

Министерство природных ресурсов и экологии
Российской Федерации

ТРУДЫ

КРОНОЦКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО
ПРИРОДНОГО БИОСФЕРНОГО
ЗАПОВЕДНИКА

Выпуск 2



Издательство «Камчатпресс»
Петропавловск-Камчатский
2012

phylogeography of arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) inferred from mitochondrial DNA sequences // *Evolution*. 2001. V. 55. № 3. P. 573–586.

Clement M., Posada D., Crandall K.A. TCS: a computer program to estimate gene genealogies // *Mol. Ecol.* 2000. V. 9. P. 1657–1659.

Ostberg C.O., Pavlov S.D., Hauser L. Evolutionary relationships among sympatric life history forms of dolly varden inhabiting the landlocked Kronotskylake, Kamchatka, and neighboring anadromous population // *Transactions of the American Fisheries Society*. 2011. V.138. P. 1–14.

Tamura K., Nei M. Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees // *Molecular Biology and Evolution*. 1993. 10:512–526.

Tamura K., Peterson D., Peterson N., Stecher G., Nei M., Kumar S. MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods // *Mol. Biol. and Evol.* 2011. 28:2731–2739.

Templeton A.R., Crandall K.A., Sing C.F. A cladistic analysis of phenotypic associations with haplotypes inferred from restriction endonuclease mapping and DNA sequence data.III. Cladogram estimation // *Genetics*. 1992. V. 132. P. 619–633.

СПЕЦИФИКА РАЗМНОЖЕНИЯ ГОРБУШИ
ONCORHYNCHUS GORBUSCHA В ВУЛКАНИЧЕСКИХ РЕКАХ
ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЧАСТИ КРОНОЦКОГО ЗАЛИВА

Е. В. Есин

Всероссийский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии — ФГУП «ВНИРО»,
e-mail: esinevgeniy@yandex.ru

Ключевые слова: горбуша *Oncorhynchus gorbuscha*, нерест, вулканические реки, Кроноцкий залив, Кроноцкий заповедник.

Горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* — наиболее массовый и широко распространенный на Камчатке лосось. Вид характеризуется двухлетним жизненным циклом, вследствие чего поколения смежных лет оказываются репродуктивно изолированы и приобретают самостоятельную динамику флуктуаций численности. На современном этапе при общем увеличении объемов добычи беринговоморской горбуши на восточной Камчатке поколения нечетных лет значительно превышают по численности поколения четных лет. Темпоральное разделение приводит к появлению устойчивых межгодовых фенетических и генетических

различий, при этом внутри генераций смежных лет для горбуши характерна наименьшая среди тихоокеанских лососей пространственная дифференциация (Животовский и др., 1989; Макоедов, Коротаева, 1999). Благодаря флуктуациям миграционных потоков в море (слабому хомингу) нерестовые стада горбуши образуют единые популяционные системы крупных участков побережья с подвижными и перекрывающимися границами (Глубоковский, 1995). По всей Камчатке горбуша выбирает для размножения однотипные участки в среднем — нижнем течении рек, репродуктивно разделенные экотипы и расы, в отличие от других регионов (Алтухов и др., 1983) на полуострове у нее не выделены. Вместе с этим популяционная организация вида исследовалась на Камчатке прежде всего в наиболее значимых промысловых районах с однотипными нерестовыми реками. Структура нерестовых стад относительно малочисленных популяционных систем, в частности кроноцкой горбуши, 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 аномальными условиями, которые дренируют активные вулканы. В связи с этим целью работы стало изучение структуры нерестовых скоплений горбуши и условий ее размножения в водотоках вулканического района Кроноцкого залива.

Материал и методика

Сбор данных провели в августе при устойчивом водном режиме в бассейнах рр. Старый Семячик (2010 г.) и Тихая (2011 г.) в центральной части Кроноцкого залива. Помимо близкого расположения (расстояние между устьями 30 км) и схожей водности (меженные расходы в устье соответственно 12 и 10 м³/с) выбранные бассейны роднит разнообразие гидролого-морфологических условий. В главные реки впадают не только типичные горные и равнинные нерестовые притоки, но и ручьи, стекающие с вулканов: Рыжий ключ и Бармотина в бассейне р. С. Семячик, Ольховый и Извилистый в бассейне р. Тихая. Эти водотоки выделяются специфическим составом русловых отложений — в отличие от невулканических ручьев с галечно-гравийной отмосткой из эффузивных пород поверхность дна ручьев, берущих начало на склонах вулканов, сложена туфовым песком. В результате, плотность грунта вулканических притоков ниже в 1.5 раза, а интенсивность движения влекомых наносов в несколько раз выше.

Полевые работы охватывали период от массового захода до завершения массового нереста горбуши. После рекогносцировочных обследований бассейнов на выбранных участках русел длиной около 500 м провели учет численности нерестующих рыб (рис. 1). В главных реках и невулканических притоках подсчет производителей оба года проводили с 15 по 20 августа, в вулканических ручьях — с 21 по 23 августа. Плотность нереста оценивали на типичных нерестилищах перед гребнями перекатов (Леман, 1993), а также на плесах между перекатами. Итоговую плотность (экз./м²) на каждом участке рассчитали по результатам обследования пяти нерестилищ каждого типа. Площадь учетных площадок, оцененная по результатам промеров дальномером и размеченными тросами, варьировала от 500 до 1200 м². Всего за время работ было посчитано около 10 тыс. рыб.

В учетный период по 30 экз. горбуши каждого пола выловили неводом на типичных нерестилищах главного русла и в вулканическом притоке (2010 г.: р. С. Семячик и руч. Бармотина, 2011 г.: р. Тихая и руч. Ольховый). На улове выполнили стандартный биологический анализ (Правдин, 1966) и изучили полиморфизм в окраске хвостового плавника. Феноварианты по пятнистости верхней и нижней лопастей описывали по упрощенной схеме Макоедова и Агаповой (1991), включающей 5 типов расположения пятен и полос на 1-й и 5-й перепонках: нет рисунка, пятна, короткая (\leq половины длины соседних лучей) полоса и пятна, одна длинная полоса, другие варианты. Дополнительно по 3-х бальной шкале описывали пятнистость хвостового стебля.

В местах размножения горбуши определяли глубины и скорости течения (120 измерений), а также исследовали состав нерестового грунта. Из поверхностного слоя сформированных бугров, расположенных на стрежне, отобрали 20 проб донных отложений: 5 — из р. С. Семячик, 2 — из руч. Бармотина, 1 — из руч. Рыжкин ключ (2010 г.); 4 — из р. Тихая, по 2 — из руч. Ольховый и Извилистый, 6 — из других притоков (2011 г.). Из проб изымали камни крупнее 100 мм, оставшуюся часть объемом 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). Для каждой пробы рассчитали процентное содержание фракций по массе (Чалов, 1995).

Статистическая обработка материала выполнена в программе Statsoft Statistica 6.0.

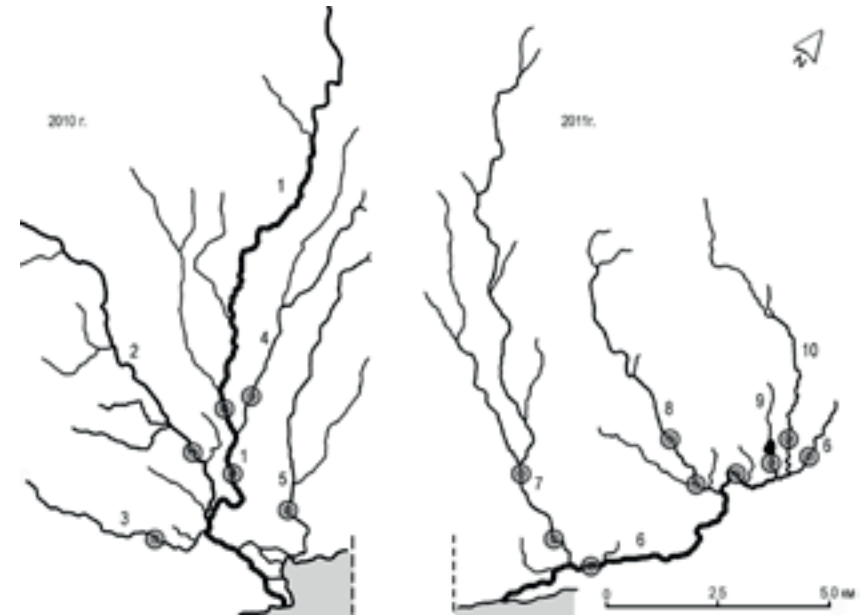


Рис. 1. 1 — р. Старый Семячик, 2 — р. Новый Семячик, 3 — руч. Пихтовый, 4 — руч. Рыжкин ключ, 5 — руч. Бармотина, 6 — р. Тихая, 7 — руч. Короткий ключ, 8 — руч. Ольховый, 9 — руч. Лесной, 10 — руч. Извилистый

Результаты и их обсуждение

По данным Летописи природы Кроноцкого заповедника сроки анадромной миграции кроноцкой горбуши в целом совпадают со временем хода в соседних бухтах. Производители малочисленного поколения начинают подниматься в водотоки района со второй декады июля, в 2010 г. наиболее интенсивный ход наблюдался в начале августа. Многочисленная генерация заходит в реки с третьей декады июня, в 2011 г. массовый ход отмечен в течение первой декады августа. Примечательно, что оба года после распределения основной части производителей по нерестилищам 15–20 августа наблюдался второй кратковременный пик хода. Вновь поднимающаяся горбуша занимала ранее пустовавшие нерестилища в нижнем течении вулканических притоков и приступала к нересту в момент, когда в главном русле интенсивность нереста шла на спад.

Размерно-весовые показатели производителей, пойманных на нерестилищах в главной реке и в вулканическом притоке, оба года достоверно не различались (табл. 1). При этом плодовитость самок, поднявшихся в вулканические ручьи, оказалась несколько выше, чем в главном русле: в среднем 1511 (1042–1959) против 1480 (1020–2013) икринок в 2010 г. и 1570 (1045–2046) против 1505 (997–2017) икринок в 2011 г. Горбуша нечетного года нереста была достоверно (по t_{st} $p \leq 0.05$) крупнее как в главной реке, так и в притоках.

Таблица 1. Размерно-весовые показатели и соотношение полов производителей горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* с разных нерестилищ*.

Год	Водоток	Длина (АС, мм)	Масса (Q, г)	♂:♀
2010	главное русло	45.3–62.5 (53.1)	1100–2750 (1730.3)	1.2 : 1
		40.5–57.4 (49.7)	855–2055 (1530.6)	
	вулканический приток	44.7–63.0 (53.6)	1070–2750 (1735.1)	1 : 1.1
		41.0–57.8 (49.8)	900–2050 (1531.3)	
2011	главное русло	39.7–61.9 (49.1)	955–2800 (1641.0)	1.3 : 1
		40.0–59.0 (46.3)	835–2150 (1384.3)	
	вулканический приток	40.3–61.0 (50.2)	955–2720 (1643.3)	1 : 1.1
		38.5–62.0 (46.4)	840–2200 (1385.0)	

* Примечание: над чертой — самцы, под чертой — самки.

По частотам фенотипов окраски хвостового плавника и тела между горбушей раннего нереста из главных рек и позднего нереста из вулканических притоков в обоих поколениях обнаружены существенные различия. В окраске хвостового плавника поздняя горбуша оба года отличалась большей частотой встречаемости коротких полос и меньшей — длинных, в окраске спины — более выраженной пятнистостью (табл. 2).

Сравнение выборок посредством многомерного непараметрического анализа (критерий Шапиро-Вилкса по U-статистике) показало достоверность различий на уровне 99 % (при $U_F = 119$), причем в год малочисленной генерации фенотипические различия между ранней и поздней горбушей были выражены сильнее (коэффициент $U = 2.2$), чем в год многочисленного подхода ($U = 1.9$), когда встречаемость фенотипов была равномернее. Удельный вес вариантов окраски четырех перепонки плавника был принят равным, т. к. в выборках наблюдались различные

варианты сочетания наличия — отсутствия пятен и полос на разных перепонках. Предполагая, что окраска разных зон плавника детерминруется действием различных генов, пятнистость перепонки учитывали как отдельные самостоятельные признаки. Коэффициенты сходства вариантов пятнистости 1-й и 5-й перепонки на верхней лопасти в среднем составляли 0.49, на нижней — 0.47, между лопастями — от 0.42 до 0.44. Совокупности самцов и самок в анализе были объединены т.к. половые различия по фенотипам выявлены не были.

Таблица 2. Частота (%) пяти вариантов пятнистости хвостового плавника и трех вариантов пятнистости хвостового стебля производителей горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* с разных нерестилищ*.

Год	Водоток	Хвостовой плавник, верхняя лопасть	Хвостовой плавник, нижняя лопасть	Хвостовой стебель
2010	главное русло	0 / 22 / 58 / 10 / 10	8 / 22 / 56 / 7 / 7	5 / 78 / 17
		0 / 17 / 56 / 17 / 10	5 / 18 / 53 / 17 / 7	
	вулканический приток	3 / 17 / 68 / 5 / 6	10 / 14 / 63 / 5 / 8	5 / 30 / 65
		2 / 20 / 67 / 6 / 5	8 / 12 / 66 / 7 / 7	
2011	главное русло	0 / 25 / 45 / 20 / 10	5 / 25 / 48 / 14 / 8	18 / 62 / 20
		0 / 23 / 44 / 23 / 10	5 / 23 / 46 / 18 / 8	
	вулканический приток	3 / 22 / 58 / 10 / 7	8 / 15 / 57 / 8 / 12	12 / 33 / 55
		2 / 22 / 58 / 13 / 5	7 / 13 / 60 / 10 / 10	

* Примечание: над чертой — 1-я, под чертой — 5-я перепонка.

Несмотря на формальность выполненного анализа, можно констатировать, что описанные фенотипические различия между нерестовыми группировками из вулканических ручьев и прочих водотоков подтверждают их частичную репродуктивную изоляцию. Степень изоляции повышается во время нереста малочисленного поколения, когда сроки нереста ранней и поздней горбуши сильнее разобщены, а участки размножения более локализованы.

Итоговое нерестовое распределение ранней горбуши в оба года было крайне неравномерным (табл. 3). Пиковая плотность нереста малочисленного поколения в нижнем течении главного русла р. С. Семьячик и в руч. Пихтовый была в 5–7 раз выше, чем в заиленном русле р. Н. Семьячик. Выше устья руч. Рыжкий ключ в горную зону бассейна горбуша практически не поднималась. В бассейне р. Тихая основные нерестовые

скопления многочисленного поколения были зарегистрированы в нижнем течении руч. Короткий Ключ и Лесной, тогда как в главном русле плотность нереста была в 2.5–5 раз ниже.

Таблица 3. Заполнение типичных / факультативных нерестилищ производителями горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (экз./м²) в разных водотоках.

Год	Водотоки		Участок	
			нижнее теч.	среднее теч.
2010	главное русло	р. С. Семячик	0.13 / 0.07	0.03 / 0.01
	равнинные притоки	руч. Пихтовый	0.16 / 0.07	н/о
		р. Н. Семячик	0.03 / 0.01	н/о
	вулканические притоки	руч. Рыжий ключ	0.02 / 0	н/о
руч. Бармотина		0.02 / 0	н/о	
2011	главное русло	р. Тихая	0.14 / 0.06	0.03 / 0.01*
	горный приток	руч. Короткий ключ	0.82 / 0.35	0.30 / –
	равнинный приток	руч. Лесной	0.36 / 0.06	0
	вулканические притоки	руч. Ольховый	0.03 / 0	0.09 / –
руч. Извилистый		0.02 / 0	0	

* Примечание: н/о — оценка плотности не проводилась; * — в верхнем течении те же значения.

Сформированные нерестовые бугры в главных руслах располагались на глубинах от 0.20 до 0.65 (в среднем 0.35) м и представляли собой эллипсоидные образования длиной 0.7–1.1 м и шириной 0.5–0.7 м. Средняя площадь бугров на типичных нерестилищах перед гребнями перекаатов при скоростях течения 0.35–0.85 м/с составляла 0.6 м², на плесах со скоростями 0.15–0.45 м/с — 0.7 м². Переполнение нерестилищ, свойственное горбуше при больших подходах (Чебанов, 1994; Pritchard, 1948), не отмечалось даже в местах максимального скопления производителей многочисленного поколения. Перекрытия и повторного перекапывания бугров не наблюдалось, и лишь в нижнем течении руч. Короткий ключ в 2011 г. около половины бугров сливались краями.

Численность поздней горбуши оба года оставалась стабильно невысокой, плотность нереста составляла 1 нерестовую пару на 6–10 м²

нерестилищ (соотношение полов было примерно равным). Места нереста в вулканических ручьях со сглаженным донным профилем были приурочены к вершинам излучин со скоростью потока 0.4–0.7 м/с. Размножение происходило на площадках перед ямами на глубинах 0.2–0.4 м, где по уровню воды в фильтрационных трубках фиксировалось наиболее интенсивное проникновение поверхностного потока в грунт. Раскопке гнезд предшествовал характерный предварительный этап нерестовой деятельности, на котором подошедшие самцы и самки совместно в течение двух-трех дней расчищали донный субстрат от поверхностных песчаных наносов до гравийно-галечного материала. Мощность песчаных отложений варьирует 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-х до 4-х м², в результате чего на нерестилищах формировалась мозаика освобожденных 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.

Нерестилища ранней и поздней горбуши различались по фракционному составу поверхности бугров. Несмотря на активную расчистку субстрата от мелкофракционных наносов, песок в буграх вулканических ручьев по массе составлял более 20 %, основу же бугров (> 50 %) образовывал мелкий гравий. В других водотоках бугры в основном слагала галька и крупный гравий, а ила было в 2.4–4.5 раз меньше, чем в вулканических притоках (табл. 4).

Установлено, что плотность нереста ранней горбуши положительно коррелировала с содержанием в донных отложениях фракций «средняя галька — крупный гравий» ($r = 0.86$) и «мелкий гравий» ($r = 0.92$), а также отрицательно коррелировала с долей крупной гальки ($r = -0.90$). Количество ила повсеместно было минимальным, поэтому, видимо, никак не влияло на выбор участков размножения.

Таким образом, нерестующая ранняя и поздняя горбуша в обследованных бассейнах различалась поведением. Если производители поздней группировки для включения в состав своих нерестовых бугров оптимальных по размеру и водопроницаемости фракций предпринимали активную расчистку дна, то ранняя группировка, которой для размножения доступны значительно большие площади, искала места размножения на участках с оптимальным составом нерестового субстрата.

Таблица 4. Фракционный состав (%) бугров горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* на разных нерестилищах*.

Год	Водотоки		Фракции, мм							
			50-100	20-50	2-20	1-2	0.1-1	<0.1		
2010	1	р. С. Семячик	ниж. теч.	30.4	20.9	28.1	16.2	3.6	0.8	
			сред. теч.	47.8	26.8	11.5	10.1	3.2	0.6	
	2	руч. Бармотина	ниж. теч.	-	3.6	10.0	60.2	24.3	1.9	
			руч. Рыжкин ключ	ниж. теч.	-	3.3	9.3	58.0	27.9	1.5
2011	1	р. Тихая	ниж. теч.	12.0	25.4	22.2	30.3	9.2	0.9	
			сред. теч.	16.0	20.7	21.0	20.9	20.5	0.8	
	3	руч. Короткий ключ	ниж. теч.	18.7	18.1	22.1	35.2	5.5	0.4	
			сред. теч.	36.5	28.9	18.0	12.6	3.7	0.3	
	2	руч. Лесной	ниж. теч.	13.4	19.1	25.9	36.1	5.2	0.3	
			руч. Ольховый	ниж. теч.	-	6.0	4.6	63.5	24.8	1.1
				руч. Извилистый	ниж. теч.	-	12.9	13.3	50.7	21.1

* Примечание: 1 — главное русло, 2 — вулканические притоки, 3 — типичные нерестовые притоки.

Заключение

Горбуша центральной части Кроноцкого залива характеризуется низкой численностью и неравномерным распределением по нерестилищам. Плотность нереста на однотипных участках русел одного бассейна различалась в год подхода многочисленного поколения в десятки раз. Причиной такого неравномерного заполнения потенциально доступных нерестилищ является разделение нерестового стада на 2 группировки, различающиеся сроками хода и биологией размножения. Первая занимает нижнее — среднее течение большинства рек и ручьев района, выбирая для размножения участки дна с максимальным содержанием мелкой гальки и крупного гравия и избегая участков с менее подходящим нерестовым субстратом. Вторая, малочисленная группировка в своем размножении приурочена к вулканическим ручьям, дно которых покрыто подвижными песчаными наносами, требующими активной расчистки перед нерестом. Перекапывая грунт, горбуша очищает его от мелкофракционных наносов, повышая тем самым качество нерестового субстрата и расширяя собственные нерестовые площади. Обособленность мест и смещенность сроков размножения группировок приводят к появлению устойчивых фенетических отличий, проявляющихся

в степени пятнистости хвостового стебля и частотах встречаемости вариантов рисунка на хвостовом плавнике. Полученные данные говорят об уникальности структуры нерестовых скоплений горбуши в водотоках этого вулканического района.

Автор благодарен С. Р. Чалову, Ю. В. Сорокину (ВНИРО) и О. О. Коваль (КамчатНИРО), участвовавшим в сборе материала, а также руководству Кроноцкого государственного природного биосферного заповедника за помощь в проведении экспедиции. Работа выполнена при финансировании гранта Президента РФ для государственной поддержки молодых российских ученых МК-775.2010-4.

Литература

- Алтухов Ю. П. Генетическая дифференциация и популяционная структура горбуши сахалино-курильского региона / Ю. П. Алтухов, Е. А. Салменкова, В. Т. Омельченко и др. // Биология моря. — 1983. — № 2. — С. 44–51.
- Глубоковский М. К. Эволюционная биология лососевых рыб. — М.: Наука, 1995. — 343 с.
- Животовский Л. А. Генетическая дифференциация горбуши / Л. А. Животовский, М. К. Глубоковский, Р. М. Викторовский и др. // Генетика. — 1989. — Т. 25. — № 7. — С. 1261–1274.
- Константинов А. С. Общая гидробиология. — М.: Высш. школа, 1986. — 472 с.
- Леман В. Н. Экологическая и видовая специфика нерестилищ тихоокеанских лососей р. *Oncorhynchus* на Камчатке // Чтения памяти В. Я. Леванидова. — 2003. — Вып. 2. — С. 12–34.
- Макоедов А. Н. Популяционная фенетика рыб / О. Б. Коротаева. — М.: Психология, 1999. — 279 с.
- Макоедов А. Н. Методы популяционно-фенетического исследования горбуши по вариантам рисунка на хвостовом плавнике / А. Н. Макоедов, Г. А. Агапова // Биология моря. — 1991. — № 5. — С. 92–94.
- Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. — М.: Пищепромиздат, 1966. — 270 с.
- Чалов Р. С. Русловые исследования. — М.: МГУ, 1995. — 106 с.
- Чебанов Н. А. Поведенческие механизмы плотностной регуляции у тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* в нерестовый период. 2. Анализ результатов полевых экспериментов с производителями горбуши *O. gorbuscha* // Вопр. ихтиологии. — 1994. — Т. 34. — № 4. — С. 526–533.
- Pritchard A. L. Efficiency natural propagation of the pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in McClinton creek // J. Fish. Res. Board Can. — 1948. — V. 12. — № 5. — P. 224–236.