

УДК 556:574.5

С. Р. ЧАЛОВ*, Е. В. ЕСИН**

*Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова

**Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии,
г. Москва

ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ КЛАССИФИКАЦИИ РЕК РАЙОНОВ СОВРЕМЕННОГО ВУЛКАНИЗМА (НА ПРИМЕРЕ КАМЧАТКИ)

Рассмотрено разнообразие условий формирования речных экосистем в пределах вулканических территорий Камчатки в связи со специфическими изменениями стока воды, мутности и стока наносов, температурного и руслового режимов, а также химического состава речных вод. На основе ранжирования перечисленных факторов по степени воздействия на состояние сообществ водных организмов рассматриваются возможности классифицирования рек. Анализируются экологические последствия проявления вулканических процессов для разнообразия, структуры и пространственно-временного распределения фауны рыб. Проведена оценка условий, при которых происходит деградация и исчезновение ихтиофауны. Предложено подразделение водотоков вулканических территорий на три группы: без специфических проявлений (обычные реки), с вулканическими проявлениями и вулканические реки.

Ключевые слова: реки, речные экосистемы, Камчатка, лососевые рыбы.

We examine the diversity of formation conditions for river ecosystems within the boundaries of volcanic territories of Kamchatka in the context of the specific changes in water discharge, turbidity and sediment yield, the temperature and channel regimes as well as in chemical composition of river waters. On the basis of ranking the factors under consideration according to the degree of impact on the state of communities of aquatic organisms, we explore the possibilities for a classification of rivers. An analysis is made of the ecological consequences of the manifestation of volcanic processes for the diversity, structure and spatio-temporal distribution of the fish fauna. An assessment is made of the conditions under which there is taking place a degradation and extinction of the ichthyofauna. We suggest a subdivision of the streams of the volcanic territories into three groups: without specific manifestations (ordinary rivers), with volcanic manifestations, and volcanic rivers.

Keywords: rivers, river ecosystems, Kamchatka, salmonid fishes.

ВВЕДЕНИЕ

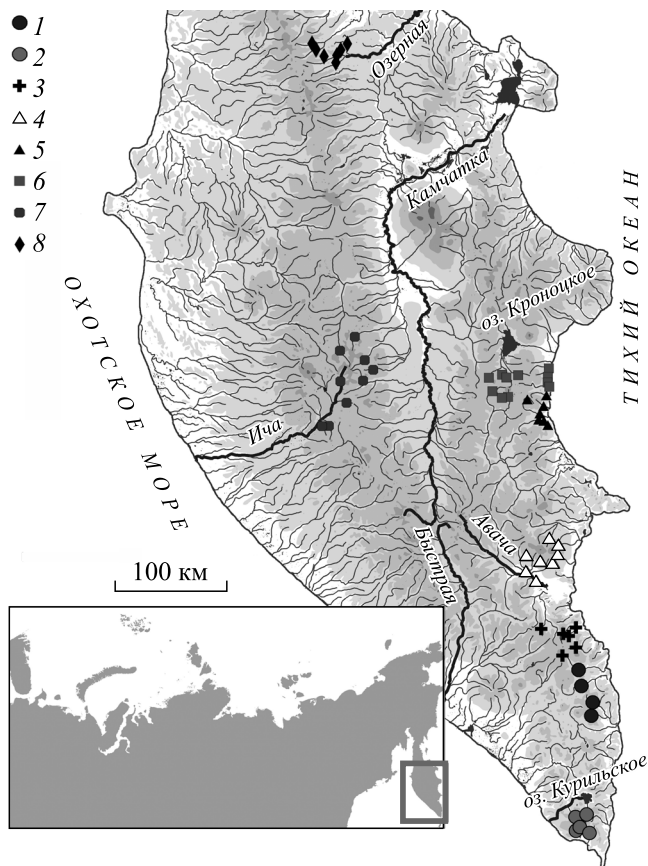
На Земле в настоящее время насчитывается не менее 500 действующих вулканов, из которых около 70 приурочены к Курило-Камчатской дуге. Современный вулканизм определяет здесь оргидрографическую структуру территории, играя исключительную роль в формировании речной сети и пресноводных экосистем [1]. Трансформация среды в реках вулканических территорий происходит под влиянием поступающих в них пирокластических пород и подземных вод. Основные источники воздействия вулканогенного происхождения — минеральные частицы, серосодержащие летучие соединения, высокоминерализованные 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.

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 [2]. 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 удаленные реки затрагиваются пеплопадами, лахарами и вулканическими лавинами. Только Авачинско-Корякская группа вулканов занимает площадь около 300 км² и дренируется восемью самостоятельными речными бассейнами, верхние звенья которых не могут быть использованы рыбами.

В этой ситуации разработка региональной экологической классификации водотоков вулканических территорий на основе обобщения сведений о специфических типах природных воздействий ста-

Рис. 1. Расположение участков исследований на реках вулканических территорий Камчатки.

Группа вулканов: 1 — Асачинская, 2 — Кошелёвско-Камбальная, 3 — Мутновско-Гореленская, 4 — Авачинско-Корякская, 5 — Семьячическая, 6 — Узон-Гейзерная и Кихпиничевская, 7 — Ича, 8 — Шишель.



новится важной научно-прикладной задачей. В статье на примере рек вулканических территорий п-ова Камчатка рассматриваются ее основные принципы.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Работа основана на литературном обзоре и результатах собственных полевых исследований, проводившихся с 2003 по 2014 г. на реках Камчатки (рис. 1). Изучались водотоки, берущие начало в пределах Восточного Вулканического пояса на склонах Асачинской, Кошелёвско-Камбальной, Мутновско-Гореленской, Авачинско-Корякской, Семьячической, Узон-Гейзерной и Кихпиничевской групп вулканов. Наблюдения также проводились на реках, протекающих в районе вулканов Ича и Шишель в Срединном хребте.

Во всех случаях одновременно на нескольких объектах, различающихся степенью проявленности вулканических факторов, выполнялись гидрологические, гидрохимические и ихтиологические исследования [3, 4]. Данные, характеризующие условия воспроизводства рыб вне вулканических территорий, получены при исследовании рек западной (бассейн р. Большой), северо-восточной (р. Карага), а также центральной (реки Камчатка и Авача) Камчатки [5, 6].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Рассматриваются пять специфических факторов вулканической деятельности [3, 7], оказывающих влияние на разнообразие, структуру и продуктивность сообществ рыб Камчатки: пересыхание рек; повышенная мутность речных вод; специфический состав донных отложений и неустойчивый русловый 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 деградация сообществ. При фоновых значениях (i) изменение структуры сообществ не прослеживается.

Пересыхание рек. Изменение водного режима за счет фильтрации на Камчатке связано с распространением вулканогенно-аллювиальных и вулканогенно-пролювиальных отложений, представленных, как правило, слабо сцементированным песчаниково-галечниковым материалом четвертичного возраста. Фильтрация руслового потока в толщу речных отложений в отдельных случаях достигает 100 % от объема стока [8]. Многомесячное пересыхание отмечается не только на водотоках, стекающих с конусов вулканов, но и на притоках крупнейших рек полуострова — Камчатки, Большой, Авачи.

В зависимости от условий формирования стока выделяются две разновидности пересыхания: суточная и сезонная (рис. 2). Внутрисуточный режим стока характерен для рек, протекающих в условиях повсеместного распространения пористого материала, где наличие поверхностного стока определяется заполнением подрусловых горизонтов в период дневного увеличения стока. Изменения в сезонном режиме стока характеризуются отчленением верхних звеньев речной сети в период межени. Некоторые русла находятся в полностью обсохшем состоянии до десяти месяцев в году.

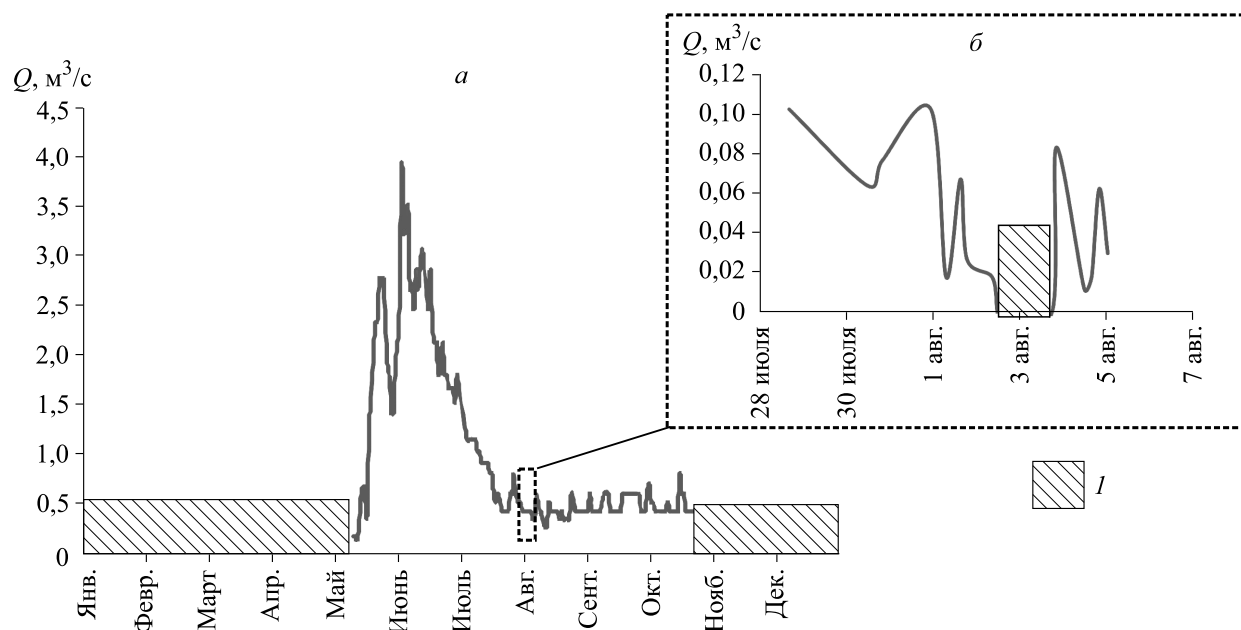


Рис. 2. Режим расходов воды Корякско-Авачинской группы вулканов:
 а — внутрисезонный (р. Гаванка); б — внутрисуточный (р. Сухая Елизовская).
 I — периоды без стока.

На степень деградации сообществ влияют продолжительность, частота, скорость наступления и амплитуда обсыхания русел [9]. Даже при кратковременном исчезновении поверхностного потока (ii) отмечаются пониженные показатели численности и разнообразия всех компонентов фауны [10]. Наши наблюдения на р. Китхажинец (западная Камчатка) показали, что голец-мальма *Salvelinus malma* ежедневно совершает кормовые миграции, двигаясь вслед за границей распространения воды, а вечером поднимается в непересыхающие верховья. В местах локального скопления нередко случаются заморы, происходит массовая гибель рыб. Водотоки с сезонным пересыханием отличаются низкими численностью и разнообразием либо полным исчезновением рыбного населения [10]. Темпы реколонизации камчатских рек, где сток отсутствует большую часть года (iii), крайне малы, чаще они остаются безрыбными.

В соответствии с разным временным масштабом (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 [1]. Экстремально высокая мутность (iii) отмечается в реках, протекающих по лахаровым долинам. Здесь происходит насыщение потока пирокластическим материалом (до первых процентов объема); формируется гиперконцентрированный поток, в котором мутность в весовом эквиваленте может составлять 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 (25–60 ‰). Из-за легкости материала в составе взвеси переносятся песчаные и даже галечные частицы. По наблюдениям, на р. Сухая Елизовская (Авачинско-Корякская группа вулканов, см. рис. 1) при расходе воды $0,1 \text{ м}^3/\text{с}$ размеры перемещаемых частиц в потоке достигают 5 см (средняя галька). 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 в Западно-Камчатской низменности. В составе взвеси рек с малой мутностью возрастает доля самых мелких глинистых и илистых фракций.

Изменение структуры и обилия фауны в результате 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 гидробионтов, вызывая нарушение дыхания и солевого обмена, снижая резистентность к токсикантам и инфекциям [11–13]. Снижение прозрачности приводит к падению первичной продукции [13], затрудняет ориентировку и кормление рыб [14]. В экспериментах пороговые значения концентрации минеральных взвесей, вызывающие у лососевых рыб нарушение жизнедеятельности и смерть, разнятся в зависимости от вида, стадии жизненного цикла, температуры и дополнительных стрессирующих факторов [13]. В среднем опасным для лососей становятся постоянные значения мутности более 25–35 мг/л, при этом допустимо кратковременное превышение этого значения [12].

Учитывая разные условия формирования сообществ, указанные типы рек могут рассматриваться как следующие экологические группы: реки с чистой водой, где большую часть года мутность ниже 30 мг/л (i); реки с повышенной мутностью (постоянная мутность более 30 мг/л при эпизодических увеличениях мутности до 1000 мг/л) (ii); гиперконцентрированные потоки (мутность более 1000 мг/л при вовлечении в толщу потока песчаных и гравийных фракций вулканогенного происхождения) (iii).

Русла рек и русловые процессы. В развитии речных сообществ важную роль играют строение грунтов, слагающих дно рек, морфология русел, режим русловых деформаций [7, 15]. На Камчатке в пределах вулканических территорий, сложенных пирокластическим материалом, возникают особые условия формирования этих характеристик [1]. Абсолютно неустойчивые русла образуются в лахаровых долинах. Характерная для таких участков осередкованная многорукавность отличается максимальной временной изменчивостью природной структуры речной сети [15]. Эти русла непригодны для нереста и нагула лососевых рыб (iii).

Поступление пирокластического материала в реки приводит к формированию неустойчивого песчано-гравийного русла, что определяет многократное снижение плотности нереста лососевых [16, 17], формируя специфические условия существования сообществ (ii). При содержании в грунте более 25–30 % частиц мельче миллиметра интенсивность фильтрации воды падает ниже критических для развития эмбрионов значений [2]. Средняя выживаемость икры тихоокеанских лососей в таких условиях не превышает 20 % [16].

Таким образом, все многообразие русел рек в пределах вулканических территорий может быть сведено к трем 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 лососевых рек [7, 18]. В целом содержание тепла в потоке определяется изменениями составляющих теплового баланса на вышележащем участке. Роль случайных изменений составляющих в формировании продольного градиента температуры водной массы ($\Delta\theta$), в том числе за счет точечного поступления термальных вод, возрастает с уменьшением размеров водотока [19]. На Камчатке в вулканических областях выходы термальных вод имеют широкое распространение. Наиболее высокотемпературные гидротермальные системы тяготеют к грабенам, кольцевым вулcano-тектоническим депрессиям и крупным кальдерам (Паужетка, Узон, Долина гейзеров, вулкан Академии Наук).

Тихоокеанские лососи *Oncorhynchus* не поднимаются на нерест в притоки с температурой воды выше 20 °C [20], гольцы *Salvelinus* — выше 14–15 °C. Молодь лососей характеризуется наиболее высокими темпами роста при температурах от 16 (кижуч — *O. kisutch*) до 19–20 °C (нерка — *O. nerka*, чавыча — *O. tshawytscha*) [21]. Дальнейшее повышение температуры сопровождается снижением способности к конкуренции за пищу и места обитания из-за физиологического стресса, возрастанием потребности в кислороде на фоне снижения его концентрации в воде и увеличения токсичности большинства поллютантов, ростом заболеваемости [22].

В целом большое число и температурное разнообразие источников подземного питания на фоне нестабильных погодных условий и частых осадков формируют сложную картину температурного режима камчатских рек. Фоновая температура нетермальных грунтовых вод на полуострове составляет около 5 °C. Водотоки, в питании которых исключительную роль играют холодные грунтовые воды, могут быть отнесены к группе холодных ключей ($\theta = 5\text{ °C}$) (рис. 3). Более крупные реки, в которых роль поступающих термальных вод невысока, характеризуются выраженным суточным ходом температуры ($\theta = 5\text{ °C} + \theta(A)$, где A — теплообмен с атмосферой). При достоверной роли термальных вод в формировании температурного режима (ii) суточный ход температуры в реках может проследиваться ($\theta = 5\text{ °C} + \theta(A) + \theta(B)$) или быть незаметным ($\theta = 5\text{ °C} + \theta(B)$, где B — теплообмен с грунтовыми водами), когда термальные воды играют в питании небольшого водотока исключительную роль. В последнем случае среднесуточная температура в межень, как правило, не опускается ниже 20 °C (iii), а фауна отличается низким разнообразием и значительной специализацией [3, 17].

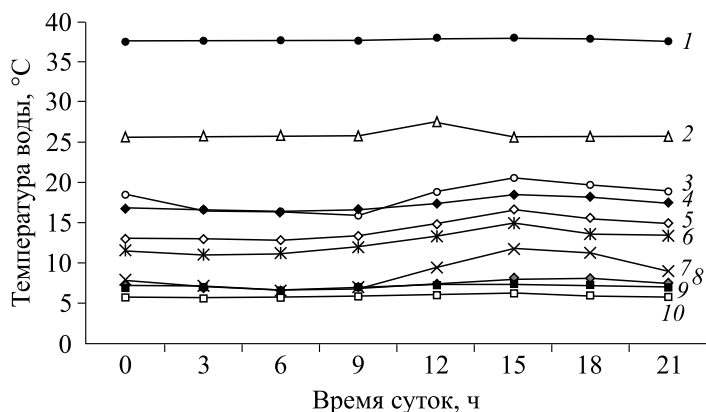


Рис. 3. Суточный ход температуры воды рек Камчатки в солнечный летний день.

Термальные водотоки: 1 — руч. Горячий Ключ (верхнее течение) (07.08.2010), 2 — руч. Горячий Ключ (нижнее течение) (08.08.2010). Водотоки с термальным питанием: 3 — р. Гейзерная (13.08.2010), 4 — руч. Теплый (05.08.2010), 5 — р. Ключевка (нижнее течение) (10.08.2006). Нетермальные водотоки и ключи: 6 — р. Ключевка (верхнее течение) (09.08.2006), 7 — руч. Короткий (16.08.2011), 8 — р. Бармотина (29.08.2010), 9 — руч. Начиловский (12.08.2006), 10 — руч. Веселый (21.08.2011).

Учет условий формирования сообществ при разном температурном режиме позволяет разделить водотоки на следующие группы: нетермальные реки, в том числе 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 [23]. Общая минерализация и обогащение ионно-солевого состава поверхностных вод происходят в процессе размыва рыхлых пирокластических отложений, выщелачивания эффузивных пород, растворения тонкодисперсных пеплов, поступления термальных растворов и т. д. 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 [24]. В острых тесах на молоди чавычи минимальный сублетальный эффект наблюдался уже при концентрации меди и цинка в воде 0,011 и 0,093 мг/л соответственно [25]. Совместное действие этих металлов оказывает аддитивный эффект. Поступление в вулканические водотоки самородной серы и сероводорода вызывает замещение гидрокарбонатных вод на сульфатные и закисление среды. Хронический сублетальный эффект у лососей регистрируется при pH = 6,0 [26], хотя даже при pH = 6,4 у самок тихоокеанских лососей и гольцов может наблюдаться катастрофическое угнетение полового поведения.

Многокомпонентный состав камчатских вод и антагонистическое действие некоторых токсикантов, например тяжелых металлов и селена [27], 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 путем 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 0,08–0,09 мг/л (или) с pH < 6,0, где рыба и подавляющее число таксонов беспозвоночных отсутствуют. 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).

Экологическая классификация рек вулканических территорий Камчатки. Обобщение сведений о степени проявленности специфических гидрологических характеристик, обусловленных вулканической деятельностью, позволяет говорить о формировании в пределах вулканических территорий Камчатки трех типов речных экосистем (табл. 1).

Таблица 1

Характеристика экологических классов рек вулканических территорий Камчатки

Тип реки	Рыбное население	Водный сток	Мутность воды	Русла рек	Температурный режим	Токсичность и pH
I. Обычные реки (без вулканических проявлений)	Типичное (4–8 видов молоди и жилых форм, нерест — 3–5 видов анадромных лососей)	Постоянный (i)	Низкая, в среднем <30 мг/л (i)	Доля пирокластического материала минимальна, в межень образуется аллювиальная отмостка (i)	Нетермальные водотоки (i)	Фоновая региональная концентрация токсичных веществ, нейтральное значение pH (i)
II. Реки с вулканическими проявлениями	Трансформированное (1–5 видов молоди и жилых форм, нерест — 1–4 вида анадромных лососей)	С кратковременным или внутрисуточным пересыщением (ii)	Постоянно повышенная, в межень >10 мг/л, в среднем >30 мг/л (ii)	Сложены пирокластическим материалом, подвижное дно (ii)	Теплые водотоки (увеличение температуры на 5–10 °С в результате выходов термальных вод (ii))	Превышение фоновых концентраций нескольких поллютантов (ii)
III. Вулканические реки	Отсутствует или предельно деградировавшее (один жилой вид)	С сухим руслом большую часть года (iii)	Очень высокая, постоянно >100 мг/л (iii)	Абсолютно неустойчивые в лахаровых долинах (iii)	Термальные водотоки с постоянной температурой >20 °С (iii)	Хронические летальные концентрации поллютантов и(или) pH <6,0 (iii)

Таблица 2

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

Экологический тип реки	Группы рек	Водный сток	Мутность воды	Русла рек	Температурный режим	Токсичность и pH
I	Лососевые (а)	i*	i	i	i	i
II	Пересыхающие (б)	ii	i, реже ii	i или ii	i	i, реже ii
	Мутные (в)	i	ii, редко iii	ii	i	ii
	Замутненные (г)	i	ii	i	i	i
	С измененным руслом (д)	i	i	ii	i	i или ii
	Теплые (е)	i	i	i, реже ii	ii	ii
III	Сухие (ж)	ii и iii	iii	iii	i	ii, реже iii
	Термальные (з)	i	i	i	iii	ii
	Кислые (токсичные) (и)	i	ii, реже i	i	i, реже ii	iii

Примечание. Примеры водотоков и их принадлежность вулканическим территориям (нумерацию территорий см. рис. 1):

а — р. Камбальная (самостоятельный бассейн, 2); р. Жировая (самостоятельный бассейн, 3); р. Крупенинская (бассейн р. Налычева, 4); руч. Короткий Ключ (бассейн р. Тихой, 6) и т. д.;

б — р. Гаванка (бассейн р. Авачи, 4); руч. Извилистый (бассейн р. Тихой, 6); ручьи Ипукик, Тумхан и Китхажинец (бассейн р. Быстрой), реки Кунча, Кашкан, Урилка, Денохонокая (бассейн р. Камчатки);

в — реки Мутная и Фальшивая (самостоятельные бассейны, 3); р. Мутная-Авачинская (бассейн р. Налычева, 4); р. Мутная (самостоятельный бассейн, 6); руч. Бараний (бассейн р. Балхач, 7);

г — руч. Подгорный (бассейн р. Асачи, 1); руч. Козельский (самостоятельный бассейн, 4); р. Комарова (самостоятельный бассейн, 6); руч. Шумный (бассейн р. Перевальной, 7);

д — руч. Семейный (бассейн р. Асачи, 1); р. Бармотина (бассейн р. Старый Семячик, 5); руч. Ольховый (бассейн р. Тихой, 5);

е — р. Третья Речка (самостоятельный бассейн, 2); ручьи Теплый и Лебяжий (Семячикский лиман, 5); р. Гейзерная (бассейн р. Шумной, 5); р. Ключевка (бассейн р. Быстрой);

ж — руч. Сухие Речки (бассейн р. Авачи, 4); р. Таунищиц (бассейн р. Жупанова, 6); водотоки, дренирующие Ключевскую группу вулканов (бассейн р. Камчатки);

з — руч. Быстрый (бассейн р. Паужетки, 2); руч. Котел (бассейн р. Фальшивой, 3); руч. Горячий Ключ (самостоятельный бассейн, 5);

и — р. Правая Фальшивая (бассейн р. Фальшивой, 3); руч. Кислый (бассейн р. Мутной, 6); руч. Конгломератовый (бассейн р. Озерная Восточная, 8).

* См. текст и табл. 1.

Тип I характеризует реки, где отсутствуют выраженные явления пересыхания, повышения мутности и температуры речных вод; наблюдаются низкие концентрации токсикантов; русла не испытывают значительного воздействия поступающего пирокластического материала. Отсутствие значимых проявлений вулканизма (i) в гидрологических характеристиках определяет образование типичного рыбного сообщества.

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 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 (тип II). Наконец, в условиях экстремальных значений (iii) хотя бы одного из факторов наблюдается исчезновение или выраженная деградация ихтиофауны (тип III).

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.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

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 явления пересыхания, повышенные значения мутности и температуры воды, неустойчивость русел и форм донного рельефа, а также повышенное содержание токсикантов и сложный химический 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. Трем вариантам формирования ихтиофауны соответствуют выделенные экологические типы рек вулканических территорий Камчатки. Предложенные разработки востребованы для определения природного фонового (техногенно неизменного) статуса водотока при оценке воздействия различных видов хозяйственной деятельности.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (мол_а_вед 12-05-33090 и а 14-04-01433) и Российского научного фонда (14-17-00155).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ермакова А. С. Русловые процессы рек Камчатки: Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 2009. — 26 с.
2. Леванидов В. Я. Экосистемы лососевых рек Дальнего Востока // Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. — Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1981. — С. 3–21.
3. Чалов С. Р., Есин Е. В., Айзель Г. В. Гидрологические факторы формирования ихтиофауны рек вулканических территорий (на примере рек Семьячического района, Камчатка) // Вод. ресурсы. — 2014. — Т. 41, № 2. — С. 1–11.
4. Есин Е. В., Сорокин Ю. В. Жилая кунджа *Salvelinus leucomaenis* из термального ручья, впадающего в Семьячический лиман (Кроноцкий заповедник, Камчатка) // Вопр. ихтиологии. — 2011. — Т. 52, № 2. — С. 207–214.
5. Чалов С. Р., Ермакова А. С., Есин Е. В. Речные заломы: распространение, руслоформирующая деятельность, экологическая роль // Вестн. МГУ. Сер. 5. География. — 2010. — № 6. — С. 25–31.

6. **Есин Е. В., Леман В. Н., Сорокин Ю. В., Чалов С. Р.** Массовый нерест горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* на северо-востоке Камчатки в 2009 году и последующая выживаемость ее зародышей // *Вопр. ихтиологии.* — 2012. — Т. 52, № 4. — С. 446–455.
7. **Stanford J. A., Lorang M. S., Hauer F. R.** The shifting habitat mosaic of river ecosystems // *Verh. Intern. Verein. Limnol.* — 2005. — N 29. — P. 123–136.
8. **Ермакова А. С.** Водный режим как фактор русловых процессов на реках Камчатки // *Общие, экологические и инженерные аспекты изучения гидрологических, русловых и эрозионных процессов.* — М.: Изд-во Моск. ун-та, 2008. — С. 74–80.
9. **Rolls R. J., Leigh C., Sheldon F.** Mechanistic effects of low-flow hydrology on riverine ecosystems: ecological principles and consequences of alteration // *Freshwater Sci.* — 2012. — Vol. 31, N 4. — P. 1163–1186.
10. **Lake P. S.** Ecological effects of perturbation by drought in flowing waters // *Freshwater Biology.* — 2003. — Vol. 48. — P. 1161–1172.
11. **Русанов В. В., Зюсько А. Я., Ольшванг В. Н.** Состояние отдельных компонентов водных биоценозов при разработке россыпных месторождений дражным способом. — Свердловск: Изд-во УрО АН СССР, 1990. — 123 с.
12. **Чалов С. Р.** Речные наносы в формировании биоценозов лососевых рек // *Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова.* — Владивосток: Дальнаука, 2011. — Вып. 5. — С. 571–579.
13. **Lloyd D. S., Koenings J. P., LaPerriere J. D.** Effects of turbidity in fresh waters of Alaska // *N. Am. Journ. Fisheries Manag.* — 1987. — Vol. 7. — P. 18–33.
14. **Gregory R. S., Northcote T. G.** Surface, planktonic, and benthic foraging by juvenile chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) in turbid laboratory conditions // *Can. Journ. Fish. Aquat. Sci.* — 1993. — Vol. 50. — P. 233–240.
15. **Алексеевский Н. И., Чалов С. Р.** Гидрологические функции разветвленного русла. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 2009. — 240 с.
16. **Леман В. Н.** Экологическая и видовая специфика нерестилищ тихоокеанских лососей р. *Oncorhynchus* на Камчатке // *Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова.* — Владивосток: Дальнаука, 2003. — Вып. 2. — С. 12–34.
17. **Есин Е. В., Сорокин Ю. В., Чебанова В. В.** Экосистема термального ручья, впадающего в морской залив (Кроноцкий биосферный заповедник, Камчатка) // *Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова.* — Владивосток: Дальнаука, 2011. — Вып. 5. — С. 150–158.
18. **Petchey O. L., McPhearson P. T., Casey T. M., Morin P. J.** Environmental warming alters food-web structure and ecosystem function // *Nature.* — 1999. — Vol. 402. — P. 69–72.
19. **Mosley M.** Variability of water temperatures in the braided Ashley and Rakaia rivers // *New Zealand Journ. Mar. Freshwat. Res.* — 1983. — Vol. 17. — P. 331–342.
20. **Смирнов А. И.** Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1975. — 334 с.
21. **Brett J. R., Clarke W. C., Shelborn J. E.** Experiments on thermal requirements for growth and food conversion efficiency of juvenile Chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha* // *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.* — 1982. — Vol. 1127. — 29 p.
22. **Beschta R. L., Bilby R. E., Brown G. W. et al.** Stream temperature and aquatic habitat: fisheries and forestry interactions // *Streamside Management: Forestry and Fishery Interactions,* Seattle, Univ. of Wash. Inst. of Forest Resources Contribution. — 1987. — Vol. 57. — P. 191–231.
23. **Соколов И. А.** Вулканизм и почвообразование. — М.: Наука, 1979. — 222 с.
24. **Redding J. M.** DNA synthesis after exposure to heavy metals in the testis of the spiny dogfish // *Aquatic Toxicology: Mechanisms and Consequences (Symp. Proceed.).* — Vancouver: UBC, 2002. — P. 27–30.
25. **Finlayson B. J., Verrue K. M.** Toxicities of copper, zinc, and cadmium mixtures to juvenile chinook salmon // *Trans. Amer. Fish. Soc.* — 1982. — Vol. 111, N 5. — P. 645–650.
26. **Almer B., Dickson W., Ekstrom E.** Effects of acidification on Swedish lakes // *Ambio. Journ.* — 1974. — Vol. 3. — P. 330–366.
27. **Ates B., Orum I., Talas Z. et al.** 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.* — 2008. — Vol. 34, N 1. — P. 53–59.

Поступила в редакцию 13 марта 2014 г.