

## Ихтиология

УДК 579.08.591.9

### РАЗНООБРАЗИЕ И ДИНАМИКА РЫБНЫХ СООБЩЕСТВ В БАССЕЙНАХ ГОРНЫХ ПРИТОКОВ АМУРА

А. Л. Антонов

Институт водных и экологических проблем ХФИЦ ДВО РАН  
680000 г. Хабаровск, ул. Дикопольцева, 56, e-mail: antonov@ivep.as.khb.ru  
Поступила в редакцию 15.08.2022

Исследовано ценотическое разнообразие ихтиофауны на водосборах горных рек бассейна Амура. Всего обследовано 60 участков водотоков, 5 горных озер и 6 пойменных водоемов. Выделено 6 основных типов сообществ, в том числе речных: верховой, “средних” частей, “нижних” частей, малых горных притоков первого порядка крупных равнинных рек. Озерные сообщества представлены двумя основными типами ихтиоценозов: горных озер и пойменных водоемов. В составе речных сообществ найдено 30 видов рыб и один вид миног; сообщества пойменных водоемов включают 8 видов, горных озер – 6. Основу речных сообществ составляют *Barbatula toni*, *Cottus szanaga*, *Brachymystax tumensis*, виды рода *Thymallus*, а также *Rhynchocypris lagowskii* и *Phoxinus phoxinus*. В пойменных водоемах доминируют *Rhynchocypris percniurus*, *Perccottus glenii*, *Misgurnus mohoity*, в некоторых – *Rhynchocypris czekanowskii*. В горных озерах – *Barbatula toni*, *Cottus szanaga*, *Brachymystax tumensis*. Представлена также информация о сезонной динамике речных сообществ.

**Ключевые слова:** ихтиофауна, разнообразие, речные рыбные сообщества, озерные ихтиоценозы, горные водосборы, бассейн Амура.

DOI: 10.47021/0320-3557-2022-7-26

#### ВВЕДЕНИЕ

В бассейне Амура преобладает горный рельеф [Никольская, 1972] (Nikolskaya, 1972), в связи с чем большинство его притоков имеют горный характер. Видовое разнообразие ( $\alpha$ -разнообразие) ихтиофауны в бассейнах этих рек выявлено достаточно полно [Antonov, 2012], однако разнообразие сообществ ( $\beta$ -разнообразие) и его динамика остаются почти не исследованными. В ряде публикаций упоминается в основном видовой состав ихтиоценозов рек [Никольский, 1956 (Nikolsky, 1956); Леванидов, 1959, 1969 (Levanidov, 1959, 1969); Тугарина, Храмцова, 1981 (Tugarina, Khramtzova, 1981); Семенченко, Золотухин, 1992 (Semenchenko, Zolotukhin, 1992); Экосистемы..., 1997 (Ekosistemy..., 1997); Шедько, 1998 (Shedko, 1998); Семенченко, 2001 (Semenchenko, 2001); Михеев, 2006, 2010 (Mikheev, 2006, 2010); Михеев, 2008; Михеев, Вдовиченко, 2009 (Mikheev, 2008; Mikheev, Vdovichenko, 2009); Горлачева, Афонин, 2010, 2011 (Gorlacheva, Afonin, 2010, 2011); Афонина, Афонин, 2015 (Afonina, Afonin, 2015); Ан-

тонов, 2018 (Antonov, 2018); Antonov, 2012, 2017]. В последние два десятилетия в горной части бассейна р. Амур значительно возрос уровень антропогенного воздействия (гидростроительство, добыча полезных ископаемых, строительство линейных сооружений, вырубка лесов, лесные пожары и др.), что представляет угрозу для разнообразия ихтиофауны. Между тем горная ихтиофауна, по сравнению с равнинной, более специализирована и менее устойчива к изменениям среды [Никольский, 1953 (Nikolsky, 1953)]. Сохранение разнообразия ихтиофауны должно осуществляться на всех уровнях организации живого, в том числе и на биоценотическом, а также на уровне популяций и внутривидовых форм [Павлов и др., 1994 (Pavlov et al., 1994); Павлов, 2011 (Pavlov, 2011)].

Цель настоящего сообщения – дать характеристику разнообразия рыбной части водных сообществ в бассейнах горных притоков р. Амур.

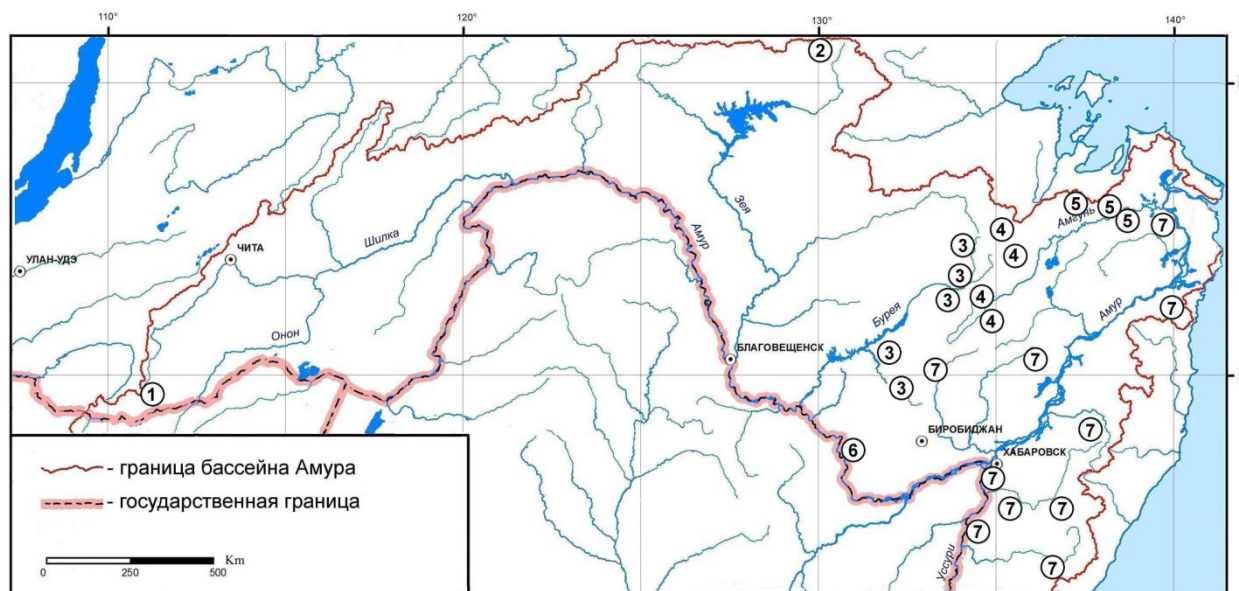
#### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал собран в периоды открытой воды с 1975 г. по 2021 г. в семи горных районах бассейна Амура: “Онон”, “Верхняя Зея”, “Верхняя Буря”, “Верхняя Амгунь”, “Нижняя Амгунь”, “Хинган”, “Нижний Амур и Усури” (см. рисунок, табл. 1). Выделение этих районов обусловлено особенностями условий обитания

и распространения видов в первую очередь хариусов и лососей, ареалы которых имеют специфические черты. В этих районах были обследованы участки (длиной  $\geq 1$  км) типичных горных водотоков: 1) верховья, – 8–44 км от истока; всего 24 участка; 2) “средние” участки, – 43–210 км от истока, 17 участков; и 3)

“нижние” – 94–340 км от истока, 10 участков. Принадлежность участка к той или иной группе, особенно к группам “средние” и “нижние”, определялась не только удаленностью его от истока, но и комплексом других факторов: прежде всего, геоморфологическими и гидрологическими параметрами водотока и составом сообществ.

В пределах районов “Хинган” и “Нижний Амур и Уссури” были обследованы 9 малых горных притоков первого порядка больших равнинных рек – Амура и Уссури на участках в 0.5 км от устьев и выше с учетом размеров и характера притока. В большинстве этих районов были также обследованы и водоемы двух типов – горные озера (5) и пойменные водоемы (6).



**Рисунок.** Районы исследований (основные участки): 1 – “Онон”; 2 – “Верхняя Зeya”; 3 – “Верхняя Бурея”; 4 – “Верхняя Амгунь”; 5 – “Нижняя Амгунь”; 6 – “Хинган”; 7 – “Нижний Амур и Уссури”.

**Figure.** Research regions (main areas): 1 – “Onon”; 2 – “Upper Zeya”; 3 – “Upper Bureya”; 4 – “Upper Amgun”; 5 – “Lower Amgun”; 6 – “Khinggan”; 7 – “Lower Amur and Ussuri”.

**Таблица 1.** Районы, сроки исследований и краткая характеристика обследованных водных объектов

**Table 1.** Region, terms of researches and a brief description of surveyed water bodies

| Район<br>Area   | Водный объект,<br>участок<br>Water body, reach | Месяц, год<br>Month, year | Координаты<br>центра<br>Reach center<br>coordinates | Высота н.у.м., м;<br>уклон на участке, м/км<br>Elevation above sea level, m; slope of river bed, m/km | Расстояние<br>от истока, км<br>Distance from<br>the source of<br>the river, km |
|-----------------|--|---------------------------|---|---|--|
| Онон<br>Onon    | р. Букукун-2 **<br>Bukukun R.                  | 09. 2003, 2007            | 49°25'31"N,<br>111°09'23"E                          | 1120; 3.0   | 43   |
|                 | р. Нижний Джермолтай*<br>Nizhnyi Jermoltay R.  | 09. 2003                  | 49°27'08"N,<br>111°02'54"E                          | 1375; 4.2   | 20   |
|                 | р. Агуца**<br>Agutsa R.                        | 09. 2003                  | 49°39'54"N,<br>111°25'35"E                          | 1102; 4.0   | 44   |
|                 | р. Кыра***<br>Kura R.                          | 09. 2003                  | 49°38'16"N,<br>111°45'25"E                          | 938; 2.5  | 115  |
|                 | р. Букукун-1*<br>Bukukun R.-1                  | 09. 2007                  | 49°36'47"N,<br>111°01'08"E                          | 1447; 15.0  | 16   |
|                 | оз. Букукунское lake<br>Bukukunskoe            | 09. 2007                  | 49°42'11"N,<br>111°02'29"E                          | 1885  | –  |
|                 | старица р. Букукун<br>Bukun R., oxbow          | 09. 2007                  | 49°26'54"N,<br>111°09'23"E                          | 1134  | –  |
| Верхняя<br>Зeya | р. Ток-2 **<br>Tok R.-2                        | 07–08.2009,<br>07. 2014   | 55°42'07"N,<br>129°33'03"E                          | 942; 6.5  | 61   |
| Upper<br>Zeya   | р. Ток-1*<br>Tok R.-1                          | 07. 2014                  | 55°37'38"N,<br>130°01'36"E                          | 1126; 7.5   | 24   |

| Район<br>Area  | Водный объект,<br>участок<br>Water body, reach   | Месяц, год<br>Month, year                           | Координаты<br>центра<br>Reach center<br>coordinates | Высота н.у.м., м;<br>уклон на участке, м/км<br>Elevation above sea level, m; slope of river bed, m/km | Расстояние<br>от истока, км<br>Distance from<br>the source of<br>the river, km |
|--|--|---|---|---|--|
| Верхняя<br>Буряя<br>Upper<br>Bureya  | <b>р. Накит*</b><br><b>Nakit R.</b>  | 07. 2014  | 55°39'00"N,<br>130°05'44"E                          | 1240; 2.2   | 11   |
|  | <b>р. Малый Окоп*</b><br><b>Malıı Okopon R.</b>  | 07. 2014  | 55°40'38"N,<br>130°07'53"E                          | 1264; 1.9   | 10   |
|  | <b>оз. Окоп*</b><br><b>Lake Okopon</b>   | 07. 2014  | 55°40'42"N,<br>130°10'19"E                          | 1323  | -  |
|  | <b>Озеро в долине</b><br><b>р. Накит</b><br><b>Lake in the Nakit river<br/>valley</b>                      | 07. 2014  | 55°39'57"N,<br>130°03'18"E                          | 1311  | -  |
|  | <b>р. Правая Буряя-1*</b><br><b>Right Bureya R.-1</b>  | 08–09. 2000,<br>2012, 2014;<br>07. 2004;<br>06.2008 | 52°07'54"N,<br>134°17'44"E                          | 856; 6.5  | 43   |
|  | <b>р. Правая Буряя-2**</b><br><b>Right Bureya R.-2</b>   | Те же;<br>Same<br>+09.2016;<br>06.2018              | 51°41'39"N,<br>134°18'14"E                          | 595; 3.8  | 110  |
|  | <b>р. Левая Буряя-1*</b><br><b>Left Bureya R.-1</b>  | 08.1996, 2002,<br>07.2002, 2011                     | 51°58'39"N,<br>134°53'34"E                          | 850; 6.0  | 28   |
|  | <b>р. Корбохон*</b><br><b>Korbokhon R.</b>   | 08.1996   | 51°54'25"N,<br>134°59'08"E                          | 870; 8.5  | 22   |
|  | <b>р. Курайгагна*</b><br><b>Kuraıgagna R.</b>  | 07.2011   | 52°04'07"N,<br>134°57'09"E                          | 1012; 17.5  | 8  |
|  | <b>р. Левая Буряя-2**</b><br><b>Left Bureya R.-2</b>   | 06.1993,<br>2020;<br>08.2002,<br>2005; 09.2016      | 51°39'27"N,<br>134°22'23"E                          | 572; 4.2  | 92   |
|  | <b>озеро в пойме</b><br><b>р. Правая Буряя</b><br><b>Lake in the floodplain<br/>of the Right Bureya R.</b> | 08.2005, 2014                                       | 51°39'54"N,<br>134°16'46"E                          | 565   | –  |
|  | <b>р. Буряя***</b><br><b>Bureya R.</b>   | 06.1993,<br>07.2001                                 | 51°37'15"N,<br>133°14'07"E                          | 368; 1.8  | 1<br>210 км <sup>1</sup>   |
|  | <b>оз. Корбохон</b><br><b>Lake Korbokhon</b>   | 08.1996;<br>07.2002,2011;<br>06.2006, 2017          | 52°01'37"N,<br>135°04'47"E                          | 1180  | –  |
|  | <b>р. Ниман*</b><br><b>Nıman R.</b>  | 09.2000;<br>2014; 06.2008<br>и 2015;<br>08.2012     | 52°08'30"N,<br>134°13'15"E                          | 1025; 6.0   | 12   |
|  | <b>р. Ургал-1*</b><br><b>Urgal R.-1</b>  | 06.1993;<br>08.2005                                 | 51°20'16"N,<br>133°30'35"E                          | 520; 4.5  | 44   |
|  | <b>р. Ургал-2 ***</b><br><b>Urgal R.-2</b>   | 06.1993,<br>08.2002                                 | 51°05'32"N,<br>132°45'13"E                          | 294; 2.5  | 134  |
|  | <b>Озеро в пойме р. Ургал</b><br><b>Lake in the floodplain of<br/>the Urgal R.</b>                         | 06.1993,<br>08.2002                                 | 51°05'04"N,<br>132°42'47"E                          | 285   | –  |
| <b>р. Дубликан**</b><br><b>Dublıkan R.</b>   | Те же<br>Same  | 50°52'24"N,<br>132°52'26"E                          | 365; 3.0  | 78  |  |
| <b>р. Гуджал**</b><br><b>Gudjal R.</b>   | 06.2014,<br>07.2016  | 50°08'33"N,<br>132°58'36"E                          | 410; 2.5  | 60  |  |
| <b>р. Тырма ***</b><br><b>Turma R.</b>   | 07.2008,<br>07. 2015,2016  | 50°03'35"N,<br>131°51'04"E                          | 264; 2.4  | 250   |  |
| <b>Озеро в пойме р. Тырма</b><br><b>Lake in the floodplain of<br/>the Turma R.</b> | 07.2015  | 50°00'55"N,<br>132°02'27"E                          | 273   | –   |  |

| Район<br>Area  | Водный объект,<br>участок<br>Water body, reach                   | Месяц, год<br>Month, year                   | Координаты<br>центра<br>Reach center<br>coordinates | Высота н.у.м., м;<br>уклон на участке, м/км<br>Elevation above sea level, m; slope of river bed, m/km | Расстояние<br>от истока, км<br>Distance from<br>the source of<br>the river, km |
|--|--|---|---|---|--|
| Хинган<br>Khingan  | р. Помпеевка**<br>Pompееvka R.                                   | 06.2009                                     | 48°20'22"N,<br>130°49'43"E                          | 78; 2.2   | 70   |
|  | р. Каменушка****<br>Kamenushka R.                                | 06.2009                                     | 48°01'09"N,<br>130°44'37"E                          | 75; 8.5   | 11   |
| Верхняя<br>Амгунь<br>Upper<br>Amgun'                           | р. Маньчжурка****<br>Manchjurka R.                               | 06.2009                                     | 47°54'27"N,<br>130°54'23"E                          | 67; 2.5   | 30   |
|  | р. Мерек*<br>Merek R.  | 07.2001;<br>09.2002                         | 51°19'44"N,<br>134°35'27"E                          | 438; 9.5  | 24   |
|  | р. Герби*<br>Gerby R.  | 07.2000                                     | 51°19'44"N,<br>134°35'27"E                          | 920; 14.0   | 20   |
|  | оз. Бол. Сулук<br>Lake Big Suluk                                 | 09.2002                                     | 51°18'18"N,<br>134°20'36"E                          | 1331  | –  |
|  | р. Лучи*<br>Luchy R.   | 08.2004                                     | 52°08'48"N,<br>134°40'23"E                          | 707; 12.5   | 11   |
|  | р. Нимелен-1*<br>Nimelen R.-1                                    | 09.2008                                     | 52°47'38"N,<br>134°59'40"E                          | 650; 8.0  | 39   |
|  | р. Нимелен-2**<br>Nimelen R.-2                                   | 09.2008                                     | 52°37'06"N,<br>135°25'43"E                          | 418; 5.0  | 86   |
|  | р. Нимелен-3***<br>Nimelen R.-3                                  | 09.2008                                     | 52°37'06"N,<br>135°25'43"E                          | 302; 3.5  | 125  |
|  | р. Нилан**<br>Nilan R.   | 07.2012                                     | 52°47'38"N,<br>134°59'40"E                          | 188; 4.5  | 85   |
|  | р. Керби **<br>Kerby R.  | 10.2009                                     | 52°15'57"N,<br>135°26'11"E                          | 232; 3.5  | 105  |
| Нижняя<br>Амгунь<br>Lower<br>Amgun'                            | оз. Перевальное<br>Lake Pereval'noe                              | 08.2006                                     | 52°57'28"N,<br>135°13'51"E                          | 889   | –  |
|  | р. Березовая*<br>Berezovaya R.                                   | 07.1976;<br>08.1991                         | 52°46'08"N,<br>138°25'06"E                          | 43; 8.0   | 13   |
|  | р. Ошибочный*<br>Oshibochnyi R.                                  | 08.2001                                     | 52°54'35"N,<br>137°54'35"E                          | 212; 2.4  | 11   |
|  | р. Уркачик*<br>Urkachik R.                                       | 09.2021                                     | 53°05'43"N,<br>137°11'33"E                          | 209; 2.0  | 23   |
|  | р. Им-1**<br>Im R.-1   | 06–08.1975,<br>1976;<br>08.1991;<br>07.2015 | 52°45'17"N,<br>138°25'18"E                          | 32; 2.2   | 120  |
|  | р. Им-2***<br>Im R.-2  | Те же / Same                                | 52°47'31"N,<br>138°22'40"E                          | 25; 1.6   | 129  |
|  | старица в пойме р. Им<br>oxbow in the floodplain<br>of the Im R. | 07–08.1976                                  | 52°47'20"N,<br>138°22'18"E                          | 25  | –  |
| Нижний<br>Амур и<br>Уссури<br>Lower<br>Amur<br>and Us-<br>suri | р. Урми*<br>Urmy R.  | 06.2019                                     | 50°22'25"N,<br>134°12'48"E                          | 1002; 11.0  | 24   |
|  | р. Богбасу*<br>Bogbasu R.  | 07.2002, 2009                               | 49°22'59"N,<br>137°44'43"E                          | 277; 5.0  | 27   |
|  | р. Гобилли*<br>Gobilli R.  | 07–08.2001,<br>2003, 2009                   | 49°19'23"N,<br>138°33'42"E                          | 542; 5.5  | 34   |
|  | р. Анюй-1**<br>Анюй R.-1   | 06.1996,<br>07.1999                         | 48°51'40"N,<br>138°11'22"E                          | 456; 2.5  | 152  |
|  | р. Анюй-2***<br>Анюй R.-2  | Те же / Same,<br>+ 04.2001                  | 49°16'04"N,<br>136°44'52"E                          | 51; 2.0   | 340  |
|  | р. Чукен*<br>Chuken R.   | 06.2000                                     | 47°16'03"N,<br>136°56'37"E                          | 604; 7.0  | 30   |
| р. Хор-1**<br>Khor R.-1  | 08.1995,<br>07.1996  | 47°44'01"N,<br>136°36'59"E                  | 233; 2.3  | 210   |  |
| р. Хор-2***<br>Khor R.-2                                       | 08.1995,<br>07.2005  | 47°37'27"N,<br>135°47'56"E                  | 126; 2.0  | 285   |  |

| Район<br>Area | Водный объект,<br>участок<br>Water body, reach             | Месяц, год<br>Month, year  | Координаты<br>центра<br>Reach center<br>coordinates | Высота н.у.м., м;<br>уклон на участке, м/км<br>Elevation above sea level, m; slope of river bed, m/km | Расстояние<br>от истока, км<br>Distance from<br>the source of<br>the river, km |
|---------------|--|----------------------------|---|---|--|
|               | р. Кур***<br>Kur R.  | 07.2012                    | 49°32'14"N,<br>134°45'21"E                          | 128; 1.8  | 228  |
|               | р. Сукпай**<br>Sukpай R.                                   | 08–09.2002                 | 47°41'27"N,<br>137°29'25"E                          | 477; 3.2  | 61   |
|               | <b>р. Бикин**</b><br><b>Bikin R.</b>                       | 05–06.2003                 | 46°42'05"N,<br>137°14'06"E                          | 446; 2.6  | 130  |
|               | р. Яй-1*<br>Yai R.-1                                       | 07. 2005,<br>09. 2008–2014 | 51°07'49"N,<br>134°45'39"E                          | 217; 6.0  | 38   |
|               | р. Яй-2**<br>Yai R.-2                                      | Те же / Same               | 51°13'38"N,<br>139°48'47"E                          | 155; 2.8  | 66   |
|               | р. Яй-3***<br>Yai R.-3                                     | 08.1978,<br>07.2005        | 51°22'25"N,<br>140°07'24"E                          | 41; 2.5   | 94   |
|               | р. Бол. Бияк*<br>Big Biyak R.                              | 09.2011                    | 52°23'29"N,<br>139°40'02"E                          | 43; 4.5   | 24   |
|               | р. Половинка****<br>Polovinka R.                           | 07.1987;<br>08.2001        | 48°48'02"N,<br>134°50'53"E                          | 53; 1.8   | 11   |
|               | р. Быкова****<br>Bykova R.                                 | Те же / Same               | 48°17'44"N,<br>134°48'30"E                          | 45; 2.6   | 10   |
|               | р. Левая****<br>Left R.                                    | 05–07.1995                 | 48°15'30"N,<br>134°59'35"E                          | 161; 3.5  | 6  |
|               | р. Шивки ****<br>Shivky R.                                 | 07.1993;<br>08.2002        | 46°55'23"N,<br>134°22'52"E                          | 152; 1.8  | 7  |
|               | р. Акча****<br>Akcha R.                                    | 09.2006                    | 52°54'41"N,<br>140°38'02"E                          | 146; 1.9  | 16   |
|               | р. Кабачинская<br>Падь****<br>Kabachinskaya Pad'           | 08.1991                    | 52°54'41"N,<br>140°38'02"E                          | 11; 2.8   | 9  |
|               | р. Средняя Тараканов-<br>ка****<br>Srednaya Tarakanovka R. | 09.2006                    | 53°01'07"N,<br>140°39'37"E                          | 95; 2.0   | 8  |

**Примечание.** "\*" – верховья; "\*\*\*" – "средние" части рек, "\*\*\*\*" – "нижние" части рек, "\*\*\*\*\*" – малые горные притоки равнинных рек. Жирным шрифтом выделены участки, расположенные на территории заповедников и национальных парков. 1 – от истока р. Правая Бурея.

**Note.** "\*" – upper reaches, "\*\*\*" – "middle parts of rivers", "\*\*\*\*" – "lower parts of rivers"; "\*\*\*\*\*" – small mountain tributaries of lowland rivers. Bold type indicates areas located on the territory of nature reserves and national parks. <sup>1</sup> – from the source of the Right Bureya.

Поскольку в составе рыбных сообществ горных территорий региона представлены различные по своим экологическим особенностям виды, для их отлова использовали разные орудия лова – спортивную снасть (удочка, спиннинг) с различными приманками, ставные и сплавные сети (ячей 10–30 мм), вентерь (ячей 5–6 мм), мальковый невод (ячей в мотне 2 мм), сачок (ячей 2–6 мм). Всего отловлено ~2200 особей, из них ~80% выпущено. Отлов проходных лососей, за исключением случайных отловов молоди симы *Oncorhynchus masou*, не проводили. Кроме того, рыб отмечали визуально (проходные лососи, в том числе, погибшие после нереста, таймень, ленки и подкаменщик). Для выявления структуры сообществ на каждом участке водотока или в водоеме анализированы следующие данные: видовой

состав, число видов, число особей каждого вида (% общего числа отловленных и визуально зафиксированных), соотношение половозрелых особей и молоди, характер их обитания, а также у некоторых видов на отдельных участках и соотношение полов. Для оценки разнообразия типов сообществ рассчитывали индексы видовой схожести Серенсена и индексы разнообразия сообществ Маргалефа и Шеннона [Песенко, 1982]. Для расчетов двух последних использованы только данные отловов, в том числе молоди, на указанных участках, в основном, вне сроков сезонных миграций.

Вид, численность которого на обследованном участке достигала >20% общего числа отловленных и визуально зафиксированных рыб, считали многочисленным, 11–20% – обычным, 1–10% – малочисленным. К числу

редких относили виды, которые отловлены на участке единично или включены в число обитающих по опросным данным.

Абсолютные высоты и расстояния определены по топографическим картам масштаба 1:100000 и с помощью персонального GPS навигатора Etrex и программы Google Earth Pro.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Для летнего и раннего осеннего периодов выделено 6 основных типов сообществ – А, речные: 1) верховой рек, 2) “средних” частей, 3) “нижних” частей, 4) малых горных притоков первого порядка равнинных рек); Б, озерные: 5) горных озер, 6) пойменных водоемов.

А, речные сообщества. Тип 1 – сообщество верховой. Всего в нем отмечено 17 видов (табл. 2). Число видов в районах от 4–5 (“Онон”, “Верхняя Амгунь”) до 11–12 (“Верхняя Бурея”, “Нижний Амур и Уссури”). Таксономический состав этого сообщества включает представителей 6 семейств и 10 родов. Карповые представлены 3 видами; балиторевые – 1, лососевые – 6, хариусовые – 5, рогатковые – 1, налимовые – 1.

В районе “Онон” в данном типе сообщества всего отмечено пять видов (4–5 в обследованных водотоках, табл. 2). Есть вероятность обитания здесь голяна Чекановского. В необследованном оз. Джермолтай (Нарья), из которого вытекает р. Нижний Джермолтай, обитает голян Чекановского (Е.Э. Малков, устное сообщение); возможно, он встречается в этой реке, в том числе и на обследованном участке. По численности преобладают три вида: сибирский голец, амурский хариус и амурский подкаменщик. Они отловлены на всех обследованных участках. Тупорылый ленок также обнаружен на всех участках, но численность его ниже (табл. 2). Пятый вид – байкалоленский хариус найден только в р. Нижний Джермолтай, где в сентябре 2003 г. он по численности уступал амурскому хариусу. Байкалоленский хариус, кроме этой реки, не обнаружен в других обследованных реках данного района (Агуца, Букукун), но, скорее всего, он обитает здесь намного шире.

Район “Верхняя Зeya”. Всего в данном типе сообществ найдено семь видов – все пять, отмеченные в районе “Онон”, а также налим и голян Чекановского (табл. 2). Последний вид обитает локально лишь в верховьях двух небольших водотоков – в реках Накит и Малый Оконон. Верхние участки этих рек расположены на плато, где уклоны русел небольшие, русло и берега галечные, и на водосборе есть озера, населенные этим голянком. Ниже в 3–5 км, в этих же водотоках, где уклоны русла и

Латинские названия видов приведены в соответствии с каталогом Эшмайера (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>), таксономия семейств дана по [Богущкая, Насека, 2004; (Bogutskaya, Naseka, 2004)].

скорости течения воды увеличиваются, этот голян не обнаружен. В типичном горном водотоке – р. Ток, он также не найден; здесь доминируют три вида: голец, подкаменщик и байкалоленский хариус. Субдоминанты амурский хариус и тупорылый ленок.

В районе “Верхняя Бурея” сообщество верховой существенно богаче – 12 видов; от 8 до 10 в обследованных водотоках (табл. 2). Различия в видовом составе обследованных рек в первую очередь связаны с особенностями ареалов обитающих здесь четырех видов хариусов в том числе локального эндемика – буреинского хариуса [Антонов, Книжин, 2011; (Antonov, Knizhin, 2011)]. Кроме этого, высокое видовое разнообразие сообщества обусловлено спецификой условий на участках верхнего течения рек Ниман (русло и долина преобразованы многолетней добычей золота) и Ургал-1 (широкая долина с развитой поймой на значительном протяжении). В верховьях этих рек отмечены, соответственно, три и два вида голянов и по три вида хариусов (табл. 2). В группе доминатов голец сибирский и подкаменщик; субдоминанты – хариусы амурский, буреинский и байкалоленский. Нижнеамурский хариус в целом малочислен, обычен лишь на участке Ургал-1. Ленок тупорылый обычен на всех участках; редки налим, таймень и три вида голянов (за исключением р. Ниман, где последние многочисленны).

Верховья рек в районе “Верхняя Амгунь” сравнительно небогаты по числу видов (пять видов), что связано с типичным горным характером обследованных водотоков. По опросным данным в этом районе локально, только в притоках р. Нимелен (реки Голубая, Нипна, Унмягакан и др.), встречается южная мальма [Antonov, 2012]. Здесь, как и в других районах, доминируют голец сибирский и подкаменщик амурский, обычен тупорылый ленок. Из хариусов в данном сообществе представлен всего один – желтопятнистый (доминант или субдоминант); нижнеамурский хариус, хоть и обитает по всему этому району, в верховьях не найден.



**Таблица 2.** Состав рыбных сообществ, тип 1 – верховья рек (в скобках – число видов с учетом предполагаемых)

**Table 2.** Composition of fish communities, type 1 – head of rivers (in brackets - the number of species, taking into account the estimated ones)

| Вид<br>Species                 | Районы, реки / Area, rivers |      |                            |       |       |                                |       |     |                                |      |      |                               |                  |   |                |     |     |     |
|--------------------------------|-----------------------------|------|----------------------------|-------|-------|--------------------------------|-------|-----|--------------------------------|------|------|-------------------------------|------------------|---|----------------|-----|-----|-----|
|                                | Онон<br>Onon                |      | Верхняя Зeya<br>Upper Zeya |       |       | Верхняя Бурeya<br>Upper Bureya |       |     | Верхняя Амгунь<br>Upper Amgun' |      |      | Нижняя Амгунь<br>Lower Amgun' |                  | Нижний Амур и Уссурй<br>Lower Amur and Ussuri |                |     |     |     |
|                                | 1                           | 2    | 3                          | 4     | 5     | 6                              | 7     | 8   | 9                              | 10   | 11   | 12                            | 13               | 14  | 15             | 16  | 17  | 18  |
| <i>Rhynchocypris lagowskii</i> | –                           | –    | –                          | –     | –     | –                              | ++/+  | +/- | –                              | –    | –    | –                             | +/-              | –   | –              | –   | –   | –   |
| <i>Rh. czekanowskii</i>        | –                           | ?    | –                          | ++/++ | ++/++ | –                              | ++/+  | –   | –                              | –    | –    | –                             | –                | –   | –              | –   | –   | –   |
| <i>Phoxinus phoxinus</i>       | –                           | –    | –                          | –     | –     | –                              | ++/++ | +/- | –                              | –    | –    | –                             | +/-              | –   | –              | –   | –   | –   |
| <i>Barbatula toni</i>          | +++/+                       | ++/- | +++                        | +++   | +++   | +++                            | +++   | +++ | +++                            | +++  | +++  | ++                            | +/-              | ++  | ++             | +++ | +/- | +++ |
| <i>Brachymystax lenok</i>      | –                           | –    | –                          | –     | –     | –                              | –     | –   | –                              | –    | –    | –                             | –                | –   | +/-            | +/- | –   | –   |
| <i>Br. tumensis</i>            | +/р                         | +/р  | +++                        | ++/-  | +++   | +++                            | +++   | ++  | +++р                           | +/-  | +++р | +++                           | +++              | +/р   | +++            | +++ | +++ | +++ |
| <i>Hucho taimen</i>            | –                           | –    | –                          | –     | –     | р/р                            | –     | –   | –                              | –    | –    | –                             | –                | –   | р/р            | –   | –   | р/р |
| <i>Oncorhynchus masou</i>      | –                           | –    | –                          | –     | –     | –                              | –     | –   | –                              | –    | –    | ?                             | –                | –   | р <sup>2</sup> | –   | –   | р/р |
| <i>O. gorbuscha</i>            | –                           | –    | –                          | –     | –     | –                              | –     | –   | –                              | –    | –    | ++/                           | ?                | –   | –              | –   | –   | –   |
| <i>O. keta</i> , летняя раса   | –                           | –    | –                          | –     | –     | –                              | –     | –   | –                              | –    | –    | ?                             | ?                | –   | –              | –   | –   | р/  |
| <i>O. keta</i> , осенняя раса  | –                           | –    | –                          | –     | –     | –                              | –     | –   | –                              | –    | ?    | –                             | –                | –   | р/             | –   | –   | –   |
| <i>Salvelinus curilus</i>      | –                           | –    | –                          | –     | –     | –                              | –     | –   | –                              | –    | р*   | –                             | –                | –   | –              | –   | –   | –   |
| <i>Thymallus grubei</i>        | +++                         | +++р | +р                         | +/-   | ?     | +++                            | ++    | +++ | –                              | –    | –    | –                             | –                | –   | –              | –   | –   | –   |
| <i>Th. tugarinae</i>           | –                           | –    | –                          | –     | –     | –                              | –     | ++  | –                              | –    | –    | ++/-                          | +++ <sup>1</sup> | –   | +/-            | +/- | +/- | +++ |
| <i>Th. flavomaculatus</i>      | –                           | –    | –                          | –     | –     | –                              | –     | –   | +++р                           | ++/- | +++р | –                             | –                | +++   | +++            | +++ | +++ | –   |
| <i>Th. burejensis</i>          | –                           | –    | –                          | –     | –     | ++/-                           | +/-   | –   | –                              | –    | –    | –                             | –                | –   | –              | –   | –   | –   |
| <i>Th. baicalolenensis</i>     | ?                           | +/-  | ++/-                       | ++/-  | -/+++ | +++                            | +р    | ++  | –                              | –    | –    | –                             | –                | –   | –              | –   | –   | –   |
| <i>Lota lota</i>               | –                           | –    | р*/–                       | –     | –     | р/–                            | р/р   | р/р | –                              | –    | –    | –                             | –                | –   | –              | р/– | –   | ?   |
| <i>Cottus szanaga</i>          | +++                         | ++/- | +++                        | +++   | ++    | +++                            | ++    | +++ | +++                            | ++   | ++   | +/-                           | +/-              | ++/-  | ++             | +++ | +/- | ++  |
| Всего в районе                 | 5 (6)                       |      | 7                          |       |       | 12                             |       |     | 5 (6)                          |      |      | 7 (9)                         |                  | 12**  |                |     |     |     |

**Примечание. I. Онон.** 1 – Букукун-1; 2 – Нижний Джермолтай; **II. Верхняя Зeya.** 3 – Ток-1; 4 – Накит, 5 – Мал. Ононон; **III. Верхняя Бурeya.** 6 – Лев. Бурeya-1, Курайгагна, Корбохон, Прав. Бурeya-1; 7 – Ниман; 8 – Ургал-1; **IV. Верхняя Амгунь.** 9 – Мерек, Герби; 10 – Лучи; 11 – Нимелен-1; **V. Нижняя Амгунь.** 12 – Березовая; 13 – Ошибочный, Уркачик; **VI. Нижний Амур и Уссурй.** 14 – Урми; 15 – Богбасу; 16 – Гобибли; 17 – Чукен; 18 – Яй-1; Бол. Бияк. Над чертой – половозрелые особи, под чертой – молодежь; “+” – малочислен; “++” – обычен; “+++” – многочислен; р – редок; “–” – не обитает; “?” – обитание предполагается; “\*” – по опросным данным; 1 – молодежь в р. Ошибочный не найдена; 2 – обнаружены только карликовые самцы и молодежь; “\*\*” – с учетом литературных данных о мальме в бассейне р. Уссурй (см. текст).

**Note. I. Onon.** 1 – Bukukun-1; 2 -- Lower Dzhermoltai; **II. Upper Zeya.** 3 – Tok-1; 4 – Nakit, 5 – Mal. Okonon; **III. Upper Bureya.** 6 – Left Bureya-1, Kuraygagna, Korbokhon, Right Bureya-1; 7 – Niman; 8 – Urgal-1; **IV. Upper Amgun'.** 9 – Merak, Gerbi; 10 – Luchy; 11 – Nimelen-1; **V. Lower Amgun'.** 12 – Berezovaya; 13 – Oshibochnyi, Urkachik; **VI. Lower Amur and Ussuri.** 14 – Urmi; 15 – Bogbasu; 16 – Gobilli; 17 – Chuken; 18 – Yai-1; Bol. Biyak. Above the line are sexually mature individuals, below the line are juveniles; “+” – not numerous; “++” – common; “+++” – numerous; р - rare; “–” – does not live; “?” – habitation is expected; “\*” – according to survey data; <sup>1</sup> – juveniles in the river. Oshibochnyi not found; <sup>2</sup> – only dwarf males and juveniles were found; “\*\*” – taking into account the literature data on Dolly Varden in the basin of the river Ussuri (see text).





В пределах района “Нижняя Амгунь” видовой состав сообщества включает не менее семи видов. Из хариусов здесь встречается только один – нижеамурский. Только в этом районе в данном типе сообщества найдена горбуша; в р. Березовая в 1975–1976 гг. и 1991 г. она была обычна, но в конце июля 2015 г. отсутствовала. Высока вероятность обитания здесь еще двух видов лосося – кеты (летней расы) и симы. Хотя в периоды исследований они не обнаружены, оба вида нерестятся в реках Сомня и Им, в том числе выше устьев обследованных притоков (Березовая и Ошибочный). Доминируют в сообществе голец сибирский, подкаменщик амурский, хариус нижеамурский и тупорылый ленок. Два вида голянов малочисленны; в 2001 г. найдены только в р. Ошибочный, что вероятно, связано с меньшим уклоном его русла.

В районе “Нижний Амур и Уссури” найдено 11 видов (от 4 в р. Урми до 9 в р. Богбасу, табл. 2). По литературным данным в бассейне Уссури в верховьях некоторых типичных горных водотоков (верхние притоки рек Бикин и Уссури) встречается еще один вид – южная мальма [Экосистемы..., 1997 (Ekosistemy, 1997); Шедько, 1998; (Shedko, 1998)]; числен-

ность в р. Уссури и в р. Извилинка (ее притоке) высока [Шедько, 1998 (Shedko, 1998)], и южную мальму можно считать здесь доминантом. Известна также находка мальмы в верхней части бассейна р. Илистая (руч. Рябокось), впадающей в оз. Ханка [Varabanshchikov, 2003]. Кроме этого, в бассейне р. Бикин в самых верховьях его притока р. Зева, где она течет по плато, обитают не включенные в таблицу сибирская щиповка и амурская широколобка, но ниже на значительном протяжении они отсутствуют [Экосистемы..., 1997; (Ekosistemy..., 1997)]. Доминируют, так же как и в других районах, подкаменщик, голец, тупорылый ленок, а также хариус желтопятнистый, а где его нет – нижеамурский. В водотоках, где эти хариусы обитают совместно, в верховьях нижеамурский отсутствует или редок (табл. 2). Остальные виды, в том числе проходные лосося, малочисленны и редки. Наибольшее сходство по индексу Серенсена для этого типа сообществ выявлено между районами “Онон” и “Верхняя Зeya” ( $S = 0.83$ , табл. 3), что объясняется их относительной географической близостью и историей формирования бассейна Амура и его ихтиофауны.

**Таблица 3.** Матрица видовой схожести обследованных участков рек по коэффициенту Серенсена (верховья/“средние” части/“нижние” части)

**Table 3.** Matrix of species similarity of the surveyed sections of rivers according to the Sorensen index (upper reaches / “middle” parts / “lower” parts)

| Район / Area | I              | II          | III            | IV       | V              | VI             | VII      |
|--------------|----------------|-------------|----------------|----------|----------------|----------------|----------|
| I            | 5/9/16         | –           | –              | –        | –              | –              | –        |
| II           | 0.83/0.75/–    | 7/7/–       | –              | –        | –              | –              | –        |
| III          | 0.59/0.75/0.89 | 0.74/0.64/– | 12/15/20       | –        | –              | –              | –        |
| IV           | –/0.70/–       | –/0.48/–    | –/0.76/–       | –/12/–   | –              | –              | –        |
| V            | 0.60/0.67/0.62 | 0.50/0.48/– | 0.35/0.62/0.61 | –/0.71/– | 5/14/14        | –              | –        |
| VI           | 0.50/0.62/0.69 | 0.43/0.42/– | 0.63/0.75/0.72 | –/0.84/– | 0.50/0.84/0.67 | 7/17/19        | –        |
| VII          | 0.35/0.62/0.75 | 0.42/0.42/– | 0.50/0.63/0.77 | –/0.65/– | 0.47/0.90/0.58 | 0.42/0.82/0.84 | 12/17/24 |

**Примечание.** I – Онон, II – Верхняя Зeya, III – Верхняя Буряя, IV – Хинган, V – Верхняя Амгунь, VI – Нижняя Амгунь, VII – Нижний Амур и Уссури; “–” – нет данных.

**Note.** I – Onon, II – Upper Zeya, III – Upper Bureya, IV – Khingang, V – Upper Amgun', VI – Lower Amgun', VII – Lower Amur and Ussuri; “–” – no data.

Между “Ононом” и “Нижним Амуром и Уссури” сходство наименьшее – 0.35; различия связаны в основном с отсутствием на первом участке проходных лососей, мальмы и нижеамурского хариуса (табл. 2). Такое же низкое значение индекса получено и при сравнении районов “Верхняя Буряя” и “Верхняя Амгунь”. В этих соседних районах при существенном сходстве характеров водотоков и климата различия имеются в составе рода *Thymallus* и в целом отряда Salmoniformes (табл. 2). Это обусловлено историей развития речной сети и изоляцией этих водосборов.

Таким образом, в бассейне Амура в сообществе первого типа отмечено, с учетом литературных данных, 20 видов. Три из них (тупорылый ленок, амурский подкаменщик и сибирский голец) найдены во всех обследованных районах и во всех водотоках. Они – доминанты или субдоминанты во всех районах и в бассейне Амура имеют обширные ареалы. Хариусы везде также входят в группу доминантов или субдоминантов, но их летние ареалы меньше. Шесть остальных пресноводных видов – голяны Лаговского, Чекановского и обыкновенный, таймень, острорылый ленок и

налим и три вида проходных лососей в целом редки в данном сообществе; лишь голяны в отдельных, нетипичных для верховий водотоках (реки Накит, Малый Оконон, Ниман; табл. 2) входят в группу доминантов.

У тупорылого ленка, хариусов, гольца сибирского в данном сообществе преобладают половозрелые особи, и отсутствует или мало численна молодежь; у сибирского гольца и хариусов доминируют крупные рыбы; у хариусов преобладают самцы. У тупорылого ленка размеры половозрелых рыб невелики, среди них самцов больше, чем самок (2–3.5:1). У тайменя на данных участках отмечена молодежь и некрупные половозрелые особи. Таким образом, в сообществе большинство видов (кроме мальмы) представлены лишь частями популяций.

Для этого типа сообщества выражены сезонные изменения числа видов и их численности. Зимой на большинстве рассматриваемых участков из-за их промерзания рыбы не обитают за исключением отдельных мест, где могут зимовать подкаменщик, голец, молодежь тупорылого ленка и хариусов; жилая мальма в пределах известных мест ее обитания, по-видимому, живет оседло. Относительно мест зимовки голяна Чекановского в районе “Верхняя Зея” (верховья рек Накит и Малый Оконон), можно предполагать, что этот голян уходит на зимовку вниз или в озера; или же в обследованных водотоках имеются непромерзающие участки.

Весной первыми в верховья поднимаются тупорылый ленок и немного позже – хариусы. В системе р. Буреи из хариусов первыми появляются байкалоленский и бурейский хариусы. В типичных горных реках бассейна Нижнего Амура раньше в верховьях появляется желтопятнистый хариус. Эти виды нерестятся на данных участках, но основные места их нереста находятся ниже. Позже сюда поднимаются голец, подкаменщик, острорылый ленок; последний вид в данном сообществе отмечен только в районе “Нижний Амур и Усури”. Остальные пресноводные виды (налим, таймень, 3 вида голянов) обитают здесь с начала лета до осени. Все, кроме налима, размножаются на этих же участках, но основные места их нереста расположены в средних частях водотоков. Половозрелые особи проходных лососей в верховьях обследованных водотоков встречаются с июня по ноябрь–декабрь; скат мальков происходит в конце мая–июне. Молодь и самцы–“карлики” симы обитают круглый год. В целом, роль верховий для воспроизводства проходных лососей очень мала.

Летом ежегодно в сообществе происходят изменения в связи с условиями водности. При паводках в середине – второй половине лета, которые обычны в этот период, часть особей хариусов и тупорылого ленка перемещается вниз на небольшое расстояние. Затем эти особи, скорее всего, снова поднимаются вверх. В связи с паводками такие же подвижки, предположительно, бывают у гольца и подкаменщика. При малой водности летом и высокой температуре воды (>17–18°C) все виды перемещаются вверх; хариусы, ленок и подкаменщик, кроме этого, концентрируются в глубоких местах и в устьях малых холодных притоков.

В августе–начале сентября первыми места летнего обитания покидают голяны Лаговского и Чекановского (по наблюдениям в р. Ниман); позже – речной голян, острорылый ленок и таймень. У остальных пресноводных видов осенняя миграция происходит с сентября по ноябрь–декабрь.

Таким образом, верховья горных рек бассейна в целом являются нагульными для половозрелых особей большинства обитающих здесь видов и лишь отчасти используются ими для нереста и для летнего обитания молодежи.

Сообщества верховий рек в некоторых районах обладают чертами эндемизма, так как отдельные виды встречаются только на каких-либо ограниченных территориях, например, мальма, бурейский хариус, голян Чекановского в районе “Верхняя Зея”.

Тип 2. Сообщество “средних” частей рек. Всего в этом сообществе 23 вида (табл. 4) из 8 семейств и 11 родов (карповые – шесть видов, лососевые – шесть, хариусовые – пять, рогатковые – два, балиторовые, сиговые, налимовые и шуковые – по одному виду). Здесь, кроме 17 видов, указанных для типа 1, в некоторых водотоках обнаружены еще шесть: щука амурская, китайский голян, чебак амурский, пескарь амурский, сиг-хадары и амурская широколобка. Все эти шесть видов широко распространены в бассейне Амура. Они обитают в основном в равнинных и полугорных реках.

В районе “Онон” (рр. Букукун и Агуца) в данном сообществе  $\geq 9$  видов (табл. 4). Здесь кроме видов, указанных для верховий, встречаются еще два голяна – речной и Лаговского, а также острорылый ленок, таймень и налим. Не найден байкалоленский хариус, но, скорее всего, он встречается здесь поздней осенью и весной в период сезонных миграций. Основу сообщества составили шесть видов: голец, подкаменщик, оба вида голянов, тупорылый ленок и амурский хариус. Последние два вида пред-

ставлены в основном молодью. Налим мало-числен, таймень и острорылый ленок редки.

Район “Верхняя Зeya” (участок Ток-2) насчитывает в данном сообществе семь видов (табл. 4): к обнаруженным в верховьях добавляется таймень. На участке не найден голянь Чекановского, который обитает выше в притоках на плато (табл. 2). В число доминантов входят подкаменщик, голец сибирский и амурский хариус, который преобладает по численности над байкалоленским.

В районе “Верхняя Буряя” в данном типе обнаружено  $\geq 15$  видов. К 12 видам, отмеченным в верховьях, добавляются еще три: амурская щука, сиг-хадары и амурский пескарь. Есть вероятность обитания голяня Чекановского. Щука и сиг-хадары в бассейне верхнего течения р. Буряя до 2000-х гг. были редки. Однако в последние годы в связи с формированием Бурейского водохранилища, численность их возросла, и в маловодные годы они изредка проникают вверх до средних участков типичных горных рек. Пескарь здесь также редок. По численности преобладают два вида голяньев, хариус амурский, подкаменщик и голец.

Сообщество в р. Помпеевка (район “Хинган”) включает  $\geq 14$  видов, и есть вероятность обитания еще одного – китайского голяня (табл. 4). В этой реке и в районе обитает всего один вид хариуса – нижеамурский; из тихоокеанских лососей встречается также один вид – кета (осенняя раса). Как и в других районах, в число доминантов входят подкаменщик, сибирский голец, голяньи – амурский и речной, а также нижеамурский хариус.

В районе “Верхняя Амгунь” обнаружено также 14 видов; голянь Чекановского включен по литературным данным [Михеев, Вдовиченко, 2009; Mikheev, Vdovichenko, 2009]. В отличие от предыдущих районов здесь появляются желтопятнистый хариус, горбуша, сима. Кета представлена двумя расами – летней и осенней. В группу доминантов входят голец сибирский, подкаменщик, голяньи, хариусы; в отдельные годы высока численность проходных лососей.

Район “Нижняя Амгунь” (р. Им-1) насчитывает 17 видов, предполагается также обитание голяня Чекановского. Высокое видовое разнообразие обусловлено общим богатством фауны рыб этого района. Здесь в данном сообществе встречаются три вида проходных лососей; из карповых, кроме голяньев, обитают чебак (амурский язь) и пескарь. Но в этом районе род *Thymallus* представлен всего одним нижеамурским хариусом.

В пределах района “Нижний Амур и Уссури” в средних частях рек обитает также не менее 17 видов. В сообществе почти все те же виды, что и в районе “Нижняя Амгунь”, но в отличие от него, в некоторых больших притоках обитает желтопятнистый хариус, а в южной части встречается китайский голянь. Видовой состав в разных реках имеет некоторые различия (табл. 4).

Для этого типа сообщества наибольшее сходство по индексу Серенсена обнаружено между районами “Верхняя Амгунь” и “Нижний Амур и Уссури” – 0.90 (табл. 3), а также “Хинган” – “Нижний Амур и Уссури” и “Нижняя Амгунь” – “Нижний Амур и Уссури” (по 0.84). Наименьшее значение индекса получено при сравнении района “Верхняя Зeya” с районами “Нижняя Амгунь” и “Нижний Амур и Уссури” – по 0.42 (табл. 3).

Относительно высокое общее видовое разнообразие в этом типе обусловлено в первую очередь общим богатством фауны системы Амура, особенностями ее формирования, а также разнообразием условий в водотоках.

Для этого сообщества так же, как и для первого типа, характерны сезонные изменения, в целом близкие к таковым для верховий. Почти все виды зимуют и размножаются на этих участках; здесь находятся основные нерестилища и места зимовки голяца, подкаменщика, голяньев речного и Лаговского, хариусов, ленков, тайменя. Основные нерестилища проходных лососевых расположены также на этих участках. В последние годы из-за общего сокращения численности проходных лососей в бассейне Амура данные участки существенно утратили свое нерестовое значение. Нерест редких для данного сообщества других видов (пескарь, чебак, сиг-хадары, широколобка, щука) приурочен к более нижним участкам. Доминируют по численности голяньи – Лаговского и речной, подкаменщик и сибирский голец; субдоминантами являются хариусы амурский и нижеамурский (в пределах своих ареалов), а также ленки.

В данном типе, как и в верховьях, почти все виды представлены лишь частью популяций. Но по сравнению с верховьями во всех районах доля молоди у хариусов, ленков, голяца, подкаменщика существенно выше, как правило, она преобладает. Половозрелые особи всех видов хариусов здесь имеют меньшие средние размеры и возраст. У тупорылого ленка средние размеры половозрелых особей выше, чем в верховьях; соотношение полов среди них близко 1:1.

Таблица 4. Состав рыбных сообществ, тип 2 – “средние” части рек

Table 4. Composition of fish communities, type 2 – “middle” parts of the rivers

| Вид<br>Species                 | Районы, реки / Areas, rivers |                                  |                                |       |                   |                                |       |                                     |   |                  |       |       |
|--------------------------------|------------------------------|----------------------------------|--------------------------------|-------|-------------------|--------------------------------|-------|-------------------------------------|---|------------------|-------|-------|
|                                | Онон<br>Onon                 | Верхняя<br>Зeya<br>Upper<br>Zeya | Верхняя Бурeya<br>Upper Bureya |       | Хинган<br>Khingan | Верхняя Амгунь<br>Upper Amgun' |       | Нижняя<br>Амгунь<br>Lower<br>Amgun' | Нижний Амур и Уссурй<br>Lower Amur and Ussuri |                  |       |       |
|                                | 1                            | 2                                | 3                              | 4     | 5                 | 6                              | 7     | 8                                   | 9   | 10               | 11    | 12    |
| <i>Rhynchocypris lagowskii</i> | ++/++                        | ?                                | ++/++                          | ++/++ | ++/++             | ++/+                           | ++/+  | ++/++                               | +/+   | ++/++            | ++/++ | ++/++ |
| <i>Rh. czekanowskii</i>        | –                            | –                                | –                              | ?     | –                 | –                              | ***   | ?                                   | –   | –                | –     | –     |
| <i>Rh. oxicephalus</i>         | –                            | –                                | –                              | –     | ?                 | –                              | –     | –                                   | ?   | ++/++            | –     | –     |
| <i>Phoxinus phoxinus</i>       | ++/++                        | ?                                | ++/++                          | ++/++ | ++/++             | ++/+                           | ++/++ | ++/++                               | ++/++   | ++/++            | ++/++ | ++/++ |
| <i>Leuciscus waleckii</i>      | –                            | –                                | –                              | –     | +/+               | –                              | –     | +/-                                 | –   | –                | –     | –     |
| <i>Gobio cynocephalus</i>      | –                            | –                                | –                              | +/-   | +/+               | –                              | –     | +/+                                 | –   | –                | –     | –     |
| <i>Barbatula toni</i>          | ++/++                        | ++/++                            | ++/++                          | ++/++ | ++/++             | ++/++                          | ++/++ | ++/++                               | ++/++   | ++/++            | ++/+  | ++    |
| <i>Brachymystax lenok</i>      | p/-                          | ?                                | p/-                            | p/p   | +/+               | +/+                            | +/+   | ++/++                               | +/+   | +/+              | ++/+  | ?     |
| <i>Br. tumensis</i>            | +/+                          | ++/++                            | ++/++                          | +/+   | +/+               | ++/++                          | ++/++ | ++/++                               | +/+   | +/+              | ++/++ | ++    |
| <i>Hucho taimen</i>            | p*/p*                        | p*/p*                            | +/+                            | +/+   | +/+               | +/+                            | +/+   | +/+                                 | +/-   | +/+              | +/+   | +/+   |
| <i>Oncorhynchus masou</i>      | –                            | –                                | –                              | –     | –                 | p/-                            | ?     | p/-                                 | –   | –                | –     | p/p   |
| <i>O. gorbuscha</i>            | –                            | –                                | –                              | –     | –                 | +/                             | ++*/  | ++/                                 | –   | –                | –     | +/    |
| <i>O. keta</i> , летняя раса   | –                            | –                                | –                              | –     | –                 | +/                             | ++*/  | ++/                                 | –   | –                | –     | +/    |
| <i>O. keta</i> , осенняя раса  | –                            | –                                | –                              | –     | p*/               | ++*/                           | ++/   | p*/                                 | –   | p/               | +/    | +/    |
| <i>Thymallus grubei</i>        | +/++                         | ++/++                            | ++/++                          | ++/++ | –                 | –                              | –     | –                                   | –   | –                | –     | –     |
| <i>Th. tugarinae</i>           | –                            | –                                | –                              | ++/++ | ++/+              | ++/++                          | +/++  | ++/++                               | ++/+  | ++/++            | ++/++ | ++/++ |
| <i>Th. flavomaculatus</i>      | –                            | –                                | –                              | –     | –                 | +/+                            | ++/++ | –                                   | p/-   | p/- <sup>1</sup> | +/+   | –     |
| <i>Th. burejensis</i>          | –                            | –                                | +/++                           | –     | –                 | –                              | –     | –                                   | –   | –                | –     | –     |
| <i>Th. baicalolenensis</i>     | ?                            | +/++                             | -/+                            | –     | –                 | –                              | –     | –                                   | –   | –                | –     | –     |
| <i>Coregonus chadary</i>       | –                            | –                                | P/-                            | p/-   | p*                | –                              | –     | +/-                                 | –   | –                | –     | –     |
| <i>Lota lota</i>               | ++/**                        | +/+                              | +/+                            | +/+   | +/+               | +/+                            | +/+   | +/+                                 | +/+   | +/+              | +/+   | +/+   |
| <i>Cottus szanaga</i>          | ++/++                        | ++/++                            | ++/+                           | ++/++ | ++/+              | ++/++                          | ++/++ | ++/++                               | ++/++   | +                | +     | ++    |
| <i>Mesocottus haitej</i>       | –                            | –                                | –                              | –     | p/-               | –                              | –     | –                                   | –   | –                | –     | –     |
| <i>Esox reichertii</i>         | –                            | –                                | p/-                            | +/+   | –                 | –                              | –     | +/-                                 | –   | –                | –     | p/-   |
| Всего видов                    | 9 (10)                       | 7 (10)                           | 15 (16)                        |       | 14 (15)           | 14                             |       | 17 (18)                             | 17  |                  |       |       |

**Примечание.** 1 – Букукун-2, Агуца; 2 –Ток-2; 3 – Прав. Бурeya-2, Лев. Бурeya-2; 4 – Дубликан, Гуджал; 5 – Помпеевка; 6 – Нилан; 7 – Керби, Нимелен-2; 8 – Им-1; 9 – Бикин; 10 – Хор-1, Сукпай; 11 – Аняй-1; 12 – Яй-2. Обозначения см. в табл. 2. “\*” – по опросным данным; “\*\*\*” – по: [Михеев, Вдовиченко, 2009]; 1 – обнаружен только в р. Сукпай.

**Note.** 1 – Bukukun-2, Agutsa; 2– Tok-2; 3 – Right Bureya-2, Left Bureya-2; 4 – Dublikan, Gudzhal; 5 - Pompeevka; 6 – Nilan; 7 – Kerby, Nimelen-2; 8 – Im-1; 9 – Bikin; 10 – Khor-1, Sukpai; 11 – Anyui-1; 12 – Yai-2. See table for designations. 2. “\*” – according to survey data; “\*\*\*” – by: [Mikheev, Vdovichenko, 2009]; <sup>1</sup> – found only in the Sukpai River.

Тип 3. Сообщество “нижних” частей рек. Район “Онон”. Собственные материалы и анализ публикаций [Горлачева, Афонин, 2010, 2011; (Gorlacheva, Afonin, 2010, 2011); Михеев, 2010; (Mikheev, 2010); Афонина, Афонин, 2015 (Afonina, Afonin, 2015)] позволяют заключить, что в этом районе данный тип насчитывает  $\geq 16$

видов (табл. 5). К видам, отмеченным на средних участках, добавляются чебак, пескарь, шиповка, сиг-хадары, щука, широколобка: все они малочисленны или редки. Основа сообщества – голяны Лаговского и речной, голец сибирский и амурский подкаменщик.

Таблица 5. Состав рыбных сообществ, тип 3 – “нижние” части рек

Table 5. Composition of fish communities, type 3 – “lower” parts of the rivers

| Вид<br>Species                    | Районы, реки<br>Regions, rivers |   |                |                                      |                                     |   |                 |            |               |
|-----------------------------------|---------------------------------|---|----------------|--------------------------------------|-------------------------------------|---|-----------------|------------|---------------|
|                                   | Онон<br>Onon                    | Верхняя Буряя<br>Upper Bureya               |                | Верхняя<br>Амгунь<br>Upper<br>Amgun' | Нижняя<br>Амгунь<br>Lower<br>Amgun' | Нижний Амур и Уссури<br>Lower Amur and Ussuri |                 |            |               |
|                                   | Кыра<br>Куга                    | Буряя,<br>Ургал-<br>2<br>Bureya,<br>Urgal-2 | Тырма<br>Турма | Нимелен-<br>3<br>Nimelen-3           | Им-2<br>Im-2                        | Ануй-<br>2<br>Anuy-2                          | Хор-2<br>Khor-2 | Кур<br>Kur | Яй-3<br>Yai-3 |
| <i>Rhynchocypris lagowskii</i>    | ++/++                           | ++/++                                       | ++/++          | ++/++                                | ++/++                               | ++/++   | ++/++           | ++/++      | ++/++         |
| <i>Rh. czekanowskii</i>           | +*                              | –   | +/+            | +/+*                                 | –                                   | –   | –               | –          | –             |
| <i>Rh. oxicephalus</i>            | –                               | –   | –              | –                                    | –                                   | –   | ++/++           | ?          | –             |
| <i>Phoxinus phoxinus</i>          | ++/++                           | ++/++                                       | ++/++          | ++/++                                | ++/++                               | ++/++   | ++/++           | ++/++      | ++/++         |
| <i>Leuciscus waleckii</i>         | ++/++**                         | +/-   | +/+            | –                                    | ++/++                               | +/-   | ?               | +/+        | +/+           |
| <i>Gobio cynocephalus</i>         | +/+                             | ++/++                                       | ++/++          | –                                    | ++/++                               | +/+   | +/+             | +/+        | +/+           |
| <i>Rhodeus sericeus</i>           | –                               | p/p   | p/p            | –                                    | p                                   | –   | p               | –          | –             |
| <i>Vladislavia taczanowskii</i>   | –                               | p/p   | p/p            | –                                    | –                                   | –   | p/p             | ?          | –             |
| <i>Cobitis taenia</i>             | +*                              | p/p   | p/p            | –                                    | –                                   | –   | P/-             | p/-        | –             |
| <i>Pseudaspius leptoshephalus</i> | –                               | –   | –              | –                                    | +/-                                 | +/-   | –               | –          | +/-           |
| <i>Barbatula toni</i>             | ++/++                           | ++/++                                       | ++/++          | ++/++                                | ++/++                               | ++/++   | ++/++           | ++/++      | ++/++         |
| <i>Brachymystax lenok</i>         | +/+                             | +/+   | +/+            | +/-                                  | +/+                                 | ++/++   | ++/++           | ++/++      | –             |
| <i>Br. tumensis</i>               | +/+                             | ++/++                                       | ++/++          | ++/++                                | ++/++                               | ++/++   | ++/++           | ++/++      | ++/++         |
| <i>Hucho taimen</i>               | p/p**                           | +/+   | +/+            | +/+                                  | +/+                                 | +/+   | +/+             | +/+        | +/+           |
| <i>Oncorhynchus masou</i>         | –                               | –   | –              | ?                                    | p/                                  | p/+   | –               | –          | p/p           |
| <i>O. gorbuscha</i>               | –                               | –   | –              | ++**/                                | ++/                                 | p/  | –               | –          | +/            |
| <i>O. keta</i> , летняя раса      | –                               | –   | –              | ++**/                                | ++/                                 | –   | –               | –          | +             |
| <i>O. keta</i> , осенняя раса     | –                               | –   | –              | ++**/                                | ++**/                               | ++/   | p**/            | ++**/      | +             |
| <i>Thymallus grubei</i>           | +/+                             | +/+   | +/+            | –                                    | –                                   | –   | –               | –          | –             |
| <i>Th. tugarinae</i>              | –                               | +/+   | +/+            | +/+                                  | ++/++                               | ++/++   | ++/++           | ++/++      | ++/++         |
| <i>Th. flavomaculatus</i>         | –                               | –   | –              | +/+                                  | –                                   | –   | –               | –          | –             |
| <i>Th. burejensis</i>             | –                               | -/p   | -/p            | –                                    | –                                   | –   | –               | –          | –             |
| <i>Coregonus ussuriensis</i>      | –                               | –   | –              | –                                    | p/                                  | p/  | p**/            | –          | –             |
| <i>C. chadary</i>                 | +*                              | +/  | +/             | ?                                    | +/                                  | ?   | –               | +          | +/            |
| <i>Lota lota</i>                  | +/+                             | +/+   | +/+            | +/+                                  | +/+                                 | +/+   | +/+             | +/+        | +/+           |
| <i>Cottus szanaga</i>             | ++/++                           | ++/++                                       | ++/++          | ++/++                                | ++/++                               | ++/++   | ++/++           | +/+        | ++/++         |
| <i>Mesocottus haitej</i>          | p                               | p   | p              | –                                    | –                                   | ?   | p               | p          | –             |
| <i>Esox reichertii</i>            | +/+**                           | +/+   | ++/++          | –                                    | +/+                                 | +/+   | +/+             | +/+        | +/+           |
| <i>Pungitius sinensis</i>         | –                               | –   | –              | –                                    | –                                   | +/+   | +/+             | +/+        | –             |
| <i>Lethenteron reissneri</i>      | –                               | p/p   | p/p            | –                                    | –                                   | p**   | –               | –          | –             |
| Всего видов                       | 16                              | 20  |                | 14 (16)                              | 19                                  | 24  |                 |            |               |

**Примечание.** В районах “Верхняя Зeya” и “Хинган” данный тип сообщества не исследовали. Обозначения см. в табл. 2. “\*” – по: [Афонин, Афонина, 2015]; “\*\*” – по опросным данным.

**Note.** In the Verkhnyaya Zeya and Khingan regions, this type of community was not studied. See table 2 for designations. “\*” – after: [Afonin, Afonina, 2015]; “\*\*” – according to survey data.

В районе “Верхняя Буряя” видовой состав “нижних” участков рек Тырма и Буряя включает  $\geq 20$  видов (табл. 5). Здесь с 2003 г. в результате строительства плотины Бурейской ГЭС исчез еще один вид – кета (осенняя раса), которая ранее была в районе очень редка [Антонов, 2007, 2015; (Antonov, 2007, 2015)]. В сообществе отмечены виды, не встречающиеся выше: горчак амурский, владиславия, щиповка сибирская, широколобка и минога; они здесь также редки. По численности доминируют голяны, подкаменщик и голец; субдоминанты – молодь тупорылого ленка, хариусов (амурского и нижеамурского).

В районе “Верхняя Амгунь” на участке р. Немелен-3 этот тип сообщества относительно небогат, в его составе всего 14 видов – столько же, как и на участке среднего течения; предполагается обитание еще двух (табл. 5). Здесь отсутствуют многие карповые, щука, широколобка, встречающиеся на данных участках в большинстве других районов. Отсутствие этих видов обусловлено, прежде всего, сохранением на данном участке типичного горного характера реки (большие уклоны, низкая температура воды).

В районе “Нижняя Амгунь” (участок р. Им-2) найдено  $\geq 19$  видов. Здесь встречаются два вида сигов; из карповых обычны летом плоскоголовый жерех и чебак. Доминируют голяны, голец, подкаменщик, ленок тупорылый.

Сообщество “нижних” частей рек в районе “Нижний Амур и Уссури” лидирует по числу видов (24 вида; табл. 5). Здесь, в отличие от средних участков, появляются сиг амурский, жерех плоскоголовый и другие карповые, а также минога и колюшка.

Таким образом, всего в сообществе “нижних” частей рек отмечено наибольшее число видов рыб – 28 из 10 семейств (карповые – 10 видов, лососевые – шесть, хариусовые – четыре, рогатковые и сиговые – по два, вьюновые, балиторевые, колюшковые, налимовые и щуковые – по одному виду) и один вид миног (табл. 5). Из указанных для сообществ № 1 и 2 здесь не встречаются два вида – байкалоленский хариус и мальма, но появляются шесть новых, отсутствующих в верховьях и средних частях рек: горчак, щиповка, плоскоголовый жерех, владиславия, амурский сиг и колюшка. На отдельных участках встречается дальневосточная ручьевая минога. Все новые для данного сообщества виды редки или малочисленны.

По видовому составу этого типа все районы относительно близки; индекс Серенсена изменяется от 0.58 (пара “Верхняя Амгунь” –

“Нижний Амур и Уссури”) до 0.89 (“Онон” – “Верхняя Буряя”; табл. 3). Слабое сходство между первыми районами связано с сохранением горного характера на обследованном “нижнем” участке р. Немелен, в отличие от сравниваемых с ним участков рек района “Нижний Амур и Уссури”.

По результатам всех отловов были рассчитаны индексы разнообразия сообществ Маргалефа и Шеннона (табл. 6). Для сообществ верховий значения первого индекса изменяются от 0.66 (“Верхняя Амгунь”) до 1.44 (“Нижний Амур и Уссури”). Вторым индексом для этого же типа наибольший в районе “Верхняя Буряя” (1.86).

Несомненно, за счет разного уровня исследованности и объема собранного материала, различий в экологических особенностях рыб, в соотношении использованных способов отлова рыб, сроков отлова, а также из-за геоморфологических различий участков, влияния динамики уровня воды, погодных условий и т.п. полученные значения данных индексов лишь в общих чертах отражают основные структурные особенности сообществ.

Сообщество “нижних” частей рек занимает первое место по числу видов за счет появления в большинстве районов карповых, широколобки и щуки; а также, в некоторых районах, двух видов сигов, колюшки и миноги. В группу доминантов входят голяны (Лаговского и речной), голец сибирский и подкаменщик. Эти виды, а также налим, щука, колюшка, ленки, таймень обитают круглогодично и представлены летом разновозрастными особями. Указанные в табл. 4 хариусы в данном сообществе летом представлены, в основном, молодь. Здесь проходит зимовка большей части популяций ленков и тайменя; часть их уходит на зиму ниже – в Амур и другие большие равнинные реки. Для проходных лососей “нижние” части большинства обследованных рек не являются главными местами нереста.

Таким образом, в каждом из трех типов выделенных речных сообществ представлены только части популяций большинства обитающих в реке видов. Из этих сообществ формируется ихтиоценоз реки, состоящий из популяций.

Тип 4. Сообщество малых горных притоков первого порядка больших равнинных рек (Амура и Уссури). Данное сообщество было исследовано только в двух районах – “Хинган” и “Нижний Амур и Уссури”. Всего в девяти малых горных притоках обнаружено 17 видов рыб и дальневосточная ручьевая минога (табл. 7).

**Таблица 6.** Индексы разнообразия Маргалефа и Шеннона различных типов речных сообществ**Table 6.** Margalef and Shannon diversity indices for different types of river communities

| Районы<br>Area                                      | Индекс Маргалефа / Margalef index |                                       |                                     | Индекс Шеннона / Shannon index |                                       |                                  |
|---|-----------------------------------|---------------------------------------|-------------------------------------|--------------------------------|---------------------------------------|----------------------------------|
|   | Верховья<br>Upper reaches         | Средние<br>части<br>“Middle”<br>parts | Нижние<br>части<br>“Lower”<br>parts | Верховья<br>Upper reaches      | Средние<br>части<br>“Middle”<br>parts | Нижние<br>части<br>“Lower” parts |
| Онон / Onon   | 1.06                              | 1.45                                  | –                                   | 1.48                           | 1.79                                  | –                                |
| Верхняя Зея<br>Upper Zeяa                           | 1.01                              | 1.08                                  | –                                   | 1.44                           | 1.65                                  | –                                |
| Верхняя Буряя<br>Upper Bureya                       | 1.25                              | 1.88                                  | 3.60                                | 1.86                           | 2.19                                  | 2.41                             |
| Хинган / Khingan                                    | –                                 | 2.16                                  | –                                   | –                              | 2.23                                  | –                                |
| Верхняя Амгунь<br>Upper Amgun’                      | 0.66                              | 1.86                                  | 1.69                                | 1.31                           | 2.07                                  | 2.12                             |
| Нижняя Амгунь<br>Lower Amgun’                       | 1.07                              | 1.44                                  | 2.76                                | 1.72                           | 2.00                                  | 2.43                             |
| Нижний Амур<br>и Уссури<br>Lower Amur and<br>Ussuri | 1.44                              | 1.83                                  | 2.78*<br>3.02**                     | 1.79                           | 2.25                                  | 2.03*<br>2.47**                  |

**Примечание.** “–” – нет данных; “\*” – для участка Анюй-2; “\*\*” – для участка Хор-2.

**Note.** “–” - no data; “\*” – for Anyui-2; “\*\*” – for Khor-2.

**Таблица 7.** Состав рыбных сообществ, тип 4 – малые горные притоки равнинных рек (Амур и Уссури)**Table 7.** Composition of fish communities, type 4 – small mountain tributaries of lowland rivers (Amur and Ussuri)

| Вид<br>Species                         | 1       | 2              | 3        | 4        | 5        | 6        | 7        |
|--|---------|----------------|----------|----------|----------|----------|----------|
| <i>Brachymystax tumensis</i>           | + / + + | + / + +        | + / + +  | + / + +  | + / + +  | + / + +  | + / + +  |
| <i>Br. lenok</i>                       | –       | –              | p / –    | –        | –        | p* / –   | –        |
| <i>Hucho taimen</i>                    | –       | –              | –        | – / p    | –        | –        | –        |
| <i>Oncorhynchus keta</i> , летняя раса | –       | –              | –        | –        | +        | +        | +        |
| <i>O. gorbuscha</i>                    | –       | –              | –        | –        | ++       | +        | +        |
| <i>O. masou</i>                        | –       | –              | –        | –        | ? / p    | ? / p    | ? / p    |
| <i>Salvelinus curilus</i>              | –       | –              | –        | –        | –        | ++ / –   | + / +    |
| <i>Thymallus tugarinae</i>             | ++ / +  | ++ / +         | ++ / + + | ++ / + + | ++ / +   | + / +    | ++ / +   |
| <i>Rhynchocypris lagowskii</i>         | –       | ++ / +         | ++ / + + | ++ / + + | ++ / +   | ++ / +   | + / +    |
| <i>Rh. oxicephalus</i>                 | –       | ?              | ++ / + + | ++ / + + | –        | –        | –        |
| <i>Rh. czekanowskii</i>                | –       | p <sup>2</sup> | –        | –        | –        | –        | –        |
| <i>Phoxinus phoxinus</i>               | –       | ++ / +         | + / +    | + / +    | + / +    | –        | + / +    |
| <i>Leuciscus waleckii</i>              | –       | ?              | p / –    | p / –    | –        | –        | –        |
| <i>Gobio synocephalus</i>              | –       | ?              | p / –    | p / –    | –        | –        | –        |
| <i>Cottus szanaga</i>                  | + / +   | + / +          | + / +    | ++ / + + | ++ / + + | ++ / +   | ++ / +   |
| <i>Mesocottus haitej</i>               | –       | ?              | p / –    | p / –    | –        | –        | –        |
| <i>Barbatula toni</i>                  | ++ / +  | ++ / +         | ++ / + + | ++ / + + | ++ / + + | ++ / + + | ++ / + + |
| <i>Lethenteron reissneri</i>           | –       | –              | –        | p*       | –        | p*       | –        |
| Всего видов                            | 4       | 7 (11)         | 11       | 12       | 9        | 11       | 10       |
| Индекс Маргалефа                       | 0.99    | 1.44           | 2.03     | 1.97     | 1.57     | 1.39     | 1.28     |
| Индекс Шеннона                         | 1.33    | 1.65           | 1.73     | 2.03     | 1.40     | 1.49     | 1.73     |

**Примечание.** 1 – Каменушка; 2 – Маньчжурка; 3 – Половинка, Быкова, Левая; 4 – Шивки; 5 – Акча; 6 – Кабачинская Падь; 7 – Средняя Таракановка. Обозначения см. в табл. 2. “\*” – по опросным данным. <sup>2</sup> – по литературным данным [Никольский, 1956]. Расчеты индексов сделаны без опросных данных и данных о половозрелых особях лососей.

**Note.** 1 – Kamenushka; 2 – Manchurka; 3 – Polovinka, Bykova, Levaya; 4 – Shivki; 5 – Akcha; 6 – Kabachinskaya Pad’; 7 – Middle Tarakanovka. See table 2 for designations. “\*” – according to survey data. <sup>2</sup> – according to literature data (Nikolsky, 1956). The indices were calculated without survey data and data on mature salmon.



Кроме видов, указанных в таблице, в таком типе в бассейне Верхнего Амура несколько десятилетий назад обычным видом был амурский хариус (И.Е. Михеев, устное сообщение).

Каких-либо видов, не отмеченных в составе указанных выше трех речных сообществ, в малых горных притоках Амура и Уссури не обнаружено. Видовой состав здесь беднее. Это в основном связано с условиями на обследованных участках малых притоков – они близки для типичных горных верховий и удалены на  $\geq 0.5$  км от равнинных рек, размеры водотоков малы, здесь относительно низкие температуры воды и большие уклоны русел, а также с особенностями ареалов некоторых видов, например, байкалоленского, бурейнского и желтопятнистого хариусов

Наименьшее число видов (4) найдено в типичном малом горном водотоке, – р. Каменушка, район “Хинган”; наибольшее (12) – в притоке р. Уссури–р. Шивки (наиболее хорошо исследована), в 5–8 км от истока. По 11 видов обнаружено в четырех притоках нижнего Амура; при этом в трех соседних реках хребта Хехцир – Быкова, Половинка и Левая видовой состав и структура сообщества схожи (табл. 7). Наибольший индекс Маргалёфа получен для этой группы рек – 2.03, минимальный – для р. Каменушка – 0.99 (табл. 7). Этот водоток имеет и минимальный индекс Шеннона. Река Шивки имеет наибольшее значение этого индекса – 2.03, что, прежде всего, обусловлено более высокой ее изученностью. Следует подчеркнуть, что при расчете этих индексов не были учтены опросные данные и данные о половозрелых особях горбуши и кеты в нижеамурских реках Акча, Кабачинская Падь и Средняя Таракановка.

Наиболее обычны в этом типе голец сибирский, подкаменщик, тупорылый ленок, нижеамурский хариус и голянь Лаговского. Все они представлены разновозрастными группами, что указывает на обитание здесь их популяций. Остальные виды, за исключением мальмы в притоках низовьев Амура, малочисленны и редки. В отличие от рассмотренных выше трех сообществ, где в каждом сообществе вид представлен лишь частью популяции, в малых горных притоках у большинства видов обитают самостоятельные популяции. У некоторых видов (хариус, проходные лососи, ленки, подкаменщик, голец сибирский) они, вероятно, изолированы вследствие хоминга и не пригодными для размножения условиями в равнинной реке. Из 17 видов в обследованных водотоках размножаются 14.

Скорее всего, к числу размножающихся можно отнести и редкого для данного типа ихтиоценоза тайменя (годовики и более старшие особи отловлены только в р. Шивки). Не нерестятся здесь всего два вида – чебак и пескарь; были отловлены только их половозрелые особи в середине–второй половине лета. С учетом сроков их нереста [Никольский, 1956; (Nikolsky, 1956)] чебак и пескарь – кратковременные летние обитатели.

Данный тип сообщества обычен в районах “Хинган”, “Нижняя Амгунь” и “Нижний Амур и Уссури” так как в их пределах неподалеку от русел больших равнинных рек имеются горные массивы с типичными малыми горными водотоками. Этот тип также широко распространен в бассейне Верхнего Амура в малых притоках Амура, Шилки и Аргуни.

Сезонные миграции и летние перемещения всех видов здесь намного короче и происходят также по изложенной выше схеме. На зиму все виды в большинстве исследованных малых водотоков скатываются в Амур и Уссури; лишь в некоторых притоках имеются условия для зимовки; отмечена зимовка голяна Лаговского и молоди тупорылого ленка в р. Левые Шивки, где есть незамерзающие участки с выходами родников.

Б, озерные сообщества. Тип 5. Ихтиоценоз горных озер. Так как в обследованных горных озерах все виды размножаются и представлены различными возрастными группами, а их популяции существенно изолированы от речных, данный тип сообщества является ихтиоценозом. Всего в пяти горных озерах обнаружено 6 видов – от двух до четырех (табл. 8).

В четырех озерах в районах “Онон”, “Верхняя Буряя” и “Верхняя Амгунь” найден тупорылый ленок, представленный озерной формой [Антонов, 2017; (Antonov, 2017)], в трех – подкаменщик. В двух озерах (оз. Корбохон, “Верхняя Буряя” и оз. Перевальное, “Верхняя Амгунь”) обитает голец сибирский. В озерах Букукунское (“Онон”) и Большой Сулук (“Верхняя Амгунь”), удаленных друг от друга на  $>1600$  км видовой состав одинаков, здесь обнаружено по два вида: тупорылый ленок и подкаменщик (табл. 6). Эти виды широко распространены в горной части бассейна. В оз. Ононон (“Верхняя Зяя”) состав ихтиоценоза специфичен – здесь обитают хариус байкалоленский и голянь Чекановского, не найденные в других горных озерах бассейна Амура. Но оба вида обычны в верховьях р. Малый Ононон, в бассейне которой находится озеро.

Таблица 8. Состав рыбных сообществ в горных озерах и пойменных водоемах

Table 8. Composition of fish communities in mountain lakes and floodplain reservoirs

| Вид<br>Species                         | Горные озера / Mountain lakes |           |           |           |       | Пойменные водоемы / Floodplain reservoirs |             |             |      |       |      |
|--|-------------------------------|-----------|-----------|-----------|-------|---|-------------|-------------|------|-------|------|
|  | 1                             | 2         | 3         | 4         | 5     | 6   | 7           | 8           | 9    | 10    | 11** |
| <i>Brachymystax tumensis</i>           | ++/<br>++                     | –         | ++/<br>++ | ++/<br>++ | ++/++ | –   | –           | –           | –/p  | –     | p/+  |
| <i>Thymallus baicalolenensis</i>       | –                             | ++/<br>++ | –         | –         | –     | –   | –           | –           | –    | –     | –    |
| <i>Cottus szanaga</i>                  | +/-                           | –         | –         | +/+       | ++/++ | –   | –           | –           | +/-  | –     | p/p  |
| <i>Barbatula toni</i>                  | –                             | –         | ++/++     | –         | ++/++ | –   | –           | –           | +/-  | –     | +/+  |
| <i>Rhynchocypris lagowskii</i>         | –                             | –         | –         | –         | +++/+ | –   | –           | –           | –    | –     | ++/+ |
| <i>Rh. czekanowskii</i>                | –                             | ++/++     | –         | –         | –     | ?   | ?           | –           | –    | +++/+ | –    |
| <i>Rh. percnurus</i>                   | –                             | –         | –         | –         | –     | +++/<br>+++                               | +++/<br>+++ | +++/<br>+++ | –    | –     | –    |
| <i>Carassius gibelio</i>               | –                             | –         | –         | –         | –     | +/+                                       | +/+         | –           | –    | –     | –    |
| <i>Esox reichertii</i>                 | –                             | –         | –         | –         | –     | –   | p*/–        | –           | –    | –     | p/–  |
| <i>Oncorhynchus keta</i> летн.<br>раса | –                             | –         | –         | –         | –     | –   | –           | –           | –    | –     | +/-  |
| <i>Perccottus glenii</i>               | –                             | –         | –         | –         | –     | ++/+                                      | ++/+        | –           | –    | –     | –    |
| <i>Misgurnus mohoity</i>               | –                             | –         | –         | –         | –     | ++/+                                      | ++/+        | –           | –    | –     | –    |
| <i>Rhodeus sericeus</i>                | –                             | –         | –         | –         | –     | p/–                                       | p/–         | –           | –    | –     | –    |
| <i>Cobitis melanoleuca</i>             | –                             | –         | –         | –         | –     | +/+                                       | +/+         | –           | –    | –     | –    |
| Всего видов                            | 2                             | 2         | 2         | 2         | 4     | 6 (7)                                     | 7 (8)       | 1           | 3    | 1     | 6    |
| Индекс Маргалефа<br>Margalef index     | 0.34                          | 0.25      | 0.23      | 0.35      | 0.74  | 1.15                                      | 1.22        | 0           | 1.03 | 0     | 1.00 |
| Индекс Шеннона<br>Shannon index        | 0.43                          | 0.68      | 0.48      | 0.36      | 1.09  | 1.03                                      | 1.09        | 0           | 0.95 | 0     | 1.49 |

**Примечание.** Горные озера: 1 – оз. Букукунское; 2 – оз. Оконон; 3 – оз. Корбохон; 4 – оз. Бол. Сулук, 5 – оз. Перевальное. Пойменные водоемы: 6 – озеро в пойме р. Ургал; 7 – озеро в пойме р. Тырма; 8 – озеро в пойме р. Правая Буря; 9 – старица в пойме р. Букукун; 10 – озеро в пойме р. Накит; 11 – старица в пойме р. Им. “\*\*” – по опросным данным; “\*\*\*” – расчет индексов сделан без данных о кете.

**Note.** Mountain lakes: 1 – Bukukunskoe; 2 – Okonon; 3 – Korbokhon; 4 – Bol. Suluk, 5 – Perevalnoe. Floodplain reservoirs: 6 – lake in the floodplain of the Urgal R.; 7 – lake in the floodplain of the Tyrma R.; 8 – lake in the floodplain of the Right Bureya R.; 9 – an oxbow in the floodplain of the Bukukun R.; 10 – lake in the floodplain of the Nakit R.; 11 – oxbow in the floodplain of the Im R. “\*\*” – according to survey data; “\*\*\*” – calculation of indices is done without data on the chum salmon.

Наибольшие значения индексов Маргалефа и Шеннона получены для оз. Перевальное – 0.74 и 1.09 (табл. 8); низкие величины индексов обусловлены бедностью видового состава. В целом ихтиоценозы горных озер по этому показателю представляют собой обедненные варианты сообществ верховий горных рек, в бассейнах которых они расположены. Исключением является лишь ихтиоценоз оз. Перевальное, где многочислен голянь Лаговского, не найденный в вытекающем из озера ручье. В группу доминантов входят голец сибирский, подкаменщик, ленок; в оз. Перевальное – голянь Лаговского, а в оз. Оконон – голянь Чекановского. Все виды в озерах размножаются и представлены разновозрастными особями. По данным, собранным в оз. Корбохон (1996, 2002, 2006, 2011 и 2017 гг.) можно заключить, что, в отличие от речных сообществ, ихтиоценозы горных озер относительно стабильны, каких-либо существенных изменений в их структуре не выявлено.

Тип 6. Сообщество пойменных водоемов. В пойменных озерах № 6, 7, 8, 10 (табл. 8), которые почти утратили связь с реками, обнаружено всего 8 видов. В двух озерах (№ 10, “Верхняя Зяя” и № 8, “Верхняя Буря”) найдено всего по одному виду: в первом – голянь Чекановского (вероятно, обитает здесь постоянно; найдены в том числе сеголетки), во втором – голянь озерный (обитает постоянно, размножается и зимует). В остальных двух озерах найдено шесть (озеро в пойме р. Ургал) и семь видов (озеро в пойме р. Тырма; щука здесь обитает лишь в теплый период года, в том числе, размножается, но не зимует). В обоих озерах обычны голянь озерный (доминант), ротан-головешка и вьюн; все обитают круглогодично. Остальные виды малочисленны и редки. Ихтиоценозы пойменных озер по видовому составу существенно отличаются от сообществ участков рек, в долинах которых они расположены.

В пойменных водоемах-старицах, которые периодически сообщаются с реками, найдено всего 6 видов. При этом в малом водоеме в пойме р. Букукун (№ 9, табл. 8), не имевшем связи с рекой в период исследований, обнаружено три вида, а в достаточно большой старице, имеющей постоянную многолетнюю связь с рекой (старица р. Им, № 11, табл. 8) – 6 видов. В первом водоеме все три вида обитают сезонно – летом; в зимний период он промерзает. Во втором постоянно обитают и размножаются голян Лаговского и голец сибирский (отмечены молодь и сеголетки этих видов, они

обитают здесь постоянно); кета здесь размножается ежегодно; три других (щука, подкаменщик и тупорылый ленок), обитают с весны до осени и, скорее всего, не размножаются (их сеголетки не найдены).

Сообщества водоемов-стариц имеют существенные различия от сообществ пойменных озер – в старицах обитают виды, характерные для ближайшего участка реки (подкаменщик, голец, щука, ленок тупорылый и др.), в то время как в пойменных озерах в основном обитают виды, не встречающиеся в реке (голянь озерный, ротан, вьюн, карась).

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в пределах горных водосборов в бассейне Амура для периода открытой воды можно выделить 6 основных типов сообществ: А, речных – 4 типа: 1) верховий, 2) “средних” частей, 3) “нижних” частей, 4) малых горных притоков больших равнинных рек; Б, озерных – 2 типа: 1) горных озер и 2) пойменных водоемов. Видовой состав всех типов сообществ насчитывает 33 вида рыб и один вид миног. В речных сообществах отмечено 30 видов рыб и дальневосточная ручьевая минога. В верховьях, с учетом литературных данных, встречаются 20 видов; в средних частях – 23 вида, в низовьях – 28 видов. Ихтиоценозы малых горных притоков крупных равнинных рек беднее и на обследованных участках насчитывают не более 18 видов.

По числу видов наиболее богаты речные сообщества в районе “Нижний Амур и Уссури” и “Нижняя Амгунь”, однако в обоих районах отсутствуют (пока не найдены) сообщества горных озер.

Для рек рассматриваемой части бассейна Амура в целом прослеживается континуальная зональность в организации сообществ, которая характерна для речных водных организмов [Богатов, 1994 (Bogatov, 1994); Михеев, 2010 (Mikheev, 2010)]. Вместе с тем в отдельных исследованных водотоках распространение некоторых видов по продольному профилю реки не подчиняется этой закономерности и имеет дискретный характер.

Наиболее обычны, составляющие основу большинства речных сообществ во всех районах, три вида: голец сибирский, подкаменщик амурский, ленок тупорылый; в большинстве районов к этим видам добавляются еще четыре вида: хариусы нижнеамурский и амурский, голяны Лаговского и обыкновенный. На некоторых участках водотоков в число доминантов входят еще пять видов: хариусы бурейский, желтопятнистый и байкалоленский, голяны Чекановского и китайский. Таким об-

разом, основу речных сообществ составляют 12 видов. Остальные виды распространены ограничено, в основном в нижних и на некоторых участках в средних частях рек, где почти все обитают сезонно; в целом, они малочисленны или редки.

В структуре сообществ у некоторых видов (хариусы, голец сибирский) отмечены пространственные особенности в распределении возрастных групп в связи с высотным градиентом: в верховьях преобладают половозрелые крупные особи, молодь большинства видов отсутствует или редка.

Для всех типов речных сообществ выявлены сезонные изменения видового состава и структуры, происходящие в связи с размножением и сезонными миграциями, а также в связи с гидрологическими и термическими условиями.

Ихтиоценоз горных озер включает шесть видов: все они сформировали здесь устойчивые популяции. По видовому составу этот тип, как правило, является обедненным вариантом сообщества верховий реки, в бассейне которой расположено озеро. В ихтиоценозе пойменных озер найдено восемь видов (от одного до семи), где большинство из них обитают постоянно.

Специфика ценотического разнообразия района определяется наличием – отсутствием горных и пойменных озер, малых горных притоков больших равнинных рек, а также обитанием некоторых видов: хариусов, мальмы, голянов и проходных лососей.

К числу эндемичных и субэндемичных речных сообществ можно отнести сообщества верховий в районах “Онон” (р. Нижний Джермолтай; в его составе байкалоленский хариус), “Верхняя Бурей” (локальный эндемик – бурейский хариус), “Верхняя Зeya” (реки Накит и Малый Онон, где обитает голянь Чекановского, отсутствующий ниже), а также участки верховий некоторых рек в бассейне р. Уссури и в районе “Верхняя Амгунь”, где локально обитает южная мальма. Ихтиоценозы горных

озер также обладают чертами эндемизма – из пяти озер только два имеют одинаковый видовой состав. Наиболее интересен в этом отношении ихтиоценоз оз. Оконон. Интерес представляют также моновидовые сообщества пойменных озер – озеро в долине р. Правая Буря, район “Верхняя Буря”, где обитает озерный голянь, и озера, населенные голянном Чекановского в бассейнах рек Накит и Малый Оконон.

Данные результаты о структуре и динамике рыбных сообществ водных объектов гор-

ных территорий российской части бассейна Амура получены впервые и типичны для среднего и нижнего Амура. Они могут использоваться для целей мониторинга и имеют научное и природоохранное значение, так как в российской горной части бассейна в настоящее время обитают только аборигенные виды, и структура сообществ многих водных объектов, особенно в пределах заповедников и национальных парков, близка к естественной.

Исследования частично поддержаны ДВО РАН (комплексная программа “Амур”, проекты № 03-3А-06-012 и № 14-III-Д-06-022), а также Амурским филиалом WWF (№№ 04-15 и 05-16).

Автор выражает глубокую благодарность за помощь в полевых исследованиях Э.В. Аднагулову, В.И. Киму, А.Ю. Олейникову (ИВЭП ДВО РАН), Г.Н. Слесаренко (Сохондинский заповедник), В.П. Шичанину, П.В. Сарычеву и Г.И. Таранику (Буреинский заповедник); за информацию – Михееву И.Е. (ИПРЭК СО РАН), за помощь в проведении экспедиций в труднодоступные районы В.И. Яшнову, Е.Э. Малкову и И.Н. Белову (Сохондинский заповедник), А.Д. Думикяну, В.В. Турченко и И.А. Подолякину (Буреинский заповедник), А.Н. Куликову (Хабаровский Фонд диких животных) и В.С. Приходько (ИТиГ ДВО РАН).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антонов А.Л. Ихтиофауна верхней части бассейна реки Бурей // Вестник ДВО РАН. 2007. № 3. С. 49–59.
- Антонов А.Л. Разнообразие рыб и миног реки Тырма // Конференция с международным участием “Регионы нового освоения. Современное состояние природных комплексов и вопросы их охраны”. 11–14 октября 2015 г. Хабаровск: сб. матер. Хабаровск: ИВЭП ДВО РАН, 2015. С. 7–9.
- Антонов А.Л. Разнообразие рыб в эфиритрали бассейна реки Амур // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2018. № 1. С. 63–72.
- Антонов А.Л., Книжин И.Б. Распространение, особенности экологии и возможные пути формирования ареалов хариусовых рыб (Thymallidae) в бассейне Амура // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2011. № 1. С. 41–48.
- Афоница Е.Ю., Афонин А. В. Фауна рыб и планктонных беспозвоночных некоторых притоков верхнего течения реки Онон (Забайкальский край) // Амурский зоологический журнал. 2015. Т. 7, № 1. С. 3–13.
- Богатов В.В. Экология речных сообществ Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 1994. 218 с.
- Богущая Н.Г., Насека А.М. Каталог бесчелюстных и рыб пресных вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М.: Товарищество науч. изд. КМК, 2004. 389 с.
- Горлачева Е.П., Афонин А.В. Распространение и биология сига-хадары *Coregonus chadary* Dybowski 1862 в бассейне реки Онон (Восточное Забайкалье) // Вестник КрасГАУ. 2010. № 4 (43). С. 62–69.
- Горлачева Е.П., Афонин А.В. Особенности распространения и биологии рыб верхнего течения реки Онон // Природоохранное сотрудничество: Россия, Монголия, Китай. Чита: Экспресс-издательство. 2011. Вып. 2. С. 53–58.
- Леванидов В.Я. Питание и пищевые отношения рыб в предгорных притоках нижнего течения Амура // Вопросы ихтиологии. 1959. № 13. С. 139–155.
- Леванидов В.Я. Воспроизводство амурских лососей и кормовая база их молоди в притоках Амура // Известия ТИНРО. 1969. Т. 67. 244 с.
- Михеев И.Е. Территориальные особенности распределения ихтиокомплексов Забайкалья и их рациональное использование: Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. Улан-Удэ: ИПРЭиК СО РАН, 2006. 22 с.
- Михеев И.Е. Структурные особенности ихтиоценозов Забайкалья // Ученые записки Забайкальского гуманитарно-педагогич. ун-та им. Н.Г. Чернышевского. 2010. № 1 (30). С. 54–60.
- Михеев П.Б. Состав ихтиофауны малых притоков низовьев Амура // Бюллетень № 3 реализации “Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей”. Владивосток: ТИНРО, 2008. С. 170–173.
- Михеев П.Б., Вдовиченко М.Г. Состав ихтиофауны и биологические показатели представителей ихтиоценозов верхнего течения реки Нимелен // Вопросы рыболовства. 2009. Т. 10, № 3 (39). С. 510–517.
- Никольская В.В. Морфоскульптура бассейна Амура. М.: Наука, 1972. 296 с.
- Никольский Г.В. Основные закономерности формирования и развития речной ихтиофауны // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. С. 77–90.
- Никольский Г.В. Рыбы бассейна Амура. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 552 с.
- Павлов Д.С. Системный подход к сохранению редких объектов биоразнообразия // Технологии сохранения редких видов животных. Материалы науч. конф. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2011. С. 42.

- Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Соколов Л.И., Алексеев С.С. Редкие и исчезающие животные. Рыбы: Справ. пособие. М.: Высш. шк., 1994. 334 с.
- Семенченко А.Ю. Фауна и структура рыбных сообществ в ритрали рек Приморья // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 1. Владивосток: Дальнаука, 2001. С. 217–228.
- Семенченко А.Ю., Золотухин С.Ф. Экологические исследования рыб реки Большая Уссурка // 6-е Арсеньевские чтения. Уссурийск: УГПИ, 1992. С. 308–311.
- Тугарина П.Я., Храпцова В.С. К экологии амурского хариуса *Thymallus grudei* Dyb. // Вопросы ихтиологии, 1981. Т. 21, вып. 2 (127). С. 209–222.
- Шедько С.В. О малоизвестном факте широкого распространения в бассейне р. Уссури жилой формы мальмы *Salvelinus malma* (Walbaum) // Всерос. конф. “Современные проблемы систематики рыб”. СПб.: СПбГУ, 1998. С. 59–60.
- Экосистемы бассейна реки Бикин: Среда. Человек. Управление. Владивосток: ДВО РАН, 1997. 176 с.
- Antonov A.L. Diversity of Fishes and Structure of Ichthyocenoses in Mountain Catchment Areas of the Amur Basin // *Journal of Ichthyology*. 2012. Vol. 52. № 2. P. 149–159.
- Antonov A.L. On the Diversity of Fishes in Mountain Lakes of the Amur Basin // *Journal of Ichthyology*. 2017. Vol. 57. № 6. P. 859–868.
- Barabanshchikov E.I. Occurrence of Resident Dolly Varden Trout *Salvelinus malma* (Salmoniformes, Salmonidae) in the Lake Khanka Basin // *Journal of Ichthyology*. 2003. Vol. 43. № 8. P. 689–690.

#### REFERENCE

- Antonov A.L. Ihtiofauna verhnjej chasti bassejna reki Burei [Ichthyofauna of the upper part of Bureya River basin]. *Bulletin of the Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences*, 2007, no. 3, pp. 49–59. (In Russian)
- Antonov A.L. Diversity of Fishes and Structure of Ichthyocenoses in Mountain Catchment Areas of the Amur Basin. *Journal of Ichthyology*, 2012, vol. 52, no. 2, pp. 149–159.
- Antonov A.L. Raznoobrazie ryb i minog reki Tyrma [Diversity of fish and lampreys of the Tyrma river]. *Konferenciya s mezhdunarodnym uchastiem “Regiony novogo osvoeniya. Sovremennoe sostoyanie prirodnyh kompleksov i voprosy ih ohrany”*. 11–14 oktyabrya 2015 g., Habarovsk: sb. mater. Habarovsk, IVEP DVO RAN, 2015, pp. 7–9. (In Russian)
- Antonov A.L. On the Diversity of Fishes in Mountain Lakes of the Amur Basin. *Journal of Ichthyology*, 2017, vol. 57, no. 6, pp. 859–868.
- Antonov A.L. Raznoobrazie ryb v epiritrali bassejna reki Amur [Fishes Diversity in the Amur River Epirithral]. *Bulletin of the North-East Science Center FEB RAS*, 2018, no. 1, pp. 63–72. (In Russian)
- Antonov A.L., Knizhin I.B. Rasprostranenie, osobennosti ekologii i vozmozhnye puti formirovaniya arealov hariusovyh ryb (Thymallidae) v bassejne Amura [Distribution, Ecology and Range Formation of Grayling (Thymallidae) in the Amur Drainage]. *Bulletin of the North-East Science Center FEB RAS*, 2011, no. 1, pp. 41–48. (In Russian)
- Afonina E.Yu., Afonin A.V. Fauna of fishes and planktonic invertebrates in some tributaries of the upper Onon river (Zabaikalsky kraj). *Amurian Zoological Journal*, 2015, vol. 7 (1), pp. 3–13. (In Russian)
- Barabanshchikov E.I. Occurrence of Resident Dolly Varden Trout *Salvelinus malma* (Salmoniformes, Salmonidae) in the Lake Khanka Basin. *Journal of Ichthyology*, 2003, vol. 43, no. 8, pp. 689–690.
- Bogatov V.V. Bogatov V.V. Ekologiya rechnykh soobshchestv Dal'nego Vostoka [Ecology of river communities of the Far East]. Vladivostok, Dal'nauka, 1994. 218 p. (In Russian)
- Bogutskaya N.G., Naseka A.M. Catalogue of agnathans and fishes of fresh and brackish waters of Russia with comments on nomenclature and taxonomy. Moscow, KMK Scientific Press Ltd, 2004. 389 p. (In Russian)
- Ekosistemy bassejna reki Bikin: Sreda. Chelovek. Upravlenie [Ecosystems of the Bikin River Basin: Environment. Human. Control]. Vladivostok, DVO RAN, 1997. 176 p. (In Russian)
- Gorlacheva E.P., Afonin A.V. Rasprostranenie i biologiya siga-hadary Coregonus chadary Dybowski 1862 v bassejne reki Onon (Vostochnoe Zabajkal'e) [Distribution and biology of the whitefish Coregonus chadary Dybowski 1862 in the Onon river basin (Eastern Transbaikalia)]. *Vestnik KrasGAU*, 2010, no. № 4 (43), pp. 62–69. (In Russian)
- Gorlacheva E.P., Afonin A.V. Osobennosti rasprostraneniya i biologii ryb verhnego techeniya reki Onon [Features of the distribution and biology of fish in the upper reaches of the Onon River]. *Prirodoohrannoe sotrudnichestvo: Rossiya, Mongoliya, Kitaj*. Chita, Express Publisher, 2011, is. 2, pp. 53–58. (In Russian)
- Levanidov V.Ya. Pitanie i pishchevye otnosheniya ryb v predgornyh pritokah nizhnego techeniya Amura [Feeding and feeding relationships of fish in the foothill tributaries of the lower reaches of the Amur]. *Voprosy ichthyologii*, 1959, no. 13, pp. 139–155. (In Russian)
- Levanidov V.YA. Vosproizvodstvo amurskih lososej i kormovaya baza ih molodi v pritokah Amura [Reproduction of Amur salmon and the food base of their juveniles in the tributaries of the Amur]. *Izvestiya TINRO*, 1969, vol. 67, 244 p. (In Russian)
- Mikheev I.E. Territorial features of the distribution of ichthyocomplexes in Transbaikalia and their rational use. *Extended Abstract of Cand. Geogr. Sci. Diss.* Ulan-Ude, 2006. 22 p. (In Russian)
- Mikheev I.E. Strukturnye osobennosti ihtiocenozov Zabajkal'ya [Structural features of ichthyocenoses of Transbaikalia]. *Uchenye zapiski Zabajkal'skogo gumanitarno-pedagogich. un-ta im. N.G. Chernyshevskogo*, 2010, no. 1 (30), pp. 54–60. (In Russian)

- Mikheev P.B. Sostav ihtiofauny malyh pritokov nizov'ev Amura [The composition of the ichthyofauna of small tributaries of the lower reaches of the Amur]. *Byulleten' № 3 realizacii "Konceptcii dal'nevostochnoj bassejnoj programy izucheniya tihookeanskih lososej"*. Vladivostok, TINRO, 2008, pp. 170–173. (In Russian)
- Mikheev P.B., Vdovichenko M.G. Ichthyofauna composition and biological parameters of fish community representatives of the upper Nimelen River. *Problems of Fisheries*, 2009, vol. 10, no 3 (39), pp. 510–517. (In Russian)
- Nikolskaya V.V. Morfoskul'ptura bassejna Amura [Morphosculpture of the Amur basin]. Moscow, Nauka, 1972. 296 p. (In Russian)
- Nikolsky G.V. Osnovnye zakonomernosti formirovaniya i razvitiya rechnoj ihtiofauny [The main patterns of formation and development of river ichthyofauna]. *Ocherki po obshchim voprosam ihtiologii*. Moscow-Leningrad, Izd. AN SSSR, 1953, pp. 77–90. (In Russian)
- Nikolsky G.V. Ryby bassejna Amura [Fishes of the Amur basin]. Moscow, Izd. AN SSSR, 1956. 552 p. (In Russian)
- Pavlov D.S. Sistemnyj podhod k sohraneniyu redkih ob'ektov bioraznoobraziya [A systematic approach to the conservation of rare biodiversity objects]. *Tekhnologii sohraneniya redkih vidov zhitovnyh. Mat-ly nauch konf. M., Tov-vo nauch. izd. KMK*, 2011, 42 p. (In Russian)
- Pavlov D.S., Savvaitova K.A., Sokolov L.I., Alekseev S.S. Redkie i ischezayushchie zhitovnye. Ryby [Rare and endangered animals. Fishes]: Sprav. posobie. M., Vyssh. shk., 1994. 334 p. (In Russian)
- Pesenko Yu.A. Principles and methods of quantitative analysis in faunistic research. M., Nauka, 1982. 287 p.
- Semenchenko A.Yu. Fauna i struktura rybnih soobshchestv v ritrali rek Primor'ya [Fauna and structure of fish communities in the rithral of the rivers of Primorye ]. *Chteniya pamyati Vladimira Yakovlevicha Levanidova*. Vladivostok, Dal'nauka, 2001, no. 1. pp. 217–228. (In Russian)
- Semenchenko A.Yu., Zolotukhin S.F. Ekologicheskie issledovaniya ryb reki Bol'shaya Ussurka [Ecological studies of fish in the Bolshaya Ussurka River]. *6 Arsen'evskie chteniya*. Ussurijsk, UGPI, 1992, pp. 308–311. (In Russian)
- Shedko S.V. O maloizvestnom fakte shirokogo rasprostraneniya v bassejne r. Ussuri zhiloy formy mal'my Salvelinus malma (Walbaum) [About the little-known fact of wide distribution in the river basin. Ussuri residential form Dolly Varden Salvelinus malma (Walbaum)]. *Vseros. konf. "Sovremennye problemy sistematiki ryb"*. SPb., SPbGU, 1998, pp. 59–60. (In Russian)
- Tugarina P.Ya., Khramtzova V.S. K ekologii amurskogo hariusa Thymallus grudei Dyb. [On the ecology of the Amur grayling Thymallus grudei Dyb]. *Voprosy ihtiologii*, 1981, vol. 21, no. 2 (127), pp. 209–222. (In Russian)

## DIVERSITY AND DYNAMICS OF FISH COMMUNITIES IN THE BASINS OF MOUNTAIN TRIBUTARIES OF THE AMUR

**A. L. Antonov**

*Institute of Water and Ecology Problems of the Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences  
680000 Khabarovsk, Russia, e-mail: antonov@ivep.as.khb.ru*

Revised 15.08.2022

Between 1975 and 2021 the diversity of fish communities of mountain rivers was studied in seven areas of the river Amur drainage: “Onon”, “Upper Zeya”, “Upper Bureya”, “Upper Amgun”, “Lower Amgun”, “Khin-gan”, “Lower Amur and Ussuri”. In these areas, various reaches of typical mountain watercourses were surveyed: 1) upper reaches (24), 2) “middle” (17) and 3) “lower” (10); 9 small mountain tributaries of lowland rivers – Amur and Ussuri, 5 mountain lakes and 6 floodplain reservoirs. According to the results of the research, 6 main types of communities were identified, including river ones: 1) upper reaches, 2) “middle” parts, 3) “lower” parts, 4) small mountain tributaries of large lowland rivers. Lake communities are represented by two main types of communities: 5) mountain lakes and 6) floodplain water bodies. In river communities, 30 fish species and one lamprey species were found; river communities are dominated by *Barbatula toni*, *Cottus szanaga*, *Brachymystax tumensis*, species of the genus *Thymallus*, as well as *Rhynchocypris lagowskii* and *Phoxinus phoxinus*. Upper reaches communities include from 4 to 12–13 species. *Barbatula toni*, *Cottus szanaga*, *Brachymystax tumensis*, and species of the *Thymallus* dominate here. In the communities of the middle parts of the rivers, there are from 7 to 17 species. Up to 23 species and one lamprey species are found in the lower parts. In the upper reaches and middle sections of the rivers, the composition of the community changes during the year as a result of seasonal migrations. In communities of mountain lakes 6 species of fish were found; three species are most common: *Barbatula toni*, *Cottus szanaga*, *Brachymystax tumensis*. 8 species inhabit floodplain water bodies, dominated by *Rhynchocypris percunurus*, *Perccottus glenii*, *Misgurnus mohoity*. The specificity of the region's coenotic diversity is determined by its position in the Amur basin, the presence or absence of mountain and floodplain lakes, as well as geomorphological and paleogeographic features.

*Keywords:* ichthyofauna, mountain watersheds, river, lake, diversity, fish communities, Amur basin