

**ЭКОСИСТЕМА ТЕРМАЛЬНОГО РУЧЬЯ, ВПАДАЮЩЕГО
В МОРСКОЙ ЗАЛИВ (КРОНОЦКИЙ БИОСФЕРНЫЙ
ЗАПОВЕДНИК, КАМЧАТКА)**

Е.В. Есин, Ю.В. Сорокин, В.В. Чебанова

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

E-mail: esinevgeniy@yandex.ru

Получены данные по абиотическим условиям, количественному соотношению трофических уровней, структуре населения макрозообентоса и рыб, а также составу питания и накормленности рыб в экосистеме термального ручья с постоянным стоком, впадающего в Кроноцкий залив.

**ECOSYSTEM OF THERMAL STREAM WITH SEA MOUTH
(KRONOCKY BIOSPHERE NATURE RESERVE, KAMCHATKA)**

E.V. Esin, U.V. Sorokin, V.V. Chebanova

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

The data on abiotic conditions, proportion of trophic levels, structure of macrozoobenthos and fishes populations, and also fishes feeding composition have been obtained in the ecosystem of constant thermal stream, running in Kronocky gulf.

Семячикский вулканический район (восточная Камчатка) характеризуется высокой мозаичностью и контрастностью условий формирования лотических экосистем. Наряду с типичными лососевыми холодноводными водотоками здесь многочисленны реки и ручьи с выходами термальных высокоминерализованных, иногда токсичных и мутных вод. Экосистемы водотоков, дренирующих районы современного вулканизма, при небольшом видовом разнообразии населения отличаются уникальностью трофической структуры и биологических особенностей популяций, обитающих в экстремальных условиях. Хотя познание адаптационных возможностей видов и сообществ имеет не только научное, но и практическое значение, изучение водотоков вулканических районов только начинается.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Полевые работы выполнены в августе 2010 г. на руч. Горячий Ключ (длина 3,5 км, площадью водосбора 3,4 км²), который стекает со склона вулкана Центральный Семячик. Ручей начинается выходом подземных вод с постоянным дебетом 0,14 м³/с и температурой 39 °С на высоте 135 м н.у.м., в среднем течении принимает воды единственного постоянного притока (меженный расход 0,07 м³/с, температура воды 28 °С) и впадает в Тихий океан (корд. устья 54°11.067', 160°3.980'). Комплексные исследования в ручье выполнены на 3-х участках в 0,4, 1,7 и 3,1 км от истока, в притоке – в 100 м от устья (рис.). В период работ была стабильная слабо облачная погода, уровень воды в ручье не менялся.

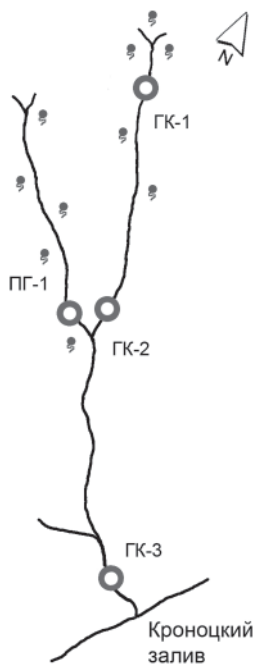


Схема расположения участков работ в бассейне руч. Горячий Ключ.

Русловые съемки и определение расходов воды выполнили с использованием стандартных мерных штанг, рулетки и вертушки ИСП-1 (Васильев, Шмидт, 1978). Мутность (г/м³) определяли весовым методом с использованием фильтровальной установки Millipore, объем проб 6 л. Водородный показатель устанавливали с помощью карманного измерителя HI 98128 Hanna Instruments. Концентрацию кислорода и температуру определяли в толще воды на течении через каждые 1,5 часа в светлое время суток и раз в 3 часа ночью, используя термооксиметр OxyScan Light-201.

Пробы воды на анализ химического состава до обработки хранили при температуре 2 °С. Концентрации 36-ти элементов определяли атомно-эмиссионным методом в химико-аналитической лаборатории Александровской опытно-методической экспедиции. Полученные данные сравнивали с ПДК_{рх}, т.е. с предельно допустимыми концентрациями веществ для рыбохозяйственных водоемов (Перечень рыбохозяйственных..., 1999). Биотестирование воды на токсичность провели в лаборатории эколого-токсикологических исследований ВНИРО на *Daphnia magna* и *Scenedesmus quadricauda* в трех повторностях, время биотестирования – 96 ч (Руководство по..., 2002).

Валовую продукцию биосистемы определяли балансовым методом по изменению концентрации растворенного кислорода, суточный ход которого отражает интенсивность продукционно-деструкционных процессов. Предполагая изотропность турбулентных свойств потока, измерения концентрации кислорода проводили в одном замыкающем створе (Odum, 1956). Значение чистой продукции ($P - R$) получали решением уравнения (Лебедев, 1993): $dC/dt = (P - R) + k_2^T (C_{sat}^T - C_t)$, где C – конц. растворенного кислорода, мг/л, t – ед. времени, k_2^T – коэффициент атмосферной реаэрации при температуре воды T , Δt^{-1} , C_{sat}^T – равновесная конц. кислорода (100 % насыщение) при температуре воды T , мг/л, C_t – конц. кислорода в момент t , мг/л. Для определения величины реаэрации потока атмосферным

газом использовали эмпирическую формулу, полученную на основе статистического анализа результатов экспериментальных работ (Бреховский, 1988; Owens et al., 1964): $k_2^T = 3,68 V^{1/2} h^{-3/2} \cdot 1,024^{T-20}$, где V – средняя скорость течения в створе измерения, м/с, h – средняя глубина, м. Коэффициент определен в размерности сутки⁻¹. Значения равновесной концентрации кислорода известны (Эдельштейн, 1972). Продукцию пересчитывали на массу фиксированного углерода / м² дна.

Количественные пробы бентоса отбирали по стандартным методикам (Методические рекомендации ..., 2003). Полученный в ходе отбора бентосных проб осадок, состоящий из перифитона и детрита, после просушки на фильтровальной бумаге взвешивали и пересчитывали на площадь дна. Сносимый детрит улавливали сачком (S входного отверстия 0,02 м², газ № 36) у берегов и в медиали, общее время экспозиции 6 мин, затем определяли биомассу этого автохтонного материала в потоке.

Рыбу ловили сачком (диаметр входного отверстия 0,8 м, ячея 0,5 мм) на прибрежных отмелях, на стрежне и в водоворотных зонах за крупными камнями. На каждой станции выполнили по 30 троекратных обловов местообитаний выделенных типов площадью 2–3 м², плотность рыб рассчитали по методике Зиппина (Zippin, 1956). Тем же сачком рыб ловили в море вблизи устья ручья. Из 785 отловленных колюшек (Gasterosteidae), 198 было отобрано для камерального анализа.

У рыб определили длину от конца нижней челюсти до края хвостового плавника (AB) и конца хвостового стебля (AD), массу тела с полостными органами (Q) и без (q), упитанность по Кларк ($Ft = q/AD^3 \cdot 10000$), пол, возраст (по спилам грудных колючек и отолитам), количество боковых костных пластин на теле, а также содержимое желудков. Питание проанализировали у 39 экз. ($AC = 34$ – 54 , в среднем 40,7 мм) из среднего течения и 30 экз. (31 – 54 , в среднем 40,3 мм) из нижнего. Обработку содержимого желудков выполнили по общепринятым требованиям (Руководство по изучению..., 1986). Поиск различий между выборками рыб с разных участков проводили стандартными статистическими методами в программе Statsoft Statistica.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Ручей Горячий Ключ протекает по узкой V-образной долине, на последних 400-х м выходит на пологую морскую террасу, где горное русло сменяется равнинным. Пойма не развита, но повсеместно по берегам встречаются низменные мочажины с выходами термальных вод. Воды ручья отличаются очень высокой минерализацией, составляющей в среднем 370 г/м³, при этом мутность не превышает 1 г/м³. Поскольку на всем протяжении ручья питающие его грунтовые воды имеют близкий химический состав, оцененная концентрация 36 элементов в истоке и в устье сходна, несмотря на разбавление, ПДК_{рх} превышены по 7 элементам. Максимальное превышение ПДК_{рх} во время работ наблюдалось по S и P (в 10 раз), а также по V (в 7,7 раз) (табл. 1). Несмотря на сложный химизм, вода не токсична: тест-организмы показали 100 % выживаемость.

Эдификатором перифитона в верхнем и среднем течении ручья выступает реофильный водный мох *Hygrohypnella ochracea* Ignatov & Ignatova, закрывающий до 80 % дна. В верхнем течении его стебли покрыты нитчатыми *Sуanoprokaryota*

Таблица 1

**Некоторые абиотические характеристики среды в руч. Горячий Ключ,
измеренные 08.08.2010 г.**

Параметры	Участки			
	ГК-1	ГК-2	ГК-3	ПГ-1
Средняя ширина / глубина, м	1,2 / 0,15	1,6 / 0,20	2,6 / 0,25	0,9 / 0,15
Расход воды, м3/с	0,145	0,256	0,520	0,07
Температура в течение суток, °С	37,5–37,9 (37,6)	25,6–31,4 (26,4)	23,7–26,1 (25,0)	26,0–29,1 (27,6)
рН, ед.	7,93	7,16	7,84	6,86
Конц. О ₂ в течение суток, мг/л	2,19–2,34 (2,26)	7,53–8,90 (8,26)	7,70–8,92 (8,49)	6,59*
Средняя мутность, г/м3	0,83	0,46	0,55	0,40
Концентрация элемента, по которому превышены ПДКрх**, г/м3	Al - 0,149	–	Al - 0,151	-
	B - 0,985		B - 1,021	
	K - 20,693		K - 20,470	
	Mg - 47,954		Mg - 46,618	
	P - 0,156		P - 0,149	
	S - 107,307		S - 104,981	
	V - 0,0076		V - 0,0078	

* - концентрация в 13:00

** - величина ПДКрх: Al – 0,04, B – 0,5, K – 10,0, Mg – 40,0, P – 0,015, S – 10,0, V – 0,001

(в основном *Phormidium* и *Oscillatoria* spp.), в среднем течении к ним добавляется тина из *Spirogyra* sp. На заиленном дне нижнего течения господствует тина.

В макрозообентосе ручья обнаружены 22 вида амфибиотических насекомых: ручейники *Ceratopsyche nevae* Kol., *Oecetis lacustris* (Pictet), веснянки *Haploperla lepnevae* Zhiltz., Zwick, *Taenionema japonicum* (Okam.), мошки *Simulium venustum* Say, мокрецы *Bezzia* (H.) sp., психодиды *Psychoda parthenogenetica* Tonnoir., *Berdeniella* sp., сциомизиды *Tetanocera* sp., мусциды *Lispe* sp., хирономиды *Corynoneura arctica* Kieff., *Cricotopus* (s. str.) *bicinctus* (Mg.), *C. (I.) gr. sylvestris*, *Eukiefferiella* gr. *claripennis*, *E. gr. gracei*, *Orthocladius* (M.) *frigidus* Zett. O. (O.) gr. *saxicola*, *Paraphaenocladius impensus* Walk., *Conchapelopia* sp., *Micropsectra* sp. и 2 вида жуков сем. Dytiscidae. Из первичноводных беспозвоночных на дне встречаются мелкие моллюски семейств Limnaeidae, Planorbidae, Sphaeriidae, олигохеты семейств Naididae, Tubificidae, Lumbriculidae и нематоды. К трофической группе хищников относятся личинки жуков-плавунцов, сциомизид, мусцид и хирономид-таниподин. Остальные беспозвоночные являются фито- и детритофагами, хотя, по литературным данным (Панкратова, 1970), животную пищу могут поедать хирономиды родов *Cricotopus* и *Eukiefferiella*.

В ручье обитает жилая форма трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* L., в ее популяции выделяется 3 морфотипа. Преобладают (52 % выборки) *leiurus* с 2–6 костными пластинами за жаберной крышкой (в среднем 4,0 пластины слева

и 4,6 справа). У *semiarmatus* (21 %) с пластинами на хвостовом стебле (в киле 5–8 пластин) и оголенным участком под спинным плавником, количество боковых пластин варьировало от 17 до 28 (в среднем 22,1 слева и 22,5 справа). У *trachurus* (27 %) на теле 31–33 пластины (в среднем 31,7 слева и 31,6 справа), кили хвостового стебля составляют 8–11 пластин. В составе всех морфотипов встречены особи с 2 спинными колючками (9 % рыб). Достоверные размерно-весовые различия между колюшками разных морфотипов не выявлены.

Колюшки *trachurus* в термальном ручье и в море возле его устья существенно отличаются. У «морских» пластин на теле больше (32–35) и они выше (12,8–13,9 % длины тела, в среднем 13,6 %), чем у «ручьевых» (9,3–10,8, в среднем 9,8 %). Можно предположить, что, хотя жилые колюшки происходят от проходных с морфотипом *trachurus* (Зюганов, 1991), в настоящее время популяция в термальном ручье существует изолировано.

В ручье колюшка воспроизводится и нагуливается в нижнем и среднем те-

Таблица 2
Размерно-весовые характеристики колюшек,
выловленных в руч. Горячий Ключ 08.08.2010 г.

Возраст (n, экз.)	Длина, мм		Масса, Q, г	Упитан- ность, Ft	♂ : ♀
	AC	AD			
0+ (30)	19–27 (25,1)	17–24 (22,4)	0,12–0,20 (0,17)	1,07–2,24 (1,37)	1,2 : 1
1+ (88)	30–45 (37,8)	27–41 (34,1)	0,28–0,96 (0,58)	0,96–1,57 (1,14)	1,3 : 1
2+ (25)	46–55 (49,2)	41–50 (44,6)	0,96–1,51 (1,18)	0,87–1,29 (1,05)	2,3 : 1
3+ (25)*	61–77 (71,1)	56–72 (66,2)	1,60–5,66 (-)	-	2,0 : 1

* - по результатам измерения мертвых отнерестившихся особей

чении до порогов, расположенных в 150-ти м выше притока, а также на устьевом участке самого притока. В начале августа встречалась колюшка четырех возрастных групп (табл. 2), их соотношение и размерно-весовые характеристики рыб были сходны на всем протяжении заселенной части ручья; достоверных межполовых размерно-весовых различий не установ-

лено. Колюшка отличалась невысокой скоростью роста – ручьевые рыбы были достоверно ($t_{st} = -8,9$ при $p \leq 0,01$) мельче колюшек, пойманных в море вблизи устья ручья. Длина (AC) 30 экз. неполовозрелой морской колюшки в возрасте 2+ изменялась от 64 до 78 (в среднем 71,8) мм, масса – от 2,65 до 6,20 (4,95) г. Половое созревание жилых рыб начинается в возрасте трех лет при достижении длины около 45 мм и массы более 1 г, нерест однократный. Судя по мертвым отнерестившимся рыбам, собранным на отмелях, он происходит в июле. В нересте участвуют четырехлетки и небольшая доля трехлеток, причем плотность (интенсивность) нереста по всему доступному рыбам руслу одинакова. Недавно вылупившиеся сеголетки были отловлены даже выше притока, т.е. воспроизводство колюшек проходило при температуре воды до 31 °С. Схожая пороговая температура размножения колюшек отмечалась и для других термальных водотоков Камчатки (Rendahl, 1931).

Изменение условий среды (табл. 1) вниз по течению ручья сопровождается закономерной трансформацией сообществ.

В верховьях порожистое дно, сложенное валунами и галькой, покрыто водным мхом, биомасса которого местами достигает $1,5 \text{ кг/м}^2$. Стебли мха густо покрыты нитчатыми водорослями и детритом, в августе их общая масса составляла в среднем 350 г/м^2 . На этом участке русла преобладали процессы гниения, валовый суточный баланс продукции-деструкции экосистемы составлял $-11,9 \text{ гС/м}^2$, продукция не превышала деструкцию даже днем (с 11 по 18 часов в среднем $-0,71 \text{ гС/час}$). Следует отметить, что из-за нависающего с берегов густого высокотравья, освещенность поверхности воды в полдень составляла в среднем всего 110 лк. Активное гниение обрастаний сопровождалось сносом детрита со средней интенсивностью $1,52 \text{ г/с}$ через поперечное сечение русла ($5,28 \text{ г/м}^3$). Макрозообентос в верховьях не обнаружен.

В среднем течении перед впадением притока ступенчатый профиль русла сменяется на выровненный. Дно образовано крупной галькой, межгалечное пространство заполнено вулканическим шлаком, грунт покрыт отдельными куртинами мха. Как и в верховьях, русло было закрыто нависающим высокотравьем, средняя освещенность воды в полдень составляла около 90 лк. Тем не менее, экосистема на участке функционировала по автотрофному типу. Валовая суточная продукция равнялась $+0,35 \text{ гС/м}^2$, превышение интенсивности продукционных процессов над деструкционными наблюдалось в течение 7 дневных часов, когда на 1 м^2 дна фиксировалось в среднем $0,12 \text{ гС/час}$. По сравнению с верховьями средняя биомасса мха, перифитона и детрита снизилась до 100 г/м^2 , а снос детрита – до $1,17 \text{ г/с}$ через поперечное сечение русла ($4,55 \text{ г/м}^3$).

На дне были обнаружены разновозрастные ручейники, зрелые личинки и куколки мошек, личинки сциомизид и хирономид *C. gr. sylvestris*, *E. gr. claripennis*, *Micropectra* sp., а также олигохеты, нематоды и моллюски. Численность и биомасса бентоса составляли 2,54 тыс. экз./ м^2 и $1,63 \text{ г/м}^2$. На этом участке русла доминировали фильтраторы – мошки и ручейники *C. nevae*, обеспечившие в сумме 50 % общей численности и 93 % биомассы населения. Кроме них относительно многочисленны были только мелкие хирономиды *E. gr. claripennis* и олигохеты *Nais elinguis* Müll., составлявшие соответственно 27 и 17 % населения.

Колюшка всех возрастов на этом участке русла держалась вдоль берегов. Средняя плотность рыб в пересчете на всю акваторию составляла 4,58 экз./ м^2 (3,6 экз./пм берега), биомасса – $3,11 \text{ г/м}^2$ при средней массе 1-й особи 0,68 г.

Питались рыбы слабо, хотя особи с пустыми желудками встречались единично (8 %), средний индекс наполнения желудков (61 ‰) был значительно ниже максимального индивидуального (214 ‰). Основным кормом были личинки хирономид – они встречались в желудках всех колюшек, составляя 59 % от общего количества и 23 % массы съеденных жертв (табл. 3). Абсолютным доминантом являлись хирономиды *E. gr. claripennis*. В затененном травой русле колюшки часто захватывали падающих в воду воздушных и наземных насекомых (в сумме 12 % количества и 30 % массы жертв). Кроме них, только личинки «прочих двукрылых», благодаря крупным размерам, существенно влияли на накормленность рыб.

Приток среднего течения ручья в устьевой зоне не затенен. Песчаное дно покрыто рыхлым слоем ила и детрита толщиной 0,1 м. Вода, в отличие от самого ручья, имеет слабо кислую реакцию. Донное население бедно качественно (6 таксонов) и количественно ($1,12 \text{ тыс. экз./м}^2$, $0,42 \text{ г/м}^2$). Около 80 % общей числен-

Таблица 3

Состав пищи колюшек на разных участках ручья

Компоненты		Среднее течение			Нижнее течение		
		R	n	m	R	n	m
Хирономиды	личинки	100	59,1	23,0	93	56,6	30,8
	куколки	40	3,2	3,3	29	1,3	3,0
Мошки		11	1,0	1,7	25	0,6	1,2
Прочие двукрылые		45	3,8	15,1	14	0,6	2,8
Ручейники		8	0,5	0,4	14	0,3	2,9
Жуки (личинки)		14	0,6	0,8	14	0,4	2,3
Олигохеты		11	3,0	9,1	57	10,7	21,5
Нематоды		36	14,2	1,3	61	25,7	3,1
Моллюски		14	0,8	3,4	18	0,9	3,3
Дождевые черви		3	0,1	3,3	4	0,1	2,0
Вилохвостки		8	1,3	0,4	7	0,3	0,1
Воздушные насекомые		64	6,5	20,7	32	1,6	13,8
Наземные насекомые		22	5,9	9,3	14	0,8	6,9
Растительные остатки		30	—	8,2	43		6,6

R – встречаемость, %; n – количество, %; m – масса, %

ности и 90 % биомассы обеспечивали 2 вида олигохет, из них массовым являлись *Limnodrilus sp.* Кроме олигохет в бентосе единично встречались личинки хирономид *E. gr. claripennis*, *Micropsectra sp.*, молодь мошек и нематоды. Колюшек в притоке было значительно меньше, чем в основном русле – плотность составляла 1,50 экз./м², биомасса при той же средней массе особей – 1,02 г/м².

В нижнем течении русло ручья меандрирует, появляется чередование перекатов и плесов, в ямах и на отмелях галечник закрыт илом толщиной до 0,2 м. Береговое высокотравье уступает место ивовому лесу со слабо выраженным подлеском и освещенность поверхности воды в дневные часы повышается до обычных 1500 лк. Увеличение освещенности сопровождалось интенсификацией продукционных процессов – в течение дня на 1 м² дна в среднем фиксировалось 0,21 гС/час. Снос детрита через поперечное сечение с учетом увеличения расхода сильно сократился и составил 1,02 г/с (3,90 г/м³).

На дне участка встречались все обнаруженные в ручье беспозвоночные. Сообщество отличалось высокой численностью – 33,66 тыс. экз./м², но относительно небольшой биомассой – 3,02 г/м². Количественно в нем доминировали подбирающие коллекторы: хирономиды (57 %) и олигохеты (31 %). Массовыми являлись мелкие хирономиды *E. gr. claripennis* (30 % населения), *Micropsectra sp.* (24 %) и олигохеты *N. elinguis* (27 %). Фильтраторы – разновозрастные ручейники и молодь мошек составляли в сумме всего 3 % численности и 32 % биомассы населения. По сравнению со средним течением снизилось не только относительное, но и абсолютное обилие фильтраторов, что, по-видимому, связано с падением интенсивности сноса детрита. У мошек численность и биомасса сократились в 3,5 и 19,6 раз, у ручейников оба показателя – примерно в 1,5 раза.

Колюшки в нижнем течении занимали всю акваторию русла равномерно, не образуя скоплений. Средняя заселенность участка рыбами была ниже, чем в районе притока, и составляла 3,25 экз./м². Биомасса рыб была равна 2,63 г/м² при средней массе 1-й особи 0,81 г.

Накормленность колюшек по сравнению со средним течение ручья изменилась незначительно (7 % пустых желудков, средний и максимальный ИНЖ – 83 и 240 ‰). Хотя основу рациона также составляли личинки хирономид (57 % количества и 31 % массы жертв, доминанты *E. gr. claripennis*, *C. gr. sylvestris*), соотношение прочих кормовых объектов закономерно изменилось (табл. 3). Поскольку на открытом, не затененном растительностью участке русла в воду падает меньше воздушных и наземных насекомых, колюшки захватывали их вдвое реже и в меньшем количестве (в сумме 2 % количества и 21 % массы жертв). Соответственно, после хирономид вторым значимым кормом стали олигохеты-тубифициды, встречавшиеся у 57 % рыб и составлявшие 11 % количества и 22 % массы жертв. Кроме макрозообентоса у 10 % колюшек в пище встречались единичные остракоды, циклопы *Tropocyclops prasinus* (Fisch.), *Eucyclops serrulatus* (Fisch.) и гарпактициды *Moraria duthiei* (Scott).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ручей Горячий ключ, благодаря стоку термальных источников, отличается от обычных горных ручьев региона повышенной температурой (25–38 °С) и сложным химическим составом воды. Как показало биотестирование, несмотря на высокую минерализацию и превышение ПДКрх по 7-ми элементам, вода ручья не токсична.

Сообщество перифитона ручья характеризуется высокой продуктивностью. В августе процессы деструкции преобладали только в верховьях, где баланс дневной чистой продукции (с 11 до 18 часов) составляла –4,97 гС/м², в среднем течении этот показатель достигал +0,84 гС/м², в нижнем +1,47 гС/м². Средняя суммарная биомасса перифитона и детрита в верховьях достигала 350 г/м², в среднем и нижнем течении – 100 г/м², биомасса детрита в потоке снижалась от истока к устью с 5,3 до 3,9 г/м³.

Макрозообентос в верховьях ручья отсутствовал, от среднего течения к нижнему его разнообразие увеличивалось с 12 до 29 таксонов, численность – с 2,5 до 33,7 тыс. экз./м², биомасса – с 1,6 до 3,0 г/м². Обилие фильтраторов зависело от количества сносимого детрита, в среднем течении мошки и ручейники *C. nevae* составляли 50 % населения, в нижнем – только 3 %.

Среднее и нижнее течение ручья заселено жилой трехиглой колюшкой, плотность рыб уменьшалась к устью с 4,58 до 3,25 экз./м², биомасса – с 3,11 до 2,63 г/м². Жилая популяция, очевидно, длительное время существует изолированно, о чем свидетельствует появление морфотипов с сокращенным числом боковых костных пластин. Половозрелая колюшка в ручье достоверно мельче проходных рыб, которые массово нерестятся в соседних холодных ручьях, но не заходят в термальный водоток, несмотря на отсутствие препятствий.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны О.О. Коваль (КамчатНИРО), Г.В. Айзелю и И.Л. Разгону (МГУ им. М.В. Ломоносова), участвовавшим в сборе материала, а также руководству Кроноцкого биосферного заповедника за помощь в проведении экспедиции. Работа выполнена при финансировании гранта Президента РФ для государственной поддержки молодых российских ученых МК-775.2010-4.

ЛИТЕРАТУРА

- Васильев А.В., Шмидт С.В. 1978.** Водно-технические изыскания. Л.: Гидрометеиздат. 368 с.
- Бреховский В.Ф. 1988.** Гидрохимические факторы формирования кислородного режима водоемов. М.: Изд-во Наука. 168 с.
- Зюганов В.В. 1991.** Семейство колюшковых (Gasterosteidae) мировой фауны // Фауна СССР. Рыбы. Т.5. Вып.1. Л.: Изд-во Наука. 261 с.
- Лебедев Ю.М. 1993.** Балансовый метод и определение первичной продукции в водотоках // Методические вопросы изучения первичной продукции внутренних водоемов. Спб: Гидрометиздат. С. 59–65.
- Методические рекомендации по сбору и определению зообентоса при гидробиологических исследованиях водотоков Дальнего Востока России. 2003.** М.: Изд-во ВНИРО. 95 с.
- Панкратова В.Я. 1970.** Личинки и куколки комаров подсемейства Orthoclaadiinae фауны СССР. Л.: Изд-во Наука. 343 с.
- Перечень рыбохозяйственных нормативов: предельно допустимых концентраций (ПДК) и ориентировочно безопасных уровней воздействия (ОБУВ) вредных веществ для водных объектов, имеющих рыбохозяйственное значение. 1999.** М.: Изд-во ВНИРО. 303 с.
- Руководство по изучению питания рыб. 1986.** Владивосток: Изд-во ТИНРО. 31 с.
- Руководство по определению методом биотестирования токсичности вод, донных отложений, загрязняющих веществ и буровых растворов. 2002.** М.: РЭФИА, НИА-Природы. 117 с.
- Эдельштейн К.К. 1972.** Лимнологическая практика. Методические указания. М.: Изд-во МГУ. 157 с.
- Odum H.T. 1956.** Primary production in flowing waters // Limnol. Oceanogr. V.1. № 2. P. 102–117.
- Owens M., Edwards R.W., Gibbs J.W. 1964.** Some reaeration studies in streams // Int. J. Air Water Poll. № 8. P. 469–486.
- Rendahl H. 1931.** Fische aus dem ostlichen Sibirischen Fismeer and Nordpazifik // Arh. fur Zool., Stockholm. Bd 22 A, H. 2. № 10. S. 1–81.
- Zippin C. 1956.** An evaluation of the removal method of estimating animal populations // Biometrics. V. 12, N 2. P. 163–189.