

УДК 597–154.343:597.553.2(282.2)

В.И. Островский, Е.В. Подорожнюк*

Хабаровский филиал Тихоокеанского научно-исследовательского рыбохозяйственного центра, 680028, г. Хабаровск, Амурский бульвар, 13а

**ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
ДИНАМИКИ НЕРЕСТОВОГО ХОДА КЕТЫ
(*ONCORHYNCHUS KETA*) В РЕКАХ ХАБАРОВСКОГО КРАЯ**

Предложена методика описания динамики нерестового хода лососей, позволяющая получать унифицированные характеристики, приемлемые для сравнения данного явления в различных регионах. С ее использованием установлено, что параметры динамики миграции кеты закономерно изменяются в широтном направлении. Клиальная изменчивость параметров динамики миграции характерна для всех рассмотренных группировок Хабаровского края от Охотского моря до Татарского пролива, за исключением летней кеты Амура и малых рек Амурского лимана. Обсуждаются возможные причины широтной изменчивости параметров нерестового хода и механизмы формирования сезонных рас амурской кеты.

Ключевые слова: тихоокеанские лососи, кета, динамика нерестовой миграции, сезонные расы.

Ostrovsky V.I., Podorozhnyuk E.V. Spatio-temporal variability of spawning run dynamics for chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in the rivers of Khabarovsk region // Izv. TINRO. — 2011. — Vol. 165. — P. 44–55.

New method is proposed to describe the chum salmon spawning run dynamics that allows to obtain uniform parameters for comparing the dynamics in different areas. Using the method, dependence of the chum spawning run dynamics on latitude is found for all its groups in Khabarovsk region (both in the Okhotsk Sea and Tatar Strait) except of the summer chum in the Amur and small rivers of the Amur estuary. Possible reasons of this dependence and mechanisms of the Amur chum seasonal races formation are discussed.

Key words: Pacific salmon, chum, spawning migration, seasonal race.

Введение

Исследованию популяционной структуры видов, и в частности тихоокеанских лососей, посвящено огромное число публикаций. Изучены генетические, морфологические параметры, условия воспроизводства как географических, так и сезонных группировок различного ранга (Берг, 1934, 1948; Бирман, 1956, 2004; Иванков, 1970, 1997; Гриценко и др., 1987; Волобуев и др., 1990, 2005; Каев, 2001, 2003; и др.), но динамика нерестового хода исследована относительно слабо. Как правило, ее описание исчерпывается датировкой начала и окончания нерестовой миграции, дат рунного хода и числа пиков повышенной интенсивности миграции (ходов). Ограниченное число характеристик миграции и неодноз-

* Островский Владимир Иванович, кандидат биологических наук, начальник отдела, e-mail: Ostrovkhv@rambler.ru; Подорожнюк Елена Владимировна, младший научный сотрудник, e-mail: Podorozhnyuktinro@yandex.ru.

начность терминологии не всегда позволяют сопоставить полученные результаты и тем более исследовать пространственно-временную изменчивость данного явления.

Цель настоящей работы — разработать метод описания динамики нерестового хода, сравнить динамику миграции кеты в реки различных районов Хабаровского края.

Материалы и методы

Метод описания динамики нерестового хода кеты отрабатывали на наиболее полных данных по осенней кете Амура, собранных в период 1999–2008 гг. сотрудниками различных лабораторий ХфТИНРО. Для сравнения динамики нерестовой миграции кеты различных локальных и темпоральных группировок использованы материалы (табл. 1), любезно предоставленные заведующими лабораториями ХфТИНРО С.Д. Пономаревым, С.Ф. Золотухиным, А.П. Шмигириловым. Динамика нерестового хода кеты прослежена по изменчивости относительных уловов (улов на усилие) контрольными орудиями лова при проведении НИР или промысла. В работе использованы данные Дальневосточного межрегионального территориального управления федеральной службы по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды по среднемесячным уровням воды в низовьях Амура (с. Воскресенское, 1936–1987 гг.). Кроме того, использованы сведения по среднемесячным значениям средних температур воздуха, которые доступны на сайте © thetmo-graph.ru., по станциям: мыс Золотой (1940–2005 гг.), Охотск (1985–2005 гг.), Николаевск-на-Амуре (1928–2005 гг.).

Использованный материал

Table 1

Data description			
Район или группировка	Годы*	Контрольная река	Сборщики
Амур, осенняя	1999–2008 (10)	Амур	Е.В. Подорожнюк и др.
Амур, летняя	1999–2008 (9)	Амур	Н.Ф. Капланова и др.
Охотский	2003–2007 (5)	Охота	С.Д. Пономарев и др.
Аяно-Майский	2004–2008 (5)	Алдома	В.В. Виноградов
Тугуро-Чумиканский	2006–2008 (3)	Тугур	С.Е. Кульбачный
Сахалинский залив	2003–2008 (5)	Иски	В.А. Балушкин
Лиман Амура, летняя	2001–2008 (4)	Мы	Д.С. Ходжер и др.
Лиман Амура, осенняя	2008 (1)	Чомэ	Д.С. Ходжер
Татарский пролив	2003–2008 (3)	Тумнин	А.В. Шишаев и др.

* В скобках указано число лет наблюдений.

В работе использованы следующие термины.

Начало сезона нерестовой миграции — пятидневка (пентада), предшествующая началу нерестовой миграции кеты в реки Хабаровского края (4-я пятидневка июля). Начало сезона нерестовой миграции соответствует 0 на условной временной шкале.

Начало нерестового хода — число пятидневок на условной временной шкале от начала сезона миграции до пятидневки, предшествующей заходу первых рыб данной группировки.

Длительность массового хода — число пентад, в течение которых заходит вся рыба данной группировки без учета 1 % рыб в начале и 1 % рыб в конце нерестового хода.

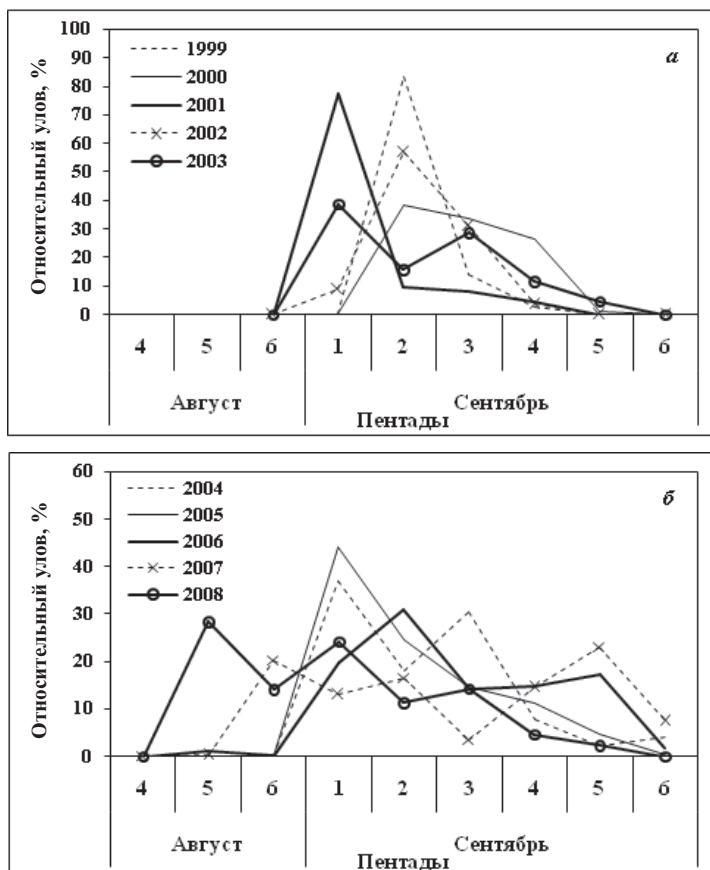
Время кульминации нерестового хода — число пентад, в течение которых заходит 50 % рыб от начала нерестового хода в данном районе.

Интенсивность рунного хода — максимальная доля рыб, зашедших за 3 смежные пятидневки.

Длительность рунного хода — наименьшее число смежных пентад, за которые заходит 50 % всех рыб данной группировки.

Результаты и их обсуждение

Временной ряд исследования осенней кеты Амура разделен на два периода. Первый период (1999–2003 гг.) — относительно низкой (рис. 1, а), второй (2004–2008 гг.) — относительно высокой численности рыб (рис. 1, б). Длительность



нерестовой миграции в первом периоде была заметно меньше, чем во втором. Вероятно, длительность нерестовой миграции зависит не только от внешних условий, но и от физиологического состояния рыб. Чем больше численность нерестового стада, тем больше должна быть выражена разнокачественность рыб и соответственно тем продолжительнее должен быть нерестовый ход.

Рис. 1. Сезонная динамика относительных уловов осенней кеты р. Амур в различные годы

Fig. 1. Seasonal dynamics of fall chum catches in the Amur for certain years, %

Наиболее ярко данная закономерность проявилась в самом многочисленном нерестовом ходе 2008 г. (рис. 1), когда аномально раннее начало интенсивной миграции при слишком высоких температурах воды привело к гибели значительной части осенней кеты первой волны хода (Podorozhnyuk, 2009). Данное явление демонстрирует один из возможных механизмов дивергенции популяции по времени нереста. Как и в бассейне Анадырского лимана (Макоедов и др., 2001), в годы высокой численности летней и осенней рас сроки их нерестовой миграции перекрываются, но принадлежность рыб к той или иной расе в р. Амур легко определить по размерам рыб, степени выраженности брачного наряда и состоянию гонад.

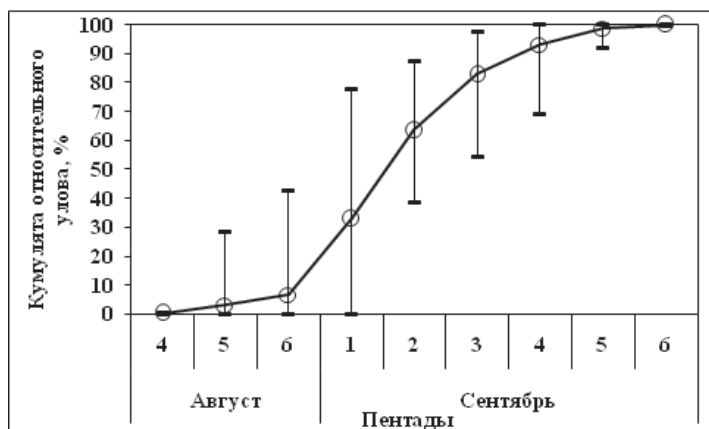
Число волн хода, по-видимому, также зависит от численности рыб. За все годы первого периода (относительно низкая численность рыб) наблюдалось 6 явных волн хода, за такое же количество лет второго периода — 11 волн (рис. 1). Вероятно, волны хода не связаны с пространственной структурой кеты осенней расы, поскольку число волн хода, временной промежуток между волнами и пропорции “высоты” пиков волн сохраняются на протяжении всей миграции по руслу Амура (Кулевская, 2007). Значение коэффициента парной корреляции между рядами ежедневных относительных уловов в устье Амура и в устье р. Уссури в 2006 г. составило 0,93 (расстояние между пунктами наблюдения около 1 тыс. км, смещение по времени — 18 сут).

Следовательно, во всех волнах хода, наблюдавшихся в нижнем течении Амура (рис. 1), присутствовали рыбы р. Уссури, значит, волны хода кеты осенней расы нельзя рассматривать как элементарные единицы пространственной структуры. Отметим также, что волны хода наблюдаются и при заполнении лососями отдельных нерестилищ, даже небольших, протяженностью менее 1 км (Паренский, 1985).

Обобщенная характеристика динамики нерестовой миграции осенней кеты Амура в разные годы представлена в виде усредненной кумуляты (рис. 2). При такой форме представления динамики сглаживаются случайные сезонные вариации относительных уловов (волны хода) и упрощается его формализация.

Рис. 2. Средняя многолетняя кумулята относительных уловов осенней кеты р. Амур (вертикальные линии — пределы варьирования)

Fig. 2. Mean annual cumulative percentage curve of fall chum catches in the Amur (vertical lines indicate the limits of variation)



Зависимость накопленных долей относительных уловов (K , %) от времени ($d - c$, пятидневки) описывали уравнением

$$K = 100 / (1 + \exp(a - b \cdot (d - c))),$$

где d — порядковый номер пятидневки от начала сезона нерестовой миграции; c — число пятидневок от начала сезона нерестовой миграции до пятидневки, предшествующей появлению первых мигрантов в реках данного района; a и b — коэффициенты.

Данное уравнение хорошо описывает динамику нерестового хода осенней кеты р. Амур ($R^2 = 0,998$), а также динамику миграции лососей данного вида других пространственно-временных группировок (табл. 2).

Рассматриваемые пространственно-временные группировки по срокам нерестовой миграции делятся на два кластера (рис. 3). Первый включает группировки с ранним типом миграции, близким по срокам к миграции летней кеты Амура, второй — с поздним типом, близким по срокам к миграции осенней кеты Амура. Если кластеры отождествлять с расами, вполне очевидно, что 5 первых группировок должны относиться к летней расе, а 4 оставшихся — к осенней.

Несмотря на относительно большую межгодовую изменчивость динамики нерестового хода (см. рис. 1) и различия длительности временных рядов сравниваемых группировок (см. табл. 1), полученные результаты в целом соответствуют представлениям о популяционной структуре вида в данном регионе, сформированным в середине прошлого века. Согласно данным представлениям, охотоморская кета относится к летней расе, нерестовая часть ее ареала с юга ограничена реками Палео-Амгуни (Правдин, 1940; Берг, 1948; Бирман, 1956, 1964, 2004; Иванков, 1970; Куликова, 1972). Обе расы, согласно точке зрения В.Н. Иванкова (1997), как правило, присутствуют в реках, расположенных на границе нерестовой части ареалов летней и осенней расы, в данном случае в р. Амур и малых реках Амурского лимана.

Для классификации динамик нерестового хода рассматриваемых группировок использовали кластерный анализ по средним значениям коэффициентов уравне-

Таблица 2

Значения коэффициентов, их стандартных ошибок (s.e.) и результаты дисперсионного анализа уравнения $K = 100/(1 + \exp(a - b \cdot (d - c)))$, описывающего средние многолетние кумуляты относительных уловов кеты различных группировок

Table 2

Coefficient values, standard errors (s.e.), and results of dispersion analysis of the equation $K = 100/(1 + \exp(a - b \cdot (d - c)))$ describing the mean annual cumulative percentage curve of catches for certain fall chum salmon groups

Район или группировка	Коэффициент		c	Дисперсионный анализ			
	$a \pm \text{s.e.}$	$b \pm \text{s.e.}$		$D_c : k_c$	$D_r : k_r$	R^2	F
Амур, осенняя	$8,48 \pm 0,40$	$1,28 \pm 0,06$	9	21139:11	40:10	0,998	5262
Амур, летняя	$4,39 \pm 0,20$	$0,76 \pm 0,04$	1	22134:13	76:12	0,997	3506
Охотский	$5,95 \pm 0,20$	$0,84 \pm 0,04$	3	28672:15	64:14	0,998	6233
Аяно-Майский	$4,85 \pm 0,30$	$0,92 \pm 0,05$	4	14527:9	71:8	0,995	1626
Тугуро-Чумиканский	$5,0 \pm 0,4$	$1,01 \pm 0,08$	3	19452:11	128:10	0,993	1512
Сахалинский залив	$9,52 \pm 0,50$	$1,18 \pm 0,06$	7	23949:13	46:12	0,998	6281
Лиман, летняя	$6,71 \pm 0,40$	$1,01 \pm 0,06$	0	22123:12	74:11	0,997	3289
Лиман, осенняя	$5,3 \pm 0,2$	$1,40 \pm 0,05$	13	13016:7	14:6	0,999	5530
Татарский пролив	$3,78 \pm 0,20$	$0,97 \pm 0,06$	11	13101:8	66:7	0,995	1373

Примечание. D_r , D_c — остаточная и общая скорректированная сумма квадратов отклонений; k_r , k_c — число степеней свободы; R^2 — коэффициент детерминации; F — критерий Фишера; все регрессии значимы с вероятностью более 99 %.

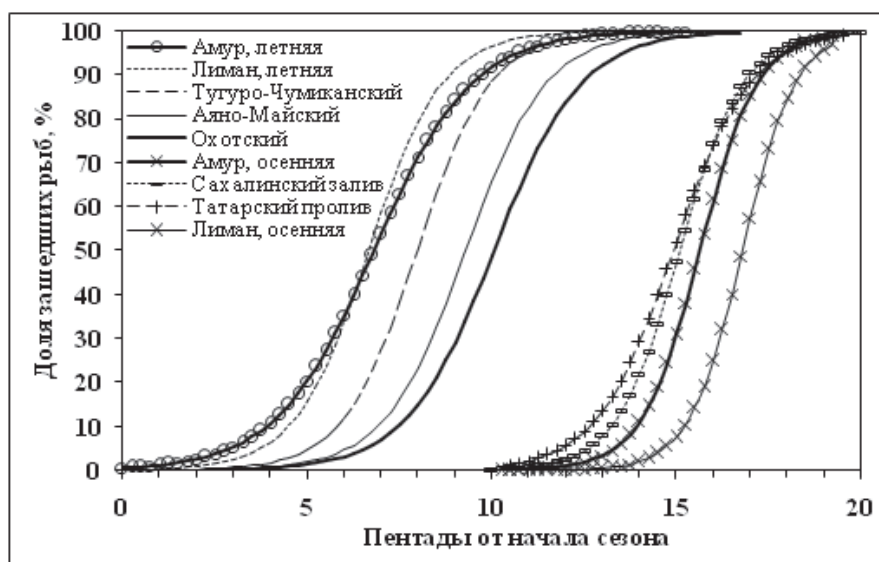


Рис. 3. Теоретические кривые среднееголетних кумулят относительных уловов (построены по уравнению и коэффициентам табл. 2)

Fig. 3. Theoretical mean annual cumulative percentage curves of catches based on the equation and coefficients presented in Table 2

ния (табл. 2), дополнив список признаков соотношением коэффициентов a/b , которое характеризует время кульминации динамики хода (табл. 3). В качестве меры сходства использовали Евклидово расстояние, группировки объединяли методом полной связи. Рассмотренные выше кластеры, разделяющиеся по времени нерестовой миграции, распались на блоки локальных, географически близко расположенных группировок. Внутри каждого кластера порядок расположения группировок соответствует их географическому положению: от верхних северных группировок к нижним южным (рис. 4).

Таблица 3

Параметры динамики нерестового хода кеты в реках Хабаровского края

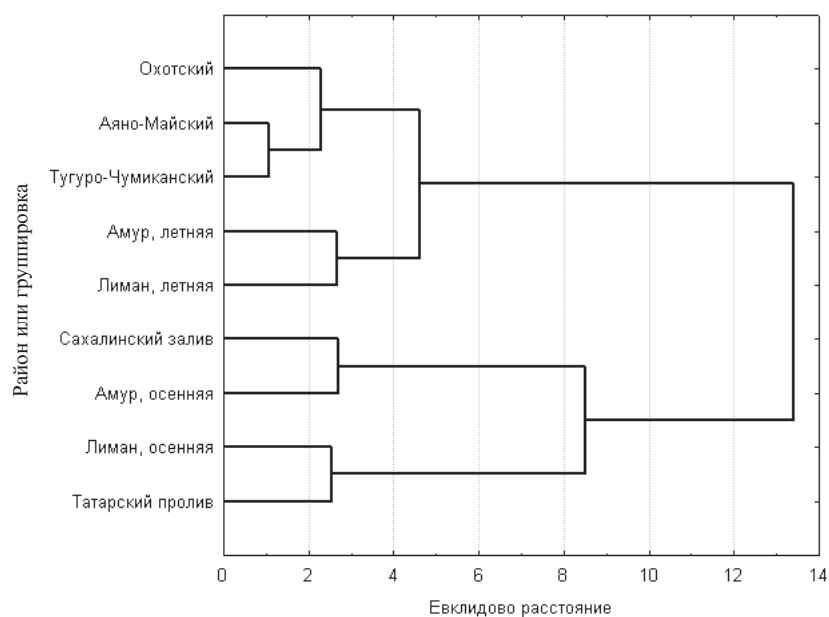
Table 3

Parameters of the chum spawning run dynamics in the rivers of Khabarovsk region

Район или группировка	Время кульминации (a/b), пентады	Время захода 25 % рыб, пентады	Длительность рунного хода, пентады	Интенсивность рунного хода, %/100
Амур, осенняя	6,63	14,77	1,72	0,76
Амур, летняя	5,80	5,35	2,90	0,51
Охотский	7,05	8,75	2,60	0,55
Аяно-Майский	5,29	8,09	2,39	0,54
Тугуро-Чумиканский	4,97	6,88	2,18	0,76
Сахалинский залив	8,09	14,16	1,87	0,67
Лиман, летняя	6,66	5,57	2,18	0,69
Лиман, осенняя	3,79	16,00	1,57	0,76
Татарский пролив	3,92	13,78	2,27	0,60

Рис. 4. Дендрограмма сходства динамики нерестовой миграции кеты различных пространственно-временных группировок

Fig. 4. Dendrogram of similarities between the chum spawning run dynamics for different spatio-temporal groups



Данный результат подтверждает выводы многих исследователей (Бирман, 1952; Азбелев, Лазарев, 1964; Волобуев и др., 1990; Иванков, 1997; и др.) о том, что динамика нерестового хода является адаптивным признаком, позволяющим наиболее полно реализовать репродуктивный потенциал в конкретных условиях воспроизводства, т.е., вероятно, сходство динамик нерестовой миграции рыб близко расположенных группировок при их пространственной изоляции обусловлено сходством условий в местах воспроизводства.

При сравнении широтной изменчивости коэффициентов уравнения динамики нерестового хода выявлено монотонное увеличение значения коэффициента b в направлении от рек Охотского района к рекам Амурского лимана, т.е. с севера на юг. Поскольку значения коэффициентов не дают наглядного представления о закономерностях самой динамики миграции в привычном для эколога виде, результаты формального описания были преобразованы в характеристики нерестового хода (табл. 3).

Время, необходимое для захода 25 % рыб от начала нерестового сезона, находили методом подбора параметра при заданном значении функции, реализованного в Microsoft Office Excel. Аналогично находили время, необходимое для

захода 75 и 99 % рыб каждой группировки. Разность расчетного времени, необходимого для захода 75 и 25 % рыб, дает представление о длительности рунного хода. Таким же способом находили длительность массового хода, ограничив долю зашедших рыб интервалом 99 и 1 %. Однако значение коэффициента парной корреляции между длительностью рунного и массового ходов оказалось равным 1, поэтому для сравнения группировок достаточно использовать один из двух показателей. Интенсивность рунного хода определяли методом скользящей суммы декумулированных относительных уловов (аналогично методу скользящей средней по трем точкам).

Как следует из полученных результатов, длительность массового хода (как и рунного хода) осенней кеты р. Амур входит в монотонно убывающий ряд данного признака по направлению с севера на юг. Если не принимать в расчет группировки летней кеты, то можно отметить, что выявленная закономерность нарушается лишь в реках, расположенных южнее Амурского лимана (рис. 5). В данном ряду многочисленные группировки (Охотского, Тугуро-Чумиканского районов и Амура) чередуются с относительно малочисленными группировками. Из этого можно заключить, что широтная изменчивость длительности нерестовой миграции, как и длительности рунного хода, не связана с численностью группировок.

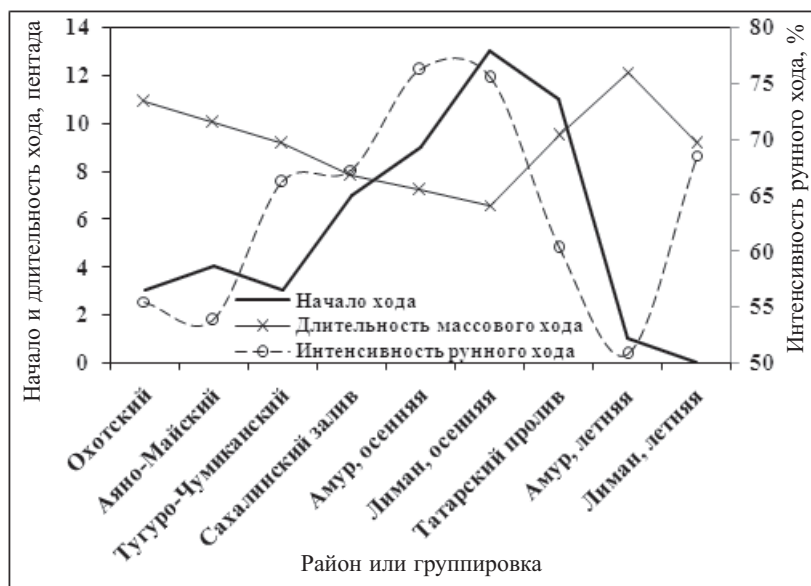


Рис. 5. Характеристики динамики нерестового хода кеты в реках Хабаровского края

Fig. 5. Parameters of the chum spawning run dynamics in the rivers of Khabarovsk region

Менее явно (хотя и достаточно отчетливо) в рассматриваемом ряду при продвижении с севера на юг проявляется противоположное по направлению изменение сроков начала хода: чем южнее расположены нерестовые реки, тем позже начинается нерестовая миграция. В качестве рабочей гипотезы можно предположить, что время начала нерестовой миграции связано со степенью прогрева воды: чем сильнее она прогревается, тем позже заходят рыбы в нерестовые реки, что согласуется с представлением о холодоводности лососей.

Несмотря на то что Тугуро-Чумиканский район расположен южнее Аяно-Майского, миграция рыб в нем начинается не позже, а раньше, чем в последнем (рис. 5). Данный факт объясним тем, что из всех районов Охотского моря в конце мая лед постоянно держится только в пришантарском районе (спутниковые карты ледовых полей доступны на сайте www.dalryba.ru), т.е., несмотря на географическое положение, сумма накопленного тепла в данном районе должна быть не больше, а меньше, чем в Аяно-Майском районе. Некоторые отклонения динамики нерестовой миграции кеты Татарского пролива от общей клины могут

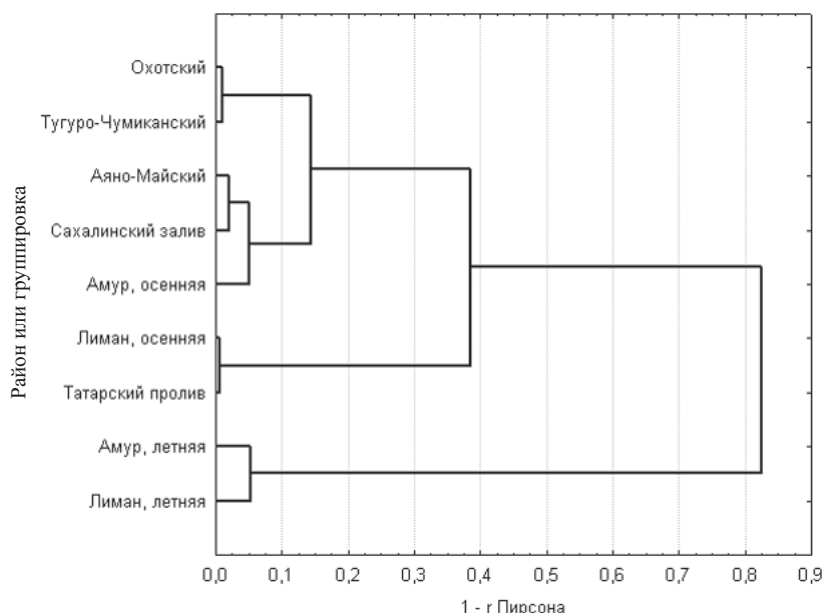
быть вызваны аналогичными причинами. Согласно многолетним данным, средняя температура воздуха с мая по август в устье Амура не меньше, а больше, чем в Татарском проливе.

Итак, в целом миграция в северные реки начинается раньше, длится дольше и проходит с меньшей интенсивностью по сравнению с реками южной части сравниваемого района. Широтная изменчивость времени наступления различных явлений в живой природе как результат реакции на широтную изменчивость внешних факторов — обычное явление. Совершенно очевидно, что асинхронность наступления различных процессов в географически удаленных районах не может служить достаточным поводом для выделения сезонных рас.

Клины характеристик нерестовой миграции объединяют группировки Охотского моря не с летней, а с осенней кетой Амура, Амурского лимана и (с учетом специфики климата региона) Татарского пролива, т.е. соответственно параметрам динамики нерестовой миграции вся кета в рассматриваемом районе Охотского моря является аналогом не летней, а осенней расы, несмотря на сходство календарных сроков миграции северных группировок со сроками миграции летней кеты (см. рис. 3). Именно наличие клинальной изменчивости указывает на отсутствие принципиальных сезонных различий динамики миграции группировок кеты от Охотского моря до Татарского пролива, исключением является только летняя кета Амура и рек Амурского лимана (рис. 5). Наглядно об этом свидетельствуют результаты кластерного анализа методом оценки полной связи по всем признакам, приведенным в табл. 2 и 3 (рис. 6).

Рис. 6. Дендрограмма сходства динамики нерестовой миграции кеты различных пространственно-временных группировок

Fig. 6. Dendrogram of similarities between the chum spawning run dynamics for different spatio-temporal groups



Полученный результат противоречит распространенной точке зрения относительно расовой принадлежности кеты Охотского моря (Берг, 1934; Бирман, 1964, 1968; Леванидов, 1969). Но, по нашему мнению, **сезонные** расы должны определяться не сходством морфологических и генетических признаков характеризующих группировку, не сходством предпочитаемых мест откладки икры по типу поступления воды или календарных сроков миграции, а фенологическим сходством **сезона** нерестовой миграции и параметров ее динамики.

Мы не склонны пополнять ряды исследователей, пытавшихся объяснить происхождение рас на основе исторического метода (Берг, 1934; Бирман, 1956, 1964; Волобуев и др., 1990, 2005), поскольку мы разделяем мнение И.Б. Бирмана (2004), что “нерестово-миграционные привычки лососей в полной мере связаны с современными условиями их существования”.

Лососи — холодоводные рыбы с относительно узким диапазоном температурного оптимума. При ранней или запоздалой нерестовой миграции в условиях пониженной температуры воды потребуются слишком много времени для созревания гонад, поэтому запасенных в море ресурсов может не хватить для участия в нересте. Заход в нерестовые реки при слишком высокой температуре воды приведет если не к гибели, то к избыточному расходу энергетических ресурсов в ущерб развитию половых продуктов или физиологическому состоянию рыб, что в итоге обернется уменьшением численности потомков. Отрицательная связь численности покатной молоди с температурой воды, при которой мигрировали к нерестилищам ее родители, выявлена у осенней кеты р. Хор (Островский, Подорожнюк, 2009).

Таким образом, теоретически наибольший репродуктивный успех должен сопутствовать рыбам, мигрирующим при оптимальных температурах воды. Динамика весенне-осенних температур воды в реках каждого района в графическом представлении имеет вид купола. Если максимальные температуры воды превышают верхнюю границу температурного оптимума, то в течение теплого сезона должны наблюдаться два временных отрезка, благоприятных для нерестовой миграции, — при повышающейся температуре воды в начале сезона и при понижающейся температуре в конце сезона.

При оптимальных условиях жизненная стратегия реализуется с наименьшей затратой энергии (Шилов, 1985; Бигон и др., 1989), поэтому рыбы предпочитают выбирать комфортные условия, находящиеся в зоне оптимума (Строганов, 1956). Исходя из того что молодь кеты предпочитает температуру воды, равную 14 °C (Яржомбек и др., 1986), а численность потомков осенней кеты становится ниже среднееголетнего уровня при температуре миграции производителей более 20 °C (Островский, Подорожнюк, 2009), можно предположить, что верхняя граница температурного оптимума находится между данными значениями.

К сожалению, пока мы не располагаем многолетними данными по сезонной динамике температуры воды во всех реках рассматриваемого региона, однако хорошо известно, что в прибрежных реках большую часть теплого сезона вода холоднее воздуха. Если судить по температурам воздуха, в реках Охотского района значения средних температур воды в самые жаркие месяцы должны быть меньше 13 °C (рис. 7), т.е. вряд ли они достигают верхнего предела температурного оптимума.

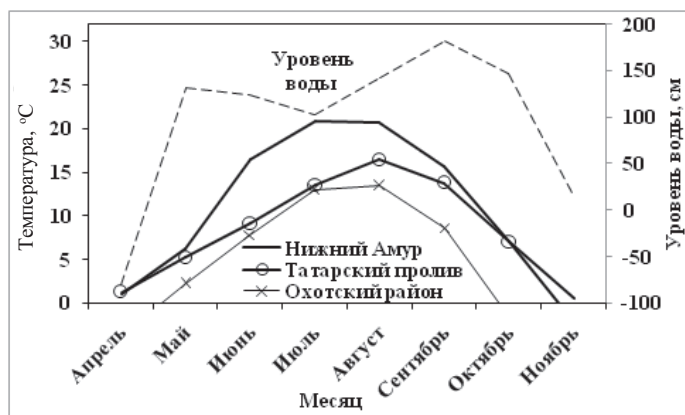


Рис. 7. Сезонная динамика среднемесячных температур и уровня воды в нижнем течении Амура (г. Николаевск), температур воздуха в Татарском проливе (мыс Золотой) и Охотском районе (г. Охотск)

Fig. 7. Seasonal dynamics of mean monthly water temperature and water level in the lower Amur (at Nikolaevsk) and air temperature in the Tatar Strait (Zolotoy Cape) and in the Okhotsk Sea (at Okhotsk)

В таком случае начало нерестового хода в районе, как, видимо, и во всем Охотском море, должно быть приурочено ко времени прогрева воды до нижнего уровня температурной адаптации (Строганов, 1956; Семенченко, 1985), в пределах которой скорость обмена практически не зависит от температуры воды. Таким образом, вероятно, начало и длительность нерестовой миграции кеты в северных районах не ограничены высокими температурами воды. Это позволяет относительно рано начинать и поздно заканчивать нерестовую миграцию, что увеличивает ее сроки.

В реках Татарского пролива, соответственно южному положению в регионе, воздух прогревается раньше, теплый сезон длится дольше, температуры достигают больших значений. Соответственно максимальным значениям средних температур воздуха (рис. 7) значения средних температур воды не достигают 16 °С, т.е. если и выходят за пределы оптимума, то на очень короткий срок, но наиболее часто распространение или возможность нормального существования популяций сдерживается систематическим возникновением субоптимальных, а не летальных условий (Бигон и др., 1989). В таком случае, полагаем, должна быть оправдана стратегия начала нерестовой миграции после прохождения максимума температуры воды.

Тепловой бюджет Амура формируется в условиях континентального климата, поэтому в нижнем его течении с приморским климатом в теплое время года температура воды не ниже, а выше температуры воздуха и тем более значительно выше, чем в остальных реках рассматриваемого региона. Ранний прогрев воды и позднее охлаждение создают длительный разрыв между наступлением летних и осенних температур, оптимальных для нерестовой миграции. В течение двух месяцев средняя температура воды превышает 20 °С (рис. 7), что должно снижать шанс оставить потомство рыбами, мигрирующими в период наибольшего прогрева воды.

Однако сроки нерестовой миграции основной части летней кеты Амура (июль) с привлечением единственного фактора (температуры воды в Амуре) кажутся необъяснимыми. Миграция рыб начинается не в период наступления оптимальных температур воды на фоне их сезонного повышения, а после стабилизации при высоких значениях (конец июня) и продолжается на фоне ее слабого уменьшения в июле (рис. 7).

Согласно точке зрения И.Б. Бирмана (1981, 2004), ход кеты летней расы приурочен к весеннему паводку, но максимум паводка обычен в мае, а основная доля летней кеты заходит в июле, в период межени и начала летнего паводка (рис. 7). Следовательно, весенний паводок также нельзя рассматривать в качестве единственного фактора, стимулирующего начало миграции.

Вероятно, нерестовой ход не может начаться в конце мая или начале июня (при температуре воды в Амуре 14–18 °С), поскольку в это время вода в нерестовых притоках Амура слишком холодная. Например, в конце мая в нерестовых притоках р. Амгунь (р. Уда, 1949 г.) температура воды меньше 10 °С. Лишь к концу июня, когда начинается нерестовой ход летней кеты, вода в нерестовых притоках прогревается почти до 14 °С (Абрамов, Шелудько, 1950), но в Амуре в это время температура воды уже близка к 20 °С.

Таким образом, можно предположить, что время захода летней кеты в Амур адаптировано ко времени оптимального прогрева воды на нерестилищах. Границы оптимума обычно совпадают с узким интервалом градаций фактора, в пределах которого особи могут размножаться (Бигон и др., 1989). Вероятно, относительно успешной миграции при высокой температуре воды в Амуре способствуют приливы. По крайней мере известно, что суточный максимум интенсивности хода лососей совпадает с суточным максимумом прилива, который, снижая скорость течения реки, позволяет рыбам мигрировать с меньшими затратами энергии (Енютин, 1972; Бирман, 2004).

В дополнение необходимо отметить, что в июне-июле сизигийные и тропические приливы совпадают по времени, поэтому приливная волна в это время максимальна. В межень она распространяется по руслу Амура на наибольшее расстояние, до 280 км, т.е. выше устья р. Амгунь (около 150 км от устья Амура), основной нерестовой реки летней кеты, кроме того, холодные струи нерестовых притоков, вероятно, могут проследиваться в теплой воде Амура намного ниже места впадения. Соленая вода может достигать Николаевска-на-Амуре, расположенного в 80 км от впадения Амура в лиман (www.dvgu.ru/meteo_intra/PonomLect.html/). Она холоднее и тяжелее воды Амура, поэтому лососи, придерживаясь придонных слоев, могут мигрировать в относительно комфортных условиях вплоть до Николаевска-на-Амуре. То, что в теплые годы кета мигрирует

ет в придонных слоях Амура, малодоступных для облова сплавными сетями, подтверждается сведениями с мест промысла.

Во второй половине лета выпадают обильные осадки, вода начинает остывать, в августе температура воды на всем пути миграции к нерестовым притокам становится практически одинаковой, около 21,0 °С, а в сентябре, когда мигрирует основная часть рыб, — около 15,5 °С. Видимо, как и у кеты Татарского пролива, сигналом к началу миграции осенней кеты является осеннее снижение температуры воды.

Обобщая рассмотренные материалы, можно предположить, что в тех реках, в которых летняя температура воды хотя бы иногда превышает температурный оптимум вида, нерестовая миграция приурочена к началу осеннего охлаждения воды. Существование летней кеты Амура при сильном летнем прогреве его вод, вероятно, обусловлено совпадением по времени максимальных приливов, межени, начала выпадения летних осадков, низким расположением основных нерестовых притоков. В северных реках, в которых температура воды не превышает температурного оптимума вида, время миграции ограничено лишь низкими температурами, поэтому миграция может длиться практически весь теплый сезон.

Единственная в реке группировка может быть отнесена к конкретной сезонной расе, если параметры динамики ее миграции существенно отличаются от параметров динамики одной из двух или единственной сезонной группировки в близкорасположенных реках, т.е. выходят за пределы клинальной изменчивости. Так, кета малых рек Амурского лимана, впадающих в него южнее устья Амура до рек Тымы и Чомэ (например, р. Мы), несомненно, относится к летней расе, несмотря на то что в настоящее время осенней кеты в данных реках фактически нет. О ее принадлежности к летней расе свидетельствует сходство сроков миграции данной кеты с летней кетой рек Амур, Тымы и Чомэ, в которых воспроизводится кета обеих рас.

Для выявления механизмов формирования популяционной структуры кеты в данном районе необходимы дальнейшие исследования, включающие сбор сведений по гидрологии рек и Амурского лимана.

Выводы

Предложенный метод описания динамики нерестовой миграции приемлем для получения сравнимых данных, позволяющих исследовать пространственно-временную изменчивость данного явления.

Выявленная клинальная изменчивость параметров динамики нерестовой миграции кеты в реках Хабаровского края позволяет заключить, что календарное время миграции кеты в различные реки региона не может служить достаточным основанием для выделения сезонных рас.

Клина включает все описанные в работе пространственно-временные группировки кеты, заходящей на нерест в реки Хабаровского края от Охотского моря до Татарского пролива, за исключением летней кеты Амура и малых рек Амурского лимана. Таким образом, все рассмотренные группировки, за исключением последних, принадлежат к осенней расе.

Список литературы

- Абрамов В.В., Шелудько И.Р.** Река Амгунь и ее значение для воспроизводства запасов амурских лососей : отчет о НИР / АоТИНРО. № 94. — Хабаровск, 1950. — 78 с.
- Азбелев В.В., Лазарев М.** Некоторые итоги акклиматизации горбуши на европейском севере // Рыб. хоз-во. — 1964. — № 9. — С. 7–8.
- Берг Л.С.** Яровые и озимые расы у проходных рыб // Изв. АН СССР. — 1934. — № 5. — С. 711–732.
- Берг Л.С.** Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран : монография. — М.; Л. : АН СССР, 1948. — Ч. 1. — 467 с.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.** Экология. Особи, популяции и сообщества : монография. — М. : Мир, 1989. — Т. 1. — 477 с.
- Бирман И.Б.** Локальные стада осенней кеты в бассейне Амура // Вопр. ихтиол. — 1956. — Т. 45, № 7. — С. 158–173.

Бирман И.Б. Морские миграции и происхождение сезонных рас проходных лососей (Salmonidae) // Вопр. ихтиол. — 1981. — Т. 21, вып. 1. — С. 37–48.

Бирман И.Б. Морской период жизни и вопросы динамики стада тихоокеанских лососей : монография. — М. : Нац. рыб. ресурсы, 2004. — 172 с.

Бирман И.Б. Некоторые данные к исследованию локальных стад и расового состава камчатской кеты // Вопр. географии Камчатки. — 1964. — Вып. 2. — С. 82–87.

Бирман И.Б. О миграциях лососей в Охотском море // Изв. ТИНРО. — 1968. — Т. 64. — С. 35–42.

Бирман И.Б. Приспособительные особенности нерестовой миграции амурской кеты // Изв. ТИНРО. — 1952. — Т. 37. — С. 109–127.

Волобуев В.В., Бачевская Л.Т., Волобуев М.В., Марченко С.Л. Популяционная структура кеты *Oncorhynchus keta* континентального побережья Охотского моря // Вопр. ихтиол. — 2005. — Т. 45, № 4. — С. 489–501.

Волобуев В.В., Рогатных А.Ю., Кузищин К.В. О внутривидовых формах кеты *Oncorhynchus keta* материкового побережья Охотского моря // Вопр. ихтиол. — 1990. — Т. 30, вып. 2. — С. 221–228.

Гриценко О.Ф., Ковтун А.А., Косткин В.К. Экология и воспроизводство кеты и горбуши : монография. — М. : Агропромиздат, 1987. — 166 с.

Енютина Р.И. Амурская горбуша // Изв. ТИНРО. — 1972. — Т. 77. — С. 3–126.

Иванков В.Н. Изменчивость и внутривидовая дифференциация кеты // Гидробиол. журн. — 1970. — Т. 6, вып. 2. — С. 106–112.

Иванков В.Н. Изменчивость и микроэволюция рыб : монография. — Владивосток : ДВГУ, 1997. — 123 с.

Каев А.М. Особенности воспроизводства кеты в связи с ее размерно-возрастной структурой : монография. — Южно-Сахалинск : СахНИРО, 2003. — 288 с.

Каев А.М. Распространение осенней кеты в связи с особенностями водоносных комплексов Сахалина и Курильских островов // Чтения памяти В.Я. Леванидова. — Владивосток : Дальнаука, 2001. — Вып. 1. — С. 344–349.

Кулевская Т.Л. Распределение осенней кеты по руслу нижнего Амура в период нерестового хода в 2006 г. // Бюл. № 2 реализации “Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей”. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2007. — С. 214–218.

Куликова Н.И. Изменчивость и пути формообразования у кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) // Вопр. ихтиол. — 1972. — Т. 12, вып. 2. — С. 211–225.

Леванидов В.Я. Воспроизводство амурских лососей и кормовая база их молоди в притоках Амура // Изв. ТИНРО. — 1969. — Т. 67. — С. 3–243.

Макоедов А.Н., Коротаев Ю.А., Коротаева О.Б. Особенности темпоральной дифференциации кеты *Oncorhynchus keta* при разном уровне численности в бассейне Анадырского лимана // Биол. моря. — 2001. — Т. 27, № 4. — С. 279–285.

Островский В.И., Подорожнюк Е.В. Факторы, определяющие численность поклатной молоди осенней кеты (*Oncorhynchus keta*) р. Хор // Изв. ТИНРО. — 2009. — Т. 159. — С. 176–189.

Паренский В.А. Репродуктивное поведение нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.) // Биологические исследования лососевых. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1985. — С. 68–79.

Правдин И.Ф. Обзор исследований дальневосточных лососей // Изв. ТИНРО. — 1940. — Т. 18. — С. 1–107.

Семенченко Н.Н. Особенности физиологии этологическая структура популяции нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.) в период нереста // Биологические исследования лососевых. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1985. — С. 80–90.

Строганов Н.С. Физиологическая приспособляемость рыб к температуре среды : монография. — М. : АН СССР, 1956. — 155 с.

Шилов В.А. Физиологическая экология животных : монография. — М. : Высш. шк., 1985. — 328 с.

Яржомбек А.А., Лиманский В.В., Щербина Т.В. и др. Справочник по физиологии рыб. — М. : Агропромиздат, 1986. — 192 с.

Podorozhnyuk E.V. Prespawning mortality of fall chum salmon // Bringing the Future into Focus. — Vancouver : The wild salmon center, 2009. — P. 50.

Поступила в редакцию 17.01.11 г.