

УДК 597.553.2. 591.3 (639.211.2)

ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ПОСЛЕДСТВИЯ ВЫСОКОЧИСЛЕННОГО ПОДХОДА ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* К СЕВЕРО-ВОСТОЧНОМУ ПОБЕРЕЖЬЮ КАМЧАТКИ В 2009 ГОДУ

© 2012 г. Е. В. Есин, В. Н. Леман, Ю. В. Сорокин, С. Р. Чалов

Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии — ВНИРО, Москва

E-mail: esinevgeniy@yandex.ru

Поступила в редакцию 25.05.2011 г.

В период массового нереста горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в двух реках центральной части Карагинского залива Камчатки средняя площадь нерестового бугра, равная 0.6–0.7 м², оставалась постоянной на фоне варьирующей плотности нереста. При плотности размножающихся самок до 1.4 экз/м² нерестилища смыкания границ нерестовых бугров не наблюдалось, при плотности 1.7–1.8 экз/м² отмечалось повсеместное слияние и повторное перекапывание 20–25% бугров, при плотности более 2.0 экз/м² — сплошное перекапывание всех ранних бугров. Переполнение нерестилищ увеличивало популяционную смертность не только за счёт перекапывания бугров, но и в результате массовой преднерестовой гибели производителей и откладки икры за границами нерестилищ. В то же время не отмечены массовые заморы икры в буграх и не выявлена зависимость эмбрионально-личиночной смертности от плотности нереста. Соотношение живых и мёртвых зародышей в буграх перед их выходом из грунта составило в среднем 66%, изменяясь от 44 до 92% в зависимости от условий в местах размножения (обмеления, промерзания и заиления). Обнаружена достоверная связь между выживаемостью и гранулометрическим составом бугров, прежде всего, количеством мелких фракций.

Ключевые слова: горбуша, нерест, производители, выживаемость, зародыши, реки, Камчатка.

Горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* — один из основных объектов прибрежного промысла на Камчатке. Объёмы региональной добычи этого вида сильно меняются от года к году, так как для него характерны скачкообразные изменения численности поколений смежных лет. Периодически при особо благоприятных условиях размножения, развития и морского нагула многочисленного поколения в нерестовые реки возвращается количество производителей, превышающее ёмкость доступных нерестилищ. Переполнение нерестилищ фиксируется по снижению эффективности нереста: увеличивается доля невыметанных половых продуктов (до 40%) и не попавшей в гнёзда икры (до 60%); позднее подошедшие производители перекапывают уже сформированные бугры, в результате чего вымывается оплодотворённая икра, падает выживаемость зародышей в грунте, на нерестилищах распространяются инфекции (Семко, 1954; Смирнов, 1975; Чебанов, 1994). В конечном счёте увеличение численности производителей обычно компенсирует снижение эффективности нереста (Pritchard, 1948; Леванидов, 1964), однако известны случаи, когда после массового захода горбуши происходили заморы икры в буграх и последующая смена доминантных поколений. Так, например, пропуск более 100 млн особей горбуши в реки западной Камчатки в 1983 г. имел для популяцион-

ной системы региона катастрофические последствия (Бирман, 1985): численность поколений не-1 чётных лет не восстановилась до сих пор (Бугаев, I Шевляков, 2008).

С другой стороны, массовый нерест горбуши I увеличивает стабильность и продуктивность речных экосистем. С телами производителей в реки доставляется органическое вещество, служащее важнейшим источником биогенов для речных и I пойменных продуцентов (Wipfli et al., 1999; Mathewson et al., 2003; Chaloner et al., 2004), кормом для бентосных организмов (Chaloner, Wipfli, 2002), молоди и жилых рыб (Bilby et al., 1996; Lang et al., 2006), а также млекопитающих и птиц (Лобков, 2008). Зарегистрирована достоверная связь между количеством трупов отнерестившихся рыб и продуктивностью бентосных сообществ (Cederholm et al., 1999; Chaloner et al., 2004), а также скоростью роста молоди лососей (Wipfli et al., 2003; Lang et al., I 2006). С численностью горбуши на северо-востоке Камчатки связана динамика численности кеты (Zavagina, Shevlyakov, 2006), а также темп её роста (Хрусталёва, Леман, 2007).

В 2009 г. к побережью северо-восточной Камчатки подошло рекордное количество горбуши — более 220 млн особей (Итоги 2009). Суммарный прибрежный вылов в подзоне составил 135.2 тыс. т или около 120.5 млн особей; осталь-

Таблица 1. Общая характеристика участков проведения работ

Река, участок	Удаление участка от моря, км	Характер русла	Ширина потока* в основном русле, м
Эруваям, нижнее течение	40	Полугорное, меандрирующее с одиночными протоками	38/32
Карага, течение:			
— верхнее	40	Полугорное, разветвлённое на рукава и протоки	25/11
— среднее	29	Равнинное меандрирующее	40/н.д.
— нижнее	10	То же	55/н.д.
Оссора, среднее течение	10	Горное, с выраженными аллювиальными формами, разветвлённое на рукава и протоки	15/8

Примечание: * до черты — в августе 2009 г., после черты — в мае 2010 г.; "н.д." — нет данных.

ные производители прошли в реки. По данным КамчатНИРО, в р. Карага было пропущено на нерест около 14.0 млн особей горбуши, что в три-пять раз больше исторически учтённого максимума пропуска в данную реку (3.0—4.0 млн экз.).

Цель работы — описать феномен массового нереста горбуши и оценить последующую выживаемость её молоди в буграх перед началом ската.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор материала провели в бассейнах рек Карага и Оссора, впадающих в бухты пролива Литке. Река Карага — крупнейший водоток региона длиной 109 км с площадью водосбора 2190 км², имеющая 20 притоков длиннее 10 км, её главный приток — р. Эруваям длиной 66 км; р. Оссора — небольшой водоток длиной 34 км.

Полевые работы выполнили в два этапа: 5—14.08.2009 г. — в период завершения массового нерестового хода и начала нереста горбуши; 28.04—

07.05.2010 г. — перед выходом зародышей из грунта. Исследованные участки протяжённостью около 1 км (табл. 1, рис. 1) выбирали на основе данных аэровизуального учёта распределения горбуши, выполненного 05.08.2009 г. Участки привязывали к местам нахождения основных мигрирующих косяков и зон разной плотности нереста, что позволило отдельно учесть мигрирующую и приступившую к нересту рыбу. Весной 2010 г. на р. Карага работали только в верхнем течении, так как ниже русло вскрывается ото льда лишь во второй половине мая после начала ската горбуши.

В августе на каждом участке работ был проведён учёт численности мигрирующей, нерестующей и погибшей горбуши. Мигрантов, идущих лентами вдоль берегов, просчитывали визуально в светлое и тёмное (с искусственным освещением) время суток одновременно три наблюдателя, показания которых усреднялись с точностью ±5 экз/мин. Мёртвых рыб ("снёнку") учитывали на отмелях и осушенных косах, в экземплярах на 1 погонный

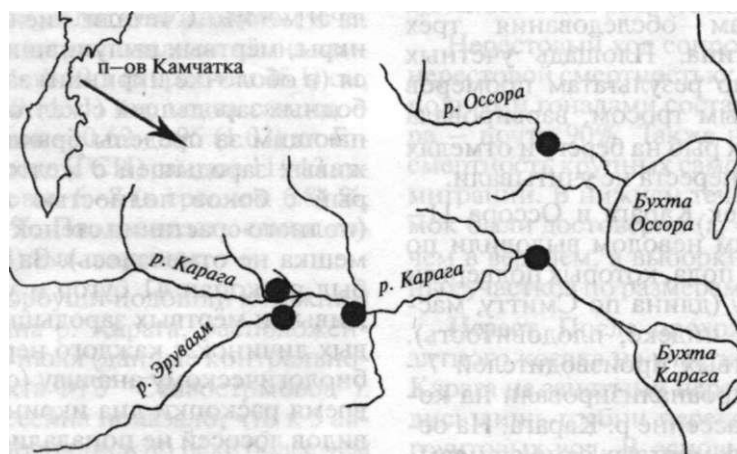


Рис. 1. Схема расположения участков проведения работ (*).

Таблица 2. Число раскопанных бугров и суммарное число учтённых живых и мёртвых зародышей горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* на нерестилищах разных типов

Участок реки	Руслевая форма	Тип нерестилища	Участок нерестилища	
			медиадь	рипаль
Эруваям, нижнее течение	Основное русло	Типичное	3(2103)	3 (995)
		Факультативное	3 (1368)	2(1820)
Карага, верхнее течение	Основное русло Крупный рукав Протока	Типичное	5 (462)	
		Факультативное	3(1188)	2 (498)
			2 (-)	2 (-)
Оссора, среднее течение	Основное русло Крупный рукав	Типичное	3 (680)	3 (1930)
		Факультативное	3 (2322)	2 (982)
		Типичное	4(1720)	2(510)

Примечание: за скобками — число бугров, шт.; в скобках — число зародышей, экз.

метр (экз/пм) берега основного русла и проток, причём рыбу, оставленную на берегу браконьерами, не учитывали. К нерестящимся рыбам относили производителей, участвующих в рытье гнёзд и вымете половых продуктов, удерживающихся более 10–15 мин на месте, участвующих в образовании нерестовых пар и проявляющих агрессию по отношению к другим производителям.

Подсчёт производителей проводили на нерестилищах трёх типов. К первому типу относили участки основного русла и крупных рукавов перед гребнями перекатов (начало переката и так называемое "охвостье" плёса), где происходит инфильтрация речного потока в дно (даунвеллинг). Такие нерестилища можно считать типичными, так как горбуша занимает их в первую очередь и при небольших подходах (Леман, 2003). Ко второму типу, факультативным нерестилищам, относили участки плёсов с горизонтальной фильтрацией воды в поверхностном слое грунта. К третьему типу относили нерестилища, расположенные в небольших пойменных протоках. Итоговую плотность нереста (экз/м²) на каждом участке рассчитывали по результатам обследования трёх нерестилищ каждого типа. Площадь учётных площадок, оценённая по результатам промеров рулетками и размеченным тросом, варьировала от 300 до 700 м². Мёртвых рыб на берегу и отмелях при расчётах плотности нереста не учитывали.

В нижнем течении рек Карага и Оссора 11–13.08.2009 г. 15-метровым неводом выловили по 35 экз. горбуши каждого пола, которых подвергли биологическому анализу (длина по Смитту, масса, гонадосоматический индекс, плодовитость). Такие же выборки мёртвых производителей 7–11.08.2009 г. собрали и проанализировали на косах четырёх участков в бассейне р. Карага. На основании данных по числу мёртвых самок с невыметанными половыми продуктами оценили преднерестовую гибель горбуши.

Выживаемость (%) молоди горбуши к моменту, предшествующему выходу из грунта, оценили следующей весной по соотношению числа живых и мёртвых (включая невылупившихся) зародышей. Раскопку бугров проводили на свободных ото льда отмелях (в рипали) и вблизи стрежня (в медиади) на глубине 0.10–0.45 м. Ниже бугра устанавливали ловушку из рабицы с ячейей 1 мм и шириной входного отверстия 0.8 м. Ловушку растягивали на вбитых в грунт фильтрационных трубках, по уровню в которых дополнительно определяли наличие и интенсивность даунвеллинга (Леман, Кляшторин, 1987). Площадку перед ловушкой перекапывали лопатами до глубины 0.4 м, причём перекапываемая площадь дна, равная в среднем 0.8 м², превышала среднюю площадь нерестового бугра горбуши, оценённую в августе 2009 г. Вымываемые во время раскопки бугра икринки, личинки и пустые оболочки сносились потоком в ловушку. Визуально оценённая уловистость ловушки (отношение числа учтённых в ловушке личинок к сумме учтённых и снесенных мимо ловушки) на всех участках составила 91–94%. Считали число неоплодотворённой икры, мёртвых вылупившихся и невылупившихся (в оболочке икринки) зародышей, живых свободных зародышей с желточным мешком, выступающим за пределы брюшной полости, а также живых зародышей с желточным мешком, который с боков полностью закрыт стенками тела (полного срастания стенок тела ниже желточного мешка не отмечалось). За время весенних работ был раскопан 41 бугор и учтено более 16.5 тыс. живых и мёртвых зародышей (табл. 2), по 35 живых личинок с каждого нерестилища подвергали биологическому анализу (суммарно 315 экз.). Во время раскопки дна икринки и личинки прочих видов лососей не попадались.

Повсеместный нерест горбуши позволил оценить разницу выживаемости зародышей в буграх

на соседних типичных и факультативных нерестилищах. Выбрали два участка основного русла рек Эруваям и Оссора, где в августе 2009 г. была зарегистрирована соответственно минимальная и максимальная плотность нереста. Вскрытие нерестовых бугров провели в медиали и рипали на четырёх поперечных створах, проходящих параллельно гребню переката на разном от него удалении (по восемь бугров на каждом участке).

Для выявления зависимости выживаемости зародышей от фракционного состава нерестового фунта непосредственно в местах раскопки отбирали пробы из поверхностного слоя донных отложений толщиной 0.2 м: шесть проб — из основного русла р. Эруваям, две — из р. Карага, четыре — из основного русла р. Оссора и две — из её рукава (всего 14 проб). Из проб грунта изымали камни объёмом крупнее 100 мм, оставшуюся часть объёмом 3.5 л после просушки сортировали набором сит на шесть фракций: крупная галька (50–100 мм), средняя галька (20–50 мм), мелкая галька и гравий (2–20 мм), мелкий гравий (1–2 мм), песок (0.1–1.0 мм), ил и пыль (<0.1 мм) (Константинов, 1986). Для каждой пробы рассчитали процентное содержание каждой фракции по массе и средний диаметр частиц по формуле $d = 0.01 \sum d_i p_i$, где d_i — средний диаметр i -той фракции (крупную и среднюю гальку промеряли поштучно штангенциркулем), мм; P_i — содержание i -той фракции, % по массе.

Статистическая обработка материала выполнена в программе Statsoft Statistica 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Нерестовый ход. В бухтах Карага и Оссора горбуша появилась в уловах ставных неводов в начале июля. Пик хода в устьях рек пришёлся на III декаду июля, отдельные особи ловились до середины августа; в целом сроки хода в 2009 г. не отличались от среднесезонных. За путину в б. Карага было выловлено 7.32 тыс. т горбуши, в б. Оссора — 6.25 тыс. т. Размеры производителей в нижнем течении обследованных рек не различались: длина самцов варьировала от 38.1 до 59.5 (в среднем 45.1) см, самок — от 39.5 до 53.0 (43.1) см; масса самцов — 0.85–2.50 (1.42) кг, самок — 0.62–1.95 (1.03) кг. Гонadosоматический индекс (ГСИ) самцов 11–13 августа находился на уровне 6–8 (в среднем 6.8) %, самок — 12–16 (14.3) %. Плодовитость самок составила 1.07–1.70 (1.34) тыс. икринок.

Отдельные особи горбуши подошли к нижним нерестилищам бассейна р. Карага, расположенным в 15 км от устья, 6 июля (данные контрольно-наблюдательного пункта ФГУ "Севострыбвод"). Авиабследование бассейна показало, что к 5 августа производители поднялись по реке более чем на 40 км. Вся акватория главной реки и её притоков выше 15 км от устья была заполнена нерестя-

щейся рыбой, а к месту слияния рек Эруваям и Карага подошёл основной косяк горбуши длиной более 6 км. Рыба поднималась вверх вдоль обоих берегов сплошными лентами шириной около 1 м. Круглосуточно отдельные особи покидали транзитный косяк и приступали к нересту. По стрежню реки вдалеке от берегов и через небольшие боковые протоки, где повсеместно шёл нерест, мигрировали лишь отдельные особи. В дневные часы 5 августа была зарегистрирована наибольшая за период наблюдений интенсивность хода: поперечное сечение основного русла р. Эруваям шириной 38 м за 1 мин пересекало 400 экз. горбуши, в р. Карага шириной 25 м — 435 экз. По мере прохождения косяка интенсивность хода падала: 7 августа в р. Карага она составила 150 экз/мин, 8 августа — всего 65 экз/мин. При наступлении сумерек косяк почти остановливался, активность анадромной миграции ночью (около 22 ч) 5–6 августа составляла 60 экз/мин, позже — 30 экз/мин. Расчёты показывают, что в верхнее течение бассейна за 4 сут. прошло более 1.7 млн производителей. В 10 км ниже по течению 9 августа интенсивность дневного хода снизилась ещё в 1.5 раза и составила 45 экз/мин, а в нижнем течении 11 августа днём поднималось 30 экз/мин.

В р. Оссора на участке в 10 км от устья 13 августа была зарегистрирована интенсивность хода, приближающаяся к максимальным показателям, отмеченным ранее в р. Карага: в дневные часы — 385 экз/мин, после наступления сумерек — около 40 экз/мин. Такая динамика хода мигрантов может косвенно указывать на ещё одну волну захода горбуши.

Все прибрежные косы рек в период работ были завалены трупами горбуши — местами до 8–11 экз/пм. В нижнем течении рек среднее число "снёнки" достигало 2.9–5.7 экз/пм. В реках Эруваям и Карага, выше их слияния, несмотря на примерно равную интенсивность хода по обоим руслам, число "снёнки" по берегам 8 августа различалось в два раза (табл. 3).

Нерестовый ход сопровождался высокой преднерестовой смертностью: в р. Карага доля трупов с полными гонадами составляла 60–70%, в р. Оссора — почти 90%. Также наблюдалась выборочная смертность крупных самок на более ранних этапах миграции. В нижнем течении р. Карага трупы самок были достоверно ($\chi^2 = 2.08, p < 0.05$) крупнее, чем в верхнем, а выборки "снёнки" самцов с разных участков по размерам не различались (табл. 3).

Нерест. После прохождения основного транзитного косяка на участке слияния рек Эруваям и Карага не занятыми нерестящимися рыбами остались лишь гребни перекатов и места с выходами грунтовых вод. В основных руслах нерест шёл в три–четыре раза интенсивнее, чем в боковых пойменных протоках, а ключи и лимнокрены пустова-

Таблица 3. Число и длина (АС) мёртвых производителей горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* на прибрежных косах рек

Река, участок	Число рыб, экз/пм		Длина, мм	
	Основное русло	Протоки	самок	самцов
Эруваам, нижнее течение	0.5	—	39-50 (45.6)	40-59 (47.5)
Карага, течение:				
— верхнее	1.1	1.0	40-50 (45.5)	41-61 (47.6)
— среднее	2.1	0.5	39-50 (45.5)	39-59 (47.2)
— нижнее	2.9	-	39-53 (46.7)	39-59 (47.9)
Оссора, среднее течение	5.7	1.9	—	—

Примечание: за скобками — пределы варьирования показателя, в скобках — среднее значение.

Таблица 4. Средняя плотность производителей горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* на нерестилищах разных типов

Река, участок	Русловая форма	Тип нерестилища	Плотность, экз/м ²	
			оба пола	самки
Эруваам, нижнее течение	Основное русло	Типичное	4.3	1.4
		Факультативное	3.5	1.2
	Протока		1.0	0.3
Карага, течение:	Основное русло	Типичное	5.0	1.8
		Крупный рукав	5.0	1.7
	Протока		1.5	0.5
— среднее	Основное русло	Типичное	2.3	0.8
		Факультативное	1.7	0.6
Оссора, среднее течение	Основное русло	Типичное	6.0	3.0
		Факультативное	3.6	1.8
	Рукав	Типичное	6.8	3.4
		Факультативное	5.5	2.6
Протока		1.2	0.6	

ли. По ходу течения плотность нереста снижалась, в среднем течении р. Карага, в 10 км ниже устья р. Эруваам, она была ниже, чем в верхнем течении, в 2.5 раза. В нижнем течении, в 10 км от моря, нерест не отмечен. Самок горбуши в р. Карага было почти в три раза меньше самцов. В среднем течении р. Оссора плотность нереста, как и интенсивность анадромной миграции, была чрезвычайно высока: на 1 м² типичных нерестилищ основного русла приходилось пять—восемь, а в рукавах — до десяти производителей. Интенсивность нереста на плёсах была ниже в 1.5 раза, а в небольших пойменных протоках — в 5 раз. Соотношение полов на нерестилищах было близко к 1 : 1 (табл. 4).

При плотности нерестящихся самок до 1.4 экз/м² они рыли гнёзда на глубине не менее 0.15—0.20 м, на участках с низким берегом и отлогим дном бугры начинались на удалении 1.5—2.0 м от уреза воды. При плотности самок 1.7 экз/м² нерестящиеся особи подкапывали грунт вдоль уреза, бугры выходили с отмелей на осушенный галечник. Наблюдался вымет половых продуктов на дно в небольших пойменных водоёмах и пересыхающих протоках. При плотности больше 2.0 экз/м² абортный нерест шёл повсеместно. Помимо этого повсюду на сухих косах встречались бугры, построенные во время кратковременного подъёма уровня воды.

Таблица 5. Выживаемость в буграх горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* на нерестилищах разных типов, %

Участок реки	Русловая форма	Тип нерестилища	Участок нерестилища	
			медиаль	рипаль
Эруваям, нижнее течение	Основное русло	Типичное	53	72
		Факультативное	44	53
Карага, верхнее течение	Основное русло	Типичное	56	
	Крупный рукав	Факультативное	49	45
	Протока		0	0
Оссора, среднее течение	Основное русло	Типичное	85	81
		Факультативное	92	85
	Крупный рукав	Типичное	65	51

Выживаемость молоди в буграх. В период вскрытия бугров вся живая молодь вылупилась из икры, но ещё оставалась в грунте; температура воды в реках не поднималась выше 1.5°C. При раскопке грунта пойменных протоков и рипали основного русла рек Карага и Оссора, где при плотности самок 1.7 экз/м² и более нерест шёл на минимальных глубинах, было обнаружено, что бугры в протоках и на прибрежных отмелях зимой полностью обсохли. Ширина поверхностного потока в русле р. Карага сократилась по сравнению с периодом нереста на 14 м. Обсохшая часть русла 30 апреля была закрыта 2-метровой толщей снега, грунтовые воды в горизонте гнёзд горбуши на обсохших нерестилищах заканчивались на удалении около 2 м от уреза воды. Далее галька на глубине 0.2–0.3 м была сухой, т.е. гнёзда в буграх в прибрежной полосе шириной 12 м и в пойменных протоках полностью обсохли или промёрзли. В среднем течении р. Оссора русло обсохло на 3.5 м от каждого берега. Таким образом, нерест в прибрежной полосе оказался неэффективным. На непересохших нерестилищах доля живых зародышей в бассейне р. Карага составила 44–72%, в р. Оссора — 51–92%. В реках Карага и Оссора доля выживших зародышей в буграх центральной части русел была выше, чем на прибрежных отмелях, в р. Эруваям — наоборот (табл. 5).

В основном русле р. Эруваям сразу выше гребня переката в конце участка даунвеллинга доля выжившей молоди в буграх составила в среднем 51%. В центральной части "охвостья" плёса на участке наиболее интенсивной инфильтрации выживаемость достигла 74%. На плёсе выше границы даунвеллинга, где горбуша при небольших подходах не нерестится, выживаемость была ниже — 49%. В это же время в р. Оссора сразу перед гребнем переката выживаемость горбуши составила 87%, а в центральной части типичного нерестилища она оказалась ниже — 80%, на плёсе выживаемость составила 88% (рис. 2).

Примечательно, что плотность залегания зародышей (живых и мёртвых суммарно) в грунте не коррелировала с плотностью нереста. Максимальная концентрация зародышей, равная 1138 экз/м², была отмечена на нерестилище в

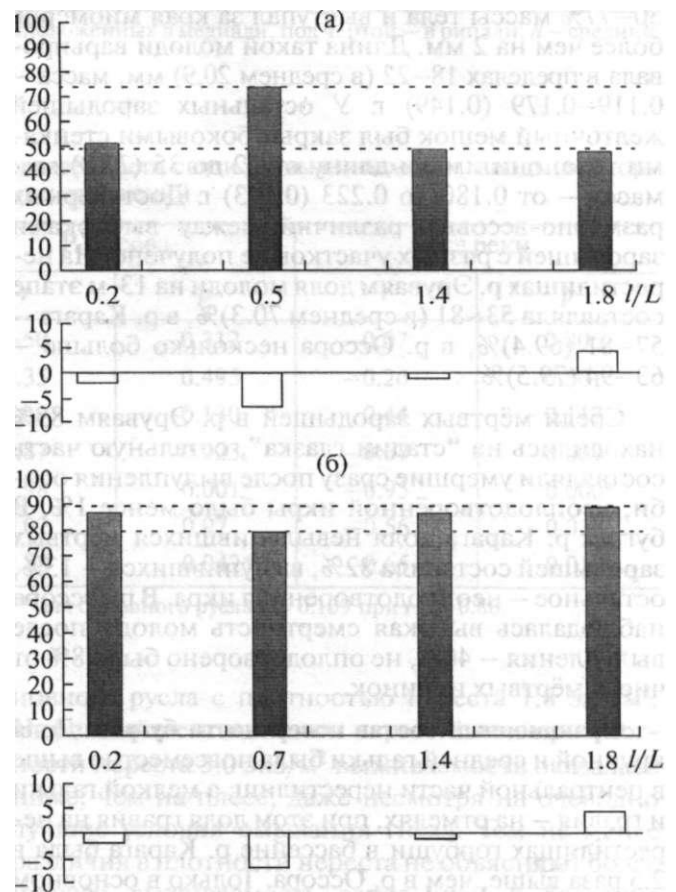


Рис. 2. Средняя выживаемость (•) зародышей горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в фунте по продольному разрезу, пройденному вверх по течению от гребня переката (I/L — отношение расстояния до переката к ширине русла), % и величина гидростатического напора в точках разреза (•), мм: а — р. Эруваям, б — р. Оссора.

прибрежье плёса р. Эруваям, где плотность производителей была минимальной. В рукаве р. Карага с высокой плотностью нереста, но низкой выживаемостью зародышей оценённая концентрация зародышей в грунте составила 312–495 экз/м². В р. Оссора средняя плотность в буграх на перекате была 760 экз/м², а на плёсе с относительно низкой плотностью нереста — 792 экз/м².

Качественный состав зародышей перед выходом из грунта. Выкопанная из бугров живая молодь по классификации этапов развития Смирнова (1975) находилась на 12–13-м этапах. Разнокачественные зародыши хорошо различались по поведению и объёму желточного мешка. Недавно вылупившаяся молодь вела себя пассивно: не проявляла реакцию на свет и не пыталась углубиться в грунт бугра; попадая на поток, она сносила головой вниз по течению, вяло подрабатывая хвостовым плавником. Поздние зародыши при раскопке бугра стремились укрыться в межгалечном пространстве, а попадая на поток, активно всплывали к поверхности, чтобы вдохнуть воздух. У пассивной молодежи желточный мешок составлял 50–77% массы тела и выступал за края миомеров более чем на 2 мм. Длина такой молодежи варьировала в пределах 18–22 (в среднем 20.9) мм, масса — 0.119–0.179 (0.149) г. У остальных зародышей желточный мешок был закрыт боковыми стенками тела; они имели длину от 22 до 35 (27.8) мм, массу — от 0.180 до 0.223 (0.193) г. Достоверных размерно-весовых различий между выборками зародышей с разных участков не получено. На нерестилищах р. Эруваям доля молодежи на 13-м этапе составляла 53–81 (в среднем 70.3)%, в р. Карага — 57–81 (69.4)%, в р. Оссора несколько больше — 63–94 (79.5)%.

Среди мёртвых зародышей в р. Эруваям 85% находились на "стадии глазка", остальную часть составляли умершие сразу после вылупления особи, неоплодотворённой икры было менее 1%. В буграх р. Карага доля невылупившихся мёртвых зародышей составила 82%, вылупившихся — 13%, остальное — неоплодотворённая икра. В р. Оссора наблюдалась высокая смертность молодежи после вылупления — 40%, не оплодотворено было 8% от числа мёртвых икринок.

Фракционный состав поверхности бугров. Доля крупной и средней гальки была повсеместно выше в центральной части нерестилищ, а мелкой гальки и гравия — на отмелях, при этом доля гравия на нерестилищах горбуши в бассейне р. Карага была в 2.5 раза выше, чем в р. Оссора. Только в основном русле р. Эруваям доля песка и ила была выше на стрежне. Этот факт объясняет более низкую выживаемость зародышей на стрежне в этой реке (на всех остальных участках, напротив, выживаемость на стрежне была выше, чем на других участках). Также следует отметить, что в р. Оссора, где, не-

смотря на переполнение нерестилищ, выживаемость была в среднем на 25% выше по сравнению с реками Карага и Эруваям, доля ила и пыли в донных отложениях была на порядок ниже. В р. Карага, где отмечалась самая низкая выживаемость зародышей, ила и пыли в грунте было больше всего. В р. Оссора падение выживаемости в рукаве более чем на 25% по сравнению с основным руслом коррелирует с увеличением доли песка в буграх в 1.5–2.0 раза (табл. 6).

ОБСУЖДЕНИЕ

В августе 2009 г. через поперечное сечение рек Карага и Оссора в период наиболее активного нерестового хода поднималось 347–401 тыс. экз.1 горбуши. Аномально интенсивный ход сопровождался массовой преднерестовой гибелью производителей и переполнением большинства возможных мест нереста. Повторного перекапывания бугров не наблюдалось² лишь при плотности нереста самок до 1.4 экз/м² нерестилища (плёсы р. Эруваям, пойменные протоки). Бугры в этом случае занимали отдельные участки дна длиной от 0.9 до 1.2 м в зависимости от скорости течения и имели выраженные границы из галечной отсыпки. Индивидуальная нерестовая площадь самок (площадь бугра) составляла 0.6–0.7 м², что в 2.5–3.0 раза меньше площади, оценённой для камчатской горбуши другими авторами (Кузнецов, 1928; Семко, 1939; Смирнов, 1975), и близко к аналогичному показателю у североамериканской горбуши (Wells, McNeil, 1970; Bjornn, Reiser, 1991). При плотности самок 1.7–1.8 экз/м² (р. Карага, плёсы р. Оссора) отдельные нерестовые ямы, бугры и намывные гребни на нерестилищах сливались в единую нерестовую площадь, занимающую всю поверхность дна и даже выходящую на галечные отмели, которые впоследствии оказались осушенными. Перекапывание уже сформированных гнёзд происходило в 20–25% случаев³, остальные бугры сливались лишь краями. На участках с плотностью нереста более 2.0 экз/м² (р. Оссора, рукава р. Карага) самки конкурировали за нерестовые площадки и нерестовали поочередно, в результате чего наблюдалось постоянное тотальное перекапывание готовых бугров, а по дну шёл дрейф из вымытой оплодотворённой икры интенсивностью от 2.5 (рукав р. Карага) до 4.9 (р. Оссора) икринок на м³/с

Массовой гибели зародышей, оказавшихся закопанными в грунт медиали основных русел и крупных рукавов, не произошло. По нашим оценкам, смертность на непересохших нерестилищах составила от 8 до 56 (в среднем 34) %. На западной Камчатке смена доминантных поколений при переполнении нерестилищ сопровождается повсеместной гибелью более 90% зародышей (Бирман,

Таблица 6. Фракционный состав бугров горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* на разных нерестилищах, %

Фракции, мм	Р. Эруваям			Р. Карага		Р. Оссора		
	перекат	"охвостье" плёса	плёс	перекат	рукав	перекат	плёс	рукав
50-100	37.9	36.4	41.4	28.7	25.7	38.5	43.0	52.0
	35.0	31.0	40.5	н.д.	н.д.	32.5	40.5	49.0
20-50	27.1	26.1	29.1	29.5	25.5	27.7	27.7	29.9
	24.0	22.3	27.3	н.д.	н.д.	28.3	26.5	28.3
2-20	22.6	28.1	19.0	29.9	35.3	29.5	26.4	9.77
	30.3	36.7	20.4	н.д.	н.д.	32.8	26.0	12.2
1-2	5.1	5.2	5.2		6.4	2.2	1.4	4.6
	6.2	6.4	5.6	н.д.	н.д.	4.1	4.2	5.4
0.1-1.0	5.3	3.4	4.2	4.0	5.0	1.9	1.3	3.5
	3.5	3.0	4.9	н.д.	н.д.	2.1	2.5	4.9
<0.1	1.6	0.8	1.1	1.7	2.1	0.2	0.2	0.3
	1.0	0.6	1.3	н.д.	н.д.	0.2	0.3	0.2
<i>a</i>	36.179	29.898	33.659	28.375	27.060	27.323	27.057	40.897
	30.046	26.079	35.278	н.д.	н.д.	28.513	29.112	40.493

Примечание: над чертой — средние значения для нерестилищ, расположенных в медали, под чертой — в рипали; *d* — средний диаметр частиц; "н.д." — нет данных.

Таблица 7. Коэффициент корреляции (r) и вероятность достоверности связи (p) выживаемости зародышей горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и фракционного состава донных отложений

Фракция, мм	Р. Эруваям		Р. Оссора		Все реки	
	r	P	r	P	r	P
50-100	-0.83	0.041	-0.50	0.312	-0.07	0.805
20-50	-0.80	0.056	-0.35	0.495	-0.20	0.501
2-20	0.89	0.017	0.69	0.130	0.44	0.117
1-2	0.59	0.218	-0.87	0.023	-0.67	0.009
0.1-1.0	-0.95	0.004*	-0.98	0.001*	-0.95	0.000*
<0.1	-0.96	0.002*	0.02	0.97	-0.56	0.036
<i>d</i>	-0.99	0.001*	-0.83	0.042**	-0.65	0.012

Примечание, *d* — средний диаметр частиц; * вероятность <0.05, ** для основного русла $p = 0.139$ при $r = -0.86$.

1985), в то время как при небольшой плотности нереста отмечается гибель всего 2—3% зародышей (Семко, 1939). В реках южной Аляски смертность горбуши до выхода из фунта может колебаться от 5 (Mergel, 1962) до 99% (McNeil, 1966).

Зависимость между выживаемостью зародышей и плотностью нереста в бассейнах рек Карага и Оссора проявлялась лишь локально, при сравнении отдельных нерестилищ на одном участке. Так, в среднем течении р. Оссора при плотности нереста 3.4 самок/м² выживаемость зародышей в рукаве оказалась в 1.5 раза ниже, чем на плёсе ос-

новного русла с плотностью нереста 1.8 экз/м². На ближайшем типичном нерестилище при плотности нереста 3.0 экз/м² выживаемость оказалась ниже, чем на плёсе, даже несмотря на очевидно лучшие условия омывания гнёзд. Тем не менее различия в плотности нереста не объясняют более низкую выживаемость зародышей в бассейне р. Карага. Достоверной зависимости между параметрами не получено (коэффициент корреляции равен 0.4). Зависимость между выживаемостью и плотностью залегания зародышей в грунте также не установлена. Вероятно, число попавших в ло-

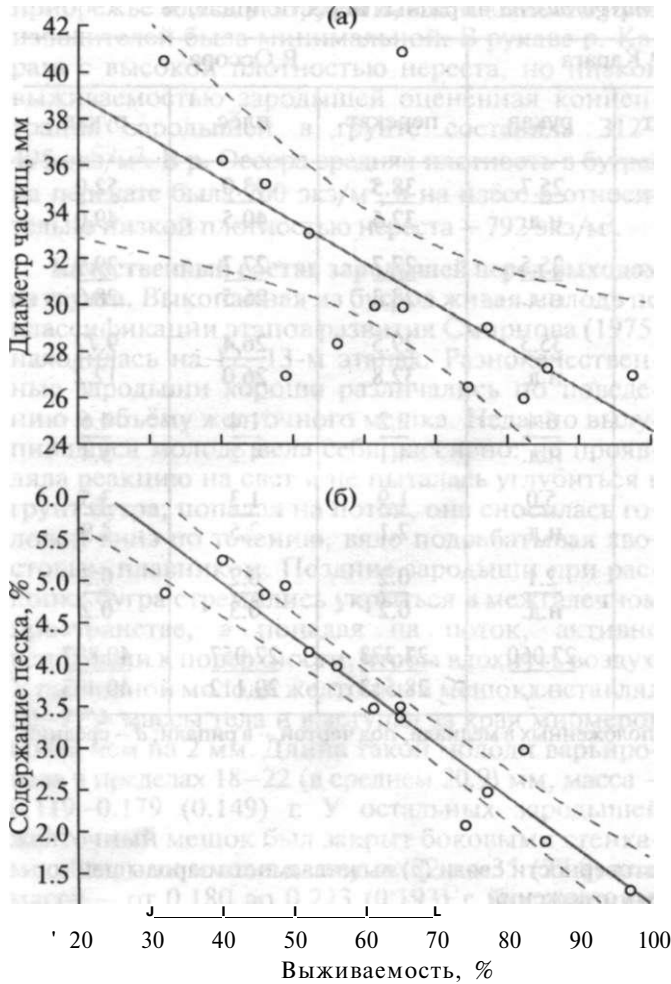


Рис. 3. Выживаемость (—) зародышей горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в зависимости от среднего диаметра частиц (а) и доли песка (б) в поверхности нерестовых бугров;

(- -) — границы доверительного интервала.

вшуку зародышей, прежде всего, зависит от места раскопа (раскоп мог захватить нерестовые гнёзда лишь частично), а уже затем от реальной плотности зародышей в грунте.

Достоверная связь обнаружена между выживаемостью и гранулометрическим составом бугров. На всех обследованных нерестилищах доля выживших зародышей зависела от содержания песка в грунте, а на нерестилищах р. Эруваям — также от содержания ила и среднего диаметра частиц, так как ила в грунте было на порядок больше, чем в грунте р. Оссора (табл. 7, рис. 3). Многомерный коэффициент корреляции регрессионной зависимости выживаемости зародышей от доли разных фракций донных отложений составил 0.98 при $F = 57.40$ и $p = 0.0003$. Стандартная ошибка предсказания выживаемости равна 2.5%.

Согласно современным представлениям оптимальная плотность нереста горбуши, обеспечивающая устойчиво высокий многолетний вылов, различна не только для разных регионов, но и для ближайших рек, т.е. для регулирования промысла необходима оценка площади доступных нерестилищ и оптимальной плотности нереста в каждом бассейне с учётом особенностей популяционной структуры вида (Гриценко, 2002). Пропуск более 100 млн экз. горбуши в реки северо-восточной Камчатки в 2009 г. повлёк за собой массовую преднерестовую гибель потенциально доступных для промысла рыб и переполнение нерестилищ. Между тем катастрофических популяционных последствий пропуск не имел, а экосистемная роль массового захода горбуши настолько высока, что может положительно повлиять на устойчивость величины вылова прочих промысловых видов (Michael, 1995; Zavarina, Shevlyakov, 2006). В последнее время всё большую популярность приобретает гипотеза, в соответствии с которой оптимум пропуска горбуши, рассчитываемый из потребностей воспроизводства вида, значительно ниже величины пропуска, диктуемого потребностями экосистем.

ВЫВОДЫ

1. "Рунный" ход и переполнение нерестилищ горбуши сопровождалось массовой преднерестовой гибелью производителей, среднее число "снёнки" на прибрежных косах рек на удалении 10–30 км от моря составило 2.1–5.7 экз/пм. На ранних этапах анадромной миграции наблюдалась выборочная смертность более крупных самок.

2. Индивидуальная площадь нереста самок горбуши вне зависимости от плотности рыб на нерестилищах составляла 0.6–0.7 м², т.е. переполнение нерестилищ не сказывалось на размере нерестовой площадки. Перекапывание ранних бугров началось при плотности самок на нерестилищах более 1.4 экз/м². Максимальная зарегистрированная плотность нереста самок составила 3.4 экз/м².

3. Массовой гибели зародышей горбуши в грунте после переполнения нерестилищ не произошло. Выживаемость на разных участках составила от 44 до 92 (в среднем 66) %. Достоверной связи между выживаемостью и плотностью нереста не выявлено, сокращение доли выживших зародышей наблюдалось лишь в местах нереста трёх и более самок на 1 м².

4. Получена достоверная связь между выживаемостью зародышей перед выходом из грунта и долей в буграх песка и ила.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бирман И.Б. 1985. К вопросу о факторах, определяющих эффективность воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*.

- rhynchus gorbuscha* (Walb.) (Salmonidae) в районах все-ления // Вопр. ихтиологии. Т. 25. Вып. 3. С. 410–414.
- Бугаев А.В., Шевляков Е.А. 2008. Флюктуации численности горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* западного и восточного побережий Камчатки на рубеже XX и XXI веков. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО, 12 с.
- Гриценко О.Ф. 2002. Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел). М.: Изд-во ВНИРО, 247 с.
- Итоги лососевой путины 2009 года. 2009. КамчатНИРО. (<http://www.kamniro.ru/kniro32/putina/20091201salmon/20091201salmon.html>)
- Константинов А.С. 1986. Общая гидробиология. М.: Высш. шк., 472 с.
- Кузнецов И.И. 1928. Некоторые наблюдения над размножением амурских и камчатских лососей // Изв. Тихоокеан. науч.-промысл. станции. Т. 2. Вып. 3. 196 с.
- Леванидов В.Я. 1964. О связи между плотностью заполнения нерестилищ и эффективностью нереста амурских лососей // Изв. ТИНРО. Т. 55. С. 65–74.
- Леман В.Н. 2003. Экологическая и видовая специфика нерестилищ тихоокеанских лососей р. *Oncorhynchus* на Камчатке // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 2. С. 12–34.
- Леман В.Н., Кляшторин Л.Б. 1987. Оценка состояния нерестилищ тихоокеанских лососей. Методические указания. М.: Изд-во ВНИРО, 20 с.
- Лобков Е.Г. 2008. Птицы в экосистемах лососевых водоемов Камчатки. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 96 с.
- Семко Р.С. 1939. Камчатская горбуша // Изв. ТИНРО. Т. 16. С. 1–134.
- Семко Р.С. 1954. Запасы западнокамчатских лососей и их промысловое использование // Там же. Т. 41. С. 3–109.
- Смирнов А.М. 1975. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М.: МГУ, 335 с.
- Хрусталёва А.М., Леман В.Н. 2007. Межгодовая изменчивость линейно-весовых показателей, возрастной структуры и темпа роста кеты *Oncorhynchus keta* и факторы, на неё влияющие (бассейн р. Большая, западная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 3. С. 380–388.
- Чебанов Н.А. 1994. Поведенческие механизмы плотностной регуляции у тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* в нерестовый период. 2. Анализ результатов полевых экспериментов с производителями горбуши *O. gorbuscha* // Там же. Т. 34. № 4. С. 526–533.
- Bilby R.E., Fransen B.R., Bisson P.A. 1996. Incorporation of nitrogen and carbon from spawning coho salmon into the trophic system of small streams: evidence from stable isotopes // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 53. № 1. P. 164–173.
- Bjornn T.C., Reiser D.W. 1991. Habitat requirements of salmonids in streams // Influences of forest and rangeland management on salmonid fishes and their habitats / Ed. Meehan W.R. Amer. Fish. Soc. Spec. Publ. № 19. P. 83–138.
- Cederholm C.J., Kunze M.D., Murota T., Sibatani A. 1999. Pacific salmon carcasses: essential contribution of nutrients and energy for aquatic and terrestrial ecosystems // Fisheries. V. 24. № 10. P. 6–15.
- Chaloner D.T., Wipfli M.S. 2002. Influence of decomposing Pacific salmon carcasses on macroinvertebrate growth and standing stock in southeastern Alaska streams // J. N. Amer. Benth. Soc. V. 21. P. 430–442.
- Chaloner D.T., Lamberti G.A., Merritt R. W. et al. 2004. Variation in responses to spawning Pacific salmon among three south-eastern Alaska streams // Freshwat. Biol. V. 49. № 5. P. 587–599.
- Lang D.W., Reeves G.H., Hall J.D., Wipfli M.S. 2006. The influence of fall-spawning coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) on growth and production of juvenile coho salmon rearing in beaver ponds on the Copper River Delta, Alaska // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 63. № 4. P. 917–930.
- Mathewson D.D., Hocking M.D., Reimchen T.E. 2003. Nitrogen uptake in riparian plant communities across a sharp ecological boundary of salmon density // BMC Ecol. V. 3. № 4. (<http://www.biomedcentral.com/1472-6785/3/4>)
- McNeil W.J. 1966. Effect of the spawning bed environment on reproduction of pink and chum salmon // US Fish. Wild. Serv. Fish. Bull. V. 65. № 2. P. 495–523.
- Merrell T.R. 1962. Freshwater survival of pink salmon at Sashin Creek, Alaska // Symp. Pink Salmon. Inst. Fish. Univ. B.C. Vancouver. P. 59–72.
- Michael J.H. 1995. Enhancement effects of spawning pink salmon on stream rearing juvenile coho salmon: managing one resource to benefit another // Northwest Sci. V. 69. № 2. P. 228–233.
- Pritchard A.L. 1948. Efficiency natural propagation of the pink salmon (*Oncorhynchus gorbushd*) in McClinton creek // J. Fish. Res. Board Can. V. 12. № 5. P. 224–236.
- Wells R.A., McNeil W.J. 1970. Effect of quality of spawning bed on growth and development of pink salmon embryos and alevins // US Fish Wild. Serv. Spec. Sci. Rept. Fish. № 616. P. 1–6.
- Wipfli M.S., Hudson J.P., Chaloner D.T., Caouette J.P. 1999. Influence of salmon spawner densities on stream productivity in Southeast Alaska // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 56. № 9. P. 1600–1611.
- Wipfli M.S., Hudson J.P., Caouette J.P., Chaloner D.T. 2003. Marine subsidies in freshwater ecosystems: salmon carcasses increase the growth rates of stream-resident salmonids // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 132. P. 371–381.
- Zavarina L.O., Shevlyakov E.A. 2006. About the influence of pink salmon on the dynamics of chum salmon abundance in the west and north-east coasts of Kamchatka // PIC-ES/GLOBES Symp. "Climate variability and ecosystem impacts on the North Pacific: a basin-scale synthesis". Honolulu, USA. P. 35.