

УДК 597.553.2.591.16

ЭКОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ СИМЫ *ONCORHYNCHUS MASOU* В БАССЕЙНЕ РЕКИ КОЛЬ (ЗАПАДНАЯ КАМЧАТКА)

© 2009 г. К. В. Кузищин*, А. М. Малютина, М. А. Груздева,
К. А. Савваитова, Д. С. Павлов

Московский государственный университет

*E-mail: kk_office@mail.ru

Поступила в редакцию 26.05.2008 г.

В бассейне одной из типичных лососевых рек западной Камчатки – р. Коль – изучены особенности экологии размножения симы *Oncorhynchus masou*: характеристики и поведение во время нереста производителей, локализация нерестилищ, топография нерестовых бугров и гидрологический режим, взаимоотношения с другими видами лососёвых (*Salmonidae*). Нерест симы в бассейне р. Коль происходит в притоках верхнего течения реки, только на даунвеллинге. Нерестилища симы приурочены к местам, где имеются нависающие берега, завалы деревьев, создающие укрытия для производителей, обеспечивающие благоприятный гидрологический режим для нереста и развития икры. Показано, что повсеместно на ареале сима предъявляет сходные требования к условиям размножения. На севере ареала, на Камчатке, сима сохраняет свойства самого теплолюбивого вида в роде *Oncorhynchus*, выбирая для нереста места, которые характеризуются наиболее высокой температурой в период размножения и развития икры.

Ключевые слова: сима, экология размножения, нерест, нерестилища, структурно-функциональная организация экосистем.

Сима *Oncorhynchus masou* на Камчатке относится к относительно малочисленным видам рода *Oncorhynchus*. В то же время, она достаточно широко распространена и встречается в большинстве рек западного побережья полуострова, куда заходят другие виды этого рода.

Размножение симы относительно хорошо изучено в водоемах Сахалина (Крыхтин, 1955; Канидьева, 1964; Гриценко, 1973, 2002; Смирнов, 1975), Приморья (Семенченко, 1979, 1989) и на Японских островах (Kato, 1991). На Камчатке, являющейся северным участком ареала вида, размножение симы детально не изучали. Для понимания механизмов формирования биоразнообразия и структурно-функциональных особенностей экосистем лососевых рек, а также в связи с усиливающимся антропогенным воздействием необходимы фундаментальные данные об экологии размножения симы в водоемах полуострова.

В связи с этим, целью работы было выявление особенностей экологии размножения симы в бассейне одной из типичных лососёвых рек западной Камчатки – р. Коль.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в 2003–2007 гг. в бассейне р. Коль (западная Камчатка). Река берет начало в отрогах Срединного Камчатского хребта и впада-

ет в Охотское море. Относится к группе “средних” рек (Морфоструктурный анализ ..., 1979). Река Коль представляет собой очень сложную, разветвленную систему, имеет горный характер от истоков до устья. Большая часть водосборного бассейна расположена в гористой и холмистоувалистой местности. Общая площадь бассейна 1580 км², наибольшая длина реки по основному руслу 133 км, суммарная длина реки со всеми притоками 3 122 км; средняя высота бассейна 570 м, наибольшая высота 1600–1800 м над уровнем моря; коэффициент развития речной сети 0.61 км/км²; максимальный расход воды в устье 111 м³/с, средний – 56 м³/с (Павлов и др., 2008). На всём протяжении река принимает в себя воды многочисленных притоков разного типа, длины и водности. Притоки горного типа впадают в основное русло преимущественно в верхнем течении, тундрового – в среднем и нижнем. В среднем и нижнем течении река протекает через широкую (3–5 км) долину, образованную аллювиальными наносами. Река имеет очень хорошо выраженную придаточную систему – многочисленные, переплетенные между собой и основным руслом боковые протоки, массу родников, пойменных стариц; сложность придаточной системы достигает 29 км на 1 км основного русла (Павлов и др., 2008). На берегах растёт густой пойменный лес, состоящий из ивы *Salix spp.*, козени *Chosenia ar-*

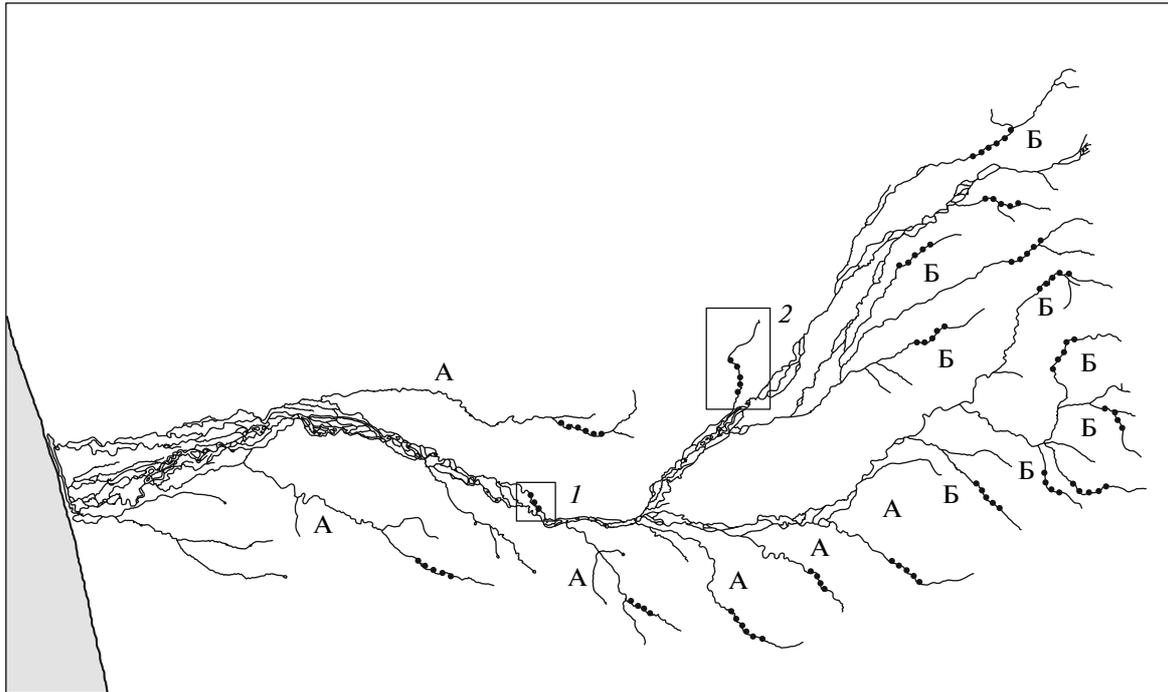


Рис. 1. Карта-схема бассейна р. Коль. Пунктиром обозначены нерестилища симы *Oncorhynchus masou*. Притоки: А – тундрового типа, Б – горного типа. 1 – нерестилище в роднике, 2 – нерестилище в горном притоке.

butifolia, тополя *Populus suaveolens* и ольхи *Alnus hirsuta*. Эрозия берегов очень сильная, река постоянно подмывает и разрушает берега, и в русло поступает и накапливается огромная масса древесного материала. Повсеместно встречаются завалы и заломы.

Для обнаружения нерестилищ и производителей симы обследовали 18 притоков горного и тундрового типов, 29 родников, 44 протоки и основное русло на протяжении около 120 км от устья вверх по течению. Подробно размножение симы исследовали в двух типичных биотопах: горном притоке и роднике в пойме реки, представляющем собой водоток, образованный массовыми выходами грунтовых вод, впадающий в основное русло реки (рис. 1).

Проводили визуальные наблюдения с берега и под водой. Для анализа распределения и отлова проходных производителей, карликовых самцов и молоди симы использовали устройство электролова (Smith-Root Inc., model 15-A, модификация 20316) в «падающем режиме»: переменный импульсный ток напряжением 350–400 В, частотой 40–60 Гц, длительностью импульса 2 мсек (Bird, Cowx, 1993; Snyder, 2003). Участки облавливали однократно (Mitro, Zale, 2000).

Нерестилища измеряли рулеткой, на основании измерений составляли их схему. Уклон ложа в местах нереста определяли с помощью теодолита, для измерения уровня воды на нерестилищах устанавливали мерные линейки, подсчитывали нере-

стовые бугры, определяли их форму, размеры и площадь.

Скорость течения и расход воды в притоках и родниках определяли акустическим доплеровским прибором Handheld ADV v. 2.4 (P/N 6055-00007) FlowTracker фирмы SonTek/YSI Inc. Тем же прибором измеряли горизонтальные и вертикальные потоки воды на нерестилищах (544 замера). Основные гидрохимические параметры (электропроводность, pH, содержание кислорода в воде и др.) определяли электронным прибором SonTek/YSI Inc. YSI-566MPS. Мутность измеряли в условных единицах NTU (nephelometric unit) прибором Nach Turbidimetr 4100. Температуру регистрировали с помощью автоматических электронных записывающих датчиков Vemco Minilog T8K 8-bit DataLogger, которые программировались так, чтобы измерять температуру в течение круглого года с периодичностью 1 раз в час. Всего температурный режим изучен в 34 точках речной системы (в основном русле, в речных протоках, родниках, притоках разного типа). На нерестилищах датчики устанавливали на грунт между нерестовыми буграми.

Характер движения воды в грунте (взаимодействие руслового и подруслового потоков) определяли с помощью трубок-пьезометров путём измерения столба воды в трубке, вне трубки и сопоставления их уровней (Dahm, Valett, 1996). Всего выполнено 112 замеров. Если уровень воды внутри трубки был ниже, чем уровень воды снаружи,

то это означало, что вода из русла внедряется в грунт (“даунвеллинг”), а выше — то в данном месте вода из грунта выходит в русловой поток (“апвеллинг”) (Кузищин и др., 2008).

Фракционный состав грунта из нерестовых бугров определяли разделением пробы на фракции с помощью сит с разным размером отверстий. Объем пробы варьировал от 23 до 29 кг. В отечественной гидробиологической литературе (например, Константинов, 1986) частицы грунта классифицируются следующим образом: 0.01–0.1 см — песок; 0.1–1 см — гравий; 1–10 см — галька и более 10 см — валуны. В то же время, для прикладных исследований речной биоты (например, при изучении нерестилищ) возможна разработка специальных шкал, учитывающих задачи исследований (Shuett-Names et al., 1999). В связи с тем, что лососи строят нерестовые бугры в специфических участках, разбрасывают мелкие фракции, пробы подразделяли на следующие фракции: песок (размер частиц менее 0.3 см), крупный песок (0.3–1 см), гравий (1–3 см), мелкая галька (3–5 см), галька (5–10 см), валуны (более 10 см) (Shuett-Names et al., 1999). Она во многом совпадает с общепринятой, являясь более дробной. Фракции взвешивали на электронных весах с точностью до 1 г, всего изучено 16 проб.

Сбор данных по производителям (длина и масса тела, пробы чешуи, определение пола) проводили без умерщвления — способом “поймай — отпусти”.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Популяция симы в р. Коль представлена анадромной формой и пресноводными карликовыми самцами (Малютина и др., 2009).

Анадромная миграция производителей. Ход симы из моря в р. Коль начинается в первой половине июня. Анадромная миграция симы совпадает с моментом окончания весеннего паводка, когда падение уровня воды и скорости течения в устье составляет менее 1.8 м/с, а расход воды — менее 90 м³/с. Массовый ход симы наблюдается при скорости течения от 1.2 до 1.5 м/с. Пик хода приходится на конец июня — первую неделю июля, заканчивается в середине июля.

В начале и во время пика хода сима поднимается вверх по реке не по основному руслу, а по боковым протокам, где скорость течения меньше, чем в основном русле. Однако ближе к концу хода, по мере обмеления реки и уменьшения скорости течения, сима использует основное русло как единственный путь миграции.

Во время хода сима никогда не образует больших косяков, в участках нижнего течения она

поднимается небольшими стайками по 8–10 экземпляров, очень редко до 15–20 особей. В качестве основных мест отдыха она использует многочисленные завалы и заломы. В заламах сима всегда располагается близко ко дну, под слоем древесного материала, имея как бы “крышу” над головой, что несвойственно другим видам лососей. Концентрация производителей наблюдается только возле устьев небольших нерестовых притоков горного типа в верхнем течении реки, в таких местах на небольшой площади (80–100 м²) отстаиваются десятки рыб.

Сима поднимается высоко вверх по реке, выше, чем остальные лососи. Она доходит до участков горных истоков в отрогах Срединного Камчатского хребта (удаление от моря 110–120 км). Особенно высока её численность в притоках горного типа в верхнем течении.

Характеристика производителей. В р. Коль длина тела самок симы ($n = 100$) варьирует от 417 до 545 (в среднем 461.3) мм, масса — от 1034 до 2640 (в среднем 1475) г; длина тела самцов ($n = 146$) 353–600 (в среднем 463.5) мм, масса — 589–3560 (в среднем 1606) г. Сима созревает в относительно раннем возрасте — большая часть производителей заходит в реку на нерест в 3+–5+ лет, карликовые самцы созревают в возрасте 1+–2+ лет (Малютина и др., 2009). Плодовитость варьирует от 1419 до 3265 шт. икринок (в среднем 2433); икра ярко-красного цвета, её диаметр 3.90–5.35 мм (в среднем 4.60 мм). Размеры проходных производителей и карликовых самцов, а также плодовитость симы из разных нерестовых притоков р. Коль существенно не отличаются.

Перед нерестом производители приобретают брачный наряд, между самцами и самками наблюдается половой диморфизм. Основной фон тела самцов яркий, розово-оранжевый; по бокам тела вертикальные оливковые полосы, спина зеленоватая, брюхо чаще бледно-оранжевое, редко оливково-серое. У самок в брачном наряде общий фон тела тёмный или тёмно-малиновый; полосы на боках фиолетовые или зелёно-серые, спина тёмно-зелёная, брюхо тёмно-серое, иногда почти чёрное. У рыб обоих полов выше боковой линии есть округлые чёрные пятнышки. Спинной плавник серый; анальный, грудные и брюшные — чёрные; наружный край брюшных и анального плавников — белые. Хвостовой плавник чёрный с розоватым оттенком при основании и розовым нижним краем. Голова чёрная с зеленоватым отливом, нижняя челюсть чёрная. За глазом на жаберной крышке есть небольшое розоватое пятно с размытыми краями, его размеры больше у самцов. Некоторые самки по окраске похожи на самцов — имеют оранжевый фон тела с оливково-зелеными полосами, но у таких самок челюсть серая, а не чёрная, как у самцов. Тело самок в

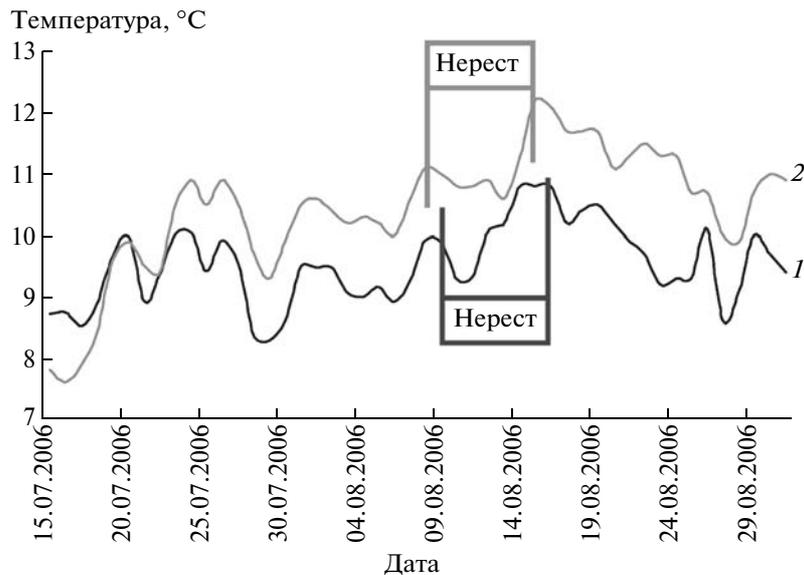


Рис. 2. Динамика температуры воды и сроки нереста сима *Oncorhynchus masou* в горном притоке (1) и роднике (2), 2006 г.

сечении вальковатое, самцов — уплощено с боков.

Локализация нерестилищ. В бассейне р. Коль сима для размножения использует практически все притоки, как тундрового, так и горного типа, но в основном предпочитает горные притоки верхнего течения (рис. 1). Кроме притоков, сима иногда нерестится в родниках среднего течения. По притокам сима поднимается достаточно высоко, уходя от основного русла не менее чем на 5–6 км. Как правило, её нерестилища расположены в среднем течении относительно небольших, узких и мелких горных ручьёв, где другие виды тихоокеанских лососей практически не размножаются. В тундровых притоках нерестилища находятся сравнительно высоко, ближе к их истокам (рис. 1). Все притоки, в которых нерестится сима, существенно различаются между собой по длине и водности. Однако нерестилища повсюду расположены в таких участках, где ширина русла составляет не более 1.5 м, уклон ложа значительный (6–9 м/км), на берегах растёт густой пойменный лес, кроны деревьев смыкаются над водой. Если ручьи текут по открытой местности, то сима на таких участках не размножается. В родниках лимитирующим фактором размножения сима является скорость течения — она не должна быть менее 0.3 м/с. Поэтому для нереста сима заходит только в крупные, полноводные родники.

Сроки нереста. В бассейне р. Коль сима размножается в период летней межени. В зависимости от погодных условий конкретного года, сроки нереста сима могут несколько смещаться. В 2003 г. нерест отмечен с 5 по 13 августа, в 2004 г. — с 11 по 18 августа, в 2006 г. — с 9 по 16 августа. Период нереста короткий, составляет всего 7–9 дней.

Начало нереста в горных притоках приурочено к моменту прогрева воды до 8–9°, в тундровых притоках и пойменных родниках — более 10.5°C (рис. 2). Нерест во всех участках речной системы (горные и тундровые притоки, родники) происходит при колебаниях среднесуточной температуры от 8 до 12°C, её колебания в таких пределах обусловлены влиянием погодных условий. Повсеместно в реке нерест заканчивается при наивысших значениях температуры воды в сезоне. Сразу после его окончания наблюдается общее падение температуры (рис. 2).

Инкубация. Инкубация икры сима, как и у других тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus*, продолжается в течение нескольких месяцев, с осени до весны (Смирнов, 1975). В р. Коль инкубация происходит в условиях постепенного снижения температуры с 10–12° в начале инкубации в августе до 3–4°C в январе–марте. Нерестилища сима зимой не промерзают. В родниках из-за мощных выходов грунтовых вод температура не ниже 3°C, а сами родники не покрываются льдом даже в самые сильные морозы (Я.К. Иванов — персональное сообщение). В горных притоках, также из-за массовых выходов грунтовых вод, температура не опускается ниже 3.5°C. В отличие от родников, горные притоки, расположенные в глубоких и узких горных распадках, полностью засыпаются снегом уже в начале декабря (персональное сообщение К.К. Иванова и Я.К. Иванова). Снег, являясь хорошим теплоизолятором, предохраняет мелкие горные ручьи от промерзания. Наиболее холодным периодом для развития икры является апрель, когда в результате таяния снегов в горных распадках в русло ручьев поступает большое количество холодных талых вод,

температура воды со II декады апреля по I декаду мая падает почти до 0.5°C , однако в это время опасности промерзания уже не существует.

Топография нерестилиц и гидрологический режим. Наиболее детально нерестилища сима исследованы нами в горном притоке и крупном роднике в пойме среднего течения реки (см. рис. 1). Эти два места выбраны в качестве модельных, поскольку являются типичными для речной системы р. Коль.

Сима откладывает икру в ею же подготовленное углубление, засыпает его грунтом и сооружает нерестовый бугор. Нерестовые бугры расположены только там, где русловые воды проникают в грунт — в зонах даунвеллинга.

В небольших горных притоках дно сложено крупным камнем или выходами основных горных пород. Зона даунвеллинга в них образуется только в местах наносов гальки и гравия перед перекатами. Поэтому в горных притоках сима сооружает нерестовые бугры в конце коротких плёсов перед самыми порогами и перекатами (рис. 3а). Обычно размеры ручьёв столь малы, что один нерестовый бугор занимает большую часть его поперечного сечения; как правило, перед каждым перекатом имеется только один бугор. В горных ручьях бугры расположены линейно и разделены перекатами. В редких случаях, когда площадь галечниковых наносов на дне ручья больше, перед перекатом может быть до трёх бугров, расположенных в цепочку один за другим (рис. 3б). В подавляющем большинстве случаев нерестовые бугры сима сооружает под нависающими над водой подмытыми берегами или под упавшими в воду деревьями (рис. 3а), где скорость водного потока и, соответственно даунвеллинг, более сильный. В горных ручьях геоморфологическая структура из года в год почти не меняется, поэтому сима ежегодно сооружает нерестовые бугры в одних и тех же местах. Число нерестовых бугров, и, соответственно, численность нерестящихся особей в притоке остаются более или менее постоянными в разные годы. В одном из горных притоков (его длина 8 км, расход воды в устье $0.27 \text{ м}^3/\text{с}$) на участке длиной 500 м обнаружено 11 нерестовых бугров сима.

В притоках тундрового типа нерестилища сима расположены на участках сходного строения, отличия заключаются в меньшем уклоне ложа (4–5 против 8–11 м/км) и в отсутствие лесной растительности по берегам.

В роднике нерестовые бугры сима располагаются также перед перекатами, в зоне даунвеллинга. Однако из-за относительно низкой средней скорости течения в родниках зона даунвеллинга в них небольшая и образуется только там, где поток наиболее сильный — перед перекатом, под высоким или подмытым берегом (рис. 3в). Как и в гор-

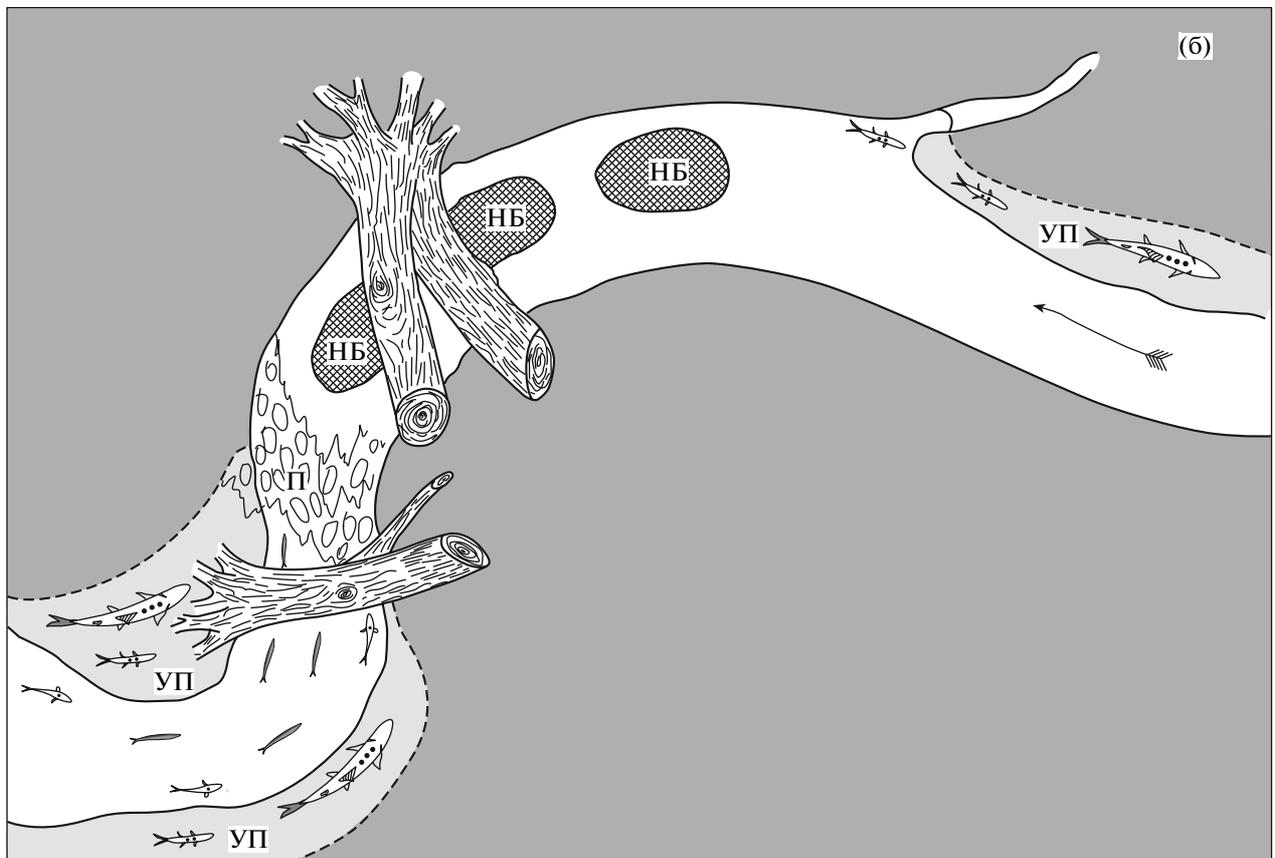
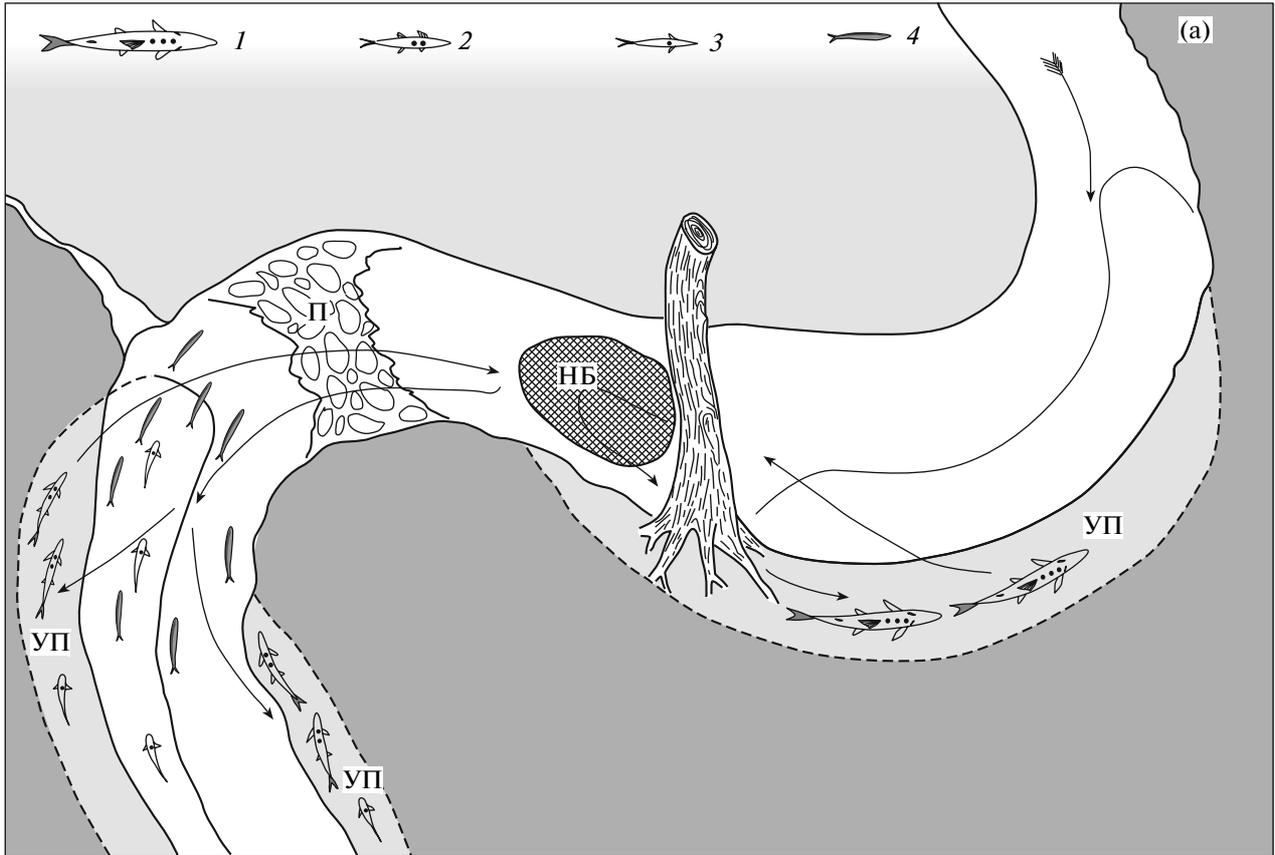
ных ручьях, в родниках бугор сима находится под нависающими деревьями с подмытыми корнями или перед упавшими в воду и частично погружёнными в грунт стволами деревьев. Упавший на дно ствол крупного дерева изменяет гидрологический режим, усиливая даунвеллинг на участке перед ним, а сооружение бугра значительно усиливает проникновение русловых вод в грунт (рис. 4). В отличие от горных притоков, в родниках на небольшом пространстве может быть несколько нерестовых бугров, расположенных в цепочку или рядом друг с другом перед упавшим стволом дерева (рис. 3в).

И в горном притоке, и в роднике сима сооружает нерестовые бугры там, где поток воды подмывает высокий коренной берег, образуя нависающий над водой “карниз” из дёрна (рис. 5). В горных ручьях подмытое пространство может достигать 75–80% ширины открытой части ручья (до 0.7 м), а глубина под нависающим берегом — больше, чем в открытой части. В пойменных родниках пространство подмытого берега обычно меньше (около 0.5 м), а глубина не отличается от глубины в открытой части.

Нерестовые бугры сима располагаются на участках со скоростью горизонтального потока от 30 до 61 см/с, а вертикального (даунвеллинга) — от 0.7 до 21.1 см/с. В горном притоке и роднике параметры скорости течения варьируют в сходных пределах (табл. 1). Бугры сооружаются на небольшой глубине; и в роднике, и в горном притоке столб воды над буграми варьирует от 7 до 23 см. Гидрохимические параметры воды в роднике и горном притоке сходны (табл. 2). Характерной особенностью нерестилиц сима является низкое содержание взвесей в воде — с конца мая по начало октября мутность воды в горном притоке колеблется в пределах 1.23–2.78 NTU, в пойменном роднике — 0.88–2.01 NTU, тогда как в основном русле р. Коль этот показатель в межень составляет 5–10, а в паводок — до 200 NTU.

Таким образом, нерестилища сима в бассейне р. Коль включают следующие обязательные элементы: 1 — грунт, состоящий из гальки и гравия в зоне даунвеллинга в конце плёса перед перекатом; 2 — подмытые нависающие берега вблизи переката или упавшие в воду деревья, создающие укрытия или усиливающие даунвеллинг.

Строение, размеры и фракционный состав нерестовых бугров. Бугры сима выровненные, невысокие, их высота над уровнем грунта составляет 20–25 см. Бугры овальной формы, вытянуты вдоль направления потока. Если бугры сооружаются впереди лежащего на дне ствола, то задним краем они касаются ствола и имеют прямой профиль (см. рис. 3в). В горном притоке бугры небольшие — 0.52–0.69 м в длину и 0.39–0.56 м в ширину, их площадь варьирует от 0.19 до 0.30 м^2



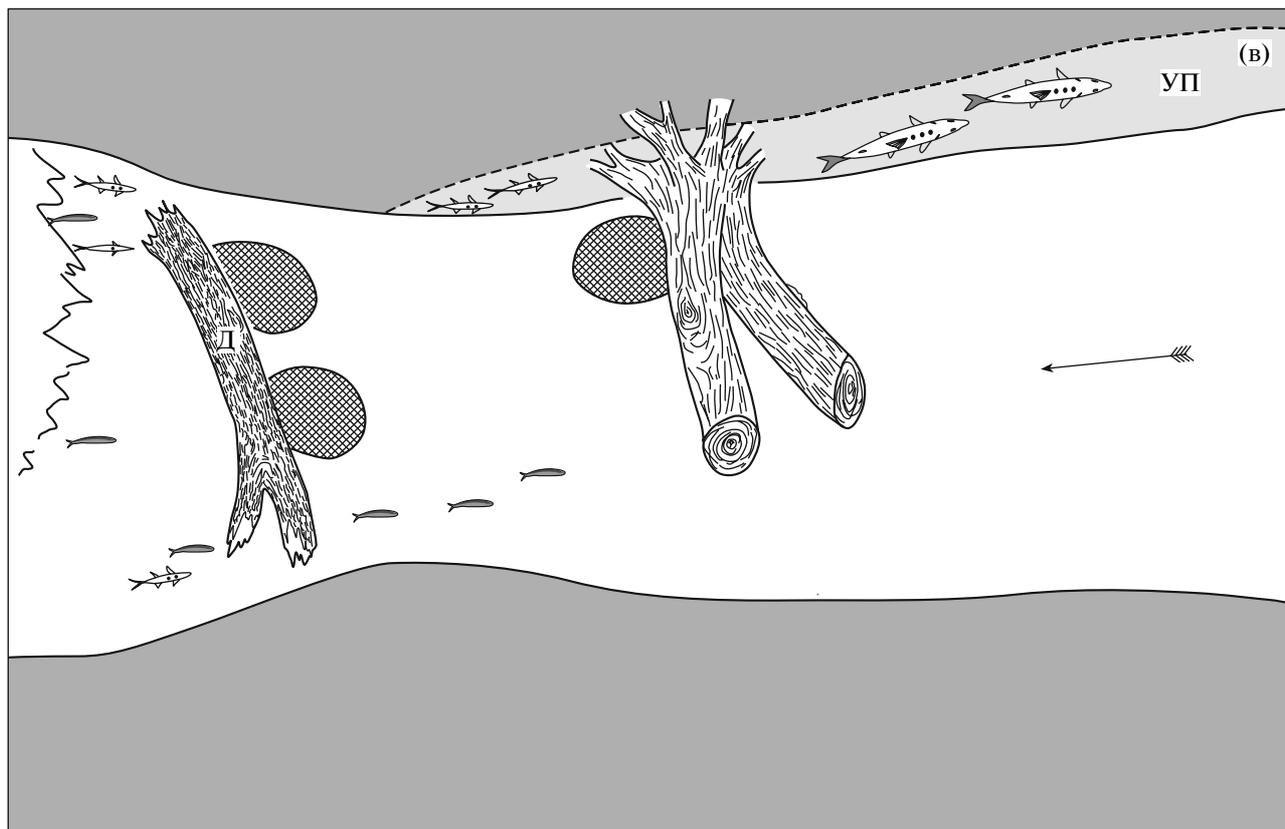


Рис. 3. Схема расположения нерестовых бугров сима *Oncorhynchus masou* в горном притоке (а, б) и роднике (в). Обозначения: 1 – крупные половозрелые производители; 2 – крупные карликовые самцы длиной 150–180 мм, возраст 2+; 3 – мелкие карликовые самцы длиной 75–120 мм, возраст 1+; 4 – молодь мальмы *Salvelinus malma*, кунджи *S. leucomaenis* и кижуча *O. kisutch*; НБ – нерестовые бугры, Д – ствол дерева, частично погруженный в грунт; УП – нависающий берег – укрытие для производителей; П – перекат. Стрелками показана траектория движения рыб.

(табл. 1). В более широком роднике размеры бугров несколько больше – до 1 м².

Нерестовый бугор сима состоит из разных фракций грунта (табл. 3). В горном притоке в нерестовых буграх значительную долю составляют валуны (до 30%), в роднике их доля не превышает 10%. Эти различия обусловлены строением дна: в горном притоке дно преимущественно каменистое, в родниках оно состоит в основном из гальки и гравия. В то же время, и в роднике, и в горном притоке высока доля гальки – фракции с размерами частиц от 5 до 10 см.

Поведение производителей. Обнаружить нерестящихся производителей сима в нерестовых притоках и родниках трудно. Проходные особи в районе нерестилищ очень пугливы и при малейшей опасности уходят в укрытие, под нависающий берег, обычно выше места сооружения бугра (рис. 3). Крупные карликовые самцы также держатся под нависающим берегом, как правило, ниже нерестилища и даже ниже переката (рис. 3а). В горных ручьях в светлое время суток проходные рыбы вообще не покидают убежища, а в родниках самки редко выходят на 1–2 мин, со-

вершая короткий обход над местом будущего бугра. Строительство бугра происходит в сумерках, утром или на закате. Нерестовый бугор строит самка. Иногда эти бугры бывают ложными, без отложенной икры.

Раскопка грунта перед нерестом происходит в несколько приемов. Во время нереста рядом с самкой держатся один крупный проходной самец длиной 374–580 мм, 2–3 крупных карликовых самца длиной 150–180 мм (возраст 2+) и 3–6 более мелких карликовых самцов длиной 75–120 мм (возраст 1+).

В период нереста проходные производители не питаются, тогда как карликовые самцы, особенно мелкие, продолжают питаться. Крупные карлики питаются личинками амфибиотических насекомых, а мелкие – икрой собственного вида.

После нереста крупные производители еще несколько дней держатся в районе нерестового бугра, по-прежнему укрываясь под нависающим берегом. Их гибель происходит на 3–5-ый день после окончания нереста. В отличие от проходных самцов и самок, не все карликовые самцы после окончания нереста погибают. Они продол-

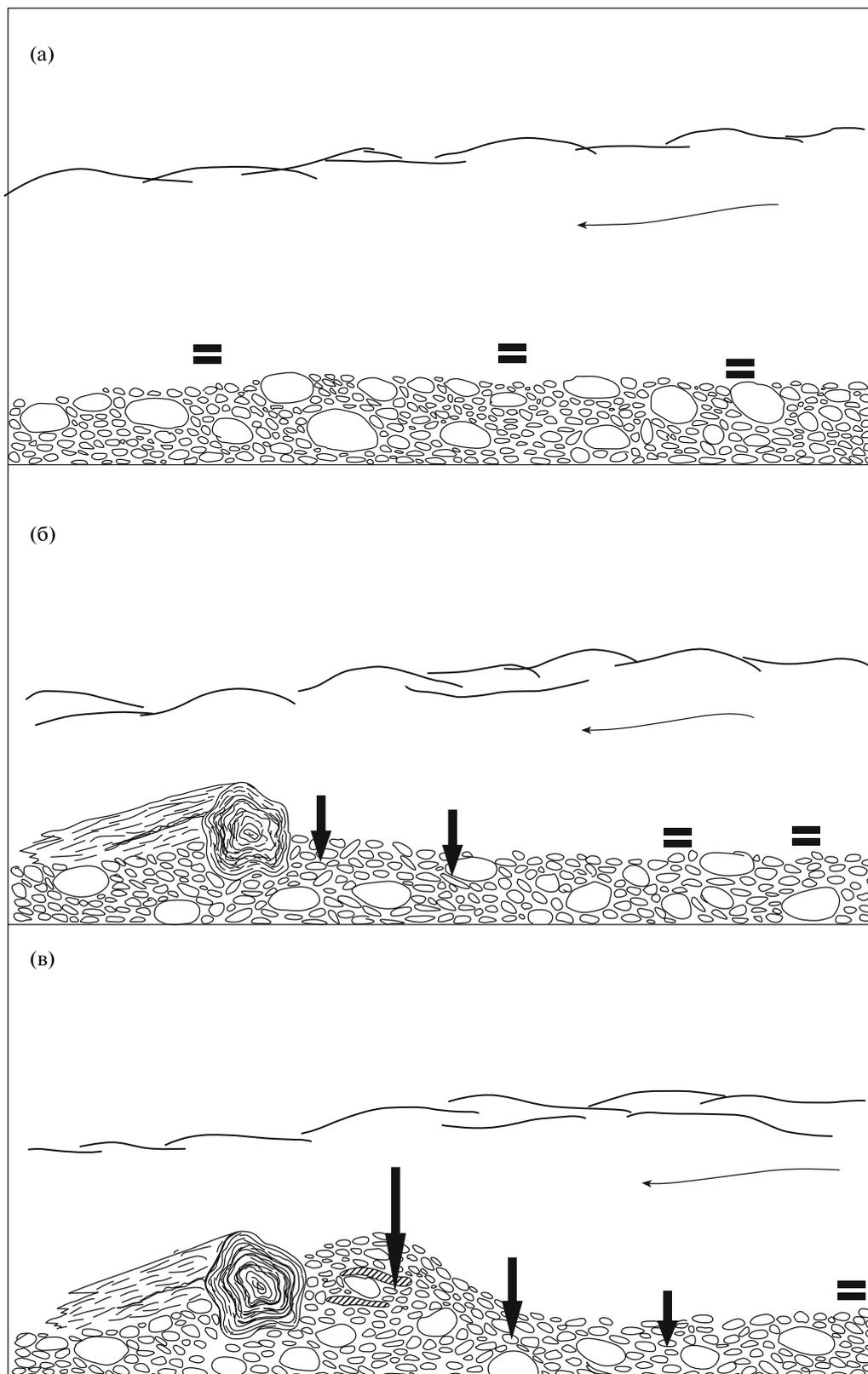


Рис. 4. Изменение гидрологического режима под воздействием древесного материала: а – участок родника, проникновения воды из русла в грунт нет; б – в родник упало крупное дерево, ствол частично погрузился в грунт (перед стволом – зона даунвеллинга); в – впереди дерева нерестовый бутор. Обозначения: = – апвеллинга или даунвеллинга нет; стрелка вниз – даунвеллинг, горизонтальная стрелка указывает направление течения.

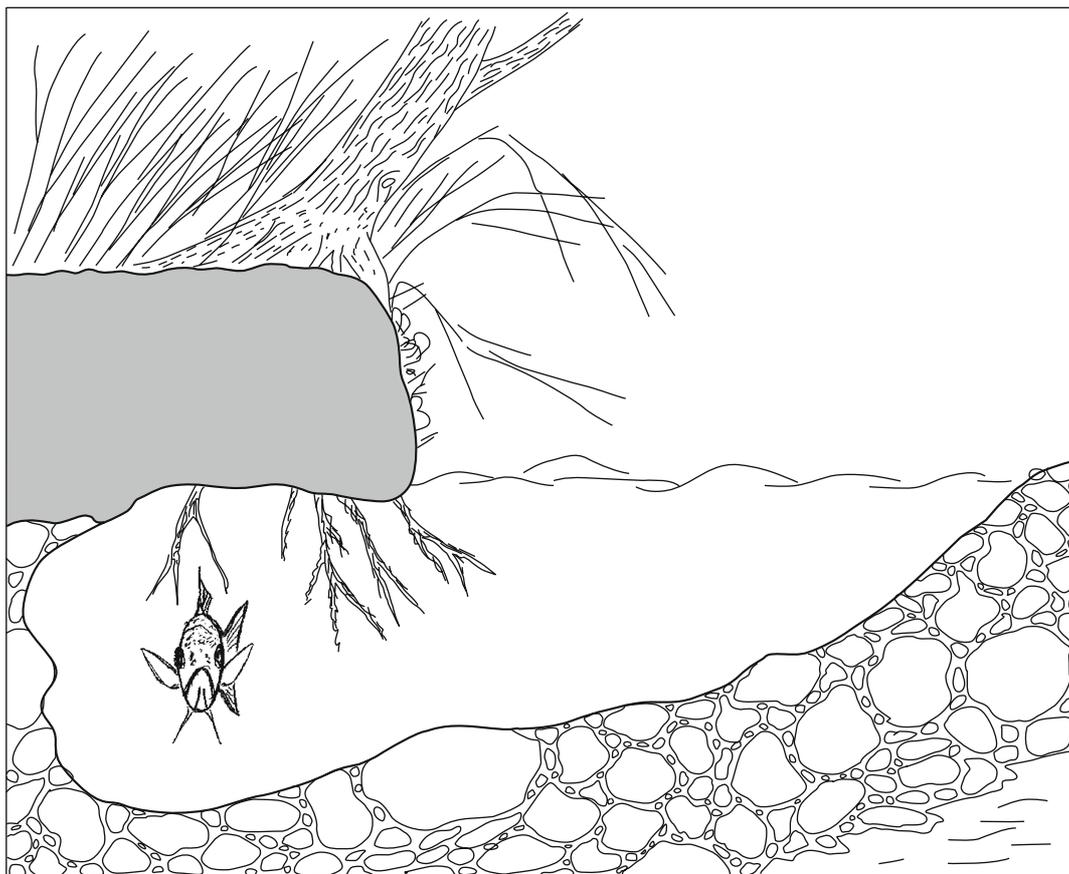


Рис. 5. Схема укрытия производителей сима *Oncorhynchus masou* под нависающим подмытым берегом.

жают питаться в нерестовых притоках в течение августа. В конце августа – начале сентября выжившие после нереста карлики покидают горные притоки и выходят в основное русло. К концу сентября карликовые самцы сима встречаются в среднем и даже в нижнем течении основного русла р. Коль.

Взаимоотношения с другими видами. Сима нерестится в такое время и в таких местах, где другие виды тихоокеанских лососей и голецов рода

Salvelinus не размножаются. Нерестилища кунджи *Salvelinus leucomaenis* расположены выше по течению, и места нереста сима и кунджи не совпадают по участкам притоков. В участках притоков, где нерестится сима, размножается мальма *S. malma* и кижуч *O. kisutch*, однако нерест этих видов происходит значительно позже, с середины сентября, а нерестовые бугры располагаются вдали от бугров сима, часто в середине плёсов и только в местах выходов грунтовых вод, на апвел-

Таблица 1. Характеристика водного потока и нерестовых бугров сима *Oncorhynchus masou* в бассейне р. Коль

Места расположения нерестилищ	Скорость течения над нерестовым бугром (см/с)		Размеры бугра			Столб воды над нерестовым бугром, см
	горизонтальная	вертикальная (даунвеллинг)	длина, м	ширина, м	площадь, м ²	
Родник	42.31	7.78	0.96	0.71	0.56	14
	26.4–60.7	0.7–17.8	0.75–1.30	0.60–1.05	0.36–1.08	10–23
Горный приток	39.35	9.53	0.61	0.50	0.24	13
	30.1–61.7	1.2–21.1	0.52–0.69	0.39–0.56	0.19–0.30	7–22

Примечание. Над чертой – среднее значение, под чертой – пределы варьирования. Число измерений: в роднике – 10; в горном притоке – 6.

Таблица 2. Гидрохимические параметры воды на нерестилищах симы *Oncorhynchus masou* в период нереста в бассейне р. Коль

Места расположения нерестилищ, год исследования	Температура, °С	рН	Содержание кислорода, мг/л (% насыщения)	Мутность, NTU	Электропроводность, µS
Горный приток, 2004	10.1	7.08	9.31(95.4)	1.44	68.7
Горный приток, 2006	10.2	7.00	—	—	70.4
Родник, 2003	10.2	6.67	10.21(98.7)	0.98	60.3
Родник, 2004	10.3	6.64	10.15(97.9)	1.02	62.2
Родник, 2006	10.1	6.64	—	—	65.7

Примечание. NTU – условные единицы мутности, µS – единицы электропроводности, микросименсы.

Таблица 3. Фракционный состав грунта в нерестовых буграх симы *Oncorhynchus masou* из горного притока и пойменного родника в бассейне р. Коль

Места расположения нерестилищ	Фракции, %					
	песок (< 0.3 см)	крупный песок (0.3–1 см)	гравий (1–3 см)	мелкая галька (3–5 см)	галька (5–10 см)	валуны (> 10 см)
Горный приток	3.3	16.6	15.4	16.0	24.8	23.9
	1.8–4.2	11.1–23.3	10.1–30.9	11.1–24.7	12.2–39.4	5.7–29.6
Родник	5.3	15.4	21.3	22.2	30.9	4.9
	4.0–6.1	10.3–18.9	14.8–25.7	15.2–28.6	20.6–45.9	1.1–9.8

Примечание. Над чертой – среднее значение, под чертой – пределы варьирования. Число исследованных бугров: в роднике – 3, в горном притоке – 3.

линге. В то же время, когда сима начинает свой нерест, ниже по течению от её нерестилищ концентрируется огромное количество молоди кунджи, мальмы и кижуча. Плотность молоди на участках, расположенных ниже нерестилищ симы, составляет 10–12 экз./м², тогда как вдали от нерестилищ, на плёсах – всего 2 экз./м². Молодь лососевых рыб питается икрой симы, выносимой течением из бугров.

Во время нереста единственным врагом симы является многочисленный в бассейне р. Коль бурый медведь *Ursus arctos*, который активно ловит нерестящихся производителей и поедает гибнущих. Убежища под нависающими берегами являются весьма эффективной защитой проходных производителей симы от медведей.

ОБСУЖДЕНИЕ

В бассейне р. Коль сима для размножения использует, преимущественно, небольшие горные притоки, верхнее течение тундровых притоков и реке – родники. Икра откладывается в очень узких, мелких, хорошо затенённых прибрежной растительностью и заваленных древесным материалом участках. Сима избегает широких протоков. Массовых нерестилищ в бассейне р. Коль не обнаружено.

Нерестилища симы расположены в таких местах, где другие виды тихоокеанских лососей и гольцов не размножаются. В местах даунвеллинга в бассейне р. Коль размножаются чавыча *O. tshawytscha*, горбуша *O. gorbuscha*, кунджа (Савваитова и др., 2007) и микижа *Parasalmo mykiss* (Кузищин и др., 2008). Однако чавыча и горбуша размножаются в основном русле и очень редко – в нижней части притоков, гораздо ниже, чем сима. Кунджа для нереста выбирает самые верхние участки, почти истоки горных и тундровых притоков. Мальма нерестится примерно в тех же участках горных ручьёв, что и сима, но, в отличие от симы, мальма откладывает икру только в местах выходов грунтовых вод, избегая перекатов. Нерест микижи происходит ранней весной в низовьях тундровых притоков. Таким образом, специфическое расположение нерестилищ симы позволяет ей значительно снизить конкуренцию с другими видами за места нереста.

Другой характерной особенностью симы является приуроченность нерестилищ к разным укрытиям (табл. 4). Роль укрытий для размножения симы имеет ключевое значение. В случае отсутствия укрытий или разрушения завалов сима может покинуть ранее освоенные участки. Если же строение ручьёв и завалов не изменяется, то из года в год сима нерестится в одних и тех же узко ло-

Таблица 4. Сравнительная характеристика особенностей размножения проходной формы сими *Oncorhynchus tshawytscha* на ареале

Показатель	Регион				
	р. Коль, западная Камчатка	Северное Приморье	Южное Приморье	Сахалин	Хоккайдо
Места нереста	верховья небольших притоков, в основном горного типа, редко — в пойменных родниках	средние и нижние участки притоков	—	в верховьях мелких притоков	в верховьях мелких рек и притоков
Расположение бугров	в конце плёсов перед перекатами, в местах даунвеллинга, иногда перед упавшими в воду брёвнами	в конце плёсов перед перекатами (даунвеллинг) или в местах выходов грунтовых вод (апвеллинг)	в нижней части широких плёсов и на длинных перекатах	в конце плёсов перед перекатами, в местах даунвеллинга	в конце плёса перед перекатом, реже в середине плёса
Наличие укрытий для производителей: — в виде пустот под берегом — под деревьями	имеются имеются	имеются имеются	имеются имеются	—	—
Размеры бугров: — длина, м — ширина, м — площадь, м ²	0.6–0.9 0.5–0.7 0.3–0.6	1.0–1.3 0.9 0.7–1.0	0.8 0.6 0.5	1.5 1.1 1.3	1.24–2.10 0.7–0.8 —
Фракционный состав грунта в буграх	преобладают фракции около 5 см и более	преобладают фракции 3–4 и 5–6 см	преобладают фракции менее 6 см	преобладают фракции менее 6 см	фракции 0.7–2.5 см — 30%; 4.5–6.0 см — 16% 12–45
Слой воды над буграми, см	15–20	6–35	18–40	—	север: 11–15 юг: 13–15
Температура воды во время размножения, °С	8–12	более 14	—	10–14	север: 11–15 юг: 13–15
Скорость течения воды, см/с	30–60	20–100	10–90	20–80	север: конец августа — конец сентября; юг: сентябрь — октябрь
Сроки нереста	летняя межень, первая половина августа, около недели	летняя межень, конец июля — начало августа, более двух недель	летняя межень, вторая половина июля — начало августа, более двух недель	летняя межень, август	север: конец августа — конец сентября; юг: сентябрь — октябрь
Возраст полового созревания, лет	2–4, в основном 3	3–6	—	в основном 2–3, крайне редко в 4	2–3, в основном 2 1 : 2–3/4–5
Соотношение полов, на нерестилищах, экз. (проходные самки : проходные самцы/карликовые самцы)	1 : 1/5–9	1 : 1–2/3–4	1 : 1–3/4–5	1 : 1–2/4–5	
Длина тела и масса производителей, см/кг	46/1.5 46/1.6	61/3.5 66/5.0	53/2.2 57/3.1	50/1.8 50/1.8	48/1.8 45/1.5
Плодовитость, шт. икринок	2433 (1419–3265)	3686 (2104–5651)	4030 (2994–5385)	2194 (500–4950)	~3000 (1895–3961)

Примечание. При составлении таблицы, помимо собственных данных, использованы материалы из работ Такака, 1965; Грищенко, 1973, 2002; Смирнова, 1975; Семеновченко, 1979, 1989; Горяинова, 1990; Като, 1991; Антонова, 2007.

кализированных местах. Эрозия берегов и падающие в русло нерестовых ручьёв и родников деревья изменяют гидрологический режим, создавая, помимо дополнительных укрытий для производителей, еще и зоны усиленного даунвеллинга, тем самым увеличивая пригодную для нереста симы площадь дна. Аналогичные изменения характера взаимодействия руслового и подруслового потоков под влиянием древесного материала и его влияние на размножение тихоокеанских лососей показаны для рек Приморья (Семенченко, 1979, 1989) и Северной Америки (Shapovalov, Taft, 1954; Bilby, Ward, 1989; Marcus et al., 2003).

Термический режим на нерестилищах симы отличается своеобразием. В отличие от симы, у ранней кеты *O. keta*, горбуши и чавычи, откладывающих икру на даунвеллинге, икра развивается при низких температурах — около 0.1–1.0°C (Волобуев, 1984; Леман, 1988, 2003; Волобуев и др., 1990). Икра симы, также отложенная на даунвеллинге, наоборот, развивается при более высоких и относительно стабильных температурах в течение всего периода инкубации (3–5°C). Такая ситуация складывается из-за того, что питание горных ручьёв и пойменных родников, где нерестится сима, осуществляется за счет мощных выходов грунтовых вод, благодаря которым термический режим всего притока оказывается относительно стабильным в течение года. В бассейне р. Коль нерестилища симы располагаются в самых теплых местах, в которых в холодное время года (с октября по апрель) практически исключено промерзание. Таким образом, на севере своего ареала, на Камчатке, сима, являющаяся самым теплолюбивым видом из тихоокеанских лососей, выбирает только те участки реки, в которых нерест и инкубация происходят при наивысших значениях температуры.

Одним из факторов, пагубно влияющих на выживание икры тихоокеанских лососей, является уменьшение проточности в бугре за счёт седиментации мелких частиц на его поверхности и накопления тонкого ила внутри бугра (Cordone, Kelly, 1961, Cooreg, 1965). Нерестовые бугры симы в бассейне р. Коль практически не заиливаются, так как расположены в горных ручьях и родниках, где вода очень чистая и содержит минимальное количество взвесей. Вода в них, благодаря отсутствию льда и перемешиванию воды на перекатах, всегда насыщена кислородом. Следовательно, в бассейне р. Коль сима откладывает икру в таких местах, где при высокой проточности складываются благоприятные для ее развития температурные и кислородные условия в буграх.

Повсюду на ареале сима демонстрирует стабильность основных особенностей экологии размножения, которые на севере ареала, в бассейне р. Коль на западной Камчатке, не отличаются от таковых в южных участках — на Сахалине, в При-

морье и на Японских о-вах (табл. 4). По-видимому, размножение симы в бассейне р. Коль в крайне малых притоках и только на даунвеллинге обусловлено конкуренцией с другими массовыми видами тихоокеанских лососей. Приуроченность нереста симы в р. Коль к очень небольшим ручьям определило её небольшие размеры и созревание в относительно раннем возрасте по сравнению с другими регионами.

Освоение симой небольших ручьёв в качестве мест нереста и обитания её молоди, не используемых другими видами тихоокеанских лососей и гольцов, повышает продуктивность реки в целом, и, тем самым, сима играет важную роль в структурно-функциональной организации экосистем малых рек западной Камчатки. Полученные нами данные свидетельствуют о необходимости внимательного отношения даже к небольшим водотокам в бассейнах лососёвых рек при принятии управленческих решений, а также о недопустимости проведения мелиоративных работ по расчистке завалов и заломов в основном русле и в притоках рек. Извлечение древесного материала может существенным образом сократить площади укрытий и нерестилищ вида и негативно отразиться на численности симы.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность А.Ю. Мальцеву, В.М. Пашину и Д.С. Шеверницкому, оказавшим помощь в сборе полевого материала.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ (гранты №№ 05-04-48413, 08-04-00539А); “Ведущие научные школы” № РИ-112/001/707; “Университеты России” № 07.03.011; Центра Дикого Лосося (Wild Salmon Center — Портленд, Орегон, США); Фонда Гордона и Бетти Мур (США); программы United Nations Development Program (UNDP — ПРООН). Большую помощь в организации и проведении экспедиционных работ оказал Общественный экологический фонд “Природные рыбы и биоразнообразие Камчатки” (г. Елизово).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антонов А.А. 2007. Биология и воспроизводство симы южного Сахалина // Бюллетень № 2. Концепции Дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей. Владивосток. С. 124–127.
- Волобуев В.В. 1984. Об особенностях размножения кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) (Salmonidae) и экологии её молоди в бассейне реки Тауй (североохотоморское побережье) // Вопр. ихтиологии. Т. 24. Вып. 6. С. 953–963.
- Волобуев В.В., Рогатных А.Ю., Кузищин К.В. 1990. О внутривидовых формах кеты *Oncorhynchus keta* материкового побережья Охотского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 30. Вып. 2. С. 221–228.

- Горяинов А.А. 1990. Экология сима в малых реках Приморья // Биология шельфовых и проходных рыб. Владивосток. Изд-во ДВО РАН. С. 20–26.
- Гриценко О.Ф. 1973. Биология сима и кижуча северного Сахалина. Научный отчет по теме №10. М.: Изд-во ВНИРО, 42 с.
- Гриценко О.Ф. 2002. Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, биология, промысел). М.: Изд-во ВНИРО, 248 с.
- Канидьев А.Н. 1964. Условия нереста и развития сима *Oncorhynchus masou* (Brevoort) // Вопр. ихтиологии. Т. 4. Вып. 2. С. 289–292.
- Константинов А.С. 1986. Общая гидробиология. М.: Высш. шк., 472 с.
- Крыхтин М.Л. 1955. О речном периоде жизни сима *Oncorhynchus masou* (Brevoort). Дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 164 с.
- Кузищин К.В., Мальцев А.Ю., Груздева М.А. и др. 2008. Размножение микижи *Parasalmo mykiss* в реке Коль (западная Камчатка) и факторы среды, его определяющие // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 1. С. 50–61.
- Леман В.Н. 1988. Типизация нерестилищ лососей рода *Oncorhynchus* по фильтрационному и термическому режиму в речном грунте бассейна реки Качматки // Вопр. ихтиологии. Т. 28. Вып. 5. С. 754–763.
- Леман В.Н. 2003. Экологическая и видовая специфика нерестилищ тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* на Камчатке // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 2. Владивосток: Дальнаука. С. 12–33.
- Малютина А.М., Савваитова К.А., Кузищин К.В. и др. 2009. Структура популяции сима *Oncorhynchus masou* р. Коль (западная Камчатка) и географическая изменчивость на ареале вида // Вопр. ихтиологии. Т. 49. № 3. С. 402–414.
- Морфоструктурный анализ речной сети СССР. 1979. М.: Наука, 304 с.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузищин К.В. и др. 2008. Разнообразие жизненных стратегий и структура популяций микижи *Parasalmo mykiss* в экосистемах малых лососёвых рек разного типа // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 1. С. 42–49.
- Савваитова К.А., Кузищин К.В., Пичугин М.Ю. и др. 2007. Систематика и биология кунджи *Salvelinus leucomaenis* // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 1. С. 58–71.
- Семенченко А.Ю. 1979. Особенности естественного воспроизводства сима *Oncorhynchus masou* (Brevoort) в бассейне реки Самарга (Северное Приморье) // Систематика и экология рыб континентальных водоемов Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 126–131.
- Семенченко А.Ю. 1989. Приморская сима. Популяционная экология, морфология, воспроизводство. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР, 192 с.
- Смирнов А.И. 1975. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М.: Изд-во МГУ, 334 с.
- Bilby R.E., Ward J.W. 1989. Changes in characteristics and function of woody debris with increasing size of streams in western Washington // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 118. P. 368–378.
- Bird D.J., Cowx I.G. 1993. The selection of suitable pulsed currents for electric fishing in fresh waters // Fish. Res. V. 18. P. 363–376.
- Cooper A.C. 1965. The effect of transported stream sediment on the survival of sockeye and pink salmon eggs and alevins. Int. Pacif. Salmon Fish. Comm. Bull. № 18, 71 p.
- Cordone A.J., Kelly D.W. 1961. The influence of inorganic sediment on the aquatic life of streams // Calif. Fish and Game. Fish Bull. № 47. P. 189–228.
- Dahm C.N., Valett H.M. 1996. Hyporheic zones // Methods in stream ecology. F.R. Hauer, G.A. Lamberti (eds.). San Diego: Acad. Press. P. 107–123.
- Kato F. 1991. Life histories of masu and amago salmon (*Oncorhynchus masou* and *Oncorhynchus rhodurus*). // Pacific salmon life histories. Canada, Vancouver: UBC Press. P. 447–520.
- Marcus W.A., Legleiter C.J., Aspinall R.J. et al. 2003. High spatial resolution hyperspectral mapping of in-stream habitats, depths and woody debris in mountain streams // Geomorphology. V. 55. P. 363–380.
- Mitro M.G., Zale A.V. 2000. Predicting fish abundance using single-pass removal sampling // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 57. P. 951–961.
- Shapovalov L., Taft A.S. 1954. The life histories of the steelhead rainbow trout (*Salmo gairdneri gairdneri*) and silver salmon (*Oncorhynchus kisutch*) with special reference to Waddell Creek, California, and recommendations regarding their management. Calif. Dep. of Fish and Game. Fish Bull. № 98, 375 p.
- Shuett-Hames D.A., Pleus A.E., Smith D. 1999. TFW method manual for the salmonid spawning gravel scour survey. Wash. Dept. Natur. Resour. TFW-AM9-99-008, DNR#110, 41 p.
- Snyder D.E. 2003. Electrofishing and its harmful effects on fish. Inform. and Techn. Rept. USGS/BRD/ITP: 2003–0002. Denver. Colorado, 149 p.
- Tanaka S. 1965. Salmon of North Pacific Ocean (a review of the biological information on masu salmon (*Oncorhynchus masou*)) // Bull. Int. North Pacif. Fish. Comm. № 16. P. 75–135.