

УДК 597.553.2.575.8

ТЕМПОРАЛЬНАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ И УСЛОВИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ КЕТЫ *ONCORHYNCHUS KETA* (SALMONIFORMES: SALMONIDAE) БАССЕЙНА РЕКИ ТУГУР (ХАБАРОВСКИЙ КРАЙ)

© 2011 г. С. Е. Кульбачный*, В. Н. Иванков**

* Хабаровский филиал Тихоокеанского научно-исследовательского
рыбохозяйственного центра – Хф ТИНРО-центр, Хабаровск

** Дальневосточный государственный университет – ДВГУ, Владивосток

E-mail: kulbachnyi@mail.ru

Поступила в редакцию 08.04.2010 г.

Исследована кета *Oncorhynchus keta* р. Тугур Хабаровского края. Выяснено, что в бассейне реки размножается кета двух экологических групп: первая нерестится на участках реки с выраженным подрусовым потоком, вторая – с выходами грунтовых вод. В период анадромной миграции наблюдается обычно три максимума численности подходов мигрирующих рыб. Первый по времени максимум представлен ранней (или летней) кетой, второй включает мигрантов как ранней, так и поздней (или осенней) формы, третий представлен кетой только поздней формы. Разные по срокам хода и местам нереста формы кеты бассейна р. Тугур различаются не только экологией размножения, но и биологическими показателями. Поздняя кета более крупная, гонады её при заходе в реку на нерест менее зрелые в сравнении с ранней кетой. Осенняя форма кеты, размножающаяся на ключевых нерестилищах, распространена шире, чем летняя. Она встречается по азиатскому побережью от Чукотки на севере до Японии и Кореи – на юге. Летняя кета занимает лишь часть ареала осенней формы.

Ключевые слова: лососи, кета, сезонные расы, темпоральные группировки, структура популяций.

До 1980-х гг. большинство исследователей считали, что в реках северной части побережья Охотского моря, в большинстве рек Камчатки и в р. Анадырь размножается только летняя кета *Oncorhynchus keta* (Берг, 1948; Андрияшев, 1954; Иванков, 1970; Куликова, 1972; Черешнев, 1980; и др.). Однако более поздние исследования экологии кеты этих районов позволили выяснить, что здесь в ряде рек обнаруживаются разные по срокам захода в реки и нереста формы кеты (ранняя и поздняя), размножение которых привязано к нерестилищам разного типа (Волобуев, 1984, 1986; Салменкова и др., 1986; Медников и др., 1988; Бачевская, 1990, 1992; Волобуев и др., 1990, 1992, 2005; Волобуев, Рогатных, 1997; Макоедов, 1999; и др.). Наиболее подробно биология кеты этих двух форм была изучена в реках Тауйской губы. Были обнаружены различия и в биологических показателях ранней и поздней форм кеты, например в реках Яма (Ямская губа) и Гарманда (Пижигинская губа) северной части Охотского моря. Исследования кеты проведены и в ряде других участков побережья севера Охотского моря. Однако до сих пор практически не были изучены популяционная структура и особенности экологии кеты обширного региона северо-западного побережья, в границах от устья Амура на юге до

Удской губы на севере. Наиболее крупной рекой в этом районе является р. Тугур, общая протяжённость которой составляет 364 км.

В предлагаемой публикации приводятся результаты изучения кеты бассейна р. Тугур и особенности экологии размножения её форм, в разное время мигрирующих на нерест, а также сведения о пространственном распределении летней и осенней форм кеты в реках азиатского побережья.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалы для данной работы собраны в 2004–2009 гг. в бассейне р. Тугур в период нерестового хода и нереста кеты. Проводили биологический анализ рыб, пойманных в устьевой части р. Тугур и районе нерестилищ, по общепринятой методике (Правдин, 1966). Было проанализировано 15919 экз., из них на полный биологический анализ взято 2990 экз., на морфометрический – 225 экз. кеты. Данные, характеризующие гидрологический режим нерестилищ (температура воды над нерестовыми гнёздами и внутри них, содержание кислорода, рН) и глубины воды, собирали в 2008–2009 гг. Температуру воды измеряли электротермометром и ртутным термометром с точностью до 0.1°C; содержание кислорода и

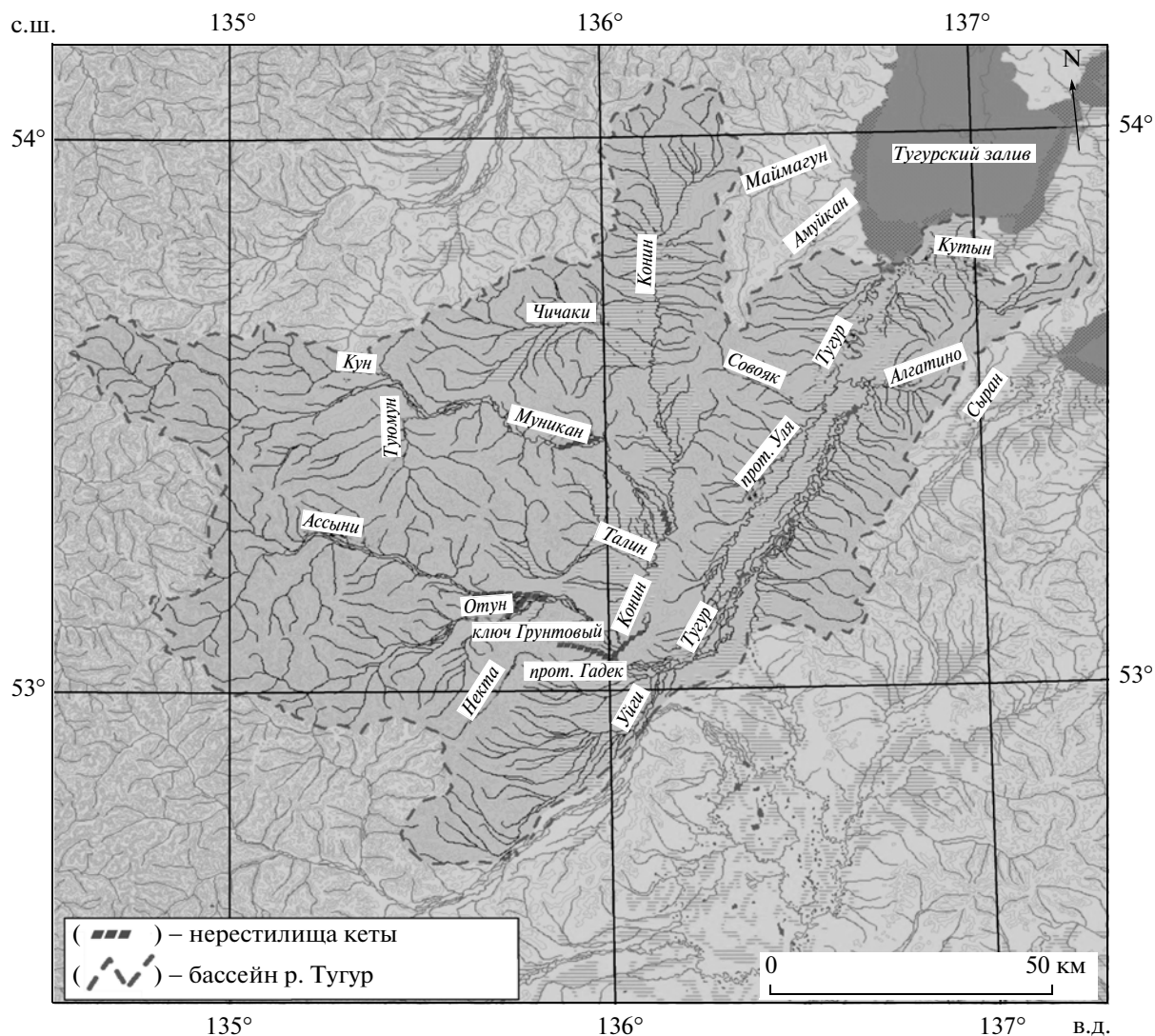


Рис. 1. Карта-схема основных нерестилищ кеты *Oncorhynchus keta* и бассейна р. Тугур.

концентрацию ионов водорода в воде – портативными анализаторами Mettler Toledo Pro. Картирование нерестилищ осуществляли при помощи геодезических и электронных карт масштабом 1 км, а также спутникового навигатора Garmin HCx. Измерения длины и ширины нерестилищ проводили при помощи дальномера Bushnell scaut.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Река Тугур образуется в результате слияния рек Конин (189 км) и Ассыни (110 км). Река Конин протекает по Конинской низменности в направлении с севера на юг; после слияния с Ассыни русло поворачивает, и поток направляется с юга на север по Тугуро-Немиленской низменности (рис. 1). До поворота водоток представляет собой

спокойную реку шириной до 100 м; ниже поворота скорость реки существенно увеличивается, появляются многочисленные острова. От места слияния рек Конин и Ассыни до впадения в губу Асман (Тугурский залив Охотского моря) длина реки составляет 175 км. Площадь её водосбора равняется 11900 км². Бассейн р. Тугур характеризуется наличием высоких горных хребтов. Климат континентальный с резкими колебаниями годовых и суточных значений температуры. Близость Охотского моря (60–100 км), доступ к которому не преграждён горными цепями, обуславливает выпадение большого количества атмосферных осадков. В связи с этим здесь часто наблюдаются сильные паводки, как весенние от таяния снегов, так и летние и особенно осенние от затяжных дождей (Ярмолюк, 1957).

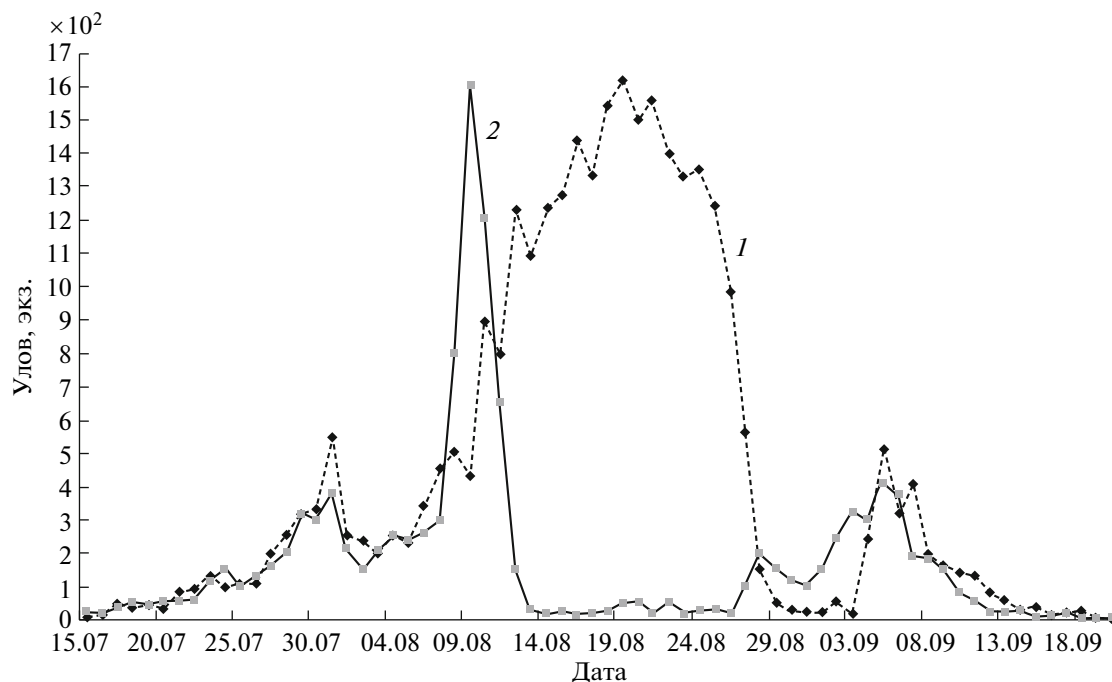


Рис. 2. Динамика уловов кеты *Oncorhynchus keta* р. Тугур в период анадромной миграции в 2005 (1) и 2009 (2) гг.

Первые мигранты кеты начинают заходить в р. Тугур в последней декаде июня. Массовый ход, как правило, приходится на I–III декаду августа. Проведённые в 2004–2006 гг. исследования динамики захода кеты для размножения в р. Тугур показали наличие в период нерестовой миграции трёх волн численности (Кульбачный, Иванков, 2007). Как правило, наиболее выражен второй ход, первый и третий – относительно слабее (рис. 2). Лососи первой волны заполняют нерестилища протоки Гадек и ключа Грунтовый, впадающих в р. Тугур ниже слияния рек Ассыни и Конин, а также нерестилища собственно р. Ассыни. Подход лососей на эти нерестилища отмечается со II декады июля до II декады августа. Лососи второй, существенно более мощной, волны мигрантов заходят на нерест в реки Муникан (приток р. Конин) и Ассыни в III декаде августа. Третья, относительно слабая, волна анадромной миграции и заполнения нерестилищ отмечается в I–II декадах сентября. В это время происходит заполнение нерестилищ в низовых участках в р. Конин, а также в местах её слияния с Ассыни и ниже по течению – непосредственно в русле Тугура. Заканчивается нерестовая миграция в основном в III декаде сентября, хотя отдельные мигранты могут подходить и позднее.

Следует отметить, что кета первого нерестового хода в сравнении с особями второго и третьего хода характеризуется меньшими размерами тела и более высоким показателем относительной плодовитости. Они заходят в реку с более зрелы-

ми гонадами, чем лососи второго и третьего хода (табл. 1).

Условия размножения кеты разных сроков хода в р. Тугур существенно различаются. В табл. 2 приведены общие сведения о местах нереста и температуре воды на нерестилищах ранней и поздней кеты бассейна р. Тугур. На нерестилищах кеты первого хода зимой температура воды наиболее низкая и составляет 0.1–0.4°C, здесь образуется тонкий лёд толщиной 0.05–0.2 м. На нерестилищах кеты второго хода (в частности в р. Муникан) зимняя температура существенно выше и колеблется от 0.6 до 1.2°C; выходы грунтовых вод препятствуют образованию льда, в то время как в русловой части реки, где выход грунтовых вод отсутствует, толщина льда, как правило, достигает 0.8–1.5 м. В районе нерестилищ кеты третьей волны подходов зимние значения температуры воды наиболее высокие и, например, в феврале равняются 1–2°C; наблюдаются полыньи, достигающие в ширину 15–20 м и длины до 4 км и более. Следует отметить, что температура воздуха в это время достигает –45°C, и у противоположного берега р. Конин, где нерестилища отсутствуют, температура воды составляет всего –0.1...+0.1°C.

Нерестилища кеты в протоке Гадек, ключе Грунтовый и р. Ассыни снабжаются водами подруслового потока. Икра здесь закладывается на глубину 0.3–0.5 м. Поздней осенью уровень воды в ключе Грунтовом и р. Ассыни падает до минимальных значений, и во многих местах нереста тока воды на поверхности не наблюдается

Таблица 1. Биологическая характеристика ранней (первый ход) и поздней (второй и третий ходы) кеты *Oncorhynchus keta* при заходе в устье р. Тугур, 2009 г.

Возраст, лет	Длина (АС), см			Масса тела, кг			ГСИ, % массы тела		Относительная плодовитость, шт/см АС	Доля самок, %	Число рыб	
	самцы	самки	оба пола	самцы	самки	оба пола	самцы	самки			экз.	%
Ранняя кета (II декада июля—II декада августа)												
3+	62.9 ± 0.80	60.3 ± 0.40	61.1 ± 0.40	3.4 ± 0.18	3.0 ± 0.07	3.1 ± 0.07	6.1 ± 0.17	11.2 ± 0.22	72.0 ± 2.00	69.2	91	81
	$54.0-70.5$	$54.0-68.0$	$54.0-70.5$	$2.2-5.0$	$2.1-4.2$	$2.1-5.0$	$4.4-7.8$	$7.7-15.1$	$43.0-111.0$			
4+	63.6 ± 2.00	60.9 ± 0.50	61.8 ± 0.80	3.5 ± 0.43	3.2 ± 0.08	3.3 ± 0.15	6.4 ± 0.36	10.9 ± 0.40	76.0 ± 4.00	66.7	21	19
	$58.0-71.0$	$57.0-65.0$	$57.0-71.0$	$2.4-5.4$	$2.7-3.8$	$2.4-5.4$	$5.3-7.5$	$8.5-13.8$	$50.0-99.0$			
3+...4+	63.0 ± 0.70	60.4 ± 0.30	61.2 ± 0.30	3.4 ± 0.14	3.1 ± 0.06	3.2 ± 0.06	6.1 ± 0.15	11.2 ± 0.19	73.0 ± 2.00	68.8	112	100
	$54.0-71.0$	$54.0-68.0$	$54.0-71.0$	$2.2-5.4$	$2.1-4.2$	$2.1-5.4$	$4.4-7.8$	$7.7-15.1$	$43.0-111.0$			
Поздняя кета (III декада августа—II декада сентября)												
2+	59.0 ± 4.00	57.5 ± 1.70	58.0 ± 1.50	3.0 ± 0.81	2.4 ± 0.21	2.6 ± 0.28	6.9 ± 0.16	9.9 ± 0.60	55.0 ± 4.00	6.7	6	4
	$55.0-63.0$	$53.0-60.0$	$53.0-63.0$	$2.2-3.8$	$1.86-2.86$	$1.9-3.9$	$6.8-7.1$	$8.1-10.6$	$48.0-63.0$			
3+	64.1 ± 0.40	61.7 ± 0.60	63.4 ± 0.40	3.8 ± 0.09	3.1 ± 0.09	3.5 ± 0.08	6.6 ± 0.16	10.3 ± 0.27	66.0 ± 2.00	29.8	121	81
	$56.0-74.0$	$53.5-70.0$	$53.5-74.0$	$2.3-6.0$	$1.8-4.4$	$1.8-6.0$	$3.7-13.2$	$6.9-12.9$	$44.0-95.0$			
4+	64.6 ± 1.30	62.7 ± 0.70	64.2 ± 1.10	3.9 ± 0.29	3.3 ± 0.09	3.7 ± 0.24	6.6 ± 0.35	10.3 ± 0.75	76.0 ± 6.00	21.7	23	15
	$54.0-75.0$	$61.0-65.0$	$54.0-75.0$	$2.1-6.5$	$3.1-3.6$	$2.1-6.5$	$4.6-10.5$	$7.6-11.9$	$60.0-91.0$			
2+...4+	64.1 ± 0.40	61.4 ± 0.50	63.3 ± 0.40	3.8 ± 0.09	3.02 ± 0.09	3.5 ± 0.07	6.6 ± 0.14	10.3 ± 0.23	66.0 ± 2.00	30.0	150	100
	$54.0-75.0$	$53.0-70.0$	$53.0-75.0$	$2.1-6.5$	$1.8-4.4$	$1.8-6.5$	$3.7-13.2$	$6.9-12.9$	$44.0-95.0$			

Примечание: над чертой — среднее значение показателя и его стандартная ошибка, под чертой — пределы варьирования.

Таблица 2. Сроки нерестовой миграции и температурный режим на нерестилищах кеты *Oncorhynchus keta* в разных водотоках бассейна р. Тугур

Ход (темпоральная группировка)	Места нереста	Период прихода на нерестилища	Температура воды, °С	
			летние/зимние	разница (в среднем)
1-й	Протока Гадек, ключ Грунтовый, р. Ассыни	II декада июля—II декада августа	$\frac{8.0-10.8}{0.1-0.4}$	9.2
2-й	Р. Муникан, р. Ассыни	III декада августа	$\frac{3.8-4.0}{0.6-1.2}$	3.0
3-й	Р. Конин, слияние р. Конин и Ассыни, р. Тугур	I—II декады сентября	$\frac{4.0-4.5}{1.0-2.0}$	2.8

вовсе, но, взрыхлив верхнюю часть грунта, ток воды под ним можно видеть. Подобное падение уровня воды на нерестилищах в этих реках отмечается постоянно. Ещё Розов (1938. С. 135) отмечал, что "... вода в устье и частично по руслу р. Ассыни отсутствовала полностью, но, сделав небольшую ямку, было видно, как под грунтом текла река. Перед весенним паводком медведи ходили по высохшему руслу и разрывали бугры кеты, поедая её личинок".

Рыбы второго и третьего хода нерестятся в местах, где уровень воды осенью и зимой существенно выше. Эти же участки снабжаются более обильно за счёт мощных водоносных горизонтов, которые благодаря водоупорным породам, создающим гидростатический напор, способствуют появлению восходящих потоков воды. Результаты анализа химического состава воды на обследованных нерестилищах кеты бассейна р. Тугур показали, что вода из р. Конин, где нерестится поздняя кета, значительно отличается от остальных по содержанию солей ионов Na, Mg, Cl и HCO₃. Различия химического состава вод разных рек и их притоков позволяют кете успешно отыскивать при помощи хеморецепторов свои родные нерестилища. Ранее это было показано для популяций лососей, размножающихся в бассейнах рек Сахалина, которые текут в районах, относящихся к различным гидрогеологическим бассейнам (Иванков, 1993).

Как следует из табл. 2, на нерестилищах кеты первого хода (ранняя форма) отмечаются высокие значения температуры летом и низкие (близкие к нулевым) — зимой; градиент между ними в среднем составляет 9.2°С. На нерестилищах кеты второго и третьего хода (поздняя форма) различия между летними и зимними значениями температуры незначительны и составляют соответственно 3.0 и 2.8°С.

ОБСУЖДЕНИЕ

Таким образом, в р. Тугур в период нерестовой миграции отмечаются три основных хода кеты. Первый ход приходится на период со второй половины июля до второй половины августа и представлен кетой ранней (летней) формы. Эта кета заполняет нерестилища протоки Гадек и ключа Грунтовый, расположенные ниже слияния рек Ассыни и Конин, а также нерестилища средних участков р. Ассыни. Кета второго хода — поздней (осенней) формы — заполняет нерестилища одного из крупнейших притоков р. Конин — р. Муникан. Основной ход её приходится на III декаду августа. В это же время продолжается нерестовый ход и в р. Ассыни, в которой располагаются нерестилища как летней, так и осенней форм. Кета осенней формы (основная миграция которой приходится на сентябрь) формирует третий ход. Нерестилища кеты этого хода располагаются в низовьях рек Конин и Ассыни, а также в месте их слияния. Кроме того, эта форма заполняет нерестилища в среднем течении р. Тугур.

Анализ динамики миграции и условий размножения кеты в бассейне Тугура позволяет сделать вывод о том, что сроки миграции летней и осенней форм кеты в августе перекрываются. Это обуславливает наибольшую мощность второго периода увеличения численности кеты, заходящей в р. Тугур.

Следует добавить, что в период катадромной миграции молоди в 2007—2008 гг. из р. Тугур в море наблюдались два—три пика её численности (рис. 3). При этом средние показатели длины и массы тела в начале миграции молоди были намного меньше, чем в конце: 35.6—36.6 мм и 347 мг против 40.1—40.6 мм и 561—599 мг (Кульбачный, Иванков, 2008).

Большое количество осадков, выпадающих в районе протекания р. Тугур, позволяет обеспечивать довольно высокий уровень воды в реках, а также достаточную мощность подруслового потока. Летняя кета нерестится на местах, где возмож-

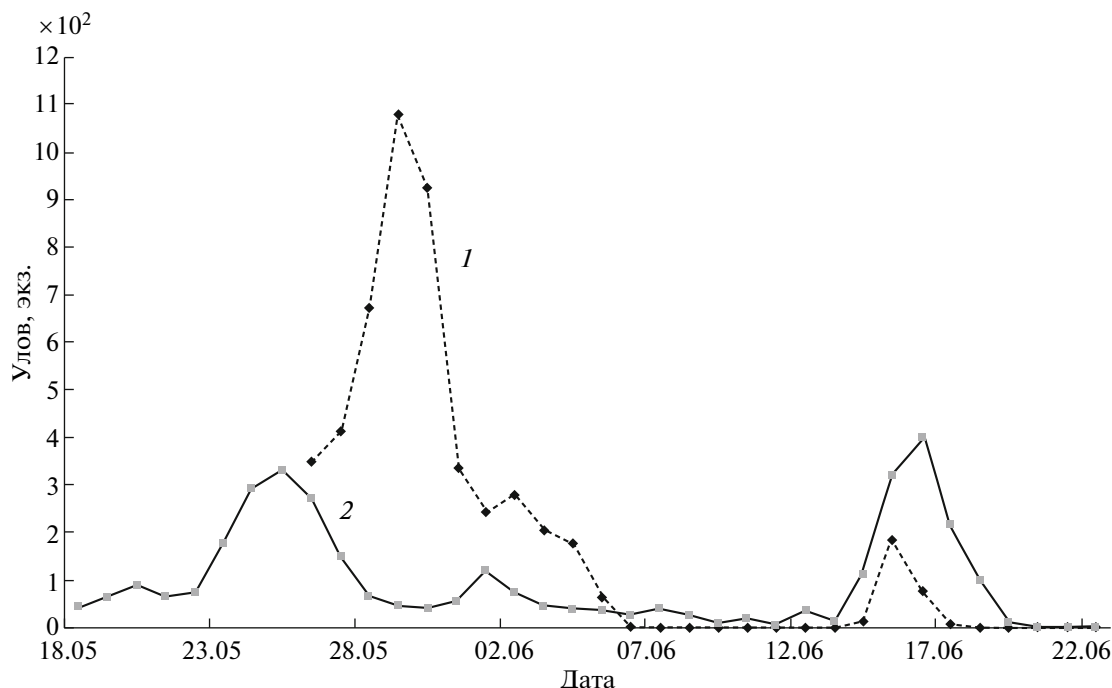


Рис. 3. Динамика уловов молоди кеты *Oncorhynchus keta* р. Тугур в период ската в 2007 (1) и 2008 (2) гг.

на успешная инкубация в буграх за счёт снабжения их водами подруслового потока (иногда с примесью грунтовых вод более глубокого залегания). В начале зимы сток в реки прекращается, уровень воды в реках падает до минимальных значений. При низкой температуре воздуха в зимний период (до -45°C) нерестилища летней кеты должны были бы промерзнуть, однако этого не происходит, поскольку этому препятствует слой снега, достигающий 1.5 м. Непосредственно в районе нерестилищ, правда, он равен всего только 0.2–0.4 м. Но здесь, видимо, сказывается некоторый подток грунтовых вод. Такие нерестилища отмечены в ключе Грунтовый, протоке Гадек, а также в низовьях р. Ассыни).

Осенняя кета нерестится на выходах напорных грунтовых вод, где температура воды в зимние месяцы намного выше, чем в других участках реки (табл. 2), и часто образуются полыньи длиной до нескольких километров и шириной до нескольких десятков метров. Такие условия на нерестилищах осенней кеты обнаруживаются в месте слияния рек Конин и Ассыни, в р. Тугур, а также в р. Муникан. На участках этих рек, где отсутствуют выходы глубинных грунтовых вод, толщина льда колеблется от 0.8 до 1.5 м.

Кета, размножающаяся в р. Муникан, также относящаяся к осенней форме, мигрирует в III декаде августа, т.е. ранее остальной осенней кеты, идущей на нерест в сентябре. Разные сроки нерестовой миграции второй и третьей мигрирующих группировок объясняются, видимо, разной

удалённостью их нерестилищ от устья Тугура, а также различной температурой воды в период эмбрионального развития кеты этих группировок (табл. 2).

Выявленные нами темпоральные группировки кеты в существенной степени аналогичны группировкам кеты рек северного побережья Охотского моря. Особенно детально эти группировки изучены у кеты, размножающейся в бассейне р. Тауй (Волобуев, 1984; Волобуев и др., 1990; Волобуев, Рогатных, 1997). Здесь также кета раннего хода размножается на нерестилищах, где икра омывается водами подруслового потока, а кета поздних подходов откладывает икру в местах выхода грунтовых вод. Для ранней кеты также характерен нерест при высокой температуре воды ($9.8-13.6^{\circ}\text{C}$), а зимой в районе нерестилищ температура воды снижается до 0.1°C . Колебания температуры воды на нерестилищах в период эмбрионально-личиночного развития поздней кеты намного меньше: от $7-8^{\circ}$ в период нереста до $1.5-2.5^{\circ}\text{C}$ – в зимнее время. В бассейне Амура температура на выходах грунтовых вод зимой колеблется в пределах $2.5-5.0^{\circ}\text{C}$ (Леванидов, 1969), в Британской Колумбии – ещё выше (Neave, 1966). На нерестилищах поздней кеты, как правило, отсутствует ледовый покров, как и в бассейне р. Тугур, и обычно наблюдаются полыньи, достигающие нескольких километров; довольно устойчивый режим с относительно высокими значениями температуры обеспечивается постоянным выходом глубинных грунтовых вод. По данным Рома-

новского (1983), грунтовые воды в своём происхождении связаны с приповерхностными (таликовыми) рыхлыми гравийными и песчано-галечниковыми отложениями в поймах рек, в которых за летний период аккумулируются запасы воды за счёт поверхностного стока и атмосферных осадков. Кроме того, существенное влияние на температурный режим на нерестилищах оказывают тёплые подмерзлотные воды, выход которых обусловлен напорной восходящей фильтрацией подземных вод глубинного залегания по трещинам и разломам земной коры. Залегание этих вод, в частности в бассейне рек Магаданской области, отмечается на глубинах от 40 до 200 м и более (Калабин, 1960; Романовский, 1983).

Нерестилища летней формы кеты подвержены влиянию внешних условий в значительно большей степени, нежели осенней. Зимой в малоснежные годы возможно промерзание нерестилищ в мелких реках и притоках, однако обычно слой снега, который доверху заносит профиль ложа ручьёв и мелких рек, выполняет роль теплоизолятора. Такая ситуация наблюдается, например, в ручьях Бюк и Кременец — притоках 2-го порядка р. Кава (Волобуев и др., 1990).

Совместное (в бассейне одной реки) существование ранней (летней) и поздней (осенней) форм кеты распространено существенно шире, чем считалось ранее.

В частности, исследования темпоральной организации стад кеты северного побережья Охотского моря показали, что в большинстве районов размножения часто обнаруживаются симпатрические сезонные формы этого лосося (Волобуев и др., 2005).

Анализ результатов исследований условий размножения кеты бассейна р. Амур (Леванидов, 1954, 1969; Рослый, 2002) показывает, что температурный режим и характер водоснабжения в местах нереста как осенней, так и летней кеты сходен с условиями размножения этих форм в северной части ареала её размножения (реки, впадающие в северную и северо-западную части Охотского моря). Именно в этих реках, как показали исследования последних лет (Рослый, 2002), отмечено размножение как летней, так и осенней форм кеты. Становится всё более очевидным, что эти две формы кеты аналогичны подобным формам кеты р. Амур, которые приняты в качестве классических, т. е. являются сезонными расами этого лосося. Как известно, сезонные расы кеты имеются также в реках Камчатки: на севере преобладает летняя, на юге — осенняя (Бирман, 1964), а также Сахалина, где преобладает осенняя раса (Смирнов, 1975). По мнению Волобуева с соавторами (2005), в распределении сезонных групп кеты в азиатской части ареала доля ранней кеты уменьшается в направлении с юга на север. Авторы связывают это с климатическими факторами.

Однако, видимо, правильнее считать районами оптимальных условий для размножения летней расы кеты реки, впадающие в северную, северо-западную и северо-восточную части Охотского моря. К югу доля летней формы кеты уменьшается и существенно увеличивается доля осенней. Это хорошо заметно при анализе соотношения этих форм в ряду северная Камчатка — южная Камчатка — Курильские о-ва — о-в Хоккайдо. То же наблюдается и по западному побережью Охотского и Японского морей: Магаданская область — северо-западное побережье Охотского моря — бассейн Амура — Сахалин — Приморье. В самых северных и северо-восточных районах также преобладает осенняя форма, а летняя практически исчезает, как это отмечено, например, в реках бассейна р. Анадырь (Путивкин, 1989, 1999; Волобуев и др., 2005).

Отсюда следует, что наиболее широко распространённой является осенняя форма кеты, которая размножается от Чукотки и Магаданской области на севере до о-ва Хонсю и Кореи на юге. Улетней формы кеты более узкий ареал, занимающий срединную часть ареала размножения кеты в целом. Здесь она, как правило, может обитать симпатрично с осенней формой. Наряду с этим имеются реки, где размножается только летняя или только осенняя форма.

Очевидно, следует кратко остановиться на терминологии, которая используется при характеристике форм кеты, размножающейся в разное время и при различных условиях. Дело в том, что термины “летняя” и “осенняя” формы (расы) кеты впервые были употреблены Бергом (1934, 1953) для обозначения сезонных рас кеты р. Амур. Летняя кета мигрирует в р. Амур в основном в середине лета, а осенняя — преимущественно в конце августа—сентябре. По аналогии с амурской кетой кету ряда регионов, мигрирующую в летние месяцы, относили к летней форме, а мигрирующую позже — к осенней. Однако в характеристику летней кеты входит также признак, отличающий её от осенней, а именно расположение её нерестилищ на участках реки, где икра омывается подрусловым потоком воды. У осенней же формы нерест происходит на участках, где хорошо выражен выход грунтовых вод. Уже ранее было отмечено (Смирнов, 1975), что в разных регионах, крупных речных системах, изолированных с древнейших времен, в один и тот же сезон размножаются разные экологические формы. В дальнейшем было выяснено (Путивкин, 1999), что кета р. Анадырь, северного побережья Охотского моря, некоторых рек Камчатки, ранее относившаяся к летней форме, нерестится на участках рек с хорошо выраженным выходом грунтовых вод. Следовательно, эта кета является аналогом амурской осенней кеты. Отсюда следует, что сроки захода в реки из моря кеты, размножающейся на выходах грунтовых

вод, могут быть самые различные. На севере это июнь—июль, южнее — июль—август, далее на юг — август—сентябрь, на самом юге ареала (о-в Хоккайдо) — вплоть до декабря—января (Sano, Nagasava, 1959; Sano, 1966; Salo, 1991), т. е. чем выше температура в реке, тем позже производители заходят в реки на нерест.

Следовательно, сроки захода лосося в реки на нерест не могут служить надёжным критерием для отнесения его к той или другой экологической (сезонной) расе. Это, кстати, относится и к амурским сезонным расам кеты. В лимане Амура ход летней кеты начинается с первых чисел июля, массовый ход длится около 1 мес. и заканчивается в середине—конце августа. Первые особи осенней кеты появляются уже в июле—начале августа, рунный ход отмечается в конце августа—начале сентября, последние производители заходят в середине сентября. Как видим, в августе отмечается перекрывание сроков ходов летней и осенней кеты. В реках северного побережья Охотского моря также нет временного перерыва между ходами ранней и поздней кеты. В середине нерестовой миграции отмечаются смешанные скопления из рыб ранней и поздней форм (Волобуев и др., 2005). Аналогичная картина, как следует из изложенного выше, наблюдается и в бассейне р. Тугур, в частности в его притоке 1-го порядка — в р. Ассыни. Как правило, биологические показатели (размеры тела, плодовитость, зрелость гонад при заходе в реки, упитанность) летней и осенней кеты различны. Однако нередко эти различия не столь существенны, особенно это касается тех рек, где сезонные формы размножаются симпатрически. В этих случаях отнесение кеты к той или другой сезонной форме возможно только посредством выяснения особенностей мест её размножения (размножение в водотоках на выходах грунтовых вод или в подрусловом потоке).

Следует добавить, что в некоторых регионах, где отмечаются суровые условия для размножения (низкая зимняя температура), возможен нерест кеты и в подрусловом потоке, но при условии наличия на этих участках рек примеси грунтовых вод. Видимо, подобные нерестилища могут использоваться кетой летней формы, в частности, в бассейне р. Анадырь (Штундюк, 1982, 1983; Коротаев, 2002), а также в реках северного и северо-западного побережья Охотского моря.

Летняя и осенняя формы кеты существуют в ранге экологических (сезонных) рас. Однако часто кроме этих темпоральных группировок выявляются группировки более низкого ранга — ходы или подходы, которые представлены темпоральными популяциями и демами, существующими внутри сезонных рас (Иванков, 2008). Ранее они были отмечены как для осенней кеты рек Амур, Иски и Анадырь (Бирман, 1977; Путивкин, 1989, 1999; Кульбачный, Иванков, 2004), так и для лет-

ней кеты (Световидова, 1961; Смирнов, 1975). Так, у летней кеты р. Ул наблюдаются два подхода лососей на нерест, в более крупной р. Бешеная — три. Довольно чёткая темпоральная и соответственно экологическая дифференциация, как следует из вышеизложенного, обнаруживаются и у кеты бассейна р. Тугур. Здесь выявляются три темпоральных группировки. Первая группировка представлена летней, вторая — летней и осенней расами и третья — осенней расой. Известны подобные подходы также для горбуши *O. gorbuscha* (Воловик, 1968; Марченко, 2001, 2004) и симы *O. masou* (Иванков и др., 1984).

ВЫВОДЫ

1. Нерестовая миграция кеты в р. Тугур отмечается с середины июля по вторую половину сентября. В бассейне реки размножается кета двух экологических групп: ранняя, нерестящаяся на участках реки с выраженным подрусловым потоком, и поздняя, нерестящаяся на участках реки с выходами грунтовых вод.

2. В период анадромной миграции по реке наблюдаются обычно три пика увеличения численности мигрирующих рыб. Первый пик представлен ранней формой, второй, наиболее выраженный, включает мигрантов как ранней, так и поздней форм, третий пик представлен лососями поздней формы.

3. Ранняя кета заполняет низовые нерестилища притоков Тугура — р. Ассыни, ключ Грунтовый и расположенные поблизости протоки основного русла реки. Лососи второго хода мигрируют в расположенный выше приток — р. Муникан — и верхние участки р. Ассыни. Третий ход, представленный лососями поздней формы, наблюдается в верховом притоке — р. Конин, также по основному руслу реки, в месте слияния рек Конин и Ассыни и протоках.

4. Разные по срокам хода формы кеты бассейна р. Тугур различаются не только экологией размножения, но и биологическими показателями. Поздняя кета крупнее, а гонады её при заходе в реку на нерест менее зрелые, чем у кеты раннего срока хода.

5. Ранняя и поздняя формы кеты, широко распространённые в бассейнах рек материкового побережья северной и северо-западной частей Охотского моря, в реках Камчатки и некоторых других районах, по экологии размножения и биологическим показателям, по сути, являются аналогом сезонных рас (летней и осенней) кеты бассейна р. Амур.

6. Поздняя форма кеты (осенняя кета), размножающаяся на ключевых нерестилищах, шире распространена по сравнению с летней формой, занимающей лишь часть ареала осенней кеты.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке грантов Государственного контракта № 02.740.11.0678 и 02.552.11.7043.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андряшев А.П. 1954. Рыбы северных морей СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 556 с.
- Бачевская Л.Т. 1990. Межпопуляционные различия и внутривидовая дифференциация кеты севера Охотского моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: Ин-т биол. проблем Севера ДВО РАН, 17 с.
- Бачевская Л.Т. 1992. Генетическая дифференциация кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) североохотоморского побережья и некоторые рек Камчатки // Популяционная биология лососей северо-востока Азии. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 42–52.
- Берг А.С. 1934. Яровые и озимые расы у проходных рыб // Изв. АН СССР. № 5. С. 711–732.
- Берг А.С. 1948. Рыбы пресных вод и сопредельных стран. Ч. 1. Л.: Изд-во АН СССР, 466 с.
- Берг А.С. 1953. Яровые и озимые расы у проходных рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.: Изд-во АН СССР. С. 242–260.
- Бирман И.Б. 1964. Некоторые данные к исследованию локальных стад и расового состава камчатской кеты // Вопросы географии Камчатки. Вып. 2. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. С. 82–87.
- Бирман И.Б. 1977. О внутривидовых группировках амурской кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) // Вопр. ихтиологии. Т. 17. Вып. 5. С. 879–889.
- Волобуев В.В. 1984. Об особенностях размножения кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) (Salmonidae) и экологии её молоди в бассейне реки Тауй (северо-охотоморское побережье) // Там же. Т. 24. Вып. 6. С. 953–963.
- Волобуев В.В. 1986. О внутривидовой неоднородности кеты материкового побережья Охотского моря // Тез. докл. XI Всесоюз. симпоз. “Биологические проблемы Севера”. Ч. 4. Магадан. С. 22–23.
- Волобуев В.В., Рогатных А.Ю. 1997. Условия воспроизводства лососей рода *Oncorhynchus* материкового побережья Охотского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 37. № 5. С. 612–618.
- Волобуев В.В., Рогатных А.Ю., Кузицин К.В. 1990. О внутривидовых формах кеты материкового побережья Охотского моря // Там же. Т. 30. Вып. 2. С. 221–228.
- Волобуев В.В., Рогатных А.Ю., Кузицин К.В., Царев Ю.И. 1992. Морфологическая дифференциация ранней и поздней кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) р. Тауй // Популяционная биология лососей северо-востока Азии. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 72–80.
- Волобуев В.В., Бачевская Л.Т., Волобуев М.В., Марченко С.Л. 2005. Популяционная структура кеты *Oncorhynchus keta* континентального побережья Охотского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 45. № 4. С. 489–501.
- Воловик С.П. 1968. О возможности применения методов морфометрии для определения локальных популяций горбуши // Изв. ТИНРО. Т. 65. С. 97–107.
- Иванков В.Н. 1970. Изменчивость и внутривидовая дифференциация кеты // Гидробиол. журн. Т. 6. № 2. С. 106–112.
- Иванков В.Н. 1993. Популяционная организация у тихоокеанских лососей с коротким пресноводным периодом жизни // Вопр. ихтиологии. Т. 33. № 1. С. 78–82.
- Иванков В.Н. 2008. Микроэволюция и популяционная организация рыб: учебное пособие. Владивосток: Изд-во ДВГУ, 168 с.
- Иванков В.Н., Падецкий С.Н., Карпенко С.Н., Лукьянов П.Е. 1984. Биология проходных рыб южного Приморья // Биология проходных рыб Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВГУ. С. 10–36.
- Калабин А.И. 1960. Вечная мерзлота и гидрогеология Северо-Востока СССР // Тр. ВНИИ золота и редких металлов. Т. 18. С. 145–322.
- Коротаев Ю.А. 2002. Популяционная биология и промысловое значение анадырской кеты: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО, 26 с.
- Куликова Н.И. 1972. Изменчивость и пути формирования у кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) // Вопр. ихтиологии. Т. 12. Вып. 2. С. 211–225.
- Кульбачный С.Е., Иванков В.Н. 2004. Темпоральные субпопуляции тихоокеанских лососей // Тез. докл. VII Регион. конф. “Актуальные проблемы экологии, морской биологии и биотехнологии”. Владивосток: Изд-во ДВГУ. С. 78–79.
- Кульбачный С.Е., Иванков В.Н. 2007. Темпоральная дифференциация и структура популяций лососевых рыб // Природные ресурсы и экологические проблемы Дальнего Востока. Хабаровск: Изд-во ДВГГУ. С. 104–108.
- Кульбачный С.Е., Иванков В.Н. 2008. Некоторые особенности катадромной миграции молоди кеты реки Тугур (Хабаровский край) // Тез. докл. VIII Регион. конф. “Актуальные проблемы экологии, морской биологии и биотехнологии”. Владивосток: Изд-во ДВГУ. С. 81–83.
- Леванидов В.Я. 1954. Материалы по биологии размножения осенней кеты р. Хор // Изв. ТИНРО. Т. 41. С. 231–251.
- Леванидов В.Я. 1969. Воспроизводство амурских лососей и кормовая база их молоди в притоках Амура // Там же. Т. 67. С. 3–243.
- Макоедов А.Н. 1999. Кариология, биохимическая генетика и популяционная феноетика лососевых рыб Сибири и Дальнего Востока. М.: УМК Психология, 301 с.
- Марченко С.Л. 2001. О неоднородности горбуши р. Гижига // Состояние и перспективы рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря. Вып. 1. Магадан: МагаданНИРО. С. 152–158.
- Марченко С.Л. 2004. Особенности биологии и популяционная структура горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) северного побережья Охотского моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО-центр, 24 с.
- Медников Б.М., Волобуев В.В., Горшков В.А. и др. 1988. Структура нерестовой популяции кеты *Oncorhynchus keta* бассейна Тауй (по данным молекулярной гибридизации ДНК) // Вопр. ихтиологии. Т. 28. Вып. 5. С. 724–731.

- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Путивкин С.В. 1989. О формировании гидрологического режима нерестилищ анадырской кеты // *Вопр. ихтиологии*. Т. 29. Вып. 1. С. 96–103.
- Путивкин С.В. 1999. Биология и динамика численности анадырской кеты: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИПРО-центр, 24 с.
- Розов В.Е. 1938. О фауне и флоре Тугур-Чумиканского района // *Вестн. ДВО АН СССР*. Т. 32. Вып. 5. С. 127–138.
- Романовский Н.Н. 1983. Подземные воды криолитозоны. М.: Изд-во МГУ, 231 с.
- Рослый Ю.С. 2002. Динамика и воспроизводство тихоокеанских лососей в бассейне Амура. Хабаровск: Хабаров. кн. изд-во, 210 с.
- Салменкова Е.А., Алтухов Ю.П., Викторовский Р.М. и др. 1986. Генетическая структура популяций кеты, размножающихся в реках Дальнего Востока и Северо-Востока СССР // *Журн. общ. биологии*. Т. 42. № 4. С. 529–549.
- Световидова А.А. 1961. Локальные стада летней кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) бассейна Амура // *Вопр. ихтиологии*. Вып. 17. С. 14–23.
- Смирнов А.И. 1975. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М.: МГУ, 336 с.
- Черешнев И.А. 1980. К систематике кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) Чукотского полуострова // *Фауна пресных вод Дальнего Востока*. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 113–135.
- Штундюк Ю.В. 1982. Особенности пространственно-временной структуры популяции анадромной кеты // *Тез. докл. X Всесоюз. симпоз. "Биологические проблемы Севера"*. Ч. 2. Магадан. С. 229.
- Штундюк Ю.В. 1983. Материалы по биологии анадромной кеты *Oncorhynchus keta* бассейна реки Анадырь // *Экология и систематика пресноводных организмов Дальнего Востока*. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 73–81.
- Ярмолюк В.А. 1957. Тугуро-Немиленское междуречье // *Вопросы географии Дальнего Востока*. Хабаровск: Хабаров. кн. изд-во. С. 92–101.
- Neave F. 1966. Chum salmon in British Columbia // *Bull. Int. N. Pacific Fish. Commiss.* № 18. P. 81–85.
- Salo E.O. 1991. Life history of chum salmon *Oncorhynchus keta* // *Pacific salmon life histories* / Eds. Groot C., Margolis L. Vancouver: Univ. British Columbia. P. 233–309.
- Sano S. 1966. Salmon of the North Pacific Ocean // Pt. III. A review of the life history of North. Pacif. Fish. Commiss. № 18. P. 37–41.
- Sano S., Nagasava A. 1959. Natural propagation of chum salmon *Oncorhynchus keta* in Memu river Tokachi // *Sci. Rept. Hokkaido salmon Hatchery*. № 12. P. 21–27.