

УДК 574.52 (597.552.511)

Топография нереста и структура нерестовых группировок лососевых рыб (Salmonidae) в реках Восточной Камчатки при высокой численности стад*Е.В. Есин, В.Н. Леман, С.Р. Чалов*

Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ФГБНУ «ВНИРО», г. Москва)
e-mail: esinevgeniy@yandex.ru

Изучена экологическая структура нерестовых скоплений наиболее массовых видов лососевых рыб — горбуши, кеты и гольца в момент одновременного размножения в реках восточного побережья Камчатки с минимальным воздействием прибрежного промысла. Установлено, что горбуша в обследованных реках разделяется на две обособленные нерестовые группировки (расы) с различными частотами вариантов окраски. Расы тяготеют к пространственно разобщённым нерестилищам с различными условиями среды, уникальная поздненерестующая горбуша размножается в текущих с вулканов притоках с подвижным песчаным дном. У кеты по местам нереста выделяется три расы, представители которых различаются размерами тела и окраской и занимают участки с различным субстратом перед перекатами, позади перекатов и в придаточной системе на выходах грунтовых вод. Разнокачественность нерестовых группировок гольца определяется возрастным составом: крупные особи занимают центральные нерестилища, более молодые вытесняются в притоки и пойменные водотоки. Распределение производителей по разным нерестовым биотопам способствует более полному освоению среды и стабилизации популяционных систем при высокой численности нерестовых стад.

Ключевые слова: лососи Salmonidae, горбуша *Oncorhynchus gorbuscha*, кета *Oncorhynchus keta*, голец *Salvelinus malma*, нерест, воспроизводство, расы, реки, Камчатка.

ВВЕДЕНИЕ

В последние годы сочетание благоприятных условий воспроизводства и океанического нагула камчатских лососей привело к подъёму численности нерестовых стад до максимальных исторических значений [Irvine et al., 2012]. В реки Восточной Камчатки в июле—августе одновременно возвращается 3 наиболее массовых вида — горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792), кета *O. keta* (Walbaum, 1792) и голец *Salvelinus malma* (Walbaum,

1792), их нерест проходит на одних и тех же участках русел [Леман, 2003; Hanrahan, 2007]. В процессе размножения лососи закапывают оплодотворённую икру в дно, сооружая однотипные нерестовые гнёзда с бугром поверх кладок икры [Кузнецов, 1928; Смирнов, 1975]. Площадь гнёзд изменяется от 0,6 м² у горбуши [Wells, McNeil, 1970] до 2,8 м² у более крупной кеты [Кольцов, 1995]. С учётом того, что численность рыб на нерестилищах во время массового размножения

исчисляется тысячами (иногда — десятками тысяч), переформирование перекатов по масштабам сопоставимо с влиянием половодья [Махинов, 2006; Опасные..., 2014]. В реках Британской Колумбии массовый нерест лососей обеспечивает до 40–55% годового объёма транспорта влекомых наносов [Scrivener, 1994; Hassan et al., 2008].

Сортировка аллювия во время размножения улучшает водообмен в гнёздах [Леман, 2003], но превышение определённой численности производителей на нерестилищах приводит к тотальному перекапыванию дна и уничтожению уже сформированных бугров, вымыванию оплодотворённой икры, падению выживаемости зародышей, распространению инфекций [Семко, 1954; Смирнов, 1975; Чебанов, 1994]. Для предотвращения таких событий при регулировании прибрежного промысла распространена практика пропуска в реки «оптимального» количества производителей и изъятия «излишков», даже если выделенный объём вылова уже освоен. Тем не менее, судя по данным многолетнего мониторинга заполняемости нерестилищ в районах с ограниченным промыслом, где регулирование пропуска не производится (в частности, на Восточной Камчатке), катастрофическое сокращение численности поколений лососей после массового нереста с «неоптимальной» плотностью регулируется достаточно редко.

В основе стабилизации численности лежит формирование упорядоченной системы экологических группировок (рас), которые при возрастании меж- и внутривидовой конкуренции за нерестилища распределяются по реке сложным образом и максимально полно осваивают все доступные места размножения. Такая экологическая стратегия позволяет лососевым рыбам быстро наращивать эффективную численность и поддерживать высокую продуктивность своих нерестово-выростных экосистем [Алтухов и др., 1997; Bilby et al., 1996; Marcot, Vander Heyden, 2000].

Цель данной работы заключалась в изучении топографии нереста и структуры нерестовых группировок наиболее многочисленных видов лососевых рыб — горбуши, кеты и гольца (мальмы), в момент одновременного массового размножения в реках восточного побережья

Камчатки с минимальным воздействием прибрежного промысла.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работы проводили в августе 2010–2011 гг. в нижнем течении малых рек центральной части Кроноцкого залива — Старый Семячик и Тихая (рис. 1). Исследованные бассейны находятся на территории Кроноцкого биосферного заповедника, они не осваиваются промыслом, не подвержены антропогенному влиянию, поэтому в них сохранилось максимально полное разнообразие внутрипопуляционных групп рыб. Ближайшая крупная река, на которой ведётся промышленный лов лососей — Жупанова, находится в 15 км южнее заповедника. Судя по данным рыбопромысловой статистики суммарный вылов лососей в 2010 г. составил в р. Жупанова 321 т, в 2011 г. — 782 т (год многочисленной генерации горбуши) при средних уловах за предшествующие 10 лет 297 т.

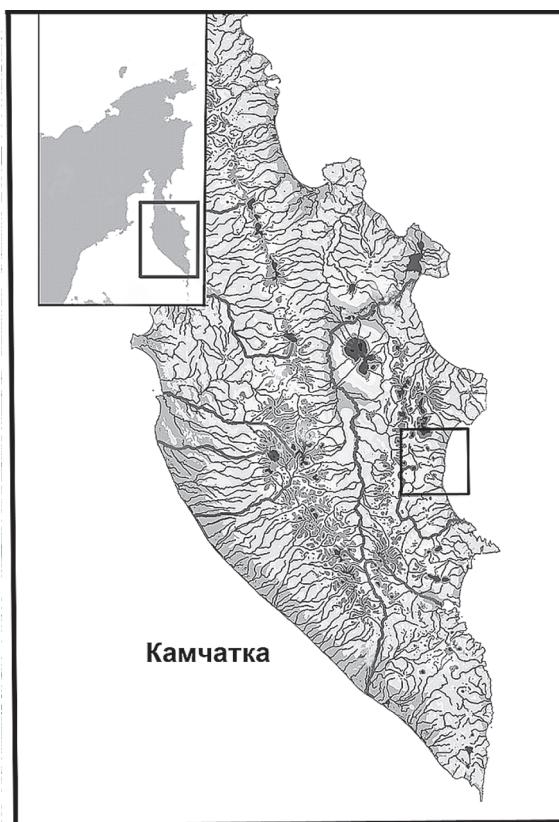


Рис. 1. Положение участка работ (□) в пределах Камчатского полуострова

Выбранные для исследования бассейны роднит близкое расположение (устья рек находятся в 27 км друг от друга), схожая водоносность (меженные расходы — порядка 10–12 м³/с), а также разнообразие гидрологоморфологических условий: главные реки имеют разветвлённое пологорное русло с системой пойменных проток, и в них впадают притоки, стекающие со склонов активных вулканов. Такие притоки отличаются специфическим составом донного субстрата: галечно-валунную аллювиальную отмостку в них закрывает нестабильный слой туфового песка, который даже в меженный период образует подвижные вторичные гряды.

Материал был собран на реках в период массового нереста лососей на участках нижнего течения длиной 1 км с замыкающими створами в 7 км от устья. Оба экспериментальных участка включали в себя отрезок главной реки со всеми рукавами и системой боковых пойменных водотоков, а также отрезок русла притока. На участках в течение месяца проводили привязку мест нереста горбуши, кеты и мальмы к элементам руслового рельефа (плёсы — перекаты — эрозионные ямы) и русловым формам (основное русло — пойменные протоки — притоки). По 3–4 нерестилища каждого выделенного типа оконтуривали с использованием рулеток и мерных штанг и троекратно (каждую декаду) просчитывали число нерестящихся особей на них.

С нерестилищ каждого типа 10–20 августа оба года неводом отловили по 25–30 самцов и самок. У этих рыб прижизненно определили длину тела по Смитту, отбрали регистрирующие структуры для определения возраста (у горбуши и кеты — фрагмент кожи с чешуей, у мальмы — фрагмент первого луча спинного плавника) и качественно оценили окраску. Для производителей каждого вида выделили по 3 варианта нерестовой окраски. Для горбуши по упрощённой схеме А.Н. Макоедова и Г.А. Агаповой [1991] описывали пятнистость 1-й и 5-й межлучевых перепонок верхней лопасти хвостового плавника: нет рисунка (1), есть пятна и короткие полосы (2), есть полоса длиннее половины перепонки с дополнительными пятнами или без (3). У кеты анализировали пятнистость тела и интенсив-

ность окраски: контрастных пятнышек на спине и основаниях плавников нет, брюхо серое (1); брюхо чёрное, на спинном, жировом и верхней лопасти хвостового плавников — контрастные пятнышки, поперечные полосы на боках яркие (2); пятнышки не только на плавниках, но и на спине, вдоль боковой линии — светлая продольная полоса (3). У мальмы удалось выделить дискретные цветовые варианты окраски: бока тёмно-фиолетовые, брюхо желтоватое или белесое (1); бока серо-чёрные, с фиолетовым отливом, брюхо оранжевое (2); бока чёрные, с оливковым отливом, брюхо красное (3). Всего за время работ длину тела и вариант окраски определили у 300 экз. горбуши, 380 экз. кеты и мальмы; возраст определили у 80 экз. кеты и 55 экз. мальмы.

На тех же нерестилищах, где проводили отлов рыб, над недавно сформированными буграми измерили глубину и продольную скорость течения при помощи гидрометрической вертушки ИСП-1М. Для самих бугров определили длину и площадь, характер движения воды в грунте с помощью труб-пьезометров [Леман, Кляшторин, 1987] и гранулометрический состав поверхностного слоя. Проанализировали 52 пробы грунта. Из них изымали камни крупнее 100 мм, оставшуюся часть объёмом около 1,5 л после просушки сортировали набором сит на 6 фракций: крупная галька (50–100 мм), средняя галька (20–50 мм), мелкая галька и гравий (2–20 мм), мелкий гравий (1–2 мм), песок (0,1–1,0 мм), ил и пыль (<0,1 мм) [Константинов, 1986]. При анализе данных использовали статистические методы, доступные в программных пакетах Statsoft.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Выделение нерестовых группировок и локализация их нерестилищ. Для горбуши, на фоне чередования много- и малочисленных поколений смежных лет и устойчивых межгодовых фенетических различий, в целом характерна низкая пространственная и экологическая дифференциация [Животовский и др., 1989; Макоедов, Коротаева, 1999]. По всей Камчатке горбуша имеет один численный пик нерестового хода, а расы и экотипы у неё выделяются лишь условно. Вместе с тем популяционная организация вида исследовалась на

полуострове, прежде всего, в наиболее значимых промысловых районах с однотипными нерестовыми реками. Структура стад относительно малочисленных популяционных систем, в частности кроноцкой горбушки, специально не изучалась, хотя именно в реках Кроноцкого залива восточно-камчатская горбуша размножается в чрезвычайно разнообразных условиях, поднимаясь как в типичные лососевые реки, так и в водотоки с нестабильным дном из туфового песка.

Согласно нашим наблюдениям, пик подхода производителей обоих поколений к нерестилищам в основных руслах рр. С. Семячик и Тихая приходился на начало августа. Рыбы занимали участки перед перекатами. В год многочисленной генерации подошедшие позже особи распределялись на плёсах в рукавах и боковых протоках выше по течению от типичных нерестилищ. Все годы наблюдений к 15–20 августа, когда в основных руслах и протоках нерест уже шёл на спад, горбуша в небольшом количестве заходила в пустовавшие до этого «вулканические» притоки и начинала размножаться в глубоких излучинах перед эрозионными ямами. Таким образом, в реках Кроноцкого залива можно выделить раннюю и позднюю нерестовые группировки горбушки с перекрывающимися сроками размножения. Первая эксплуатирует нерестилища двух типов в основном русле и протоках (перед перекатами и на плёсах), вторая нерестится только в притоках с песчаным дном перед ямами (табл. 1).

У кеты на Камчатке выделяется до 4 рас, которые в пределах одного нерестового бассейна различаются сроками захода в реку и нереста, местами и типами избираемых нерестилищ, а также биологическими характеристиками [Кузнецов, 1928; Николаева, Овчинников, 1988; Кузицин и др., 2010 и др.]. Весенняя кета («монако») малочисленна, поднимается в реку с мая по конец июня, нерестится в июле — начале августа в нижнем течении основного русла. Ранняя летняя кета («хайко») обычно самая многочисленная, с пиком хода в конце июля, нерестится в августе в среднем и, в меньшей степени, в нижнем течении, в основном русле и крупных рукавах. Поздняя летняя кета с пиком хода в начале августа нерестится в августе — сентябре в придаточной

системе среднего течения и в притоках. В некоторых реках западного побережья одна из летних рас замещается мелкой осенней кетой («монок») с пиком хода в августе — сентябре. В ряде случаев между производителями разных рас удается обнаружить достоверные генетические различия, например по пятнистости плавников и длине аксиллярной лопасти [Макоедов, Коротаева, 1999]. В реках материкового побережья Охотского моря между ранней и поздней летней кетой обнаружены не только морфологические, но и генетические различия [Волобуев и др., 1990].

Не имея возможности проассоциировать производителей кеты на нерестилищах обследованных участков с рыбами, зашедшими в реку из моря в разное время, мы, тем не менее, обнаружили, что оба года в главных руслах обследованных рек перед перекатами на потоке нерест в начале августа уже был в разгаре. На ямах под перекатами в основном русле и притоках кета достигла максимальной численности к середине августа, в придаточную систему и ключи с грунтовым питанием рыбы массово заходили в третьей декаде августа. В середине месяца в пределах водной сети удавалось выделить 3 группы производителей с нерестилищами перед седловинами перекатов, на ямах под берегом за перекатами, а также на ямах в излучинах русел в придаточной системе (табл. 1).

Структура нерестовых группировок проходной восточно-камчатской мальмы специально никогда не исследовалась. Известно, что в крупных реках на фоне растянутых сроков анадромной миграции выделяется 2 пика хода особей со зрелыми гонадами, производители на нерестилищах в разных частях речных бассейнов могут различаться морфологически [Тиллер, 1989; Саввайтова, 1989]. В верхнем течении бассейна р. Камчатка гольцы нерестятся в основном русле перед перекатами вместе с горбушей, помимо этого — вдоль берегов на выходах грунтовых вод, а также в небольших притоках [Бугаев и др., 2007].

В рр. С. Семячик и Тихая в прибрежной зоне основных русел перед гребнями перекатов нерест мальмы начинался одновременно с горбушей в начале августа и продолжался в течение месяца. На нерестилища в придаточную систему и притоки гольцы поднимались

Таблица 1. Топография нерестилищ массовых видов лососевых рыб во время одновременного нереста в августе 2010–2011 гг. на участках полугорных разветвлённых русел центральной части Кроноцкого залива

Вид	Положение в речной сети			Шифр типа нерестилищ
	Участок русла	Форма продольного рельефа	Поперечное сечение	
Горбуша	Основное русло и крупные рукава	Окончания плёсовых лошин и напорные скаты седловин	Медиаль, реже — рипаль на седловине	г-1
		Плёсы	Медиаль и стрежень	г-2
	Пойменные протоки, боковые рукава	Участки плёсов перед седловинами	Медиаль и стрежень	г-3
		Участки плёсов перед эрозионными ямами в излучинах	Медиаль	г-4
Кета	Основное русло и крупные рукава	Напорные скаты и корыта седловин	Стрежень	к-1
		Подвалья седловин и расположенные за ними эрозионные ямы (омуты)	Рипаль, реже — медиаль	к-2
	Пойменные протоки, родники и ключи	Эрозионные ямы, промоины под берегами, плёсовые лошины (редко)	Медиаль и стрежень	к-3
		Подвалья седловин и ямы за ними	Рипаль и боковые затоны	к-4
Мальма	Основное русло и крупные рукава	Окончания плёсовых лошин перед напорными скатами седловин	Рипаль	м-1
		Напорные скаты седловин	Рипаль, реже — медиаль	м-2
	Пойменные протоки и ключи	Окончания напорных скатов и гребни седловин	Медиаль и стрежень	м-3

лись через 10–12 дней после начала нереста горбушки, т.к. до этого отъедались горбушевой икрой на перекатах основных русел. В начале августа эти рыбы ещё имели гонады IV стадии зрелости. Т.е. у мальмы выделялись 2 одновременно нерестящиеся группировки, приуроченные к местам размножения перед перекатами в основном русле (в прибрежной зоне) и непосредственно на седловинах перекатов в периферической системе (табл. 1).

Суммарно у горбушки, кеты и мальмы, одновременно нерестящихся в реках центральной части Кроноцкого залива, выделяется до 11 типов нерестилищ, приуроченных к разным русловым формам и элементам рельефа в их составе. Нерестилища выделенных типов мозаично распределены по руслам и не перекрываются (рис. 2). По нашим наблюдениям повторного перекапывания кладок икры не происходило даже в год многочисленной генерации горбушки (2011), когда производители

этого вида занимали практически всю площадь плёсов.

Пиковая плотность производителей горбушки на нерестилищах перед перекатами достигала 0,13–0,16 экз./м² в 2010 г. и 0,45–0,82 экз./м² в 2011 г., на плёсах — 0,10 и 0,35 экз./м² соответственно; в пойменных протоках плотность не превышала 0,07–0,09 экз./м². Бугры всегда располагались равномерно в шахматном порядке, в годы нереста многочисленного поколения перед перекатами они сливались краями. В то время как перед крупнейшими перекатами в основном русле в 2011 г. нерестилось до 9–11 тыс. экз., в «вулканических» притоках производители создавали лишь по 3–5 нерестовых пар на каждом участке нереста (средняя плотность не выше 0,03 экз./м²).

Производители кеты группировались плотными локальными скоплениями. Бугры на русловых нерестилищах располагались в одну

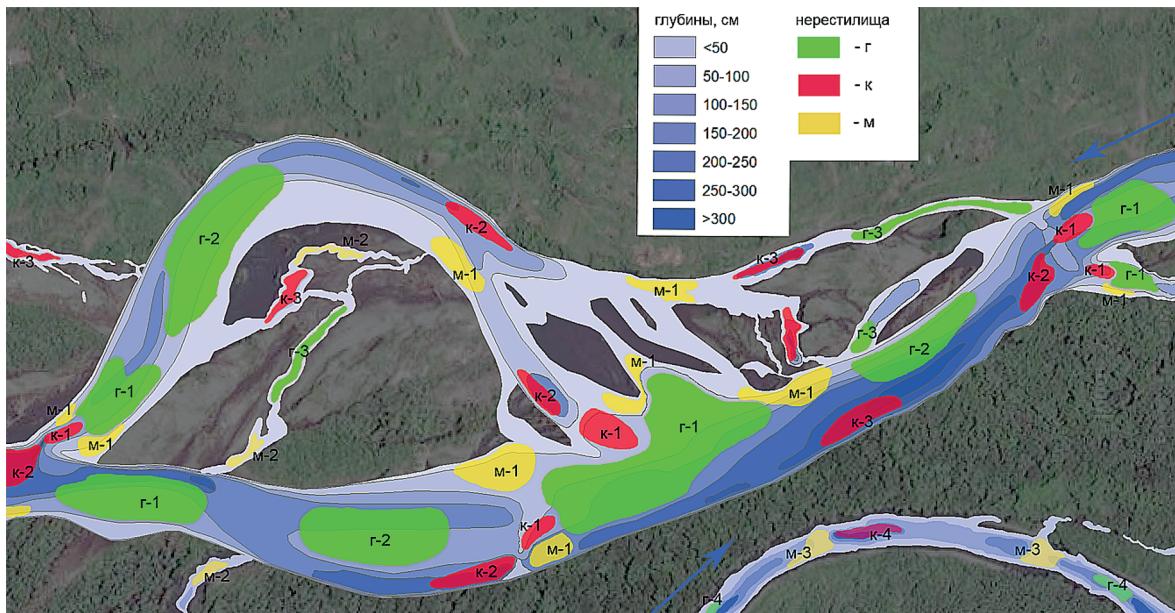


Рис. 2. Топография нереста горбуши (г, малочисленное поколение), кеты (к) и малмы (м) на участке нижнего течения р. С. Семячик (центральная часть Кроноцкого залива) во время одновременного нереста в середине августа 2010 г. (цифровые обозначения типов нерестилищ как в табл. 1)

линию, контуры которой повторяли тальвег на седловине и изгиб подмываемого коренного берега ниже седловины переката. Перед седловинами в нересте оба года наблюдалось по 5–8 самок и 8–13 самцов; под седловинами, как в основном русле, так и в притоках — в среднем в 2 раза большее число рыб. На ямах в пойменных протоках в момент наиболее интенсивного нереста скапливалось по 10–30 экз., бугры всегда располагались плотно и сливались краями. Чтобы достичь глубоких эрозионных ям на пойме, рыбы преодолевали до 200 м по протокам, глубина которых в некоторых случаях не превышала 5 см.

Средняя плотность нереста малмы составляла 0,70–0,85 экз./м² перед перекатами в основном русле и до 1,15 экз./м² в пойменных протоках. Ниже нерестилищ малмы и горбуши всегда концентрировалось большое количество карликовых самцов, рыб с недозревшими половыми продуктами (в начале августа), «тысячников» и особей, пропускающих нерест. Эту группировку при подсчёте нерестящихся особей старались не учитывать. В основных руслах бугры располагались мозаично, непосредственно под берегом более плотными группами, но краями не сливались. В протоках

и притоках бугры располагались плотнее, почти соприкасаясь краями.

Размерные и фенетические различия между представителями выделенных группировок. На фоне достоверных размерных различий (по t_{st} , $\rho \leq 0,05$) между производителями смежных лет, у горбуши одного поколения с нерестилищ основных русел и из «вулканических» притоков статистических различий по длине тела не зафиксировано (табл. 2).

У кеты, напротив, 3 выделенные нерестовые группировки достоверно ($\rho \leq 0,01$) различались по длине тела. Среди рыб, вернувшихся на нерест в 2010 г., наиболее крупными размерами отличались особи с нерестилищ, расположенных ниже седловин перекатов, а наиболее мелкими — рыбы из придаточной системы (табл. 2). При этом если на русловых нерестилищах перед и после перекатов соотношение возрастных групп 3+ и 4+ составляло 2:3, то на ямах в пойменных протоках — 1:1. Рыбы в возрасте 5+ повсеместно встречались единично (5%), на пойменных нерестилищах также попадались особи возраста 2+.

Мальма с русловых нерестилищ была достоверно ($\rho \leq 0,01$) крупнее, чем с нерестилищ из придаточной системы и притоков. Мелкие,

Таблица 2. Длина тела (АС, см) производителей массовых видов лососевых рыб с нерестилищ из разных частей русской сети в середине августа 2010–2011 гг. в нижнем течении рек центральной части Кроноцкого залива

Вид	Пол	Основное русло и крупные рукава	Пойменные протоки и ключи	Притоки с песчаным дном
Горбуша*	Самцы	45–63 (53,2) 40–62 (49,1)	45–59 (53,0) н/д	45–63 (53,6) 40–61 (50,2)
	Самки	41–57 (49,8) 40–59 (46,3)	41–56 (49,6) н/д	41–58 (49,8) 39–62 (46,4)
Кета**	Самцы	61–72 (66,0) 64–76 (69,7)	57–68 (62,2)	64–70 (69,5)
	Самки	58–70 (62,9) 58–70 (63,8)	53–66 (59,8)	61–69 (66,0)
Мальма	Самцы	38–59 (46,5)	28–50 (40,9)	39–52 (41,3)
	Самки	37–53 (42,0)	31–48 (39,2)	31–52 (40,1)

Примечание. * — раздельно даны значения для поколения чётного (над чертой) и нечётного года; ** — раздельно даны значения для русских нерестилищ выше (над чертой, тип к-1) и ниже седловин (к-2).

поздносозревающие производители из пойменных проток и «вулканических» притоков статистически размерами не различались (табл. 2). При этом рыбы с периферических нерестилищ отличались меньшим возрастом — доминировали биографические группы 3.3+ и 3.4+ (четыре года морских миграций), также встречались жилые рыбы возраста 5+...7+, которые нерестились совместно с проходными. В основных руслах размножались анадромные особи в возрасте 3.4+...3.7+. Примечательно, что в основных руслах ниже нерестилищ отставали неполовозрелые «тысячники» в возрасте 3.2+ длиной 38–42 см, т.е. крупнее, чем нерестящиеся в притоках рыбы.

По частотам вариантов окраски хвостового плавника горбуша раннего нереста из главных

рек отличалась от производителей позднего нереста из «вулканических» притоков, прежде всего, большей частотой встречаемости длинных полос (табл. 3). Данные различия были стабильны, но в год малочисленной генерации проявлялись отчётливее. Более детальный анализ вариантов окраски показал статистическую достоверность различий между сравниваемыми группировками [Есин, 2012].

Ранненерестующая кета с нерестилищ перед перекатами отличалась уникально высокой частотой варианта нерестовой окраски с розовой полосой вдоль боковой линии. Между производителями поздней кеты с нерестилищ под перекатами основного русла и из притоков различия по частотам вариантов окраски не выявлены. Кета из придаточной системы выделя-

Таблица 3. Частота встречаемости (%) 3 вариантов окраски производителей массовых видов лососевых рыб с нерестилищ из разных частей русской сети в середине августа 2010–2011 гг. в нижнем течении рек центральной части Кроноцкого залива

Вид	Основное русло и крупные рукава	Пойменные протоки и ключи	Притоки с песчаным дном
Горбуша*	0 / 73 / 27 0 / 67 / 33	1 / 69 / 30 0 / 65 / 35	3 / 86 / 11 3 / 79 / 18
	12 / 35 / 53 22 / 66 / 12	39 / 41 / 5	27 / 68 / 5
Мальма	5 / 17 / 78	9 / 69 / 22	10 / 70 / 20

Примечание. * — раздельно даны значения для поколения чётного (над чертой) и нечётного года; ** — раздельно даны значения для русских нерестилищ выше (над чертой, тип к-1) и ниже седловин (к-2).

лась более высокой встречаемостью особей без пятнышек на спине и плавниках (табл. 3).

Особо ярко различия в нерестовой окраске проявлялись у малмы. Крупные рыбы с нерестилищ в основных руслах с чёрными боками и красным брюхом (третий тип окраски) оттесняли особей с более блёклыми вариантами брачного наряда ближе к берегу, в протоки и притоки. Первый и второй варианты окраски были распространены среди особей длиной менее 45 см, они преобладали в притоках (табл. 3). В целом об увеличении интенсивности брачного наряда с возрастом у лососей хорошо известно [Чернавин, 1921; Романов, 1976].

Принимая во внимание наличие связи между выделенными типами окраски производителей в момент нереста и их размером (возрастом), можно утверждать, что обнаруженные размерные и фенетические различия между производителями с разных нерестилищ подтверждают существование выделенных нерестовых групп и демонстрируют реальную внутрипопуляционную эпигенетическую подразделённость у горбуши, кеты и малмы.

Различия в условиях среды на нерестилищах выделенных группировок. Нерестилища ранней горбуши на плёсах отличались от нерестилищ перед перекатами менее интенсивной инфильтрацией руслового потока в дно и меньшей скоростью течения в придонном слое. Вероятно, можно говорить о худших условиях воспроизводства на плёсах и в протоках, по сравнению с участками перед перекатами. Нерестилища поздней горбуши в «вулканических» притоках по скорости течения, интенсивности фильтрации потока в дно (по крайней мере, сразу после сооружения гнезда) и глубине воды над буграми приближались к нерестилищам в главных руслах перед перекатами (табл. 4). Вероятно, ослабление интенсивности промывания кладок икры по мере засыпания бугров песком компенсируется у поздней горбуши приуроченностью мест нереста к участкам с самым сильным гидростатическим напором перед свалом дна в омут (эрэзионную яму).

Нерестилища 3 выделенных группировок кеты сильно различались по гидролого-мор-

фологическим характеристикам. Ранняя кета нерестилась на неглубоких участках напорных скатов с максимальной скоростью течения и мощной инфильтрацией потока в дно. Нерест поздней кеты проходил на выходах подруслового потока в промоинах ниже перекатов, а также на выходах напорных грунтовых вод с большим вертикальным градиентом тока в ямах придаточной системы. Бугры ранней кеты, несмотря на сравнительно небольшие размеры рыб, отличались большой площадью и вытянутой формой; бугры мелкой поздней кеты с нерестилищ в придаточной системе имели округлую форму и небольшую площадь (табл. 4).

У малмы на периферических нерестилищах при сходной средней интенсивности фильтрации потока в грунт скорость течения была выше, а глубина несколько меньше, чем на нерестилищах более крупных и сильных особей из центральных русел. Соответственно, бугры в пойменных протоках и притоках имели меньшую площадь и более вытянутую форму (табл. 4).

Таким образом, производители выделенных групп распределялись вокруг седловин перекатов по участкам с разными гидролого-морфологическими характеристиками. При этом выбор нерестового субстрата с подходящим фракционным составом грунта осуществлялся, скорее всего, видоспецифично, а не по группам. Так, горбуша, как перед седловинами, так и на плёсах основных русел, концентрировалась на участках с высокой долей крупного гравия. Плотность нереста ранней горбуши положительно коррелировала с содержанием в донных отложениях фракций «средняя галька — крупный гравий» ($r = 0,86$) и «мелкий гравий» ($r = 0,92$), отрицательно коррелировала с долей крупной гальки ($r = -0,90$). Количество ила в местах нереста ранней горбуши было минимальным, поэтому, видимо, никак не влияло на выбор участков размножения. Более крупная кета выбирала места с преобладанием гальки, причём она была менее чувствительна к содержанию в нерестовом субстрате самых мелких фракций. Голец и в крупных рукавах, и в пойменных протоках строил гнёзда на незаиленных участках с песком и мелким гравием (табл. 5).

Таблица 4. Основные гидрологические характеристики среды на нерестилищах массовых видов лососевых рыб в р. С. Семчик (центральная часть Кроноцкого залива) в середине августа 2010 г.

Вид	Тип нерестилищ (число обсл., бутров)	Вертикальная составляющая потока: направление и средний градиент в трубке, мм	Продольная составляющая скорости потока в придонном слое, м/с	Глубина потока над буярами, м	Длина бутров, м	Площадь бутров, м ²
Горбуша	г-1 (13)	↓ 7-27 (18,5)	0,35-0,85 (0,58)	0,20-0,45 (0,32)	0,7-1,1	0,5-0,7
	г-2 (11)	↓ или ↔ 0-20 (9,5)	0,15-0,45 (0,42)	0,35-0,65 (0,47)	0,6-1,1	0,7
Горбуша	г-3 (8)	↓ или ↔ 0-15 (7,5)	0,15-0,73 (0,45)	0,20-0,55 (0,30)	0,6-1,1	0,7
	г-4 (15)	↓ 14-31 (15,2)	0,40-0,70 (0,53)	0,20-0,40 (0,33)	0,6-1,0	0,5-0,6 (3-4)*
Кета	к-1 (4)	↓↓ 20-32 (25,6)	0,80-1,45 (1,05)	0,30-0,70 (0,43)	1,1-1,4	1,6
	к-2 (10)	↑ 19-36 (20,4)	0,69-1,32 (0,81)	0,70-1,50 (0,97)	0,9-1,3	1,4-1,5
Мальма	к-3 (11)	↑↑↑ 20-45 (34,4)	0-0,68 (0,29)	0,40-2,10 (1,10)	0,7-1,0	0,8-1,0
	к-4 (5)	↑ 16-31 (19,9)	0,35-1,03 (0,59)	0,40-0,80 (0,66)	0,9-1,2	1,4
Мальма	м-1 (8)	↓ или ↔ 0-27 (14,3)	0,17-0,64 (0,38)	0,10-0,35 (0,24)	0,4-0,6	0,3-0,5
	м-2 (7)	↓ 10-22 (12,7)	0,23-0,71 (0,49)	0,10-0,30 (0,19)	0,4	0,3
Мальма	м-3 (12)	↓ 0-27 (15,1)	0,22-0,79 (0,51)	0,15-0,30 (0,20)	0,4-0,5	0,3

Примечание. Обозначение типов нерестилищ как в табл. 1.

В то же время в притоках, где стабильная аллювиальная отмостка закрыта слоем подвижного туфового песка, стратегия выбора нерестового субстрата с подходящим размером частиц не менялась лишь у кеты. Этот вид нерестится на глубоких ямах за седловинами, где мелкофракционные материалы не аккумулируются. Нерест гольца, который не роет глубоких гнезд до отмостки, смещался на самую медиальную гребней. В таких местах высокие скорости течения препятствуют образованию песчаной толщи, и нерестовый субстрат по своему составу оказывается приближен к отмелям основных русел. Поздняя горбуша в «вулканических» притоках выделялась специфическим нерестовым поведением. Раскопке гнезд у неё предшествовал характерный предварительный этап активности, на котором подошедшие самцы и самки совместно в течение 2–5 дней расчищали донный субстрат от поверхностных песчаных наносов до гравийно-галечного материала. Мощность песчаных отложений варьировала от 0,1–0,2 м в бассейне р. С. Семячик до 0,3 м в притоках р. Тихая. Каждая нерестовая пара расчищала площадку от 3 до 4 м², в результате чего на нерестилищах формировалась мозаика освобождённых от песчаных наносов ям. Раскопанный материал скапливался ниже по течению грядами высотой до 0,1 м. Бугры округлой формы площадью 0,5–0,6 м² сооружались из освободившегося гравия с примесью песка, а также мелкой и средней гальки. Несмотря на активную расчистку субстрата, нерестилища поздней горбушки в итоге отличались высоким содержанием песка, который по массе составлял более 20% материала. Основу бугров (>50%) составлял мелкий гравий, тогда как в основных руслах бугры горбушки слагал более крупный материал, а ила было в 2,4–4,5 раз меньше, чем в «вулканических» притоках (табл. 5).

Хотя обнаруженная закономерность в выборе участков с подходящей крупностью отложений, вероятно, в первую очередь связана с размерными характеристиками рыб, она способствует расхождению видов и внутривидовых группировок в пространстве, увеличивая эффективность воспроизводства и способствуя более полному освоению среды.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В реках центральной части Кроноцкого залива в середине августа проходит одновременный нерест трёх анадромных видов лососевых рыб: горбушки, кеты и мальмы, численность которых в последние годы находится на синхронном подъёме. В условиях высокой плотности производителей стада этих видов разделяются на группировки разной степени обособленности, тяготеющие к пространственно разобщённым нерестилищам с различными условиями среды. У горбушки основная часть производителей эксплуатирует нерестилища 2 типов (перед гребнями перекатов и на плёсах) в главных руслах и пойменных протоках, но небольшая часть рыб позднего нереста воспроизводится на сильно опесчаненных участках в притоках, стекающих с вулканов. Поздненерестующая горбуша отличается от основной группировки частотой встречаемости редких вариантов рисунка на хвостовом плавнике. У кеты выделяется 2 группировки, нерестящиеся в центральных руслах на участках фильтрации руслового потока через дно перед и позади седловин перекатов, а также специфическая поздняя группировка, нерестящаяся на выходах грунтовых вод в периферических протоках. Все 3 группировки кеты различаются размерами особей и частотой вариантов нерестовой окраски. Мальма по всей русловой сети выбирает для нереста однотипные участки, приуроченные к зонам инфильтрации руслового потока в гравийно-песчаные отложения. При этом в центральной части русловой сети нерестятся крупные старшие анадромные особи с сильно выраженным брачным нарядом, которые заходят в реки со зрелыми гонадами, а в боковых протоках и притоках — мелкие анадромные и жилые рыбы, которые дозревают в реке, питаясь вымытой из гнезд икрой горбушки.

Обнаруженная структура нерестовых группировок более динамична и сложна, чем предполагается в принятой классической модели разделения популяций на эпигенетические расы. Выделяются как обособленные единицы воспроизводства, приуроченные к специфическим нерестилищам (горбуша из «вулканических» притоков, кета из придаточной системы), так и более лабильные субъединицы с динамичной локализацией (кета и мальма из

Таблица 5. Фракционный состав (%) нерестовых бутров массовых видов лососевых рыб в р. Семчик (центральная часть Кронштадтского залива)
в середине августа 2010 г.

Вид	Тип нереста (число обсл. бутров)	Фракции, мм				
		20–50 (кути, галька)	20–50 (мелк. галька)	2–20 (мелк. галька и гравий)	1–2 (мелк. гравий)	0,1–1,0 (песок)
Горбуша	Г-1 (9)	12–48 (30,4)	19–27 (20,9)	20–32 (28,1)	13–30 (16,2)	3–5 (3,6)
	Г-2 (6)	19–36 (30,0)	18–29 (22,1)	18–35 (30,3)	10–14 (13,1)	3–9 (3,5)
Кета	Г-4 (7)	– (0)	3–13 (6,5)	5–12 (9,3)	51–66 (58,1)	21–28 (24,5)
	К-1 (4)	28–38 (33,1)	27–34 (30,7)	10–26 (17,0)	7–16 (11,8)	3–7 (5,5)
Мальма	К-2 (7)	26–38 (30,9)	29–35 (32,2)	12–26 (18,7)	8–17 (12,3)	2–4 (3,2)
	К-3 (5)	27–36 (31,2)	33–39 (35,5)	10–21 (15,9)	4–9 (5,3)	5–9 (6,7)
М-1 (5)	К-4 (2)	25–30	22–24	8–22	16–19	12–15
	М-1 (5)	5–10 (6,5)	15–21 (18,2)	25–34 (29,5)	20–29 (26,2)	15–25 (18,9)
Мальма	М-2 (5)	– (0)	12–21 (15,5)	26–35 (30,1)	22–27 (29,6)	18–29 (23,9)
	М-3 (2)	– (0)	10–17	22–27	40	27–33
						1–3

Приимечание. Обозначение типов нереста см. как в табл. 1,

основных русел и периферической русловой сети). В последнем случае разделение популяции достигается поведенческими механизмами — за счёт того, что при дефиците нерестовых площадей более крупные и взрослые особи с ярким и контрастным брачным нарядом занимают центральные участки нереста, в то время как молодые и ослабленные рыбы вытесняются на периферию с неоптимальными условиями. Наличие у кеты нерестовых скоплений, приуроченных к участкам инфильтрации и выхода подруслового потока, в определённой степени можно считать промежуточным между первым и вторым вариантом подразделённости.

Таким образом, распределение производителей по разным нерестовым микробиотопам способствует стабилизации популяционных систем при высокой численности нерестовых стад и недостатке нерестовых площадей в магистральных руслах. Согласно нашим наблюдениям, повторное перекапывание нерестовых гнезд на естественных нерестилищах высокопродуктивных лососевых рек Кроноцкого залива во время массового многовидового нереста отмечалось крайне редко и бессистемно.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны Ю. В. Сорокину (ВНИРО), О. О. Коваль (КамчатНИРО) и Д. В. Зленко (МГУ им. М. В. Ломоносова), участвовавшим в сборе материала. Данная работа была бы невозможна без помощи руководства Кроноцкого природного биосферного заповедника.

Частичное финансирование исследований осуществлялось по грантам МК-775.2010-4, РФФИ 12-04-3118 мол_а и РФФИ 14-04-01433 А.

ЛИТЕРАТУРА

- Алтухов Ю.П., Салменова Е.А., Омельченко В.Г. 1997. Популяционная генетика лососевых рыб. М.: Наука, 288 с.
- Бугаев В.Ф., Вронский Б.Б., Заварина Л.О., Зорбиди Ж.Х., Остроумов А.Г., Тиллер И.В. 2007. Рыбы реки Камчатки. П. — К.: Изд-во КамчатНИРО. 459 с.
- Волобуев В.В., Рогатных А.Ю., Кузицин К.В. 1990. О внутривидовых формах кеты *Oncorhynchus keta* материкового побережья Охотского моря // Вопросы ихтиологии. Т. 30. Вып. 2. С. 221–228.
- Есин Е.В. 2012. Специфика размножения горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в вулканических реках центральной части Кроноцкого залива // Сб. трудов Кроноцкого заповедника. Вып. 2 (10). С. 208–217.
- Кольцов Д.В. 1995. Средообразующая деятельность проходных рыб в период нереста (на примере ихтиоценов р. Даги, Северо Восточный Сахалин) // Вопросы ихтиологии. Т. 15. № 1. С. 78–75.
- Константинов А.С. 1986. Общая гидробиология. М.: Высшая школа. 472 с.
- Кузицин К.В., Груздева М.А., Савваитова К.А. и др. 2010. Сезонные расы кеты *Oncorhynchus keta* и их взаимоотношения в реках Камчатки // Вопросы ихтиологии. Т. 50. № 2. С. 202–215.
- Кузнецов И.И. 1928. Некоторые наблюдения над размножением амурских и камчатских лососей // Изв. Тихоокеан. научно-промышл. ст. Т. 2. Вып. 3. 196 с.
- Леман В.Н. 2003. Экологическая и видовая специфика нерестилищ тихоокеанских лососей р. *Oncorhynchus* на Камчатке // Чт. памяти В.Я. Левинидова. Вып. 2. С. 12–34.
- Леман В.Н., Кляшторин Л.Б. 1987. Оценка состояния нерестилищ тихоокеанских лососей. Методические указания. М.: Изд-во ВНИРО. 20 с.
- Макоедов А.Н., Агапова Г.А. 1991. Методы популяционно-фенетического исследования горбуши по вариантам рисунка на хвостовом плавнике // Биология моря. № 5. С. 92–94.
- Махинов А.Н. 2006. Современное рельефообразование в условиях аллювиальной аккумуляции. Владивосток: Дальнаука. 232 с.
- Николаева Е.Т., Овчинников К.А. 1988. О внутривидовой структуре кеты *Oncorhynchus keta* на Камчатке // Вопросы ихтиологии. Т. 28. Вып. 3. С. 493–497.
- Опасные русловые процессы и среда обитания лососевых рыб на Камчатке 2014 / Под ред. С.Р. Чалова, В.Н. Лемана, А.С. Чаловой. М.: Изд-во ВНИРО. 240 с.
- Романов Н.С. 1976. Некоторые особенности развития хондрокранума кижуча в постэмбриональном онтогенезе // Биология моря. № 1. С. 13–21.
- Семко Р.С. 1954. Запасы западнокамчатских лососей и их промысловое использование // Известия ТИНРО. Т. 41. С. 3–109.
- Смирнов А.И. 1975. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М.: Изд-во МГУ. 335 с.
- Тиллер И.В. 1989. Структура популяции проходного гольца *Salvelinus alpinus complex* р. Хайлюя (Камчатка) // Вопросы ихтиологии Т. 29. № 6. С. 892–900.
- Чебанов Н.А. 1994. Поведенческие механизмы плотностной регуляции у тихоокеанских лососей рода

- Oncorhynchus* в нерестовый период. Ч. 2. Анализ результатов полевых экспериментов с производителями горбуши *O. gorbuscha* // Вопросы ихтиологии. Т. 34. № 4. С. 526–533.
- Чернавин В.В. 1921. Происхождение брачного наряда у лососей // Журн. географ. агроном. ин-та. Т. 3. Вып. 4. С. 1–171.
- Bilby R.E., Fransen B.R., Bisson P.A. 1996. Incorporation of nitrogen and carbon from spawning coho salmon into the trophic system of small streams: evidence from stable isotopes // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 53. № 1. P. 164–173.
- Hanrahan T.P. 2007. Bedform morphology of salmon spawning areas in a large gravel-bed river // Geomorphology. V. 86. P. 529–536.
- Irvine J.R., Tompkins A., Saito T., Seong K.B., Kim J.K., Klovach N., Bartlett H., Volk E. 2012. Pacific salmon status and abundance trends. Update // NPAFC Doc. 1422. 89 p.
- Marcot B.G., Vander Heyden M. 2000. Ecological functions of wildlife species. Wildlife-habitat relationships in Oregon and Washington / Ed. D.H. Johnson, T.A. O'Neil. Oregon State University Press, Corvallis. 170 p.
- Scrivener J.C. 1994. Characteristics of streambed gravels and transported bedload in Takla Lake and Middle River tributaries and relationships with spawning sockeye salmon // Proceedings of the Takla fishery/forestry workshop: A two year review / Ed. J.S. Macdonald. Vancouver. P. 25–32.
- Wells R.A., McNeil W.J. 1970. Effect of quality of spawning bed on growth and development of pink salmon embryos and alevins // U.S. Fish Wild. Serv. Spec. Sci. Rept. Fish. № . 616. P. 1–6.

Поступила в редакцию 01.07.15 г.
Принята после рецензии 23.10.15 г.

Salmon spawning topography and structure of breeding groups in the rivers of East Kamchatka during the high abundance of spawning stocks

E.V. Esin, V.N. Leman, S.R. Chalov

Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (FSBSI «VNIRO», Moscow)

Ecological spawning structure of three the most abundant salmonid species — pink, chum and Dolly Varden was studied in the moment of synchronous reproduction in the rivers of East Kamchatka with the minimal anthropogenic impact. The results obtained showed that pink salmon is divided into two distinct spawning groups (races) with the different frequencies of coloration types of caudal fin. Two races tend to be spatially separated to spawning grounds with the different environmental conditions, the unique late spawning race occupied streams with the moveable sandy bottom, which flow from volcanoes. On the basis of attraction to spawning sites chum is divided into three races, whose representatives differ in body size and color and choose bottom sites with the different ground substrate in front of and behind the rifts, as well as on the groundwater discharges in side channels. Different characteristics of Dolly Varden spawning groups are determined by the age structure. The largest specimen occupied central spawning grounds, while more young are forced out into the tributaries and floodplain watercourses. This complex distribution of spawners enhances the fuller utilization of environment and the stabilization of population systems in times of high abundance of spawning stocks.

Key words: *salmon Salmonidae, pink salmon Oncorhynchus gorbuscha, chum Oncorhynchus keta, Dolly Varden Salvelinus malma, spawning, reproduction, races, rivers, Kamchatka.*