тумхан и Китхажинец (басс. р. Быстрая), рр. Кунча, Кашкан, Урилка, Денохонокая (басс. р. Камчатка);	ii	i, реже ii	i или ii	i	i, реже ii
	Мутные: р. Мутная и Фальшивая (самостоятельные басс., 3), р. Мутная-Авачинская (басс. р. Налычево, 4), р. Мутная (самостоятельный басс., 6), руч. Бараний (басс. р. Балхач, 7);	i	ii, редко iii	ii	i	ii
II	Замутненные: руч. Подгорный (басс. р. Асача, 1), руч. Козельский (самостоятельный басс., 4), р. Комарова (самостоятельный басс., 6), руч. Шумный (басс. р. Перевальная, 7); С измененным руслом: руч. Семейный (басс. р. Асача, 1), р. Бармотина (басс. р. С.Семячик, 5) и руч. Ольховый (басс. р. Тихая, 5);	i	ii	i	i	i
	Теплые: р. 3-я Речка (самостоятельный басс., 2), руч. Теплый и Лебязжий (Семячкский лиман, 5), р. Гейзерная (басс. Шумная, 5), р. Ключевка (басс. р. Быстрая);	i	i	i, реже ii	ii	ii
	Сухие: руч. Сухие Речки (басс. р. Авача, 4), р. Таунищ (басс. р. Жупанова, 6), водотоки, дренирующие Ключевскую группу вулканов (басс. р. Камчатка);	ii и iii	iii	iii	i	ii, реже iii
III	Термальные: руч. Быстрый (басс. р. Паужетка, 2), руч. Котел (басс. р. Фальшивая, 3), руч. Горячий Ключ (самостоятельный басс., 5);	i	i	i	iii	ii
	Кислые (токсичные): р. Пр. Фальшивая (басс. р. Фальшивая, 3), руч. Кислый (басс. р. Мутная, 6), руч. Конгломератовый (басс. р. Озерная-Восточная, 8)	i	ii, реже i	i	i, реже ii	iii

Примечание. * – согласно распространенным на полуострове названиям; примеры водотоков и их принадлежность вулканическим территориям (нумерация территорий как на рис. 1):

позволяет использовать предложенную классификацию для рек, протекающих в пределах других территорий современного вулканизма.

Предложенные разработки востребованы для определения природного фонового (техногенно неизмененного) статуса водотока при оценке воздействия различных видов хозяйственной деятельности. При отнесении водотока к группе I оценка техногенного воздействия должна осуществляться согласно действующей в Российской Федерации нормативно-правовой базе по охране окружающей среде. При этом, учитывая восприимчивость лососевых рыб к техногенным воздействиям, возможна разработка более жестких региональных законодательных актов, регламентирующих предельно допустимое воздействие. Для рек групп II и III общие принципы оценки техногенного воздействия неприменимы в связи с повышенным фоном. Для этих рек должен быть разработан региональный подход к определению предельно допустимых концентраций (РПДК) (Гагарина, 2010; Чеботарев и др., 2012), основанный на данных ведения регионального мониторинга водных объектов, учете местных природных условий формирования качества речных вод и структуры сообществ водных организмов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ, проекты 12-05-33090 мол_а_вед, 14-04-01433 А. Авторы благодарят сотрудников Лаборатории воспроизводства лососевых рыб ФГУП «ВНИРО» и коллектив Кафедры гидрологии суши географического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова, участвовавших в сборе и обработке полевых данных.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеевский Н.И., Чалов С.Р.** 2009. Гидрологические функции разветвленного русла. М.: МГУ, 240 с.
- Васильев А.В., Быков В.Д.** 1977. Гидрометрия. Л.: Гидрометеиздат, 477 с.
- Власов Г.М., Чемяков Ю.Ф.** 1950. Основные этапы формирования рельефа полуострова Камчатки в четвертичный период и его геоморфологическое районирование // Изв. ВГО. Т. 82. Вып. 3. С. 262–272.
- Галасун П.Т., Булатович М.А.** 1976. Влияние взвешенных частиц на инкубацию икры и выращивание свободных эмбрионов радужной форели // Рыбное хозяйство. № 23. С. 20–24.
- Ермакова А.С.** 2008. Водный режим как фактор русловых процессов на реках Камчатки // Общие, экологические и инженерные аспекты изучения гидрологических, русловых и эрозионных процессов. М.: МГУ. С. 74–80.
- Ермакова А.С.** 2009. Русловые процессы рек Камчатки. Автореф. дис....канд. геогр. наук. М.: МГУ, 26 с.
- Есин Е.В.** 2012. Специфика размножения горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в вулканических реках центральной части Кроноцкого залива // Сб. трудов Кроноцкого заповедника. Вып. II. 10 С. 208–217.
- Есин Е.В., Чалов С.Р.** 2006. Сообщества лососевых рыб пересыхающих водотоков (на примере р. Китхажинец, западная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Вып. VII. С. 169–171.
- Есин Е.В., Сорокин Ю.В.** 2011. Жилая кунджа *Salvelinus leucomaenis* из термального ручья, впадающего в Семлячичский лиман (Кроноцкий заповедник, Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 2. С. 207–214.
- Есин Е.В., Чебанова В.В., Леман В.Н.** 2009. Экосистема малой лососевой реки Западной Камчатки (среда обитания, донное население и ихтиофауна). М.: Т-во науч. изд. КМК, 176 с.

- Есин Е.В., Сорокин Ю.В., Леман В.Н.** 2011а. Особенности ихтиофауны и экстремальные условия обитания в дельте реки вулканического района (р. Фальшивая, юго-восточная Камчатка) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 51. № 1. С. 34–41.
- Есин Е.В., Сорокин Ю.В., Чебанова В.В.** 2011б. Экосистема термального ручья, впадающего в морской залив (Кроноцкий биосферный заповедник, Камчатка) // *Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова*. Вып. 5. Владивосток: Дальнаука. С. 150–158.
- Есин Е.В., Леман В.Н., Сорокин Ю.В., Чалов С.Р.** 2012. Массовый нерест горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* на северо-востоке Камчатки в 2009 году и последующая выживаемость её зародышей // *Вопр. ихтиологии*. Т. 52. № 4. С. 446–455.
- Есин Е.В., Сорокин Ю.В., Метальникова К.В.** 2014. Биология жилой мальмы *Salvelinus malma* (Salmonidae) из реки с повышенной природной концентрацией токсикантов и взвеси (восточный вулканический пояс Камчатки) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 54. № 1. С. 68–77.
- Зеленников О.В.** 1994. Влияние закисления воды на физиологическое состояние молоди радужной форели *Salmo gairdneri*. 1. Воздействие на рост рыб // *Вопр. ихтиол.* Т. 34. № 4. С. 575–576.
- Зюсько А.Я., Русанов В.В.** 1989. Состояние популяций хариуса в районах проведения горных работ // *Экологическая обусловленность фенотипа рыб и структура их популяции* (под ред. Добринской Л.А.) М.: АН СССР. С. 125–128.
- Карпов Г.А., Алехин Ю.В., Лапицкий С.А.** 2008. Новые данные по микроэлементному составу гидротерм и фумарол Камчатки // *Материалы конференции, посвященной Дню вулканолога*. П.-К.: ИВиС ДВО РАН, С. 120–131.
- Короновский Н.В., Якушова А.Ф.** 1991. Основы геологии. М.: Высш. шк., 432 с.
- Кузьмич В.Н.** 2009. О проблемах разработки нормативов допустимого воздействия на водные объекты // *Водное хозяйство России: проблемы, технологии, управление*. № 3. С. 95–105.
- Куренков И. И.** 1957. Воздействие вулканизма на речную фауну // *Природа*. № 12. С. 49–54.
- Леванидов В.Я.** 1981. Экосистемы лососевых рек Дальнего Востока // *Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока*. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 3–21.
- Леман В.Н.** 2003. Экологическая и видовая специфика нерестилищ тихоокеанских лососей р. *Oncorhynchus* на Камчатке // *Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова*. Вып. 2. Владивосток: Дальнаука. С. 12–34.
- Мелекесцев И.В.** 1970. Рельеф и отложения молодых вулканических районов Камчатки. М.: Наука, 102 с.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузицин К.В. и др.** 2009. Состояние и мониторинг биоразнообразия лососевых рыб и среды их обитания на Камчатке (на примере территории заказника «Река Коль»). М.: Т-во науч. изд-в КМК, 152 с.
- Певзнер М.М., Мелекесцев И.В., Пономарева В.В., Раковская Э.М.** 1994. Воздействие катастрофических эксплозивных извержений на природную среду (на примере вулкана Шивелуч) // *Известия АН СССР, серия географическая*. №1. С. 75–85.
- Разработка предельно допустимой концентрации ванадия (V) для рыбохозяйственных водоемов.** 1982. Пермь: ГОСНИОРХ, 90 с.
- Ресурсы поверхностных вод СССР, Раздел «Основные гидрологические характеристики».** Т. 20. Камчатка. 1977. Л.: Гидрометеиздат, 292 с.

- Русанов В.В., Зюсько А.Я., Ольшванг В.Н.** 1990. Состояние отдельных компонентов водных биоценозов при разработке россыпных месторождений дражным способом. Свердловск: УРО АН СССР, 123 с.
- Сидоров Л.К., Пичугин М.Ю.** 2005 Состав ихтиофауны и особенности биологии рыб южных Курильских островов в связи с абиотическими условиями и происхождением водоемов // Труды ВНИРО. Т. 144. С. 151–175.
- Смирнов А.И.** 1975. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М.: МГУ, 334 с.
- Соколов И.А.** 1979. Вулканизм и почвообразование. М.: Наука, 222 с.
- Стратегия развития и использования минерально-сырьевой базы Камчатского края на период до 2025 года.** 2009. П.-К.: Мин. экон. разв. Камчатского края, 336 с.
- Чалов С.Р., Есин Е.В., Айзель Г.В.** 2014. Гидрологические факторы формирования ихтиофауны рек вулканических территорий (на примере рек Семлячинского района, Камчатка) // Водные ресурсы. Т. 41. № 2. С. 1–11.
- Чалов С.Р., Ермакова Г.С., Завадский А.С., Самохин М.А.** 2010а. Реки лахаровых долин Камчатки // Сохр. биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Вып. XI. С. 73–77.
- Чалов С.Р., Ермакова А.С., Есин Е.В.** 2010б. Речные заломы: распространение, руслоформирующая деятельность, экологическая роль // Вестник МГУ. Сер. 5. География. № 6. С. 25–31.
- Черноморец С.С., Сейнова И.Б.** 2010. Селевые потоки на вулканах. Учебное пособие. М.: УНЦ ДО, 72 с.
- Функционирование субарктической гидротермальной экосистемы в зимний период.** 2011. Екатеринбург: УрО РАН, 252 с.
- Allan G.D.** 1987. Macro invertebrate drift in a rocky mountain stream // Hydrobiologia. V. 144. № 3. P. 261–268.
- Almer B., Dickson W., Ekstrom E.** 1974. Effects of acidification on Swedish lakes // Ambio. J. V. 3. P. 330–366.
- Armour C.L.** 1991. Guidance for evaluating and recommending temperature regimes to protect fish. U.S. Fish Wildl. Serv., Biol. Rep. V. 90. № 22, 13 pp.
- Ates B., Orum I., Talas Z., Durmaz G., Yilmaz I.** 2008. Effects of sodium selenite on some biochemical and hematological parameters of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum, 1792) exposed to Pb²⁺ and Cu²⁺ // Fish Physiol. Biochem. V. 34. № 1. P. 53–59.
- Aquatic life water quality criteria for molybdenum.** 2008. Tetra Tech Inc. publ., MD, 61 pp.
- Barnes J.R., Minshall G.W., Plenum N.Y.** 1983. Stream ecology: Application and testing of general ecological theory, N.-Y., L., Plenum Press, 399 pp.
- Bash J., Berman C., Bolton S.** 2011. Effects of turbidity and suspended solids on salmonids. TRAC, Univ. of Washington, Seattle, Washington, 92 pp.
- Beschta R.L., Bilby R.E., Brown G.W., Holtby L.B., Hofstra T.D.** 1987. Stream temperature and aquatic habitat: Fisheries and forestry interactions // Streamside Management: Forestry and Fishery Interactions, Seattle, Univ. of Wash. Inst. of Forest Resources Contribution. V 57. P. 191–231.
- Bishai H.M.** 1960. The effect of hydrogen ion concentration on the survival and distribution of larval and young fish. // Z. Wiss. Zool. V. 164. № 1–2. P. 107–118.
- Bisson P.A., Nielsen J.L., Ward J.W.** 1988. Summer production of coho salmon stocked in Mount St. Helens streams 3–6 years after the 1980 eruption // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 117. № 4. P. 322–335.

- Blong R.J.** 1984. Volcanic Hazards. A sourcebook on the Effects of Eruptions., Sydney: Acad. Press, 170 pp.
- Bradford M.J.** 1997. An experimental study of stranding of juvenile salmonids on gravel bars and in sidechannels during rapid flow decreases // *Regulated Rivers: Res. and Manag.* V. 13. P. 395–401.
- Brett J.R., Hollands M., Alderdice D.F.** 1958. The effect of temperature on the cruising speed on young sockeye and coho salmon // *J. Fish. Res. Board. Can.* V. 15. P. 587–605.
- Brett J.R., Clarke W.C., Shelborn J.E.** 1982. Experiments on thermal requirements for growth and food conversion efficiency of juvenile Chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha* // *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.* V. 1127, 29 pp.
- Buckler D.R., Cleveland L., Little E.E., Brumbaugh W.G.** 1995. Survival, sublethal responses and tissue residues of atlantic salmon exposed to acidic pH and aluminum // *Aquat. Toxicol.* V. 31. № 3. P. 203–216.
- Bunn S.E., Arthington A.H.** 2002. Basic principles and ecological consequences of altered flow regimes for aquatic biodiversity // *Environmental Management.* V. 30. P. 492–507.
- Carol D.W., Naden P.S., Cooper D.M., Gannon B.** 2002. A regional procedure to assess the risk to fish from sediment pollution in rivers // *IAHS Publ.*, V. 272. P. 401–407.
- Carrick T.R.** 1976. The effect of acid water on the hatching of salmonid eggs // *Ibid.* V. 14. № 2. P. 165–172.
- Chalov S.R., Esin E.V.** 2007. Influence of the channel patterns types on the stream communities of the Kamchatka peninsula rivers // *Proceedings of the tenth international symposium on river sedimentation.* V. 5. P. 31–37.
- Clague J.J., Turner R.J.W., Reyes A.V.** 2010. Record of recent river channel instability, Cheakamus Valley, British Columbia // *Geomorphology.* V. 122. P. 178–190.
- Coble D.W.** 1966. Influence of water exchange and dissolved oxygen in redds on survival of steelhead trout embryos // *Trans. Am. Fish. Soc.* V. 90. № 4. P. 469–474.
- Cooper A.C.** 1965. The effect of transported stream sediment on the survival of sockeye and pink salmon eggs and alevin. International Pacific Salmon Fisheries Commission, Bulletin XVIII. New Westminster, B.C, 71 pp.
- Cunjak R.A., Power G.** 1986. Winter habitat utilization of stream resident brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and brown trout (*Salmo trutta*) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 43. P. 1970–1981.
- Davey A.J.H., Kelly D.J., Biggs B.J.F.** 2006. Refuge-use strategies of stream fishes in response to extreme low flows // *J. Fish. Biol.* V. 69. № 4. P. 1047–1059.
- Duggan I.C., Boothroyd D.A.** 2007. Factors affecting the distribution of stream macroinvertebrates in geothermal areas: Taupo Volcanic Zone, New Zealand // *Hydrobiologia.* V. 592. № 1. P. 235–247.
- Ebel W.J.** 1985. Review of effects of environmental degradation on the freshwater stages of anadromous fish. In: *Habitat Modification and Freshwater Fisheries*, ed. By J.S. Alabaster. P. 62–79.
- Eisler R.** 1993. Zinc hazards to fish, wildlife, and invertebrates: a synoptic review // *U.S. Fish Wildl. Serv. Biol. Rep.* 10. Contaminant Hazard Reviews. № 26. Washington, D.C, 106 pp.
- Finlayson B.J., Verrue K.M.** 1980. Estimated safe zinc and copper levels for chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha*, in the upper Sacramento River, California // *Calif. Fish Game.* V. 66. № 2. P. 68–82.
- Finlayson B.J., Verrue K.M.** 1982. Toxicities of copper, zinc, and cadmium mixtures to juvenile chinook salmon // *Trans. Amer. Fish. Soc.* V. 111. № 5. P. 645–650.

- Golovanova I.L.** 2008. Effect of heavy metals on physiological and biochemical status of fishes and aquatic invertebrates // *Biology of Inland Water*. V 1. P. 99–108.
- Gregory R.S., Northcote T.G.** 1993. Surface, planktonic, and benthic foraging by juvenile chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) in turbid laboratory conditions // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 50. P. 233–240.
- Hartman J.F., Scrivener G.C.** 1990. Impacts of forestry practices, on a coastal stream ecosystem, Carnation creek, British Columbia // *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.* № 223. P. 1–148.
- Herbert D.W.M., Richards J.M.** 1963. The growth and survival of fish in some suspensions of solids of industrial origin // *Int. J. Air Wat. Poll.* V. 7. P. 297–302.
- Holtby L.B., McMahon T.E., Scrivener J.C.** 1989. Stream temperatures and interannual variability in the emigration timing of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) smolts and fry and chum salmon (*O. keta*) fry from Carnation Creek, British Columbia // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 46. P. 1396–1405.
- Kitamura S., Ikuta K.** 2001. Effects of acidification on salmonid spawning behavior // *Water, Air & Soil Pollution*. V. 130. № 1–4. P. 875–880.
- Lake P.S.** 2003. Ecological effects of perturbation by drought in flowing waters // *Freshwat. Biol.* V. 48. P. 1161–1172.
- Lloyd D.S.** 1987. Turbidity as a water quality standard for salmonid habitats in Alaska // *N. Amer. J. Fish. Manag.* V. 7. P. 34–45.
- Lloyd D.S., Koenings J.P., LaPerriere J.D.** 1987. Effects of turbidity in fresh waters of Alaska // *N. Am. J. Fish. Manag.* V. 7. P. 18–33.
- Lund S.G., Caissie D., Cunjak R.A., Vijayan, M.M., Tufts B.L.** 2002. The effects of environmental heat stress on heat-shock mRNA and protein expression in miramichi Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 59. № 9. P. 1553–1562.
- Magoulick D.D., Kobza R.M.** 2003. The role of refugia for fishes during drought: a review and synthesis // *Freshwat. Biol.* V. 48. P. 1186–1198.
- Major J.J.** 2003. Post-eruption hydrology and sediment transport in volcanic river systems // *Water Resources Impact*. V. 5 P. 10–15.
- Marks S.D., Rutt G.** 1997. Fluvial sediment inputs to upland gravel bed rivers draining forested catchments: potential ecological impacts // *Hydr. Earth Syst. Sci.* V. 1. № 3. P. 499–508.
- Mosley M.** 1983. Variability of water temperatures in the braided Ashley and Rakaia rivers // *New Zealand J. Mar. Freshwat. Res.* V. 17. P. 331–342.
- Newcomb T.W., Fagg T.A.** 1983. Some effects of Mt. St. Helens volcanic ash on juvenile salmon smolts // *Mar. Fish. Rev.* V. 45. № 2. P. 8–12.
- Petchey O.L., McPhearson P.T., Casey T.M., Morin P.J.** 1999. Environmental warming alters food-web structure and ecosystem function // *Nature*. V. 402. P. 69–72.
- Quinn T.P., Nemeth R.S., McSaac D.O.** 1991. Homing and straying patterns of fall chinook salmon in the lower Columbia river // *Trans. Amer. Fish. Soc.* V. 120. № 2. P. 150–156.
- Redding J.M.** 2002. DNA synthesis after exposure to heavy metals in the testis of the spiny dogfish. In: *Aquatic Toxicology: Mechanisms and Consequences*, Symp. Proceed., Univ. B.C., Vancouver. P. 27–30.
- Redding J.M., Schreck C.B., Everest F.H.** 1987. Physiological effects on coho salmon and steelhead of exposure to suspended solids // *Trans. Amer. Fish. Soc.* V. 116. № 5. P. 737–744.
- Rehder D.** 1991. Bioanorganische chemie des Vanadiums // *Angew. Chem.* V. 103. № 2. P. 152–172.

- Rolls R.J., Leigh C., Sheldon F.** 2012. Mechanistic effects of low-flow hydrology on riverine ecosystems: ecological principles and consequences of alteration // *Freshwat. Sc.* V. 31. № 4. P. 1163–1186.
- Servizi J.A., Martens D.W.** 1987. Some effects of suspended Fraser river sediments on sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). In: *Sockeye salmon (Oncorhynchus nerka) population biology and future management* H.D. Smith, L. Margolis, C.C. Wood [ed.] // *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* V. 96. P. 254–264.
- Servizi J.A., Martens D.W.** 1992. Sublethal responses of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) to suspended sediments // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 49. P. 1389–1395.
- Stanford J.A., Lorang, M.S., Hauer F.R.** 2005. The shifting habitat mosaic of river ecosystems // *Verh. Internat. Verein. Limnol.* № 29. P. 123–136.
- Watanabe T., Yasutomi R., Imada K.** 2004. Effects of melt water on acidification in small stream and osmoregulation in chum salmon juveniles and masu salmon fry // *Sci. Rep. Hokkaido Fish Hatch.* V. 58. P. 41–51.
- Wedemeyer G.A.** 1973. Some physiological aspects of sublethal heat stress in juvenile steelhead trout (*Salmo gairdneri*) and coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // *J. Fish. Res. Board. Can.* V. 30. P. 831–834.
- Woodward G., Dybkjaer J.B., Olafsson J.S., Gislason G.M., Hannesdottir E.R., Friberg N.** 2009. Sentinel systems on the razor's edge: effects of warming on Arctic geothermal stream ecosystems // *Global Change Biology.* Blackwell Publishing Ltd. P. 1979–1991.