

Государственный Комитет Российской Федерации по рыболовству

Всероссийский научно-исследовательский институт

морского рыбного хозяйства и океанографии

На правах рукописи

УДК 597. (28)

Живоглядов Андрей Александрович

Структура и механизмы функционирования рыбных сообществ
малых нерестовых рек острова Сахалин

Специальность - 03.00.10. "Ихтиология"

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва – 2001

Работа выполнена во Всероссийском научно-исследовательском институте морского рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО)

Научный руководитель – доктор биологических наук
О. Ф. Гриценко

Официальные оппоненты:

Защита состоится “ ” _____ 2001 г. на заседании диссертационного совета Д. 117. 01. 02 при Всероссийском научно-исследовательском институте морского рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО).

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Всероссийского научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО).

Автореферат разослан “ ” _____ 2001 г.

Учёный секретарь

диссертационного совета

Введение

Актуальность темы. В настоящее время отмечается рост интереса к исследованиям биологических систем как целостных объектов, обладающих особыми свойствами, отличными от свойств составляющих их элементов (Одум, 1986а; Бигон, 1989; Гиляров, 1990; Жирмунский, Кузьмин, 1990; Общая биогеосистемная экология, 1993; Проблемы анализа..., 1983; Шилов, 1997; Яблоков, Юсуфов, 1998; Glova, 1986 и др.). При таком подходе немаловажной проблемой становится недостаточная изученность многих биоценозов. Это относится и к сообществам рыб (Мочек, 1987; Northcote, 1995), причём особенно остро такая проблема стоит для ихтиоценов о. Сахалин. Имеющиеся работы (Бурлаченко, 1997; Гриценко, 1969, 1973, 1974; Гриценко, Малкин, 1974; Гриценко, Чуриков, 1977; Ключарева, 1964, 1965, 1967; Никифоров, 1987; Никифоров, Гришин, 1989; Сафронов, Никифоров, 1995, Сафронов, 2000 и др.), как правило, либо вовсе не анализируют системные взаимоотношения и этологические особенности видов рыб, либо рассматривают эти вопросы на ограниченном материале и в качестве второстепенных тем. Кроме того, в них исследуются главным образом виды и сообщества озёр и крупных рек, несмотря на то, что основу гидросети острова (более 90%) составляют малые реки.

Между тем, рассмотрение вопроса о структуре и механизмах функционирования сообществ рыб малых лососёвых рек Сахалина может помочь в решении целого ряда проблем как теоретических, так и практических задач, касающихся охраны природы. Промысла и рыбоводства. Так, до сих пор нет единого мнения о роли гольцов рода *Salvelinus* в формировании численности лососёвых стад, недостаточно освещены особенности сезонного распределения, трофических отношений и поведения рыбного населения лососёвых рек в пресноводный период жизни (Воловик, Гриценко, 1970; Гриценко и др., 1980; Канидьев, 1966б; Карпенко, 1998; Рослый, Новомодный, 1996; Савваитова, 1961). Изучение особенностей взаимоотношений гольцов и молоди тихоокеанских лососей в речной период жизни представляет несомненный интерес в свете дискуссий о филогении и систематике родов *Salvelinus* и *Oncorhynchus* (Савваитова, 1973; Гриценко, 1975, 1990; Глубоковский, 1995). Это может способствовать выяснению тонких механизмов протекания процесса эволюции и полнее раскрыть пути развития и становления исследуемых таксонов (Яблоков, Юсуфов,

1998). Без проведения подобных исследований нельзя узнать экологическую ёмкость рек и, соответственно, нельзя определить оптимальные объёмы искусственного разведения лососей.

Сообщества рыб малых рек Сахалина, составленные небольшим числом видов, хорошо подходят для решения упомянутых вопросов. В уловах из малых рек, притоков первого порядка и верховьев крупных рек присутствуют одновременно не более 8-ми видов (обычно от 3-х до 5-ти). Первое место по частоте встречаемости и биомассе на 1 м² занимают представители семейства Salmonidae (ручьевая мальма *Salvelinus curilus* (Pallas), кунджа *Salvelinus leucomaenis* (Pallas), молодь симы *Oncorhynchus masou* (Brevoort), молодь кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) и молодь сахалинского тайменя *Parahucho perryi* (Brevoort)) - самые типичные и активные биокомпоненты экосистем лососёвых рек (Леванидов, 1981; Сафронов, Никитин, 1999; Сафронов, 2000).

Экологические предпочтения, трофические связи и особенности пространственного распределения указанных видов изучены недостаточно подробно, особенно для малых рек Сахалина, что может быть существенным препятствием на пути ведения рационального лососёвого хозяйства.

Цель работы – получение представления о сообществах рыб Сахалина как о целостном природном явлении, выделение структурных элементов ихтиоценов, описание существующих между ними связей и механизмов взаимодействия.

Научная новизна и практическая ценность. В результате проведённого исследования получены следующие данные, имеющие теоретическую и практическую ценность: изучены экологические предпочтения ручьевой мальмы, кунджи, молоди кижуча, молоди тайменя, молоди и карликовых самцов симы. Описаны поведенческие особенности указанных видов, изучена этологическая и пространственная структура рыбных сообществ малых рек и её сезонная динамика. Детально исследовано посезонное распределение рыбного населения малых рек Сахалина и взаимосвязь жизненного цикла видов-резидентов с жизненным циклом видов-мигрантов, проанализированы их пространственные и трофические взаимоотношения. Подсчитано количество производителей горбуши, кеты, симы, заходящих в изучаемые нами малые реки, оценено количество видов-резидентов в исследованных реках.

Объём работы. Диссертация состоит из 1-й вводной главы, 2-й главы, в которой излагаются методы сбора, обработки и анализа материала, 3-й главы, где даётся характеристика места работы, 4-й главы, в которой рассматривается макрораспределение

рыбного населения малых рек и его динамика, 5-й главы, где обозначены особенности экологии и этологии наиболее массовых видов малых сахалинских рек, 6-й главы, посвящённой питанию изучаемых рыб, Заключение, Приложение и списка литературы, включающего 232 источника, 92 из которых на иностранных языках. Диссертация изложена на 205 страницах, содержит 13 таблиц и 15 рисунков.

1. Материалы и методы

Данные собраны на трех малых реках о. Сахалин: р. Ударница (юго-восточное побережье, бассейн оз. Тунайча), р. Айруп (юго-восточное побережье, п-ов Пузина, бассейн оз. Айруп) и р. Кирпичный Ключ (левый приток р. Тымь, северо-восточный Сахалин). Особенности динамики пространственного распределения исследовалось в основном летом и осенью, частью - в конце весны и начале зимы 1997-1999 гг. Ежегодно проводили пять съемок рек Ударница и Айруп и одну-две - р. Кирпичный Ключ. Первая съемка (май-июнь) отражает постзимовальное распределение, вторая (июнь-июль) - распределение при летнем нагуле (летняя межень), третья (август-сентябрь) - распределение во время начала захода производителей тихоокеанских лососей, четвертая (сентябрь-октябрь) - предзимовальное и пятая (ноябрь-декабрь) - зимовальное распределение рыб. Съемки р. Кирпичный Ключ сделаны в августе, сентябре и октябре. Каждая река была условно разделена на три участка - верхнее течение (первый участок), средняя часть (второй участок), нижнее течение (третий участок). На каждом участке выбрано по два наиболее типичных отрезка русла, включающие плес, пережат и яму (облавливавшиеся в разные сезоны). Площадь каждого отрезка приблизительно равна 100 м². Расчёт площади каждый сезон производился заново, с учётом изменения уровня воды. Перед проведением обловов участки расчищали и огораживали стальной мелкоячейной сеткой-рабицей и мелкоячейной делью. Рыбы облавливались с помощью мальковой волокуши (длина 2,5 м, ячея в крыльях 10x10 мм, в кутке 5x5 мм), мелкоячейных жаберных сетей (длина 5 м, ячея 20 мм), ставных ловушек, сачка и крючковой снасти. Улов разбирали по видам и по размерным группам. В первую размерную группу вошли рыбы до 10 см (длина тела измерялась по Смитту), вторую составили особи длиной от 11 до 20 см, третью - более 20 см. Описание сезонного распределения основано на материалах за 1998-й год, как наиболее полных, данные других лет им не противоречат.

При расчётах количества рыб, основанных на результатах обловов мальковой волокушей, использовали общепринятую формулу З. М. Аксютинной (1968):

$$N = Q x / k q,$$

где N – общее количество рыб, Q – площадь облавливаемого участка, x – средний улов за один замёт, q – площадь зоны облова, k – коэффициент уловистости, равный отношению количества рыбы в улове ко всему количеству рыбы в зоне облова, и колебавшийся от 0,4 (в низовье) до 0,7 (в средней и верхней части русла рек).

Наибольшее количество наблюдений выполнено в июне–августе 1998–1999 гг, кроме того, наблюдения проводились в разные сезоны 1997–1999 гг. Рыбы визуально разделялись на ряд размерных групп, аналогично тому, как это делалось при проведении обловов. На каждой реке устраивалось по шесть контрольных площадок, две в верховье, две в средней части и две в низовье. Одна площадка на каждом участке русла располагалась на глубоководном плесе или яме, другая – на мелководном плёсе или на перекате. Наблюдения проводились с берегов и отмелей рек, в местах, где глубина не превышала 1 м, в ясные, безоблачные дни, в светлое время суток. Регистрация начиналась только после того, как все рыбы принимали постоянные позиции в толще воды (что происходило в течение 2-х – 3-х часов). Охотничьи точки и границы индивидуальных участков отмечались помещёнными на дно метками, затем производилось измерение расстояния от меток до соседних участков и ближайших укрытий. Перемещения, акты агрессии и пищевого поведения всех рыб, входящих в состав наблюдаемой территориальной группировки, отмечались на планшете. Регистрировались случаи миграций рыб с соседних участков и транзита через участок. Порядок доминирования определялся в процессе наблюдений подсчетом актов пищевого поведения каждой особи каждого вида при сбрасывании выше по течению различных пищевых объектов (икра горбуши, воздушные и наземные насекомые). Кроме того, подсчитывались акты агрессии, и отмечалась видовая принадлежность их инициаторов.

Всего произведено 51 наблюдение за 32 агрегациями различного типа.

Для выяснения особенностей взаимовлияния видов друг на друга были проведены полевые эксперименты по искусственному созданию территориальных группировок. Место проведения экспериментов – р. Ударница, время – двухнедельный период в середине июля (до начала хода производителей тихоокеанских лососей) 1998 и 1999 гг. В верховье реки (1-й участок) были огорожены стальной мелкоячейной сеткой два участка: один – плес и яма, другой – перекат и частично мелководный плес. Наибольшая глубина первого (затишного) участка составила 0,67 м., скорость течения изменялась от 0,05 м/сек до 0,4 м/сек. Наибольшая глубина второго

(быстротекущего) участка составила 0,25 м, скорость течения изменялась от 0,3 до 0,6 м/сек. Для эксперимента были отловлены по пять особей 2-й размерной группы мальмы, кунджи и по пять особей молоди (1-я размерная группа) кунджи, мальмы, симы, кижуча, карликовых самцов симы. Из уловов сачка и ловушек отбирались преимущественно рыбы в хорошем состоянии, схожие по размерам. После отлова они выдерживались в небольшом садке на протяжении шести часов, затем с помощью сачка помещались в огороженный участок, по следующей схеме (*первый этап*): сначала помещали одну рыбу, отмечая ее положение через 0,5 и 1 час, к ней подсаживали еще одну особь того же вида, отмечая ее положение через 0,5 часа, затем еще одну, и так до пяти конспецифичных особей. За созданным таким образом территориальным сообществом проводили наблюдения, аналогичные наблюдениям за естественными сообществами. Далее все рыбы извлекались, и на экспериментальном участке создавалось территориальное сообщество рыб другого вида. Рыбы ссаживались отдельно по видам и по онтогенетическим группам (молодь младших возрастов отдельно от молоди старших возрастов и производителей). На *втором этапе* создавалось двувидовое территориальное сообщество по следующей схеме: кунджа-мальма, кунджа-сима, кунджа-кижуч, мальма-сима, мальма-кижуч, сима-кижуч. Сначала ссаживались попарно по одной рыбе каждого вида (например, кунджа-мальма), затем по две каждого вида (две кунджи-две мальмы), далее добавлялись по две рыбы каждого вида до создания группировки в десять особей (пять кундж - пять мальм). После чего все рыбы отлавливались, и создавалось другое территориальное сообщество. Молодь кунджи, мальмы и симы во втором этапе не участвовала. На *третьем этапе* создавалось смешанное территориальное сообщество путем одновременного ссаживания всех видов и всех имевшихся в нашем распоряжении онтогенетических групп. Описанные этапы эксперимента проводились как на первом (затишном), так и на втором (быстротекущем) участках. В конце эксперимента все рыбы подвергались полному биологическому анализу.

Питание рыб изучалось в разные сезоны 1997-1999 гг. Изучение суточного ритма питания проведено на р. Ударница, в период с 20 по 23 июля 1998 года и с 12 по 14 июля 1999 года, до начала нерестового хода лососей. Пробы отбирались в течение 2-х суток через каждые 2 часа. Станция сделана в обоих случаях на одном и том же месте, в среднем течении реки. При отборе проб рыба подразделялась на ряд размерных групп так же, как при проведении обловов и наблюдений.

Желудки и кишечники рыб фиксировались в 4%-м растворе формалина, затем обрабатывались камерально с использованием бинокля МБС-9 счетно-весовым методом (Методическое пособие..., 1974; Руководство..., 1961, Руководство..., 1986). Всего для изучения особенностей питания было проанализировано 832 экз. кунджи, 493 экз. ручьевой мальмы, 345 экз. молоди и карликовых самцов симы и 335 экз. пестряток кижуча.

Суточная станция для изучения динамики дрейфа беспозвоночных проводилась в период с 13 по 14 июля 1999 года в среднем течении реки Ударница. Глубина реки Ударница в точке облова составила 0,4 м, скорость течения – 0,55 м/сек, температура воды колебалась от +9,5 °С (6 часов утра) до +15,0 °С (в 20 часов). Для отлова дрейфующих организмов применялась ловушка из газа № 16, с входным отверстием площадью 1,9 м² и длиной 1,2 м. Ловушка устанавливалась так, что бы её верхний край был не ниже 5 см от поверхности воды, примерно посередине створа, на участке с наибольшей глубиной (0,5 м) и скоростью течения (0,9 м/сек). Ширина русла реки в месте установки ловушки составила 2,1 м. Экспозиция ловушки равнялась 10 минутам. Пробы брались в 6.00, 7.00, 8.00, 9.00, 10.00, 12.00, 14.00, 16.00, 18.00, 20.00, 22.00, 23.00, 24.00, 01.00, 03.00, 04.00, 05.00 часов. Собранный материал фиксировался 4%-м раствором формалина.

2. Характеристика района работ

На территории Сахалина количественно преобладают малые реки (длиной не более 25–30 км), составляющие 99% рек острова (Гриценко и др., 1987; Онищенко, 1987). Это в большинстве своем горные и предгорные водотоки (особенно свойственные бассейнам р. Тымь и оз. Тунайча), по совокупности условий являющиеся типичными лососевыми водоёмами с галечно-каменистым ложем, быстрым течением (более 1 м/сек) и холодной водой (Леванидов, 1981; Смирнов, 1987; Шустов, 1995).

Место проведения наших работ – три малые реки о. Сахалин: р. Ударница (юго-восточное побережье, бассейн оз. Тунайча), р. Айруп (юго-восточное побережье, п-ов Пузина, бассейн оз. Айруп) и р. Кирпичный Ключ (приток р. Тымь).

Река Ударница берёт начало с северо–западных склонов Тонино-Анивского хребта (стекает с г. Айруп и г. Ударница), имеет длину водотока 15 км, площадь водосбора 25,8 км² (Ресурсы поверхностных вод СССР, 1973). В неё впадает один правый приток длиной примерно 3 км. Средняя ширина основного русла реки в меженный период 2,5 - 3,2 м, при минимальной 0,3 м и максимальной 5,1 м. Наибольшие глубины (до 2,3 м) отмечены на омутах нижней части русла.

Средняя часть и верховье, состоящие, в основном, из перекатов и мелководных плёсов, не имеют участков глубже 1,5 м. Скорость течения воды колеблется от 0,05 до 2,3 м/сек (преобладают скорости от 0,3 до 1,5 м/сек). Грунт - мелкая и средняя галька с примесью песка. В верховье реки имеются выходы почв, богатых соединениями железа, благодаря чему грунт верхней и средней частей русла окрашен в красноватый цвет. В низовье встречаются обширные илистые и глинистые участки, заросшие водной растительностью. Берега нижней части реки пологие, покрыты высокой травянистой растительностью, частью заболочены. При подъёме вверх по течению реки высокотравье вытесняется хвойными и лиственными деревьями, берега становятся высокими, кое-где - обрывистыми, число заболоченных участков уменьшается. Река Ударница в нижней части сообщается ручьём Рыбоводным с небольшим озером Моховым, и образует три малых (длина 3,8 - 5,0 м, в межень пересыхают) и одну большую (длина 11,5 м, глубина в межень до 1,1 м) старицы. В верхней части река делится на несколько притоков.

Река Айруп составляет большую часть водосбора оз. Айруп, соединенного протокой с заливом Мордвинова. Стекает с северо-западных склонов горы Айруп, имеет два правых притока. Длина водотока равна 8 км (Ресурсы поверхностных вод СССР, 1973). Ширина русла колеблется от 3,5 м в нижней части до 0,5 м в верховье при средней ширине 1,2 - 1,5 м. Зарегистрированные скорости течения воды - от 0,1 до 2,5 м/сек, преобладающие скорости находятся в диапазоне 0,7-1,2 м/сек. Наибольшие глубины приходятся на нижнюю часть, где встречаются ямы глубиной до 2,1 м. Ложе реки состоит из крупной и средней гальки, примесь песка незначительна. Практически отсутствует водная растительность, заиленные участки появляются только в нижней части русла. Правый берег пологий, в нижней части реки сильно заросший белокопытником, медвежьей дудкой и кустарниковыми растениями, левый берег высокий, покрытый типичной тёмнохвойной тайгой. Имеет одну глубокую (до 2,1 м), но недлинную (3,0 м) старицу, расположенную в средней части.

Река Кирпичный Ключ начинается на восточных склонах хребта Берёзового, имеет длину примерно 12 км. Ширина реки колеблется от 0,5 до 5,5 м, скорость течения - от 0,03 до 0,7 м/сек. Глубина водотока на большей части русла не превышает 0,7 м. Преобладающие глубины - 0,3-0,5 м. Основные элементы русла - ямы и плёсы с медленным (0,3-0,4 м/сек) течением. Перекаты попадаются редко. Грунты - сильно заиленные пески с изредка встречающимися выходами мелкой гальки. Берега пологие, заросшие кустарником и высокотравьем. Древесная растительность представлена лиственными и хвойными породами. В месте впадения в р. Тымь и на протяжении 300-500 м вверх по течению всё русло р. Кирпичный Ключ покрыто водной растительностью.

В обследованных реках наиболее массовыми являются следующие мигрантные и резидентные виды: горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) заходит в реку Айруп и в р. Ударница, в р. Кирпичный Ключ подходы незначительны; кета *Oncorhynchus keta* (Walbaum) отмечена только в реке Айруп; популяция кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) в реке Ударница имеет искусственное происхождение, его молодь выпускается в эту реку Охотским рыбноводным заводом с 1991 года, в р. Кирпичный Ключ пестрятки кижуча естественного воспроизводства встречаются часто, в р. Айруп отсутствуют. Сима *Oncorhynchus masou* (Brevoort) воспроизводится в р. Ударница, в р. Айруп подходы незначительны, в р. Кирпичный Ключ встречается только её молодь. Ручьевая мальма *Salvelinus curilus* (Pallas) обитает во всех трёх реках, кунджа *Salvelinus leukomaenis* (Pallas) - только в реках Айруп и Ударница. Представители рода *Tribolodon* - крупночешуйная краснопёрка-угай *Tribolodon hakuensis* (Gunther) и сахалинская краснопёрка-угай *Tribolodon ezoe Okada et Ikeda* заходят исключительно в реку Айруп. Довольно значительные различия в ихтиофауне рек Айруп и Ударница, расположенных недалеко друг от друга, объясняются тем, что ход видов-мигрантов в р. Ударница регулируется в результате работы Охотского рыбноводного завода. Помимо указанных видов, преобладающих по массе и количеству, встречаются и другие, не столь значимые для рыбного сообщества малых рек (миноги рода *Lethenteron*, сибирский усатый голец *Barbatula toni* (Dybowski), бычки родов *Cottidae* и *Eleotridae*), в нашей работе они не рассматриваются.

3. Сезонное распределение рыб малых нерестовых рек о-ва Сахалин

Закономерности сезонной динамики пространственного распределения наиболее массовых видов рыб в исследованных реках оказались схожи, что позволило выделить четыре общих для этих водоёмов временных периода:

I. Весна (май-начало июня). При повышении температуры воды и увеличении длины светового дня ручьевая мальма и молодь симы начинают заселять верхнюю и среднюю части русла малых рек. Мальма в этот период встречается преимущественно на первом и втором участках, составляя от 30 до 47% улова. Пестрятки симы, как и мальма, держатся в верховье (41% улова). В средней части русла (р. Ударница) попадаются серебрянки симы (до 6%).

В низовье (реки Айруп и Ударница) преобладают кунджа (до 10-ти %) и молодь кижуча (82%, только в реке Ударница). Мальмы и молоди симы в этой части рек не найдено. На других участках реки кунджа и пестрятки кижуча попадались очень редко. Мальки кунджи (длиной 20-30 мм)

ловились в верховье рек, на мелководе, где они образовывали совместные стайки с мальками других рыб (мальмы, симы).

На этот период приходится скат молоди горбуши и кеты. Молодь горбуши в наших уловах отсутствовала, поскольку она скатывается в тёмные часы суток. Молодь кеты попадалась в реке Айруп.

В это же время происходит нерестовая миграция крупночешуйной краснопёрки-угая, скапливающейся в средней (11%) и верхней (41%) частях русла рек. В реку Ударница *T. hakuensis* не заходит, очевидно, из-за наличия в устье этой реки рыбоучётного заграждения. Замечено, что стаи мальмы следуют за нерестовыми стайками крупночешуйной краснопёрки, поднимающимися в верховье рек.

II. Начало-середина лета (июнь-начало августа). Продолжается процесс заселения верхней и средней частей рек. Помимо мальмы (от 16 до 100%) и молоди симы (от 4 до 41%) на этих участках появляются кунджа (от 19 до 21%) и молодь кижуча (2%). Большая часть популяции ручьевой мальмы сосредоточена в верховье малых рек (на первом участке).

Кунджа встречается по всему течению малых рек, предпочитая третий участок (31-35%). В верховье кунджи (исключая мальков длиной менее 100 мм, составляющих до 21% улова) практически нет.

В р. Ударница пестрятки кижуча попадались при обловах всех трех участков русла. На первом участке их было немного (не более 2%), на втором участке – гораздо больше (43%), на третьем кижуч численно преобладал (53%). В низовье, помимо пестряток, отловлены серебрянки кижуча. Покатной молоди других видов не найдено.

Начинается заход в реки производителей сахалинской краснопёрки-угая (до 62% на втором и 46% на третьем участках реки Айруп). Начиная с июля, наблюдаются случаи массового нереста этого вида. Вероятно, нерестовая миграция краснопёрки *T. ezoe* в какой-то степени стимулирует перемещение кунджи вверх по течению, поскольку нами наблюдались совместные стайки кунджа+краснопёрка, поднимающиеся вверх по течению реки Айруп. При испуге краснопёрка уходила вверх по течению, кунджа – вниз.

Другой вид краснопёрки, *T. hakuensis*, единично попадает в р. Айруп в течение всего лета на третьем участке, на других участках отсутствует. В реке Ударница производителей *T. ezoe*, так же, как и *T. hakuensis*, обнаружено не было.

III. Конец лета–осень (август-октябрь). Начинается массовая нерестовая миграция в малые реки производителей проходных видов (в обследованных водоёмах это горбуша, кета, сима). Основное количество рыб-резидентов и молоди проходных видов перемещается в верхнюю и среднюю части русла, на нерестилища видов-мигрантов. После гибели отнерестившихся производителей лососей происходит икрометание у гольцов (мальмы и кунджи).

Судя по некоторым косвенным признакам (вылов производителей с ярко выраженной преднерестовой окраской, изменение степени зрелости гонад), нерест мальмы происходит в конце октября – начале ноября на втором-третьем участках русла малых рек. Количество зрелых мальм на этих участках в конце октября достигает 20-25 шт. на 100 м².

Почти вся кунджа во время массового захода лососей находится на первом (14% от улова) и втором (до 27%) участках. После того, как отнерестившиеся лососи погибают, на втором участке русла происходит нерест кунджи (середина сентября-конец октября). Плотность зрелых производителей кунджи на нерестилищах достигает 7-10 шт. на 100 м².

Нерест сахалинской краснопёрки-угая к августу практически заканчивается.

IV. Конец осени–начало зимы (конец октября-начало декабря). После завершения нереста тихоокеанских лососей и гольцов (кунджи и мальмы) резидентная часть рыбного населения начинает зимовальную миграцию. Рыбы образуют зимовальные стаи на глубоких ямах в низовье малых рек и в придаточных водоёмах, соединяющихся с этими реками.

Мальма сосредотачивается в нижней части второго и на третьем участках. Кунджа и мальма первой размерной группы образовывали более плотные скопления, чем старшие рыбы. Молодь кунджи обитала совместно с красноперкой. В низовье р. Ударница на одних участках с мальмой встречалась молодь сими.

Кунджи на этих же участках было несколько больше. Наибольшая плотность зимовальных скоплений отмечена для молоди кижуча в реке Ударница. Молодь мальмы встречалась небольшими скоплениями в нижней части второго и верхней части третьего участков, совместно с молодью сими. Молодь кунджи находилась на одних участках с пестрятками кижуча, образуя совместные стайки.

Как видно из приведённых выше данных, разные виды на протяжении вегетационного сезона занимают различные участки русла малых рек. Так, основное количество ручьевой мальмы большую часть года обитает на первом и, частично, на втором участках (в верховье и средней части) русла малых рек. Там же находится основная масса молоди сими всех размерных групп.

Кунджа и молодь кижуча, напротив, предпочитают главным образом нижнюю и среднюю части русла, перемещаясь в верховье только во время массового захода производителей проходных видов.

4. Микрораспределение рыб

В малых реках Сахалина рыбы-резиденты большую часть года проводят в скоплениях (иначе называемых агрегациями и ассоциациями), причём в разные сезоны преобладают различные типы агрегаций. На основании литературных данных (Никольский, 1963; Мантейфель, 1980; Бигон и др., 1989а и б; Одум, 1986; Пупышев, 1987; Шилов, 1977, 1985, 1997; Харченко, Козлов, 1992; Glova, 1986 и др.) нами выделены следующие разновидности социальных структур:

Миграционные и зимовальные стаи (*активно-добровольные агрегации*);

Территориальные сообщества (*группировки, основанные на фиксированном пространственном контакте*).

Пищевые скопления (*активно-вынужденные агрегации*).

Все упомянутые способы организации встречаются в качестве элементов структуры ихтиоценов нерестовых рек Сахалина. Изменение сочетания этих элементов обеспечивает пластичность и смену способов использования окружающей среды (интенсивного и экстенсивного, по Шилову, 1977), что предоставляет больше возможностей для поддержания гомеостаза и адекватного функционирования каждой составляющей сообщество популяции.

Основной характеристикой различий в этологической структуре сообществ рыб исследуемых рек нами избрано преобладание в пространстве реки тех или иных типов социальной организации рыб. Смена главенствующих форм социальных структур рыбного населения обследованных водоёмов хорошо различается по периодам и совпадает с изменениями в пространственной структуре сообщества, описанными ранее.

I. Весна. Практически единственный тип социальной организации в это время - стайная, причём значительно преобладают миграционные стаи. Рыбы малоактивны, их оборонительные и агонистические реакции заторможены, пищевое поведение доминирует над оборонительным. Наибольшая активность второй и третьей размерных групп наблюдается в предрассветные часы (5-6 часов утра), первая размерная группа активна весь светлый период суток.

II. Начало-середина лета. Основная форма социальной организации – территориальные группировки, второстепенная - миграционные стаи. Рыбы проявляют как стайную, так и

территориальную модели поведения. При этом стайная модель поведения свойственна миграционным и пищевым (в местах нереста красноперки) скоплениям рыб, территориальный способ организации - скоплениям рыб в верховье и на тех участках средней и нижней части малых рек, где основным источником питания в это время, как и в верховье, являются сносимые потоком воды беспозвоночные. Оборонительные и агонистические реакции обострены, рыбы очень агрессивны.

Пространство реки используется интенсивно, рыбы распределены в нём наиболее равномерно. Пик активности всех размерных групп приходится на утренние и вечерние часы суток (9-11 часов утра и 20-22 часа вечера).

III. Конец лета–осень. Заход производителей тихоокеанских лососей и их массовый нерест. Интенсивная миграция вверх по течению, к местам нереста лососёвых, всего рыбного населения. Ведущие формы социальной организации – территориальная, на участках, не затронутых нерестом, и стайная (пищевые скопления), на участках, где нерестятся зашедшие из моря производители лососей.

В начале хода лососей отмечается разделение рек на участки с преобладанием стайной модели поведения (там, где уже происходит нерест лососей), и участки с преобладанием территориальной модели поведения (там, где нереста еще нет). В середине и конце нерестового хода лососей наблюдается сосредоточение почти всего рыбного населения в верхней части рек и исчезновение зон территориального поведения.

Преобладает пищевое поведение, результатом чего является почти круглосуточная активность рыб-резидентов, уменьшение агрессивности и силы оборонительных реакций, приводящее к образованию плотных скоплений ручьевой мальмы, кунджи и молоди лососей в доступных для хищников местах.

IV. Конец осени–начало зимы. Происходит образование зимовальных скоплений в низовье малых рек. Рыбы малоактивны, пищевые и агрессивные реакции заторможены, преобладает оборонительное поведение. Стаи рыб собираются на глубоких закоряженных ямах, предоставляющих им хорошие укрытия. Схожие особенности поведения в зимний период были отмечены другими авторами для некоторых родственных видов (Шустов, 1995, Alanara, Brannas, 1997; Heggens et al., 1993).

Для понимания закономерностей образования скоплений необходимо изучение поведения особей видов, слагающих ихтиоценоз малых нерестовых рек Сахалина, как по отдельности, так и в

совокупности. Для этого проведены полевые наблюдения за естественными территориальными сообществами и полевые эксперименты по созданию искусственных территориальных сообществ. Цель проведения экспериментов и наблюдений - выяснение места, занимаемого в сообществе видами и их онтогенетическими группировками, меж- и внутривидовой иерархии, а так же экологических предпочтений различных особей и видов.

В результате наблюдений выявлены предпочитаемые разными видами и размерными группами рыб малых рек условия, такие, как *скорость течения и глубины*. Эти предпочтения практически не меняются на протяжении года. Наиболее чётко различие в местообитаниях проявлялось весной и во время летней межени (I-й и II-й периоды).

Ручьевая мальма (вторая и третья размерные группы) и молодь симы (вторая размерная группа) показали наибольшую реофильность, в 87% случаев придерживаясь участков с большими скоростями течения (0,3-1,2 м/сек) и меньшими глубинами (от 0,2 до 0,5 м). Пестрятки кижуча (всех размерных групп) и кунджа (второй и третьей размерных групп) в 91% случаев предпочитали местообитания с малыми скоростями течения (0,05 - 0,4 м/сек) и большими глубинами (0,3 - 1,5 м).

Молодь всех видов первой размерной группы (за исключением кижуча) в присутствии рыб старших возрастов предпочитала мелководные участки с быстрым течением (72% наблюдений), в отсутствие - глубоководные участки (97% наблюдений).

При определении *иерархии и доминирования* мы руководствовались распространённым мнением о том, что в территориальных группировках доминантные особи и виды обладают приоритетом в потреблении пищи (Hartman, 1965; Hunt, 1975; Gibson, 1988; Hudhes, 1992).

При рассмотрении межвидовой иерархии сделан вывод, что доминантами в условиях верховий (быстрое течение и малые глубины) следует признать мальму и молодь симы. На долю мальмы разных размерных групп в этих условиях приходилось 58% пищевых актов, на долю молоди симы - 25%. Кунджа потребляла только 9% пищи, пестрятки кижуча - 8%. В условиях низовий (слабое течение и относительно большие глубины) доминировали молодь кижуча и кунджа. На долю молоди кижуча приходилось 42% пищевых актов, кунджи - 31%, молоди симы - 24%, мальмы - 3%.

Наиболее агрессивной во всех наблюдениях была кунджа (в среднем 16 актов агрессии в час, в 63% случаев именно кунджа начинала первой проявлять антагонистическое поведение), наименее - мальма (в среднем 3 акта агрессии в час, в 7% случаев инициировала антагонистическое поведение). Причем, если у мальмы преобладала фронтальная демонстрация, то у кунджи -

преследование. Второе место по агрессивности заняли пестрятки кижуча (в среднем 9 актов агрессии в час, 21% инициации агрессивных актов, преобладает преследование). На третьем месте находились пестрятки симы (в среднем 5 актов агрессии в час, 9% начала актов антагонистического поведения, преобладает фронтальная демонстрация).

При рассмотрении внутривидовой иерархии отмечено, что рыбы 1-й размерной группы обычно занимали самую нижнюю иерархическую ступеньку в территориальных сообществах. Мальмы 2-й размерной группы доминировали над более мелкими рыбами своего вида в 37% случаев, кунджи – в 51% наблюдений. Крупные пестрятки кижуча потребляли пищу чаще, чем мелкие сородичи, в 70% наблюдений, молодь симы – в 32% случаев.

Помимо экологических предпочтений и иерархической структуры скоплений нами изучались форма и размеры охотничьих участков исследуемых видов и их изменения по временам года. Это делалось для выяснения вопроса о возможной плотности заселения разных биотопов в разные сезоны.

Выявлены следующие закономерности: охотничьи участки, расположенные на медленном течении (от 0,05 м/сек до 0,2 м/сек) имели круглую форму. Участки рыб, обитающих на течении средней силы (от 0,3 м/сек до 0,5 м/сек) были овальными. Участки обитателей быстрого течения (от 0,6 до 1,2 м/сек) принимали форму сильно вытянутого эллипса.

Максимальных размеров индивидуальные территории достигали в период летней межени, минимальными размеры были ранней весной и поздней осенью. Зимой постоянных охраняемых участков у рыб малых рек нами не отмечено.

Абсолютные величины площади индивидуальных участков были следующими:

- ручьевая мальма - от 0,1 м² до 0,3 м²;
- кунджа - от 0,1 до 0,4 м²;
- молодь симы - от 0,1 до 0,4 м²;
- молодь кижуча - от 0,2 до 0,8 м².

Для вычленения видовых особенностей поведения, свободных от влияния конкурирующих видов, был проведен полевой эксперимент по созданию искусственных территориальных сообществ.

В качестве ноль-гипотезы принято допущение, что все рыбы будут стремиться в отсутствие конкурентов занять место у поверхности воды, в зоне наиболее быстрого течения, где несет

наибольшее количество дрефта. Это предположение оправдалось лишь частично. На всех этапах эксперимента виды проявляли следующие склонности:

ручьевая мальма предпочитала находиться у дна (зачастую в контакте с грунтом) в мелководной зоне быстрого течения.

Кунджа избирала глубоководную зону медленного течения. При этом она находилась у дна, но занимала контактные микростации гораздо реже, чем мальма.

Молодь симы находилась в мелководной зоне быстрого течения, но, в отличие от мальмы, всегда у поверхности воды.

Молодь кижуча перемещалась в глубоководную часть зоны медленного течения, занимая позицию у поверхности воды.

Молодь тайменя всегда занимала участок медленного течения, предпочитая находится в укрытии.

Таким образом, *мальма* и *молодь симы* населяют преимущественно участки с быстрым течением, *кунджа*, *молодь кижуча* и *тайменя* - участки с медленным течением. Описанные предпочтения действуют как в составе скоплений, так и в случае изолированных особей.

Следует отметить, что экологические предпочтения исследуемых видов тесно связаны с особенностями их пространственного распределения. Так, *мальма* и *молодь симы*, предпочитающие быстрое течение и малые глубины и доминирующие в этих условиях, осваивают верховье малых рек раньше других рыб и мигрируют на зимовальные местообитания, расположенные в низовье, позже других видов. *Кунджа* и *молодь кижуча*, избирающие большие глубины и меньшие скорости течения, распространяются в верховье позже *мальмы* и *симы* и раньше мигрируют в низовье при наступлении холодов.

Стайный образ жизни у рыб-резидентов исследованных рек превалирует при миграциях, наступлении неблагоприятных условий и при наличии изобильных локальных источников пищи (весна, осень, зима). Территориальная модель поведения задействуется в периоды относительной стабильности окружающих условий (начало-середина лета). Её активизация связана с недостатком пищи в это время (сообщество существует исключительно за счёт вещества, поступающего с суши, Леванидов, 1981) при высокой скорости метаболизма и значительной пищевой активности рыб, обусловленной хорошим прогревом воды (Шустов, 1995).

5. Особенности питания

Как известно, экосистема лососевых рек отличается простотой генеральных пищевых связей (Жадин, 1950; Леванидов, 1987; Шустов, 1995) и относительной бедностью кормовых ресурсов (Никольский, 1974). Основой кормовой базы для населения лососевых рек служат сносимые течением воздушные, наземные и водные реофильные насекомые, а так же их личинки, составляющие большую часть дрефта беспозвоночных (Hartman, 1965; Hunt, 1975; Богатов, 1994; Жульков, Шершнева, 1975; Леванидова, 1982; Чебанова, 1992). Для уточнения закономерностей суточного ритма миграций беспозвоночных и состава дрефта исследуемых рек на р. Ударница была проведена суточная станция. Минимальное количество мигрирующих беспозвоночных отмечено в утреннее время – 6 часов утра, максимальное - в 4 часа ночи. Общее количество беспозвоночных, пронесённое через 1 м² поперечного сечения реки, составило за сутки 19440 экземпляров. Их биомасса равнялась 2527,2 г. Общая биомасса дневного бентоса, прошедшего через 1 м² поперечного сечения реки за 18 часов светлого времени суток, составила 1123,3 г. при количестве экземпляров 8641 шт. Общая биомасса ночного бентоса, пронесённого за 6 часов темноты через 1 м² поперечного сечения реки, равнялась 1403,9 г., при количестве 10799 шт. Таким образом, ночью было снесено организмов в 1,2 раза больше, чем днём, при биомассе большей в 1,3 раза.

В ночном дрефте преобладали личинки ручейников (родов *Limnophilus* и *Phryganopsyshe*, 67% от биомассы ночного бентоса), ракообразные *Gammarus koreanus* и *Eogammarus kygi* (21% от биомассы) и личинки подёнок родов *Baetus* и *Ephemerella* (9%, из них 8,6% пришлось на вид *Ephemerella (Drunella) aculea*). Остальные организмы составили 3% от биомассы беспозвоночных, дрейфовавших ночью. В дневном дрефте чаще встречались ракообразные (родов *Gammarus* и *Eogammarus*, 47% от биомассы дневного дрефта), личинки ручейников р. *Limnophilus* и р. *Phryganopsyshe* (31% от биомассы дневного дрефта), имаго воздушных и наземных насекомых (жуки и двукрылые, 11%), личинки подёнок р. *Ephemerella* (5%). Биомасса остальных организмов не превысила 6% от биомассы дневного дрефта.

Ориентируясь на преобладающие в желудках гольцов и молоди тихоокеанских лососей пищевые компоненты, можно выделить четыре временных периода, совпадающих с изменениями в пространственной и этологической структуре сообществ рыб исследуемых рек, описанными выше.

1. Весна – основным пищевым компонентом является скатывающаяся молодь тихоокеанских лососей (горбуши, кеты, симы), второстепенным – воздушные насекомые (индексы наполнения желудков колеблются от 115,8 до 1500,2 ‰).

2. Начало-середина лета – рыбы питаются дрейфом, воздушной и водной его фракциями. Во время нереста красноперки *Tribolodon ezoë* в районе нерестилищ мальма, молодь симы и кунджа переходят на потребление её икры, а так же беспозвоночных, вырытых из грунта нерестящимися производителями (индексы наполнения желудков колеблются от 327,8 до 740,0 ‰).

3. Конец лета–осень – питание икрой тихоокеанских лососей. В реках, где заход лососей невелик (р. Ударница, р. Кирпичный Ключ), продолжается потребление дрейфа (индексы наполнения желудков колеблются от 314,2 до 1287,5 ‰).

4. Конец осени–начало зимы – питание ракообразными (родов *Gammarus*, *Eogammarus*). В питании крупных особей кунджи и мальмы встречаются мелкие рыбы других видов (индексы наполнения желудков колеблются от 119,2 до 690,5 ‰).

Весной и осенью (1-й и 3-й периоды, соответственно) в периоды локального обилия пищи, наблюдается значительное сходство состава пищи всех видов, вместе с высокими баллами наполнения желудков, тогда как в период летней межени и в конце осени пища более разнообразна, а индексы наполнения желудков гораздо меньше. Это свидетельствует об увеличении напряженности конкуренции между гольцами и молодь тихоокеанских лососей во 2-й и 4-й периоды и значительном снижении её в 1-й и 3-й периоды.

Ритм суточной активности изучался для рыб р. Ударница. Мальки исследованных видов питались в течение всего светового дня, начиная с рассвета (5-6 часов утра) и до сумерек (2 часа вечера). Наивысшая интенсивность питания мальмы 2-й и 3-й размерных групп приходилась на утренние часы (с 5 до 10 часов), кунджи 2-й и 3-й размерных групп – на вечерние (с 8 до 22 часов), симы 2-й размерной группы – на начало-середину дня (с 9 до 13 часов). Снижение пищевой активности рыб 2-й и 3-й размерных групп наблюдалось примерно с 12 до 15 часов, тогда как молодь всех видов 1-й размерной группы с меньшей интенсивностью продолжала питаться и в это время.

Наибольшие индексы наполнения желудков у всех видов рыб приходились на светлое время суток, с 6 до 22 часов. Общий для всех видов и онтогенетических группировок пик наполнения

отмечен в 22 часа – время наступления сумерек. В темное время суток интенсивность питания снижалась довольно сильно, однако питаться рыбы не прекращали, судя по нахождению в желудках рыб “ночных” проб свежезаглоченных организмов. Наиболее резкое падение индексов наполнения замечено у сима 1-й и 2-й размерных групп, у мальмы 2-й и 3-й размерных групп и сеголеток кижуча (1-я размерная группа). Кунджа всех размерных групп после некоторого спада питания с 22 до 2 часов начинала питаться в период с 2 до 5 (мальки) и с 5 до 9 часов (2-я и 3-я размерные группы). Желудки молоди кижуча 2-й размерной группы имели хорошее наполнение в течение всего темного периода (с 22 до 5 часов). Необходимо заметить, что общие пики наполнения желудков исследуемых видов рыб были близки к периодам увеличения интенсивности дрефта беспозвоночных, пришедшихся на 6-7 часов утра и на 23 часа вечера – 1 час ночи.

Молодь кижуча и сима потребляла преимущественно взрослые формы жуков и двукрылых, тогда как ручьевая мальма во всех случаях предпочитала личинок ручейников. Кунджа питалась более разнообразно, чем другие обитающие с ней совместно виды, поедая как имаго и личинок двукрылых и жуков, так и водных личинок амфибиотических насекомых.

Следует отметить, что совпадают периоды наибольшего наполнения желудков ручьевой мальмы и увеличения интенсивности дрефта личинок ручейников. Помимо этого, степень наполнения желудков молоди кижуча и сима увеличивается с усилением интенсивности дрефта воздушных и наземных насекомых, происходящим утром и вечером (7-9 и 18-20 часов). Желудки кунджи имеют большую степень наполнения в вечерние часы (21-23 часа), что совпадает с общим увеличением интенсивности дрефта.

В годовом цикле у рыб малых рек имеется два периода откорма, соотносящихся с поступлением органического вещества из моря (весна - скат молоди лососей, вторая половина лета-начало осени – нерест производителей лососей и краснопёрок) и два критических периода, во время которых сообщество существует за счёт вещества, поступающего с суши (первая половина лета, межень) и ресурсов, накопленных во время вегетативного периода (зима – начало весны). В период летней межени, когда интенсивность метаболизма рыб высока (Шустов, 1995), а доступного корма сравнительно немного (Леванидов, 1981), наблюдается расхождение по различным местообитаниям видов со схожими спектрами питания (кижуч-сима; кунджа-кижуч; кунджа-сима) и расхождение спектров питания для видов с близкими местами обитания (сима-мальма; кунджа-мальма). Это расхождение усиливается временной дифференциацией в суточной ритмике питания

разных видов и разных онтогенетических групп. В это время в пространстве реки доминирует территориальный способ социальной организации.

Преобладание стайного поведения в пространстве реки соотносится с наличием локальных источников корма. Весной это скат молоди горбуши, кеты, сима, летом – нерест красноперок р. *Tribolodon*, осенью – массовый нерест тихоокеанских лососей р. *Oncorhynchus*.

6. Выводы

1. Элементарной структурной единицей сообщества рыб малых нерестовых рек Сахалина при рассмотрении их на временных интервалах менее года являются онтогенетические стадии (молодь до ската, покотная молодь, производители и др., по Кольцову, 1995), характеризующиеся определёнными размерами и системой взаимоотношений с окружающей средой (экологической нишей).

2. Максимальных значений биомасса ихтиоценоза малых рек о. Сахалин достигает в конце лета-начале осени, формируясь, в основном, проходными рыбами родов *Oncorhynchus* и *Salvelinus*. Минимальный уровень биомассы наблюдается зимой, он поддерживается зимовальными скоплениями рыб родов *Salvelinus*, *Oncorhynchus*, *Parahucho* и *Tribolodon*. Все перемещения рыб-резидентов прямо или косвенно связаны с нерестовыми миграциями рыб родов *Oncorhynchus* и *Tribolodon*.

3. В летне-осенний период наиболее продуктивны верхняя и средняя части русла, где нагуливаются ручьевая мальма, молодь сима и молодь кунджи. Там же находятся нерестилища тихоокеанских лососей и гольцов. В нижнем и среднем течении в летне-осенний сезон нагуливаются молодь кижуча, кунджа, молодь тайменя. В зимний период наибольшая плотность и биомасса рыбного населения приходится на нижнюю часть рек, где сконцентрированы зимовальные скопления гольцов, тайменя, дальневосточных красноперок и молоди тихоокеанских лососей.

4. Расхождение (как макро-, так и микропространственное) по различным местам обитания во время летней межени для видов со схожими спектрами питания (кижуч-сима; кунджа-кижуч; кунджа-сима) и расхождение спектров питания для видов с близкими местами обитания (сима-мальма; кунджа-мальма) имеет адаптивное значение. Такой механизм снижает интенсивность внутри- и межвидовой конкуренции в условиях ограниченного количества корма, и основан на территориальной модели поведения (Панов, 1983; Adams, Hutingford, 1996; Titus, 1990).

5. В годовом цикле у рыб малых рек имеется два периода откорма, соотносящихся с поступлением органического вещества из моря (весна - скат молоди лососей, вторая половина лета - осень – нерест производителей лососей и краснопёрок) и два критических периода, во время которых рыбное сообщество существует за счёт вещества, поступающего с суши (первая половина лета, межень) и ресурсов, накопленных во время вегетативного периода (зима – начало весны). При этом наиболее напряжённые пищевые отношения отмечаются именно в период летней межени, во время наибольшей разделённости рыбного сообщества.

5. В периоды локального обилия корма (весной это скат молоди горбуши, кеты, симы; летом – нерест красноперок р. *Tribolodon*; осенью – массовый нерест тихоокеанских лососей р. *Oncorhynchus*) территориальное поведение сменяется стайным. При этом отмечаются значительные перемещения (главным образом вверх по течению) рыбного населения малых рек в составе смешанных стай.

6. Вегетативный сезон завершается общей зимовальной миграцией всех видов рыб, населяющих малые реки, и образованием зимовальных скоплений в низовьях рек. В условиях снижения интенсивности метаболизма и сопутствующего уменьшения остроты конкуренции (Шустов, 1995) преобладает ночной образ жизни и стайная модель поведения, направленные на увеличение устойчивости к неблагоприятным факторам (Alanara, Brannas, 1997; Gregory, Griffith, 1996; Heggens et al., 1993).

7. Существование сообщества во многом обеспечивается чередованием стайной и территориальной моделей поведения, а так же за счёт расхождения экологических предпочтений видов. Это расхождение обуславливает разделение ихтиоценоза на две взаимосвязанные части (ихтиоцен верховой и ихтиоцен низовой) и ослабление таким образом конкурентных отношений в критические периоды. Целостность сообщества рыб малых рек поддерживается нерестовыми миграциями проходных видов и сезонными перемещениями видов резидентных.

Список опубликованных работ по теме диссертации

Живоглядов А. А. Структура и механизмы функционирования рыбных сообществ малых нерестовых рек Сахалина. Тезисы докладов II-й региональной конференции по актуальным проблемам морской биологии, экологии и биотехнологии студентов, аспирантов и молодых учёных. Владивосток. Изд-во ДВГУ. 1999. С. 27.

Живоглядов А. А. Некоторые структурные и функциональные особенности сообществ рыб трёх малых лососёвых рек Сахалина // Учёные записки СахГУ. 2001. Вып. 2. С. 30-36.

Живоглядов А. А. Сезонное распределение рыб малых нерестовых рек Сахалина. В печати.