

УДК 597.553.2.574.3.591.16

СЕЗОННЫЕ РАСЫ КЕТЫ *ONCORHYNCHUS KETA* И ИХ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ В РЕКАХ КАМЧАТКИ

© 2010 г. К. В. Кузищин*, М. А. Груздева*,
К. А. Савваитова*, Д. С. Павлов**, Д. А. Стэнфорд***

*Московский государственный университет

**Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ, Москва

***Биостанция “Флетхед Лэйк”, университет Монтаны, США

*E-mail: KK_office@mail.ru

Поступила в редакцию 11.03.2009 г.

Рассматриваются сроки хода и нереста, размерно-возрастная структура и плодовитость сезонных рас кеты *Oncorhynchus keta* из р. Коль – летней ранней, летней поздней и осенней, а также локализация и топография их нерестилищ; строение нерестовых бугров; гидрологический и термический режимы на нерестилищах; меристические признаки рас. Обсуждаются особенности размножения сезонных рас на ареале вида и на Камчатке в частности. Показано, что количество сезонных рас в реках определяется наличием разнообразных мест, пригодных для нереста. В реках со сложной гидрогеоморфологической структурой число сезонных рас возрастает. Вариации типов сезонных рас в конкретной реке и на ареале вида в целом, являются эпигенетическими, то есть зависят от наследственной генетической программы и наличия условий, обеспечивающих ее реализацию по разным каналам.

Ключевые слова: сезонные расы, экология размножения, структура вида, структура популяции.

Известно, что вид кета *Oncorhynchus keta* характеризуется сложной структурой – наличием сезонных рас, локальных стад и субпопуляций со специфическими особенностями. Особенно велико экологическое и морфологическое разнообразие у азиатской кеты (Кузнецов, 1928, 1937; Ловецкая, 1948; Бирман, 1952; Никольский, 1956; Световидова, 1961; Смирнов, 1975; Волобуев, 1984; Гриценко и др., 1987; Николаева, Овчинников, 1988; Волобуев и др., 1990; Волобуев, Волобуев, 2000; Черешнев и др., 2002; и др.). Высокий уровень внутривидового морфобиологического разнообразия отмечен и у кеты из водоемов Камчатки, что связано со значительным разнообразием и особенностями гидрологии нерестовых рек полуострова (Берг, 1948, 1953; Смирнов, 1975; Черешнев и др., 2002). На Камчатке различают весеннюю, летнюю раннюю, летнюю позднюю и осеннюю (“мáнок”) расы кеты (Абрамов, 1948; Берг, 1948; Смирнов, 1975; Николаева, Овчинников, 1988). Причем они не являются аналогами впервые описанных сезонных рас кеты в бассейне Амура – летней и осенней. Летняя камчатская кета размножается на выходах грунтовых вод и по экологии размножения сходна не с летней, а с осенней амурской кетой. В то же время, ранняя, идущая летом, и поздняя кета из рек материкового побережья Охотского моря рассматриваются как аналоги амурской соответственно летней и осенней кеты (Берг, 1953; Смирнов, 1975; Волобуев и др., 1990; Черешнев и др., 2002). На Камчатке неоднородна и осенняя кета. В бассейне р. Боль-

шая она размножается на водах подруслового потока и по экологии размножения аналогична летней кете Амура (Абрамов, 1948), в других реках полуострова она нерестится на выходах грунтовых вод, подобно осенней кете Амура (собственные данные). Однако на ареале вида распространение разных сезонных рас мозаично, в отдельных реках встречается то одна, то другая раса или несколько рас вместе.

Структура популяции кеты на ареале и на Камчатке и особенности сезонных рас изучались многими авторами (Абрамов, 1948; Семко, 1954; Бирман, 1964; Смирнов, 1975; Николаева, Овчинников, 1988; Волобуев, Волобуев, 2000; Черешнев и др., 2002). Однако чаще эти исследования касались популяций бассейнов крупных рек, где, как считалось, наблюдается наибольшее внутривидовое разнообразие кеты. Популяции небольших рек исследовались реже, и сложилось представление, что кета в них более однородна и представлена, как правило, какой-то одной расой (Костарев, 1970; Волобуев и др., 1990).

В связи с этим, целью работы было изучение расового состава, биологических особенностей и воспроизводства кеты в небольшой реке п-ова Камчатка на примере популяции из р. Коль.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в 2002–2008 гг. в бассейне р. Коль (западная Камчатка). Река берет начало в

отрогах Срединного Камчатского хребта, впадает в Охотское море, имеет длину около 130 км, ширину в устье около 70 м, расход воды в устье — 111 м³/с в паводок и 56 м³/с в летнюю межень, общая площадь водосборного бассейна 1580 км². Несмотря на относительно небольшие размеры, река представляет собой сложную разветвленную систему (коэффициент развития речной сети — 0.61 км/км²), имеет горный характер от истоков до устья (уклон ложа в верхнем течении 10–15 м/км, в нижнем течении более 5 м/км; средняя скорость течения в межень около 1 м/с). В реку впадают множество притоков разного типа, длины и водности на всем ее протяжении (Павлов и др., 2008).

Характерной особенностью реки является обилие пойменных родников. В реке выявлены многочисленные родники двух типов (орто- и парафлювиальные), непосредственно связанные с размножением сезонных рас кеты. Ортофлювиальные родники — старые родники в пойме, протекающие среди высоких речных террас, на их берегах растет старый лес, возрастом более 50 лет. У таких родников конфигурация берегов не меняется в течение многих лет, водность варьирует незначительно в течение года. Они не заливаются паводковыми водами, вода в них остается прозрачной и бесцветной. Как правило, такие родники довольно длинные (500–1500 м) и врезаются глубоко в пойму. Парафлювиальные родники короткие, длиной 25–100 м, воды в них немного. Они располагаются на речных косах или на низких пойменных террасах в непосредственной близости к речному руслу (Stanford et al., 2005; Павлов и др., 2009). Парафлювиальные родники полностью заливаются паводковыми водами, их длина, водность, конфигурация существенно меняются после каждого паводка, порой они полностью исчезают и возникают после паводка. Родники обоих типов практически отсутствуют в верхнем течении, где река протекает в горных распадках, но в среднем и нижнем течении их число велико: плотность родников в пойме р. Коль в среднем течении достигает 11.3 км на 1 км основного русла.

Время сбора материала определялось сроками миграции проходных особей из моря в реку и нереста. Охватывался весь период хода с последней недели мая до середины октября, в отдельные годы — до конца октября. Взрослых рыб отлавливали закидным неводом длиной 80 м, спиннингами и нахлыстовыми удочками. Часть материала собрана по принципу “поймай—отпусти”. Для изучения производителей во время хода регулярно, в одном и том же месте, с периодичностью 1 раз в 3 дня проводили обловы неводом. В улове просчитывали всех рыб; если их число в замете было менее 25 экз., то измеряли всех пойманных рыб, если больше, то брали выборку не менее 20 самцов и 20 самок. Часть рыб (в соответствии с разрешениями) умерщвляли для проведения полного

биологического анализа. Измерения рыб проводили по стандартной методике, длину рыб измеряли по Смитту (АС) (Правдин, 1966). Таким образом, материал в максимально возможной степени стандартизован по времени, месту сбора и орудиям лова. Для определения возраста брали пробы чешуи (не менее 10 шт.) из 2–4-го ряда чешуй над боковой линией позади спинного плавника. Пол рыб определяли по внешним признакам и степени выраженности брачного наряда.

Для обнаружения скоплений производителей кеты и нерестилищ с середины июня, сразу после схода паводковых вод, участки основной реки и придаточной системы обследовали путем наблюдений с берега, с лодки и под водой. Местоположение нерестилищ картировали, используя приборы-навигаторы (система GPS). Размеры нерестилища определяли с помощью рулетки, на основании измерений составляли его схему. Уклон ложа в местах нереста определяли с помощью теодолита. На нерестилищах вели подсчет нерестовых бугров, определяли их форму, размеры и площадь.

Скорость течения и расход воды в притоках и родниках определяли с помощью акустических доплеровских приборов Acoustic Doppler Profiler (ADP) и Handheld ADV v. 2.4 FlowTracker фирмы SonTek/YSI Inc. Теми же приборами измеряли горизонтальные и вертикальные потоки воды на нерестилищах (всего 1259 точечных замеров). При изучении водного потока измеряли горизонтальную и вертикальную скорости; при движении водного потока от дна к поверхности значение скорости принималось с отрицательным знаком, при движении от поверхности к дну — с положительным (Newbury, Bates, 2006). Основные гидрохимические параметры (электропроводность в микросименсах — мкСм/см, pH, содержание кислорода в воде в мг/л и др.) определяли электронным прибором SonTek/YSI Inc. YSI-566MPS. Температурный режим регистрировали с помощью автоматических электронных записывающих датчиков Vemco Minilog T8K 8-bit DataLogger, которые программировали так, чтобы измерять температуру в течение круглого года с периодичностью 1 раз в 1 ч. На нерестилищах датчики устанавливали среди нерестовых бугров, на грунт.

Характер движения воды в грунте (взаимодействие руслового и подруслового потоков) определяли с помощью труб-пьезометров: измеряли столб воды в трубе и вне трубы, сопоставляли их уровни и вычисляли так называемый вертикальный гидравлический градиент (VHG по: Dahm, Valett, 1996; Baxter et al., 2003), или гидростатический напор (ΔН по: Леману, Кляшторину, 1987); всего выполнено 1112 замеров. Если уровень воды внутри трубы был ниже, чем уровень воды снаружи (отрицательные значения VHG, или ΔН), это свидетельствовало, что вода из русла внедряется в грунт — даунвеллинг, или нисходящий по-

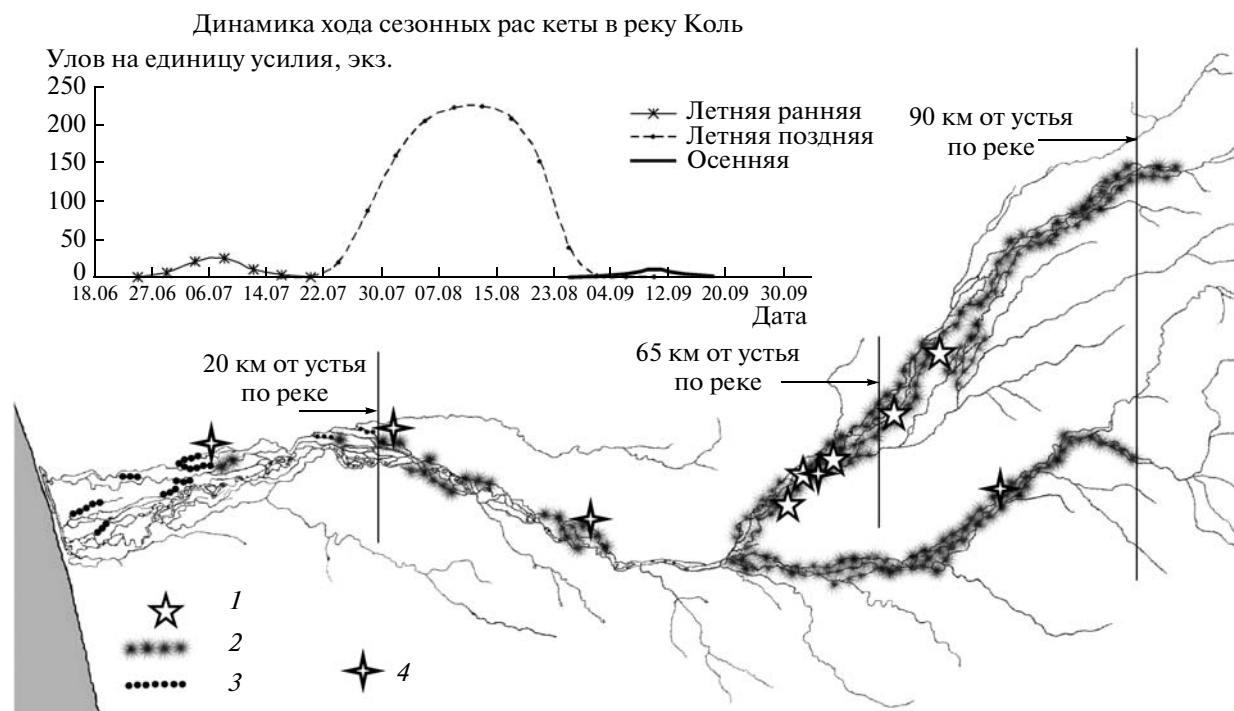


Рис. 1. Расположение нерестилищ и динамика хода кеты *Oncorhynchus keta* в бассейне р. Коль. Обозначения: 1 — нерестилища летней ранней расы кеты (ЛРК) в основном русле реки; 2 — нерестилища летней поздней расы кеты (ЛПК) в придаточной системе нижнего течения реки; 3 — нерестилища осенней расы кеты (ОК) в придаточной системе нижнего течения реки; 4 — места работ на контрольных нерестилищах.

ток, а если столб воды внутри трубы был выше, чем уровень воды снаружи (положительные значения VHG, или ΔH), это означало, что в данном месте вода из грунта поднимается кверху — апвеллинг, или восходящий поток.

Фракционный состав грунта из нерестовых бугров определяли разделением пробы на фракции с помощью сит с разным размером отверстий. Объем пробы варьировал от 30 до 40 кг. Пробы подразделяли на следующие фракции: песок (размер частиц менее 0.3 см), мелкий гравий (0.3–3.0 см), крупный гравий (3–5 см), мелкая галька (5–7 см), средняя галька (7–10 см), мелкие валуны (более 10 см) (Shuett-Names et al., 1999). После разборки грунт высушивали, каждую фракцию взвешивали на электронных весах с точностью до 1 г; всего изучено 16 проб. Состав частиц грунта в буграх вычисляли как весовую долю (в %) каждой фракции. Кроме того, вычисляли средневзвешенный размер частиц грунта (сумма усредненных размеров частиц каждой фракции, приведенная к весовой доли фракции — показатель D50) в каждом бугре по методу Волмана (Wolman, 1954).

Материал обработан вариационно-статистическими методами. При сравнении выборок использовали критерии Стьюдента и Майра (Майр и др., 1956; Лакин, 1990).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Сроки хода и нереста сезонных рас кеты. Локальная популяция кеты из р. Коль неоднородна, в ней выделяются 3 сезонные расы: летняя ранняя (ЛРК), летняя поздняя (ЛПК) и осенняя (ОК).

Первой из моря в реку начинает заходить ЛРК. Ход этой расы начинается после схода паводковых вод, с 4-й недели июня. Пик хода приходится на первые числа июля. Ход короткий, занимает чуть более двух недель (рис. 1). Сроки хода ЛРК остаются более или менее постоянными в разные годы. Особи ЛРК уже при заходе в устье реки имеют хорошо выраженный брачный наряд. Они не поднимаются высоко по реке — основные нерестилища расположены на расстоянии 50–70 км вверх по течению от устья. Во время хода рыбы не образуют скоплений, двигаясь небольшими группами по несколько особей. Нерест начинается в первых числах августа и продолжается не более недели. К 10 августа все производители ЛРК погибают. Как и сроки хода, сроки нереста в разные годы остаются неизменными. Численность ЛРК в р. Коль невысокая, по экспертным оценкам — 1–2 тыс. экз.

Ход в реку из моря ЛПК начинается с середины июля, как только установится летняя межень. Пик хода приходится на первую половину августа, окончание — на конец августа, общая продолжительность хода — до 2 мес. (рис. 1). Ход ЛПК начинается через несколько дней после оконча-

ния хода ЛРК или незначительно перекрывается с ней. В разные годы пик хода ЛПК может смещаться. Как правило, в четные годы, когда в р. Коль наблюдается высокая численность горбуши, массовый ход ЛПК проходит несколько раньше – в конце июля, в нечетные годы массовый ход, наоборот, может наблюдаться позже – в середине августа. В начале анадромной миграции и в период массового хода ЛПК представлена особями без проявления брачного наряда, с серебристой, легко опадающей чешуей. Постепенно в устье реки увеличивается доля рыб, заходящих из моря с развитым брачным нарядом. Во время подъема вверх по реке, ЛПК образует крупные косяки по несколько сотен особей. Нерест ЛПК растянут во времени. Сроки начала нереста незначительно варьируют (конец августа – начало сентября). Массовый нерест наблюдается во вторую неделю сентября, заканчивается к 20–22 сентября. Производители практически полностью погибают к концу сентября. Пик нереста и его окончание остаются неизменными во все годы исследований. ЛПК по численности составляет подавляющее большинство локального стада кеты р. Коль, достигая десятков тысяч особей.

ОК заходит из моря в реку с последней недели августа до середины сентября. Как правило, четко выраженный перерыв между ходами ЛПК и ОК отсутствует (рис. 1). Нерест ОК начинается с последней недели сентября и достигает пика в первых числах октября. ОК в р. Коль малочисленна, не более 1.0–1.5 тыс. особей. В отдельные годы кета этой сезонной расы встречается единично.

Размерно-возрастная структура и плодовитость сезонных рас. В разные годы показатели длины и массы кеты разных сезонных рас несколько меняются (табл. 1). Наибольшими средними значениями длины и массы тела характеризуются особи ЛРК (самцы – 705 мм и 4457 г, самки – 664 мм и 3637 г) и ЛПК (самцы – 695 мм и 4278 г, самки – 649 мм и 3398 г), наименьшими – ОК (самцы – 614 мм и 2402 г, самки – 594 мм и 2203 г).

Наибольшая плодовитость характерна для ЛРК, наименьшая – для ОК (табл. 1). В последние годы наблюдается некоторое уменьшение плодовитости у всех рас кеты в р. Коль. При этом диаметр икры остается сходным в течение всего периода наблюдений.

Возрастной состав 3 сезонных рас кеты р. Коль в период наблюдений постоянно менялся (рис. 2). В 2003 и 2004 г. ЛРК была представлена четырьмя возрастными классами – 3+–6+; в 2003 г. преобладали рыбы в возрасте 4+ (39%) и 5+ (47%); в 2004 г. – 4+ (49%). В 2005 г. ловились рыбы в возрасте 3+–5+, преобладали особи 4+ (61%); в 2006 г. в выборке отмечены только 2 возрастных класса – 3+ (23%) и 4+ (77%). В 2007 и 2008 г. в выборке встречались рыбы в возрасте от 3+ до 6+. В 2007 г., по сравнению с 2006 г., доля созре-

вающих в более раннем возрасте рыб (3+) уменьшилась до 5.4%, при этом в уловах появились рыбы, созревающие в более позднем возрасте (5+ – 16.3%), преобладали особи в возрасте 4+ (73%). В 2008 г. некоторые рыбы, как в 2002 и 2003 г., шли на нерест после 6 лет нагула в море, их доля в уловах была крайне малой (2%), преобладающим был возрастной класс 4+ (53%).

ЛПК включала 5 возрастных классов в 2003 и 2007 г., 4 – в 2004 г., 3 – в 2005 и 2008 г., 2 – в 2006 г. Во все годы наблюдений преобладали особи 5-летнего возраста, за исключением 2005 г., когда доминирующим возрастным классом был 3+ (90%).

ОК в уловах 2007 г. была представлена двумя возрастными классами 3+ и 4+ в равном соотношении, в 2008 г. в уловах появились рыбы в возрасте 2+ (1.5%) и 5+ (8%), преобладали 5-летки (62%).

Локализация нерестилищ. Разные сезонные расы кеты в р. Коль используют для размножения разные участки речной системы (см. рис. 1).

ЛРК нерестится только в участках основного русла среднего течения реки, в 50–80 км вверх по течению от устья. Массовые нерестилища здесь не обнаружены, каждое небольшое нерестилище отдалено от другого на 3–8 км. На больших по площади нерестилищах размножаются около 300–400 самцов и самок, на малых – 2–3 десятка.

Производители ЛПК для размножения выбирают только придаточную систему реки на участках, где наблюдаются мощные выходы грунтовых вод аллювиального (подруслового) потока. Нерестилища ЛПК обнаружены, начиная с 20 км от устья и до горных участков. Массовые нерестилища расположены в придаточной системе среднего течения реки, от 40 до 80 км. В подавляющем большинстве ЛПК использует для размножения крупные ортофлювиальные родники, гораздо реже парафлювиальные. В крупных парафлювиальных родниках, длиной более 100 м и глубиной 0.4–0.5 м, обнаружены единичные пары производителей ЛПК.

ОК, как и ЛПК, размножается в придаточной системе реки, но только в ее нижнем течении, в крупных ортофлювиальных родниках, на удалении не более 20 км от устья. Из-за низкой численности ОК не образует массовых нерестилищ.

Топография нерестилищ, строение нерестовых бугров. Нерестилища ЛРК располагаются на участках основного русла со значительным уклоном ложа (около 6 м/км), глубиной 1.0–1.5 м и сильным течением – не менее 1.3 м/с, в среднем 1.7 м/с, максимум до 2.1 м/с (табл. 2). ЛРК сооружает нерестовый бугор в местах с сильной инфильтрацией воды в грунт, на даунвеллинге (рис. 3). Над нерестилищами русловой поток имеет высокую вертикальную составляющую, направленную от поверхности к дну, обеспечивая и усиливая даунвеллинг (табл. 2). Из всех тихоокеанских лососей, размножающихся в бассейне

Таблица 1. Длина и масса тела, абсолютная плодовитость и диаметр икры сезонных рас кеты *Osseorhynchus keta* р. Коль в разные годы

Год	Самцы					Самки							
	п, экз.	длина тела, мм	масса тела, г	масса гонад, г	п, экз.	длина тела, мм	масса тела, г	масса гонад, г	абсолютная плодовитость, шт.	диаметр икры, мм			
2003–2008		Летняя ранняя раса (ЛРК)											
		24	744 (644–804)	5008 (3216–6349)	236 (155–331)	18	686 (642–775)	3716 (3060–3955)	552 (309–729)	3025 (2216–4987)	6.35 (5.26–7.54)		
		27	699 (651–743)	4785 (3925–5588)	189 (143–279)	22	668 (633–695)	4220 (3620–4890)	469 (315–676)	2864 (2011–4721)	6.28 (5.44–7.36)		
		15	680 (622–736)	4006 (2751–5582)	196 (161–305)	14	667 (614–711)	3572 (2894–4324)	473 (298–655)	2516 (1428–4568)	6.33 (5.22–7.75)		
		25	661 (563–710)	3798 (2146–4615)	180 (135–288)	16	635 (593–664)	3295 (2620–4112)	438 (313–671)	2459 (1399–4621)	6.30 (5.31–7.62)		
		25	718 (665–760)	4480 (3432–5149)	205 (163–299)	13	667 (635–740)	3548 (2942–4647)	482 (304–702)	2797 (1961–4715)	6.28 (5.32–7.54)		
		33	717 (625–791)	4473 (2950–5471)	199 (159–283)	14	656 (575–710)	3159 (2749–4212)	455 (311–712)	2575 (2487–3290)	5.83 (5.50–6.20)		
		149	705 (563–804)	4457 (2146–6349)	201 (135–331)	97	664 (575–775)	3637 (2620–4890)	479 (298–729)	2726 (1428–4987)	6.24 (5.22–7.75)		
		2003–2008		Летняя поздняя раса (ЛПК)									
				84	714 (582–799)	4914 (2129–7035)	175 (115–226)	55	662 (588–717)	3688 (2334–4886)	426 (286–530)	2263 (1468–3970)	6.22 (5.15–6.84)
60	704 (628–776)			4949 (3855–6471)	163 (125–209)	33	656 (591–679)	3672 (3070–4225)	418 (290–545)	2246 (1733–3547)	6.08 (5.31–6.88)		
35	649 (618–708)			3374 (2838–4477)	158 (119–216)	35	623 (582–662)	2947 (2328–3702)	431 (302–529)	2430 (1283–4433)	6.56 (5.15–8.00)		
35	666 (582–715)			3800 (2478–4936)	161 (111–227)	31	650 (613–711)	3488 (2630–4495)	409 (276–489)	2333 (1353–3565)	6.17 (5.30–6.60)		
179	696 (585–799)			4198 (3152–5324)	170 (134–233)	207	649 (475–735)	3442 (2354–4136)	395 (293–463)	2044 (1901–2782)	6.36 (4.42–7.15)		
55	698 (622–745)			3717 (2786–5130)	185 (129–238)	33	652 (572–715)	2762 (1950–3750)	421 (308–511)	2505 (1712–3557)	6.49 (5.35–7.43)		
448	695 (582–799)			4278 (2129–7035)	170 (111–238)	394	649 (475–735)	3398 (1950–4886)	408 (276–545)	2187 (1283–4433)	6.33 (4.42–8.00)		
2006–2008				Осенняя раса (ОК)									
				5	621 (579–665)	2741 (2154–3326)	119 (85–150)	17	586 (530–644)	2366 (1800–3332)	302 (241–386)	1933 (1603–2264)	6.38 (5.57–6.92)
		2	620 (585–655)	2336 (2032–2640)	103 (98–108)	2	632 (630–635)	2762 (2485–3039)	328 (294–362)	2006 (1847–2165)	6.10 (5.62–6.58)		
		21	612 (527–650)	2327 (1400–3450)	120 (93–177)	44	596 (525–660)	2115 (1150–2750)	338 (253–425)	2053 (1577–2736)	6.25 (5.60–7.60)		
28	614 (527–665)	2401 (1400–3450)	119 (93–177)	63	594 (525–660)	2203 (1150–3332)	328 (241–425)	2019 (1577–2736)	6.28 (5.57–7.60)				

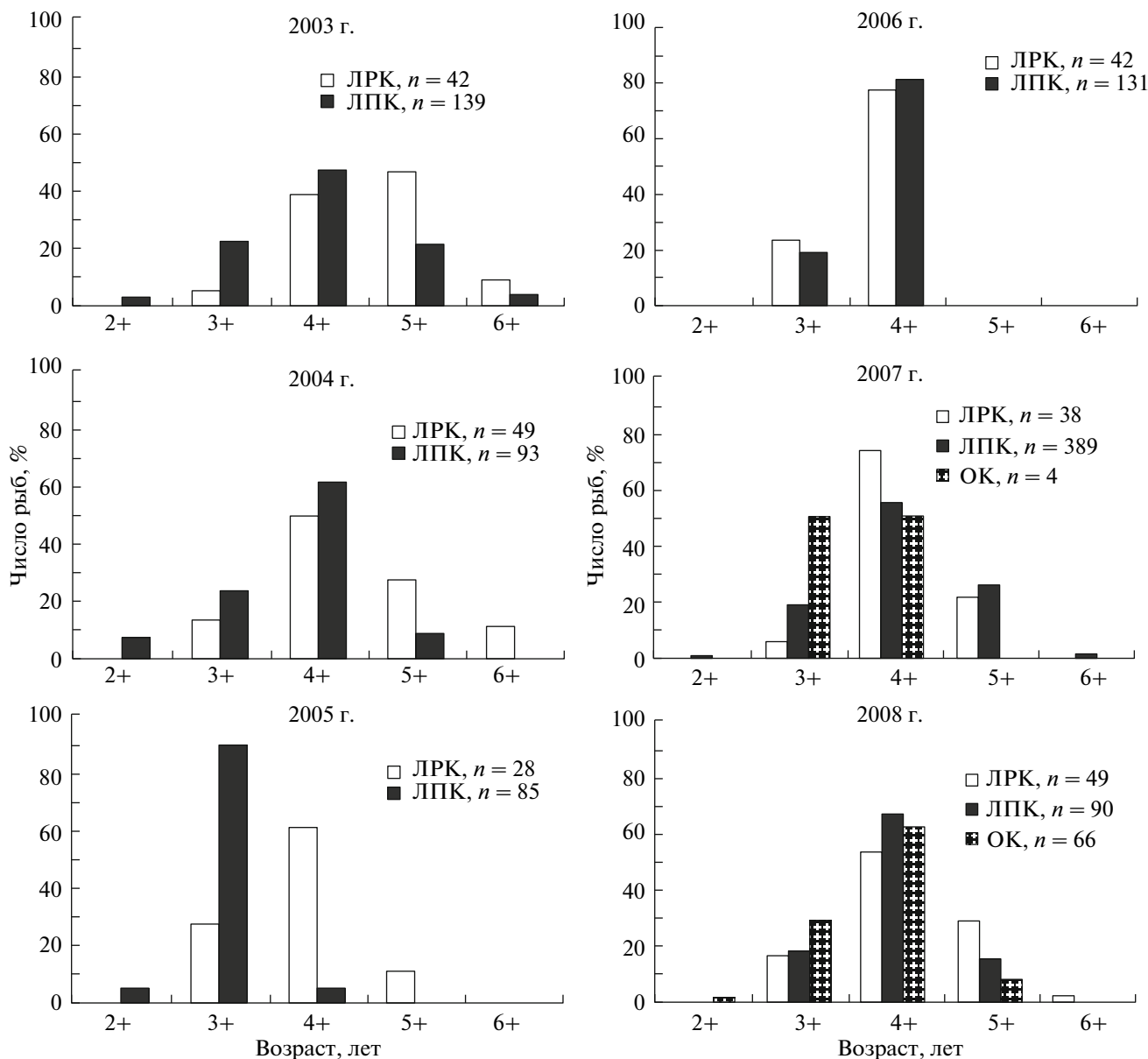


Рис. 2. Возрастной состав сезонных рас кеты *Oncorhynchus keta* р. Коль в разные годы. Обозначения рас как на рис. 1.

р. Коль, только ЛРК выбирает такие участки, где сочетаются значительная глубина и высокая скорость течения. На больших по площади нерестилищах ЛРК нерестовые бугры располагаются близко друг к другу в виде своеобразной “ленты”, вытянутой вдоль стрежня, почти соприкасаясь краями. На отдельных, наиболее крупных, нерестилищах ширина такой “ленты” составляет от 3 до 6 м, длина до 100 м, плотность бугров в “ленте” 4–6 на 10 м², число бугров – 153–175. На меньших по площади нерестилищах бугры располагаются также компактно, но в виде скоплений неправильной формы, в которых может быть 8–12 бугров. ЛРК, по сравнению с другими сезонными расами, сооружает наиболее крупные нерестовые бугры, длиной от 1.1 до 1.4 м, шириной

около 1 м, площадью от 1.7 до 2.4 м², высотой около 0.5 м. В буграх ЛРК значительную долю (68%) составляют крупные фракции грунта размером частиц более 5 см, при этом более 20% приходится на валуны размером свыше 10 см (табл. 3). Доля мелких фракций – песка и мелкого гравия, низкая, составляет в сумме не более 13%. Средневзвешенный размер частиц нерестового бугра (D50) ЛРК заметно больше, чем у других рас.

Типичные для ЛПК нерестовые ортофлювиальные родники имеют длину 500–3000 м, ширину в нижней части 9–12 м, глубину 0.12–0.20 м на перекатах и 0.5–0.8 м на плесах, скорость течения около 0.2 м/с, расход воды в устье 0.11–0.24 м³/с. Нерестовые ортофлювиальные родники ЛПК расположены глубоко в пойме, их водное зеркало

Таблица 2. Физические характеристики нерестовых бугров и водного потока над ними у сезонных рас кеты *Onchorhynchus keta* р. Коль

Сезонная раса	Биотоп нерестилища	Скорость течения над бугром, см/с		Размер бугра				Глубина, м
		горизонтальная	вертикальная	длина, см	ширина, см	площадь, м ²	высота, см	
ЛРК	основное русло	171.7 ± 0.27	-88.3 ± 0.22	129.5 ± 3.26	99.2 ± 2.22	2.05 ± 0.09	52.1 ± 1.13	1.21 ± 0.01
		128.2–211.4	-71.3...-115.6	115–141	89–108	1.69–2.41	42–62	0.96–1.47
ЛПК	ортофлювиальный родник 1	18.5 ± 0.04	-2.5 ± 0.02	117.7 ± 2.12	86.9 ± 1.19	1.64 ± 0.03	38.5 ± 1.81	0.44 ± 0.11
		10.5–32.4	-10.2–7.9	105–126	79–92	1.43–1.78	29–43	0.25–0.62
ЛПК	ортофлювиальный родник 2	20.2 ± 0.08	-8.8 ± 0.06	118.8 ± 1.85	84.7 ± 1.46	1.62 ± 0.03	38.2 ± 2.33	0.54 ± 0.12
		12.8–44.6	-3.2...-16.8	108–125	79–90	1.47–1.73	28–48	0.25–0.66
ОК	ортофлювиальный родник 3	32.3 ± 0.11	10.2 ± 0.08	93.7 ± 7.75	72.7 ± 7.51	1.10 ± 0.19	31.2 ± 2.25	0.42 ± 0.15
		11.5–44.6	-3.6–20.3	84–109	60–86	0.85–1.49	27–44	0.22–0.51

Примечание. Здесь и в табл. 3: над чертой – среднее значение показателя, под чертой – пределы варьирования.

почти полностью скрыто от прямых солнечных лучей кронами деревьев. ЛПК сооружает нерестовые бугры на всем протяжении родников, за исключением перекатов и мелководных прибрежных участков. Нерестовые бугры строят самки исключительно в местах выходов грунтовых вод, на сильном апвеллинге (рис. 3). Первые пришедшие на нерестилища производители поднимаются в самые истоки ключевых затонов, следующие откладывают икру ниже по течению, последующие – еще ниже. Наибольшие плотности нерестовых бугров наблюдаются на плесах глуби-

ной 0.4–0.5 м. По-видимому, критической глубиной для нереста является 30 см, на меньшей глубине бугры не обнаружены. Обычно на плесах ортофлювиальных родников бугры располагаются близко друг от друга, могут соприкасаться краями, а иногда – сливаться между собой, образуя “супербугры”. В ортофлювиальных родниках наблюдаются высокие плотности производителей и нерестовых бугров. Так, в контрольном ортофлювиальном роднике среднего течения реки длиной 925 м, шириной 4–9 м, общей площадью 6 151 м² и площадью участков с глубиной более 30 см – 919 м² было обнаружено более 500 нерестовых бугров кеты общей площадью около 850 м². Таким образом, для нереста используется практически все пространство этого родника.

Размеры бугров у ЛПК меньше, чем у ЛРК – их средняя длина 1.2 м, ширина 0.9 м, площадь 1.6 м² (см. табл. 2), они расположены в местах со слабым течением (примерно 0.2 м/с). Бугры ЛПК на 23–26% состоят из мелких фракций (до 1 см), доля валунов размером более 10 см – около 10% (см. табл. 3).

ОК сооружает нерестовые бугры на плесовых участках родников, в местах апвеллинга, причем выбирает наиболее мощные родники. Значение вертикального гидравлического градиента в буграх у нее больше, чем в буграх ЛПК (рис. 3). Бугры ОК расположены дисперсно и удалены на расстояние нескольких десятков метров друг от друга. У ОК бугры небольшие, длиной 0.9 м, шириной 0.7 м, площадью 1.1 м² (табл. 2). ОК избегает мелководных участков и не строит нерестовые бугры на глубине менее 30 см. Скорость течения на участках, где расположены ее бугры, невелика (0.3 м/с), но больше, чем у ЛПК. В составе бугров ОК на долю самых мелких (до 1 см) фракций приходится до 25%, а на долю самых



Рис. 3. Значения вертикального гидравлического градиента (VHG) в нерестовых буграх разных сезонных рас кеты *Onchorhynchus keta* р. Коль. Обозначения: 1–3 – русловые нерестилища ЛРК на даунвеллинге; 4–11 – нерестилища ЛПК в ортофлювиальных родниках на апвеллинге; 12–14 – нерестилища ОК в ортофлювиальных родниках на апвеллинге. Обозначения рас как на рис. 1.

Таблица 3. Фракционный состав (%) бугров сезонных рас кеты *Oncorhynchus keta* р. Коль

Сезонная раса	Биотоп нерестилища (число исследованных бугров)	Размер фракции, см			
		<0.3	0.3–1.0	1–3	3–5
ЛРК	русловое нерестилище (8)	6.7 ± 0.49	6.6 ± 0.38	7.6 ± 0.18	11.3 ± 0.98
		4.9–8.7	5.4–8.8	6.9–8.2	7.2–15.7
ЛПК	ортофлювиальный родник 1 (10)	12.4 ± 0.38	13.2 ± 0.15	13.8 ± 0.15	16.9 ± 0.62
		10.4–14.2	12.6–14.2	12.9–14.5	14.0–20.6
ЛПК	ортофлювиальный родник 2 (8)	10.8 ± 0.28	11.9 ± 0.21	13.7 ± 0.19	14.4 ± 0.68
		9.9–12.6	10.8–12.5	12.6–14.5	11.5–18.4
ОК	ортофлювиальный родник 3 (3)	12.1 ± 1.26	12.9 ± 3.81	9.03 ± 0.48	13.4 ± 1.59
		9.9–14.2	6.5–19.4	8.7–10.4	11.2–16.3

Сезонная раса	Биотоп нерестилища (число исследованных бугров)	Размер фракции, см			D50, см
		5–7	7–10	>10	
ЛРК	русловое нерестилище (8)	22.2 ± 0.41	24.9 ± 0.64	20.6 ± 0.44	6.38 ± 0.049
		20.5–23.5	22.7–27.8	18.8–22.3	6.08–6.56
ЛПК	ортофлювиальный родник 1 (10)	19.0 ± 0.34	15.3 ± 0.34	9.3 ± 0.27	4.54 ± 0.047
		17.6–21.3	13.8–16.6	5.3–11.2	4.30–4.76
ЛПК	ортофлювиальный родник 2 (8)	23.1 ± 0.71	15.9 ± 0.33	10.2 ± 0.52	4.81 ± 0.045
		19.8–25.6	14.3–17.2	8.4–12.8	4.66–5.02
ОК	ортофлювиальный родник 3 (3)	20.8 ± 1.50	14.02 ± 2.07	16.9 ± 3.80	4.14 ± 0.496
		18.7–23.5	10.5–17.5	10.9–22.9	4.28–6.00

Таблица 4. Гидрохимические параметры воды на нерестилищах сезонных рас кеты *Oncorhynchus keta* в период пика нереста, 2008 г.

Сезонная раса кеты	Дата	Температура, °С	Электропроводность, мкСм/см	pH	Содержание кислорода, мг/л
ЛРК	7 августа	$12.4 (11.9–13.4)$	52.4 ± 1.33	7.56 ± 0.05	10.29 ± 1.88
		$12.4 (11.8–13.4)$	52.3 ± 0.87	7.58 ± 0.05	10.38 ± 1.90
ЛПК – нерестилище 1	15 сентября	$7.2 (6.9–8.2)$	55.8 ± 1.26	6.72 ± 0.07	5.35 ± 1.72
		$8.1 (7.6–8.4)$	50.3 ± 0.86	6.88 ± 0.05	7.56 ± 1.88
ЛПК – нерестилище 2	15 сентября	$7.5 (7.2–8.3)$	64.2 ± 1.01	6.77 ± 0.04	5.21 ± 1.67
		$8.8 (7.4–9.4)$	63.3 ± 0.72	7.02 ± 0.05	9.15 ± 1.85
ОК	20 сентября	$7.4 (7.2–8.2)$	58.3 ± 0.95	6.94 ± 0.05	6.33 ± 1.78
		$8.9 (7.4–9.5)$	56.4 ± 0.36	7.88 ± 0.05	7.88 ± 1.81

Примечание. Над чертой – параметры внутри нерестового бугра, под чертой – в потоке воды над бугром.

крупных (от 5 см) – чуть больше половины (табл. 3). При этом, средневзвешенный размер частиц нерестового бугра ОК чуть меньше такового у ЛПК.

Гидрологический и термический режим на нерестилищах. ЛРК нерестится в период летней межени, при наиболее высокой температуре – около 12°C (табл. 4; рис. 4а). Так как водоснабжение нерестовых бугров ЛРК происходит за счет даунвеллинга русловых вод, температурный режим в них определяется температурой воды в основном рус-

ле. Основные гидрологические параметры (электропроводность, pH и содержание кислорода) внутри бугров практически неотличимы от таковых в потоке воды над буграми. В августе и первой половине сентября развитие икры ЛРК происходит при сравнительно высокой температуре (среднемесячная сумма градусо-дней за август – 365). Однако, начиная со второй половины сентября, вода быстро охлаждается в основном русле, и уже к концу ноября температура падает до 1°C (табл. 5, рис. 4а). С декабря температура воды

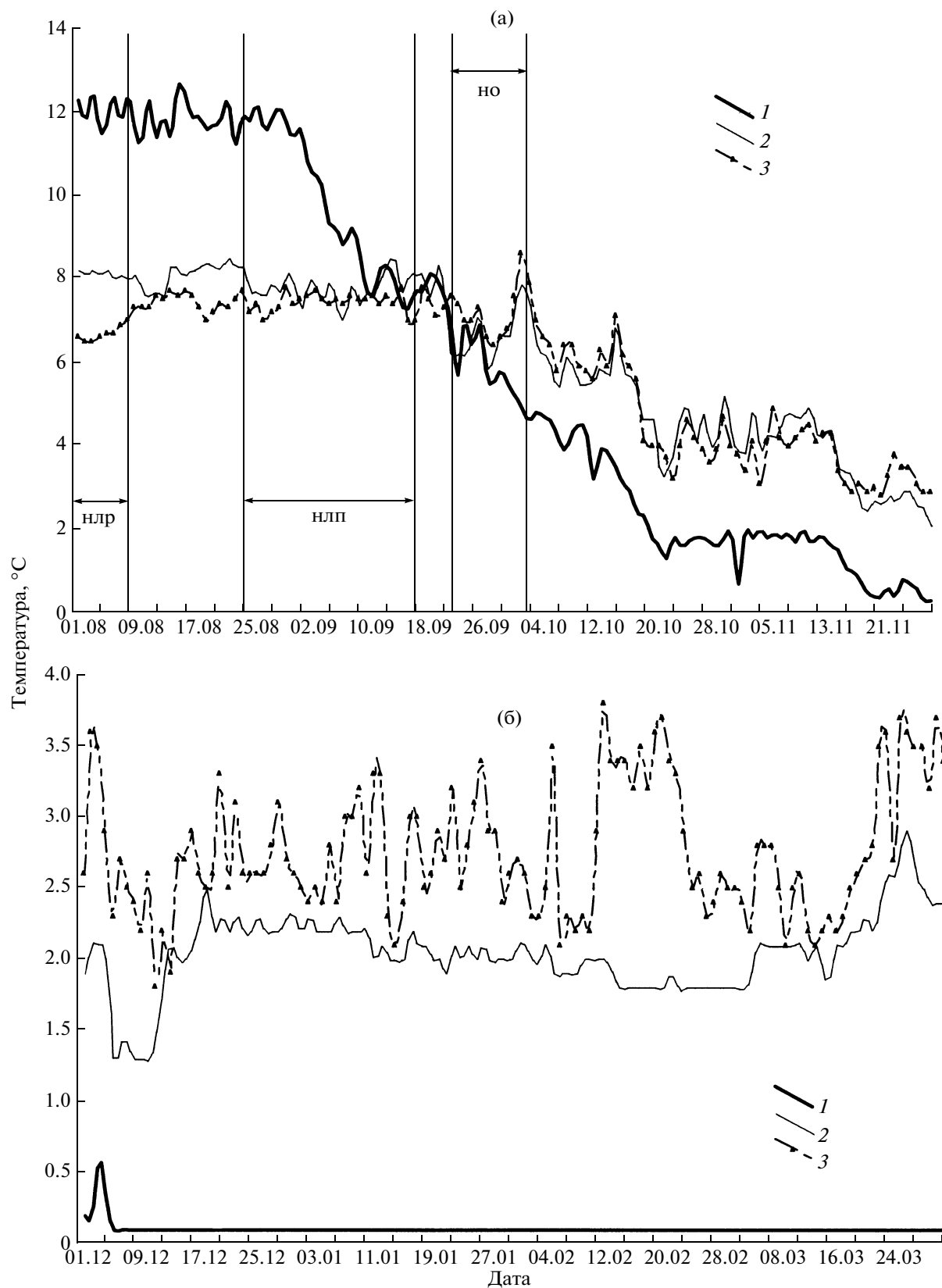


Рис. 4. Температурный режим на нерестилищах сезонных рас кеты *Oncorhynchus keta* p. Колье (усредненные данные за период 2004–2008 гг.): а – с 1 августа по 30 ноября, б – с 1 декабря по 31 марта. Обозначения: 1 – нерестилище ЛРК, 2 – нерестилище ЛПК, 3 – нерестилище ОК, нлр – нерест ЛРК, нлп – нерест ЛПК, но – нерест ОК. Обозначения рас как на рис. 1.

Таблица 5. Сумма градусо-дней на нерестилищах сезонных рас кеты *Oncorhynchus keta* в р. Коль (усредненные данные за 2004–2007 гг.)

Сезонная раса	Период времени					
	01.08–31.08	01.09–30.09	01.10–31.10	01.11–30.11	Всего за 01.08–30.11	01.12–31.12
ЛРК	$\frac{365.4 \pm 3.3}{349-388}$	$\frac{237.3 \pm 3.2}{231-245}$	$\frac{95.1 \pm 2.8}{88-105}$	$\frac{34.1 \pm 1.5}{28-38}$	$\frac{732.3 \pm 4.4}{718-747}$	$\frac{4.2 \pm 0.3}{3.4-5.1}$
ЛПК						
– нерестилище 1	$\frac{234.5 \pm 2.8}{229-245}$	$\frac{220.1 \pm 2.9}{211-236}$	$\frac{178.8 \pm 2.5}{169-190}$	$\frac{116.5 \pm 2.4}{101-125}$	$\frac{749.9 \pm 5.6}{730-760}$	$\frac{69.5 \pm 1.1}{61-77}$
– нерестилище 2	$\frac{249.4 \pm 3.1}{238-261}$	$\frac{221.6 \pm 2.2}{212-246}$	$\frac{166.9 \pm 2.6}{151-191}$	$\frac{105.1 \pm 3.3}{89-122}$	$\frac{742.6 \pm 5.9}{726-760}$	$\frac{61.6 \pm 1.2}{54-79}$
ОК	$\frac{223.8 \pm 2.2}{196-245}$	$\frac{219.4 \pm 2.3}{191-233}$	$\frac{168.9 \pm 2.5}{155-192}$	$\frac{106.8 \pm 2.1}{93-125}$	$\frac{718.9 \pm 5.5}{688-739}$	$\frac{82.2 \pm 1.8}{66-99}$
Сезонная раса	Период времени					
	01.01–31.01	01.02–28.02	01.03–31.03	Всего за 01.12–31.03	Всего	
ЛРК	$\frac{3.1}{-}$	$\frac{2.8}{-}$	$\frac{3.1}{-}$	$\frac{13.2 \pm 1.1}{12.8-13.5}$	$\frac{745.3 \pm 5.6}{733-759}$	
ЛПК						
– нерестилище 1	$\frac{71.6 \pm 1.3}{63-79}$	$\frac{57.9 \pm 0.9}{52-67}$	$\frac{69.5 \pm 0.9}{56-78}$	$\frac{268.5 \pm 3.1}{255-281}$	$\frac{1018.4 \pm 6.8}{986-1059}$	
– нерестилище 2	$\frac{64.9 \pm 1.3}{55-80}$	$\frac{52.5 \pm 1.0}{45-69}$	$\frac{69.3 \pm 1.1}{55-80}$	$\frac{248.3 \pm 3.8}{227-266}$	$\frac{991.2 \pm 6.2}{975-1003}$	
ОК	$\frac{85.5 \pm 2.2}{72-100}$	$\frac{80.3 \pm 1.9}{68-97}$	$\frac{86.9 \pm 1.9}{72-101}$	$\frac{334.9 \pm 4.4}{307-361}$	$\frac{1053.5 \pm 7.7}{993-1111}$	

Примечание. Над чертой – среднее значение показателя и его ошибка, под чертой – пределы варьирования показателя.

падает до 0.1°C и остается практически неизменной до конца марта, сумма градусо-дней за этот период составляет всего 13 (табл. 5; рис. 4б). Несмотря на низкие значения температуры, нерестилища ЛРК не промерзают зимой, так как они расположены на большой глубине и на сильном течении, что препятствует образованию толстого льда. Перекаты в районе нерестилищ ЛРК замерзают только в сильные морозы, но большую часть зимы остаются открытыми (персональное сообщение К.Н. Мальцева).

Во время массового нереста ЛПК температура воды в ортофлювиальных родниках на 1–2°C ниже, чем в основном русле реки, однако уже к концу сентября температура в родниках и в русле выравнивается (табл. 5, рис. 4а). Так как нерестовые бугры ЛПК сооружаются в местах выхода родников, то гидрологические параметры воды, омывающей икру, отличаются от таковых воды в русле (табл. 4). В буграх вода холоднее, она имеет большую электропроводность, меньшую рН и существенно меньшее содержание кислорода. С нача-

ла октября вода в родниках становится существенно теплее – сумма градусо-дней в них значительно больше, чем в основном русле (табл. 5, рис. 4а). Зимой температура воды на нерестилищах ЛПК незначительно колеблется, но даже в середине зимы она не опускается ниже 1.5°C (рис. 4б). Ортофлювиальные родники, в которых происходит нерест ЛПК, имеют стабильный уровень воды зимой и никогда не покрываются льдом, даже в сильные морозы (персональное сообщение И.Н. Савченко). Благодаря этому бугры ЛПК не промерзают.

ОК для размножения выбирает родники, в которых вода летом и осенью имеет более низкую температуру, чем в тех родниках, где нерестится ЛПК (табл. 5, рис. 4а). Однако, начиная с конца ноября, вода на нерестилищах ОК становится теплее, чем на нерестилищах ЛПК, особенно заметна разница в зимние месяцы (табл. 5, рис. 4б). На нерестилищах ОК температура воды зимой составляет более 2°C, лишь иногда она опускается до 1.7°C. Родниковая вода, омывающая икру ОК,

Таблица 6. Меристические признаки сезонных рас кеты *Oncorhynchus keta* р. Коль

Признаки	Сезонная раса			Сравнение					
	ЛРК, <i>n</i> = 37	ЛПК, <i>n</i> = 50	ОК, <i>n</i> = 22	ЛРК–ЛП		ЛРК–ОК		ЛПК–ОК	
				<i>t</i> _{st}	CD	<i>t</i> _{st}	CD	<i>t</i> _{st}	CD
<i>ll</i>	135.0 ± 0.51 (126–142)	136.8 ± 0.70 (127–144)	137.5 ± 0.78 (131–144)	1.5867	0.2755	1.7056	0.3782	0.7547	0.0852
<i>D</i>	9.65 ± 0.09 (8–11)	9.89 ± 0.11 (9–11)	9.71 ± 0.14 (9–11)	3.3194	0.2056	1.5028	0.0533	2.3539	0.1448
<i>A</i>	13.05 ± 0.07 (12–14)	13.21 ± 0.13 (12–15)	13.43 ± 0.19 (12–15)	2.6006	0.1352	3.0418	0.2938	2.0218	0.1389
<i>P</i>	14.08 ± 0.10 (13–15)	14.27 ± 0.14 (13–15)	14.28 ± 0.16 (13–15)	2.5259	0.1400	2.3986	0.1507	0.4735	0.0067
<i>V</i>	7.89 ± 0.10 (7–9)	9.10 ± 0.14 (7–10)	8.90 ± 0.07 (8–9)	6.2780	0.8742	8.3594	1.1073	2.8269	0.1852
<i>rb. 1</i>	13.78 ± 0.10 (12–15)	14.03 ± 0.13 (12–15)	14.33 ± 0.16 (13–16)	2.9329	0.1842	3.9011	0.4043	2.6113	0.2044
<i>rb. 2</i>	13.56 ± 0.11 (12–16)	13.48 ± 0.12 (12–14)	13.42 ± 0.19 (11–15)	1.7351	0.0622	1.6610	0.0870	1.0421	0.0360
<i>sp. br.</i>	23.51 ± 0.19 (19–26)	23.34 ± 0.29 (21–26)	23.62 ± 0.17 (22–25)	1.1835	0.0616	1.2339	0.0528	1.5591	0.1169
<i>pc</i>	178.8 ± 4.36 (127–238)	173.2 ± 4.16 (130–205)	199.1 ± 4.28 (152–226)	0.3935	0.1150	0.7241	0.4244	0.8401	0.5993
<i>vert.</i>	66.5 ± 0.17 (65–67)	68.9 ± 0.30 (67–75)	66.3 ± 0.16 (65–67)	4.4732	0.9055	1.7673	0.0954	2.1904	0.2383

Примечание. *ll* – число прободенных чешуй в боковой линии; *D, A, P, V* – число ветвистых лучей соответственно в спинном, анальном, грудном и брюшном плавниках; *rb. 1, rb. 2* – число жаберных лучей соответственно слева и справа; *sp. br.* – число жаберных тычинок на 1-й жаберной дуге; *pc* – число пилорических придатков; *vert.* – число позвонков. Полужирным шрифтом выделены достоверные различия между сезонными расами на уровне $P > 0.95$.

имеет меньшую температуру, рН, содержание кислорода и большую электропроводность, чем вода в основном русле реки (табл. 4).

Меристические признаки. Сравнительный анализ разных рас кеты из р. Коль по 10 меристическим признакам показал, что между ЛРК и ЛПК существуют достоверные различия по 6, между ЛРК и ОК – по 4, между ЛПК и ОК – по 5 признакам (табл. 6). У ЛПК, по сравнению с ЛРК, число ветвистых лучей в спинном (*D*), анальном (*A*), грудном (*P*) и брюшном (*V*) плавниках, а также число жаберных лучей слева (*rb.1*) и число позвонков (*vert.*) больше. У ОК *A, P, V* и *rb.1* больше, чем у ЛРК. Для ЛПК, по сравнению с ОК, характерно большее *D, A, V, rb.1* и *vert.*

Распределение числа позвонков у ЛПК смещено в сторону больших значений по сравнению с ЛРК и ОК (табл. 7). В то же время ее характеризует меньшее число ветвистых лучей в анальном плавнике и число жаберных лучей слева по сравнению с ОК.

У ОК наибольшие значения наблюдаются по числу ветвистых лучей в анальном плавнике и числу жаберных лучей слева, а у ЛПК – по числу лучей в спинном и брюшном плавниках и числу

позвонков. Для ЛРК характерны наименьшие значения этих признаков.

Различия в меристических признаках, по-видимому, определяются разницей температурного режима в буграх во время развития икры у сезонных рас.

ОБСУЖДЕНИЕ

Таким образом, в р. Коль, которая принадлежит к группе небольших по протяженности рек Камчатки, локальное стадо кеты представлено тремя сезонными расами, разобщенными по типам нерестилищ, их расположению и срокам нереста.

Нерестилища ЛРК в бассейне р. Коль пространственно разобщены с нерестилищами ЛПК и ОК, различаются они и по типу водного питания. ЛРК р. Коль по экологии размножения сходна с летней амурской кетой, ранней кетой из рек материкового побережья Охотского моря и с летним “собачьим лососем” (Dog Salmon) из р. Юкон (Gilbert, 1924; Волобуев, Кузищин, 1988; Волобуев и др., 1990).

ЛПК в р. Коль размножается на выходах грунтовых вод в пойменных родниках придаточной

Таблица 7. Распределение значений числа позвонков (*vert.*) у разных сезонных рас кеты *Oncorhynchus keta* р. Коль, экз.

Сезонная раса	<i>vert.</i>									
	65	66	67	68	69	70	71	72	...	75
ЛРК	11	59	30							
ЛПК			9	28	29	22	9	2		1
ОК	8	54	38							

системы. По экологии размножения она сходна с осенней амурской кетой, летней кетой Камчатки в понимании Бирмана (1964), Смирнова (1975), Николаевой и Овчинникова (1988) и других, поздней кетой материкового побережья Охотского моря (Волобуев, 1984; Волобуев и др., 1990).

ЛПК и ОК р. Коль несмотря на то, что они обе откладывают икру на выходах грунтовых вод, разобщены в пространстве и сроках нереста. ОК не поднимается высоко по реке, нерестится позже, чем ЛПК, а для размножения выбирает места, где грунтовые воды имеют более высокую температуру в зимнее время.

ЛПК размножается в пойменных родниках на выходах грунтовых вод. Откладка икры в таких местах обеспечивает ей устойчивое водное питание, более или менее стабильный температурный режим, препятствующий промерзанию икры в зимний период, и определяет равномерный темп ее развития (Смирнов, 1975; Крогиус, 1983; Волобуев, 1984; Леман, 1992). В пойменных родниках в бассейне р. Коль наблюдается устойчивый дебит воды в течение всего года, что подтверждается отсутствием резких колебаний температуры в течение суток и сезона. Водоснабжение ортофлювиальных родников обеспечивается водами подруслового потока и глубинными грунтовыми водами, которые могут смешиваться в различных соотношениях (Михайлов, 1985), поэтому в бассейне р. Коль с ее развитой широкой поймой и густой сетью водоемов придаточной системы сложились благоприятные условия для эффективного размножения ЛПК, и она – наиболее многочисленная раса в р. Коль. ЛРК и ОК характеризуются очень низкой численностью в сравнении с ЛПК. Небольшая численность характерна и для ранней кеты материкового побережья Охотского моря. Причиной этого является суровый климат региона, из-за которого часто происходит обсыхание и промерзание русловых нерестилищ (Костарев, 1970; Волобуев, 1983; Волобуев и др., 1990). В р. Коль небольшая численность ЛРК, вероятно, обусловлена межвидовой конкуренцией с другими лососями.

Нерестилища ЛРК по топографии и водоснабжению сходны с таковыми горбуши *O. gorbuscha*. Горбуша нерестится позже, чем ЛРК, и, особенно, в урожайные годы, перекапывает практически все пространство основного русла в местах,

где есть даунвеллинг. Единственные участки реки, где горбуша не может размножаться, это перекаты с крупным грунтом и быстрым течением. Видимо, поэтому в р. Коль ЛРК размножается только в таких местах, которые недоступны горбуше. Не исключено, что высокая численность горбуши в р. Коль является основным лимитирующим фактором, определяющим численность ЛРК. Пойменные нерестилища в нижнем течении реки слабо используются ЛПК даже в годы высокой ее численности, их занимает ОК. Родники нижнего течения р. Коль располагаются в непосредственной близости к устью, поэтому ОК не требуется иметь крупные размеры для совершения протяженных миграций. Кроме того, для ОК характерно очень быстрое развитие брачного наряда и гонад после захода в реку. Несмотря на то, что в родниках нижнего течения р. Коль ЛПК не много, и конкурентные отношения с ОК практически не возникают, последние, тем не менее, приспособилась к более позднему нересту при пониженной температуре. Развитие же ее икры происходит при более высоких значениях температуры за счет более теплых грунтовых вод.

Существование трех сезонных рас кеты в бассейне р. Коль свидетельствует о высокой адаптации вида к разнообразным биотопам в геоморфологически сложной речной системе. Разнообразие мест, пригодных для нереста, определяет уровень разнообразия рас кеты в реке. Сезонные расы кеты в бассейне р. Коль представляют собой репродуктивно изолированные внутривидовые группировки, характеризующиеся своеобразными чертами биологии и морфологии. Репродуктивная изоляция между сезонными расами кеты приводит к обособлению их генофондов, как это было показано для ранней и поздней кеты р. Тауй (Медников и др., 1988; Волобуев и др., 1992), летней и осенней кеты Амура и рек Приморья (Царев, 1990). Признаки рас наследственны и устойчивы во времени и пространстве.

Сезонные расы (летняя и осенняя) впервые описаны Бергом (1948) из бассейна Амура. Работами многих исследователей установлено, что расы отличаются по срокам хода из моря в реку на нерест, по протяженности миграций, размерам тела, степени выраженности брачного наряда при заходе в реку, плодовитости, морфологическим признакам и, главное, они размножаются на не-

рестилищах, различающихся по гидрологическому режиму. Летняя кета нерестится в основном русле в местах инфильтрации русловых вод в грунт на русловом потоке; осенняя кета — в придаточной системе на выходе грунтовых вод (Кузнецов, 1937; Бирман, 1952, 1956; Леванидов, 1968; Смирнов, 1975; Гриценко и др., 1987; и др.).

Сезонные расы у кеты известны и в других участках ареала вида. Постоянно предпринимались попытки отождествить их с летней и осенней кетой Амура. Однако оказалось, что далеко не во всех случаях они могут рассматриваться как аналоги амурских рас. Так, судя по данным литературы, летняя кета Камчатки, в отличие от летней амурской кеты, размножается в местах выхода грунтовых вод (Смирнов, 1975; Николаева, Овчинников, 1988), а “ма́нок” (осенняя кета), в отличие от осенней кеты Амура, размножается в местах даунвеллинга (Абрамов, 1948). Летняя кета Камчатки, в свою очередь, неоднородна. Леманом (1988, 1992, 2003) обнаружены формы, размножающиеся на выходах глубинных грунтовых вод в придаточной системе рек и на выходах грунтовых вод подруслового потока в основном русле реки.

Анализ данных литературы и материалов собственных исследований показывает, что сезонные расы кеты на ареале вида различаются сроками захода в реки на нерест и характером размножения — на грунтовых водах или водах подруслового потока, причем ареалы этих рас часто перекрываются. Раса, доминирующая в одном регионе, может быть представлена в виде мозаично распределенных небольших популяций в ареале другой сезонной расы (Гриценко и др., 1987).

Экологическое разнообразие и распространение сезонных рас кеты на ареале обусловлено их происхождением и обособлением в системах Палеоамура и Палеоюкона (Линдберг, 1972; Смирнов, 1975; Гриценко и др., 1987). Водоёмы, в которых размножаются летняя и осенняя кета — бассейн Амура, реки Приморья, Сахалина, Хоккайдо, находятся в границах Палеоамура (Линдберг, 1972). Расы кеты Камчатки отличаются своеобразием и не тождественны расам, обитающим в выше перечисленных реках. Возможно, это связано с их формированием в границах Палеоюкона (Линдберг, 1972; Смирнов, 1975). В то же время экологическая неоднородность кеты на ареале вида и в отдельных реках обусловлена условиями воспроизводства — наличием мест, пригодных для нереста. Адаптация к разнообразным условиям воспроизводства связана с генетическим полиморфизмом (Волобуев, Волобуев, 2000). В результате отбора генотипов, максимально приспособленных к конкурентным условиям воспроизводства, возникли ныне существующие расы. Как и в случае анадромных и резидентных жизненных стратегий (Павлов, Савваитова, 2008), сезонные расы кеты, вероятно, могут рассматриваться как дискретные

адаптивные нормы в понимании Шмальгаузена (1968) и Медникова (1987), когда из нескольких программ развития организма, заложенных в геноме, в конкретных условиях реализуется какая-то одна. Таким образом, разнообразие сезонных рас имеет адаптивное значение, а их вариации на ареале носят эпигенетический характер. Среда и, прежде всего, наличие в реках условий для размножения определяют существование тех или иных сезонных рас. Это объясняет, наряду с историческими причинами, мозаичное распространение рас, отличающихся по характеру воспроизводства на ареале.

В реках со сложной геоморфологической структурой, в которой широко представлены нерестилища с разным типом водного питания, наблюдается высокий уровень разнообразия рас кеты. Расы кеты репродуктивно изолированы друг от друга во времени и в пространстве на ареале и в пределах одной реки, в связи с этим возрастает их роль в структуре биоразнообразия лососевых рыб. Отдельные расы могут иметь самостоятельную ценность и как объекты промысла.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность Фонду “Природные рыбы и биоразнообразие” (г. Елизово) за организацию и техническую поддержку проведения полевых работ; А.М. Малютиной, А.Ю. Мальцеву, В.М. Пашину, Д.С. Шеверницкому и А.Н. Ельникову за помощь в сборе полевого материала.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке фонда Бетти и Гордона Мура, гранта РФФИ 08-04-00539А, гранта “Ведущие научные школы” № РИ-112/001/707 и КГУ «Дирекция лососевого заказника “Река Коль”».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамов В.В. 1948. Осенняя форма кеты на Камчатке // Докл. АН СССР. Т. 63. № 1. С. 89–91.
- Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 1. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 466 с.
- Берг Л.С. 1953. Яровые и озимые расы у проходных рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.—Л.: Изд-во АН СССР. С. 242–260.
- Бирман И.Б. 1952. Приспособительные особенности нерестовой миграции амурской кеты // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 37. С. 109–127.
- Бирман И.Б. 1956. Локальные стада осенней кеты в бассейне Амура // Вопр. ихтиологии. Вып. 7. С. 158–173.
- Бирман И.Б. 1964. Некоторые данные к исследованию локальных стад и расового состава камчатской кеты // Вопр. географии Камчатки. Вып. 2. Петропавловск-Камчатский: Изд-во Камчатпресс. С. 11–23.
- Волобуев В.В. 1983. О внутривидовой дифференциации кеты реки Тауй (североохотоморское побережье) // Тез. докл. X Всесоюз. симп. Биол. проблемы Севера. Ч. 2. С. 155–156.
- Волобуев В.В. 1984. Об особенностях размножения кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) (Salmonidae) и экологи-

- гии ее молоди в реке Тауй (североохотоморское побережье) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 24. Вып. 6. С. 953–963.
- Волобуев В.В., Волобуев М.В. 2000. Экология и структура популяций как основные элементы формирования жизненной стратегии кеты *Oncorhynchus keta* континентального побережья Охотского моря // *Вопр. ихтиологии*. Т. 40. № 4. С. 516–529.
- Волобуев В.В., Кузицин К.В. 1988. К экологии размножения ранней формы кеты в реках материкового побережья Охотского моря // *Тез. докл. 4 Всесоюз. конф. по раннему онтогенезу рыб*. Мурманск. Ч. 1. С. 43–45.
- Волобуев В.В., Рогатных А.Ю., Кузицин К.В. 1990. О внутривидовых формах кеты *Oncorhynchus keta* материкового побережья Охотского моря // *Вопр. ихтиологии*. Т. 30. Вып. 2. С. 221–228.
- Волобуев В.В., Рогатных А.Ю., Царев Ю.И., Кузицин К.В. 1992. Морфобиологическая дифференциация ранней и поздней кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) р. Тауй // *Популяционная биология лососей Северо-Востока Азии*. Владивосток: ДВО РАН. С. 72–80.
- Гриценко О.Ф., Ковтун А.А., Косткин В.К. 1987. Экология и воспроизводство кеты и горбуши. М.: Агропромиздат, 166 с.
- Костарев В.Л. 1970. Влияние некоторых климатических факторов на эффективность естественного воспроизводства охотской кеты // *Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии*. Т. 71. С. 109–121.
- Крогиус Ф.В. 1983. Сезонные расы красной *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) и ее нерестилища в водоемах Камчатки // *Биологические основы лососевого хозяйства в водоемах СССР*. М.: Наука. С. 18–31.
- Кузнецов И.И. 1928. Некоторые наблюдения над размножением амурских и камчатских лососей. *Изв. Тихоокеан. наблюдат. ст.* Т. 2. Вып. 3, 196 с.
- Кузнецов И.И. 1937. Кета и ее воспроизводство. Хабаровск: Дальгиз, 175 с.
- Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. М.: Высш. шк., 352 с.
- Леванидов В.Я. 1968. О гидрологическом режиме нерестилищ кеты и горбуши // *Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии*. Т. 68. С. 101–126.
- Леман В.Н. 1988. Типизация нерестилищ лососей рода *Oncorhynchus* по фильтрационному и термическому режиму в речном грунте бассейна реки Камчатки // *Вопр. ихтиологии*. Т. 28. Вып. 5. С. 754–763.
- Леман В.Н. 1992. Нерестовые станции кеты *Oncorhynchus keta*: микрогидрологический режим и выживаемость потомства в нерестовых буграх (бассейн р. Камчатка) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 32. Вып. 5. С. 120–131.
- Леман В.Н. 2003. Экологическая и видовая специфика нерестилищ тихоокеанских лососей р. *Oncorhynchus* на Камчатке // *Чтения памяти В.Я. Леванидова*. Вып. 2. Владивосток: Дальнаука. С. 12–33.
- Леман В.Н., Кляшторин Л.Б. 1987. Методические указания по оценке состояния нерестилищ тихоокеанских лососей. М.: ВНИРО, 28 с.
- Линдберг Г.У. 1972. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. Биogeографические обоснования гипотезы. Л.: Наука, 548 с.
- Ловецкая Е.А. 1948. Материалы по биологии амурской кеты // *Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии*. Т. 27. С. 115–137.
- Майр Э., Линсли Э., Юзингер Р. 1956. Методы и принципы зоологической систематики. М.: Иностран. лит-ра, 352 с.
- Медников Б.М. 1987. Проблема видообразования и адаптивные нормы // *Журн. Общей биол.* Т. 18. № 1. С. 15–26.
- Медников Б.М., Волобуев В.В., Горшков В.А. и др. 1988. Структура нерестовой популяции кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) бассейна реки Тауй (по данным молекулярной гибридизации ДНК) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 28. Вып. 5. С. 724–730.
- Михайлов В.Е. 1985. Гидрогеология. Л.: Гидрометеиздат, 263 с.
- Николаева Е.Т., Овчинников К.А. 1988. О внутривидовой структуре кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) на Камчатке // *Вопр. ихтиологии*. Т. 28. Вып. 3. С. 493–497.
- Никольский Г.В. 1956. Рыбы бассейна Амура. М.: Изд-во АН СССР, 551 с.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А. 2008. К проблеме соотношения анадромии и резидентности у лососевых рыб // *Вопр. ихтиологии*. Т. 48. № 6. С. 810–824.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузицин К.В. и др. 2008. Разнообразие жизненных стратегий и структура популяций камчатской микижи *Parasalmo mykiss* (Walb.) в экосистемах малых лососевых рек разного типа // *Вопр. ихтиологии*. Т. 48. № 1. С. 42–50.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузицин К.В. и др. 2009. Состояние и мониторинг биоразнообразия лососевых рыб и среды их обитания на Камчатке (на примере территории заказника “Река Коль”). М.: КМК, 163 с.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Световидова А.А. 1961. Локальные стада летней кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) бассейна Амура // *Вопр. ихтиологии*. Вып. 17. С. 14–23.
- Семко Р.С. 1954. Запасы западнокамчатских лососей и их промысловое значение. *Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии*. Т. 41, 109 с.
- Смирнов А.И. 1975. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М.: Изд-во МГУ, 334 с.
- Царев Ю.И. 1990. Родственные связи, морфологическая и генетическая дифференциация кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum). Дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 156 с.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. 2002. Лососевидные рыбы Северо-Востока Азии. Владивосток: Дальнаука, 493 с.
- Шмальгаузен И.И. 1968. Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора. 2-е, доп. изд. М.: Наука, 451 с.
- Baxter C.V., Hauer F.R., Woessner W.W. 2003. Measuring groundwater-stream water exchange: new techniques for installing minipiezometers and estimating hydraulic conductivity // *Transact. Amer. Fish. Soc.* V. 132. P. 493–502.
- 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.
- Gilbert C.H. 1924. The salmon of the Yukon River // *Bull. Bur. Fish. U. S.* V. 38. P. 317–332.
- Newbury R.W., Bates D.J. 2006. Dynamics of flow // *Methods in stream ecology*. London–San Diego: Acad. Press–Elsevier. P. 79–103.
- Shuett-Hames D.A., Pleus A.E., Smith D. 1999. TFW method manual for the salmonid spawning gravel scour survey. Wash. State Dept. Natural Resour. TFW-AM9-99-008, DNR#110, 41 p.
- Stanford J.A., Lorang M.S., Hauer F.R. 2005. The shifting habitat mosaic of river ecosystems // *Verh. Int. Verein. Limnol.* V. 29. P. 123–136.
- Wolman M.G. 1954. A method of sampling coarse riverbed material // *Transact. Amer. Geophysic. Union.* V. 35. P. 951–956.