



Серия «Науки о Земле»
2008. Т. 1, № 1. С. 43–55

Онлайн-доступ к журналу:
<http://isu.ru/izvestia>

ИЗВЕСТИЯ
Иркутского
государственного
университета

УДК 597. 08. 591. 591. 5. 6.

Типология нерестилищ по элементам гидрологии, гидрохимии и геоморфологии у разных видов тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus*

Базаркин В. Н. (bazarkin@iver.as.khab.ru)

Аннотация. На примере Камчатского региона, где наиболее массово воспроизводятся все шесть видов тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus*, выделены по комплексу абиотических условий основные типы нерестилищ и межвидовые различия воспроизводства лососей на них. Для нерестилищ разных видов классифицируются данные по термическому, кислородному режиму, особенностям гидрологии, гидрохимии и геоморфологической локализации.

Ключевые слова: Камчатский регион, тихоокеанские разновидности лосося, межвидовые различия, классификация.

Введение

На азиатском побережье Тихого океана обитают шесть видов тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus*, которые воспроизводятся в реках побережья от севера Берингова моря до юга Приморья. Одним из регионов, уникальных по совокупности генофонда популяций диких лососей рода *Oncorhynchus*, а также других лососеобразных рыб семейств *Salmonidae* и *Thymallidae*, является полуостров Камчатка. В регионе, кроме массовых для всего Дальнего Востока горбуши и кеты, добывается до 90 % воспроизводимых на Азиатском побережье России нерки, чавычи и кижуча.

Тихоокеанские лососи являются литофильными рыбами, закапывающими икру в грунт нерестовых водоемов, для последующей инкубации которой требуются определенный гидрологический и гидрохимический режимы, обеспечивающие главным образом поступление кислорода для дыхания эмбрионов и выноса продуктов метаболизма. При общем сходстве абиотических условий для всех видов существуют особенности воспроизводства, позволяющие разным видам при определенной конкуренции за нерестовые площади использовать разные участки водоемов и реализовывать для этой цели практически все участки русла, в большей или меньшей степени пригодные для успешного воспроизводства.

В настоящей работе исследуются межвидовая специфика мест размножения тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* и дается типология каждого вида по особенностям гидрологии, гидрохимии и геоморфологии нерестилищ.

Район исследований

Работы выполнялись в разные годы в период с 1980 по 1995 гг. в бассейнах нерестовых рек Камчатка и Утка.

Река Камчатка. В бассейне реки воспроизводятся в значительных промысловых объемах пять видов тихоокеанских лососей: чавыча, нерка, кета, горбуша и кижуч.

Изучаемые нерестилища лососей расположены в нижнем течении р. Камчатка, на удалении в 70–100 км от устья. Речная сеть в исследуемом районе развита хорошо: коэффициент густоты 0,7–0,9 км/км². Гидрологический режим рек характеризуется выраженным весенне-летним половодьем, многоводной летней и зимней меженью. Литологический состав отложений и их положение в отрицательных формах рельефа создают благоприятные условия для наполнения и циркуляции в них значительных водных масс подземных вод. Коэффициент фильтрации для галечников 100–200 м/сут [13]. Питание рек преимущественно подземное. В период половодья (июль–август) проходит 50–60 % годового объема, в зимний период (ноябрь–март) – 15–30 %.

Река Утка. Расположена в центральной части полуострова, впадает в Охотское море. Длина реки – 86 км, площадь водосбора – 763 км², средняя высота водосбора – 190 м. В бассейне р. Утка, кроме наиболее массовых для Камчатского региона пяти видов тихоокеанских лососей (чавычи, нерки, кеты, горбуши и кижуча), воспроизводится еще и сима. Следует отметить, что популяция симы р. Утка воспроизводится на границе северной части ареала обитания данного вида [15]. В целом, в связи с низкой численностью этого вида не только на полуострове Камчатка, но и в пределах всего ареала воспроизводства сима не является объектом промысла. Но именно наличие в изучаемом регионе нерестилищ всех шести видов позволяет, при относительно однородных климатических и физико-географических условиях, провести дифференциацию и выделить особенности абиотических условий воспроизводства для разных видов.

Материал и методика

В руслах рек, проток, ключей и прибрежных зон озер, на участках нереста нерки, кеты, горбуши, кижуча, чавычи и симы в период нереста и эмбриогенеза проводилось геоморфологическое описание участков нереста, определялись различные абиотические условия, характеризующие воспроизводство лососей.

На нерестилищах определяли глубины, скорости течения, термический режим, фракционный состав грунтов и отбирались пробы воды для гидрохимического анализа. Скорости течения воды определяли вертушкой ГР-55, температуру воды на поверхности – термометром ТМ-5. Температуру воды в грунте, на глубине закладки икры (от 0 до 50 см) – электротермометром АМ-29 либо модифицированным термометром Т-5,

позволяющим при наличии перфорированного навинчиваемого наконечника, заглублять термометр в грунт до 50 см. Температурный градиент определяли путем разницы температуры в русле и грунте нерестилищ.

Отбирались пробы воды с поверхности и нерестовых бугров. Пробы воды отбирались методом трубок [7], заглубляемых на заданную глубину. На месте гидротестером (Hogiba, модель U-7) проводился экспресс-анализ по определению величины мутности (точность – 0,2 мг/л), температуры, величины рН и содержания кислорода в воде (погрешность – 0,1 мг/л).

Для гранулометрического анализа грунта пробы массой 15–20 кг высушивались и разделялись по фракциям с помощью набора почвенных сит, диаметром от 0,5 до 10 мм, а также более крупные фракции диаметром от 1 до 3 см и более. Проводилось весовое и процентное содержание разных фракций [17]. Средний диаметр частиц грунта рассчитывали по формуле $d_{cp} = 0,01 \sum d_i p_i$ (при $i =$ от 0 до n , где n – число выделенных фракций), d_i – средний диаметр некоторой (i -й) фракции (мм), p_i – содержание i -й фракции в % по массе.

Объекты исследований

Нерестилища нерки. В бассейне оз. Азабачье воспроизводятся две сезонные расы – весенняя и летняя. Первая нерестится с середины июля по август в руслах рек и верхних, расширенных участках ключей – лимнокренов, со значительным дебитом грунтовых вод. Летняя нерка нерестится в литорали озера, с середины августа по сентябрь. Нами приведены результаты исследований для двух типичных [1] нерестилищ: Пономарка (весенняя нерка) и Сновидовская – Аришкин (летняя). Всего же в бассейне озера насчитывается более 50 локальных изолятов нерки.

Участки нереста нерки приурочены исключительно к выходам грунтовых вод, как в озере, так и в реке. Об этом свидетельствуют температуры воды на поверхности и в грунте (табл. 1). Разница значений температуры воды на поверхности ($T_{нов.}$) и в грунте ($T_{гр.}$) составляет в среднем 1,1 °С для весенней и 3,5 °С – для летней нерки. В конце ноября [2] знак температурного градиента меняется, т. е. $T_{гр.}$ в зимний период выше на 1,5 °С, чем $T_{нов.}$ В период нереста наблюдаются суточные колебания $T_{гр.}$ и $T_{нов.}$ величиной соответственно в 0,8 и 1,2 °С. На участках, где отсутствует градиент температур, рыба не нерестится.

Глубины на нерестилищах нерки невелики и колеблются от 0,1 до 0,6 м. Скорости течения в местах нереста весенней нерки изменяются от 0 (в верхней части, на чашах) до 0,7 м/с.

В среднем и нижнем течении показатели $pH_{нов.}$ и $pH_{гр.}$ однородны и стабильны для нерестилища, как и содержание кислорода (см. табл. 1).

Грунт нерестовых бугров весенней нерки состоит из крупной гальки более 3 см (25 % от общего веса), основная часть – фракции размером 0,5–3,0 см (60 %), остальное – песок (табл. 2).

Таблица 1
Абиотические показатели на нерестилищах разных видов лососей

ВИД	ПОКАЗАТЕЛИ							
	$V, м/с$	$H, м$	$T_{пов.}, °C$	$T_{гр.}, °C$	рН _{пов}	рН _{гр.}	Конц. O ₂ , мг/л (пов)	Конц. O ₂ , мг/л (грунт)
Горбуша	$\frac{0,3-0,7}{0,5}$	$\frac{0,2-0,6}{0,5}$	$\frac{10,3-10,9}{10,4}$	$\frac{10,3-10,9}{10,4}$	$\frac{7,8-8,0}{8,0}$	$\frac{7,8-8,0}{8,0}$	$\frac{8,1-8,6}{8,4}$	$\frac{8,6-8,9}{8,7}$
Кета	$\frac{0,2-0,5}{0,4}$	$\frac{0,2-0,5}{0,3}$	$\frac{9,2-9,3}{9,2}$	$\frac{8,5-8,7}{8,6}$	$\frac{8,0-8,2}{8,0}$	$\frac{7,1-7,6}{7,4}$	$\frac{8,5-8,6}{8,6}$	$\frac{8,6-8,8}{8,7}$
Чавыча	$\frac{0,8-1,8}{1,0}$	$\frac{0,3-1,5}{0,9}$	$\frac{10,0-10,6}{10,4}$	$\frac{10,0-10,6}{10,4}$	$\frac{7,8-8,0}{8,0}$	$\frac{7,8-8,0}{8,0}$	$\frac{8,3-8,6}{8,5}$	$\frac{8,6-8,9}{8,7}$
Кижуч	$\frac{0,2-0,4}{0,3}$	$\frac{0,3-0,8}{0,5}$	$\frac{8,0-8,7}{8,3}$	$\frac{7,3-7,7}{7,5}$	$\frac{8,1-8,5}{8,5}$	$\frac{8,1-8,5}{8,3}$	$\frac{8,6-8,7}{8,7}$	$\frac{8,8-9,2}{8,9}$
Нерка (весенняя)	$\frac{0,0-0,7}{0,2}$	$\frac{0,1-0,5}{0,3}$	$\frac{3,2-8,2}{5,3}$	$\frac{2,0-7,0}{4,2}$	$\frac{7,0-8,2}{7,6}$	$\frac{7,0-8,2}{7,6}$	$\frac{7,8-10,3}{8,4}$	$\frac{9,5-10,5}{10,0}$
Нерка (летняя)	$\frac{0,0}{0,0}$	$\frac{1,5-5,5}{2,2}$	$\frac{5,5-9,6}{8,0}$	$\frac{4,0-7,3}{5,5}$	$\frac{7,2-8,0}{7,4}$	$\frac{7,2-8,0}{7,4}$	$\frac{7,6-9,2}{7,9}$	$\frac{8,6-9,6}{9,1}$
Сима	$\frac{0,2-0,5}{0,3}$	$\frac{0,3-0,7}{0,4}$	$\frac{8,5-9,0}{8,7}$	$\frac{7,8-8,2}{7,9}$	$\frac{7,3-7,8}{7,6}$	$\frac{7,5-8,0}{7,8}$	$\frac{8,0-8,5}{8,2}$	$\frac{8,7-9,0}{8,8}$

Примечание: над чертой – пределы значений, под чертой – среднее значение

Таблица 2
Фракционный состав грунтов
на нерестилищах разных видов лососей

Вид	Мутность, мг/л	Размер фракций, см								
		0–0,1	0,1	0,2	0,5	0,7	1,0	2,0	3,0	более 3,0
Чавыча	15,0	0,5	1,8	2,0	5,1	3,4	5,4	9,0	12,7	60,0
Горбуша	15,0	0,7	4,9	4,5	4,8	3,4	5,0	13,2	9,5	29,8
Кета	13,0	1,4	5,6	6,3	5,8	6,2	13,4	10,1	30,0	21,1
Кижуч	9,0	1,9	3,2	2,3	7,9	5,0	8,0	12,4	19,5	35,5
Нерка (весенняя)	5,0	0,8	5,5	4,2	12,6	9,7	14,6	16,7	10,2	25,5
Нерка (летняя)	18,0	1,7	10,8	9,4	14,7	7,7	7,9	17,0	8,0	22,7
Сима	10,0	1,5	4,3	7,3	12,8	6,2	10,2	12,0	14,7	21,3

Летняя нерка выбирает для воспроизводства прибрежную зону озера, шириной до 100 м, так же как и летняя – в местах выхода грунтовых вод. Нерест происходит на глубинах до 5,5 м. Величина мутности несколько выше, чем для весенней нерки (см. табл. 2), что объясняется периодическими волнениями и перемешиванием водных масс озера.

Течение воды на нерестилищах в озере отсутствует, водоснабжение икры в нерестовых буграх происходит исключительно за счет напорных грунтовых вод. При этом температурный градиент ($\Delta T = 3,5^\circ$) выше, чем на нерестилищах летней нерки ($\Delta T = 1,1^\circ$). Для разных участков величина $T_{сп.}$ нестабильна и изменяется в пределах нерестилища от $4,5^\circ$ до $8,5^\circ$, тогда как $T_{нов.}$ постоянна и равна $9,5^\circ$. Суточных колебаний $T_{сп.}$ не происходит, а $T_{нов.}$ изменяется незначительно, на $0,2^\circ$. Состав грунтов аналогичен речным нерестилищам, хотя следует отметить повышенную концентрацию мелких фракций (диаметром менее 2,0 мм), содержание которых в грунте нерестилищ ухудшает водоснабжение инкубируемой в буграх икры лососей [9, 19].

Величина pH в грунте нерестилищ и на поверхности одинакова – 7,4, что свидетельствует об их однородности.

Нерестилища чавычи. Расположены в русле самой р. Радуга и ее притоке – р. Асхава. Река Радуга впадает в р. Камчатка с левой стороны, напротив устья протоки Азабачьей, вытекающей из оз. Азабачье. Нерест производителей происходит в июле и заканчивается во второй половине августа. Именно в этот период проводились исследования, результаты которых приведены в сводных табл. 1 и 2. На участке выше впадения р. Асхава русло р. Радуга сужается до 10–12 м, скорости течения увеличиваются до 1,5 м/с, песчаный грунт сменяется крупной галькой. При этом улучшается фильтрация и увеличивается интенсивность подруслового потока. Начиная с этого участка, т. е. в 2–3 км выше впадения Асхавы, и на протяжении 8–10 км вверх по руслу р. Радуга расположены нерестилища чавычи. Ширина реки на этом участке 12–15 м. Гнезда диаметром 1,5–2,5 м расположены, как правило, на стрежне, где скорости воды достигают 1,5 м/с. Основной грунт, слагающий русло – крупная галька, диаметром 5–8 см, составляющая до 60 % весового состава (см. табл. 2). Мутность реки на участке составляет в среднем 15,0 мг/л, что гораздо меньше, чем в низовье реки, где она в это время достигает 80 мг/л.

Нерест производителей происходит на разных глубинах – от 0,3 до 1,5 м, преимущественно на глубине в один метр. Содержание кислорода в поверхностном слое воды колеблется для разных участков в пределах 8,3–8,6 мг/л (в ср. 8,5 мг/л); в грунте, на глубине закладки икры (40–50 см) концентрации несколько ниже (в ср. 8,3 мг/л). Температура воды в грунте и на поверхности однородна, для разных гнезд изменяется незначительно, на $0,6$ градусов, что объясняется неоднородными глубинами и степенью прогревания воды на разных участках русла. Реакция pH воды в грунте ($pH_{сп.}$) и на поверхности ($pH_{нов.}$) слабощелочная (7,8–8,0), в пределах нерестилища однородна. Наблюдаются суточные колебания $T_{сп.}$ и $T_{нов.}$. В дневное время происходит прогрев воды до $11,5^\circ$, в ночное время, – охлаждение до $7,6^\circ$. Величина суточных колебаний таким образом достаточно велика – $3,9^\circ$.

Нерестилища горбуши. Исследования проводились в одноименной р. Горбуша, впадающей с левой стороны в р. Камчатка на участке, расположенном в 50 км выше устьев р. Радуга и Азабачья. Нерестилища располо-

жены сплошными участками, в 4–6 км по руслу реки, выше от ее устья. Нерестовые участки горбуши, как и у чавычи, находятся в русле реки и приурочены к подрусловому стоку [16, 9]. То есть инкубация икры на них происходит за счет фильтрации вод руслового потока. При этом участки русла, используемые горбушей по некоторым характеристикам (см. табл. 1 и 2) отличаются от участков, избираемых для нереста чавычей. Прежде всего, следует отметить более низкие скорости течения воды (0,3–0,5 м/с) и глубины (в среднем 0,5 м) в сравнении с нерестилищами чавычи. В грунте преобладают фракции диаметром 1–5 см. Содержание мелких частиц, диаметром менее 0,2 см в два раза выше, чем на нерестилищах чавычи.

Температура воды в грунте и на поверхности нерестилищ, их суточная динамика, такие же, как и у чавычи. Также сходны величины pH , содержание кислорода (см. табл. 1) в грунте и на поверхности нерестилищ, что свидетельствует об однотипном с чавычей водоснабжении икры в нерестовых буграх горбуши, т. е. исключительно за счет фильтрации руслового стока.

Нерестилища кеты. Река Тарховая, в которой расположены исследуемые нерестилища, впадает в оз. Нерпичье, расположенное в предустьевой части р. Камчатка. Нерестовые участки начинаются в 6 км от устья. Ширина русла в этом месте 5,5 м, средняя глубина 0,2–0,3 м, скорость течения 0,3–0,4 м/с. Грунт, слагающий русло – мелкая галька диаметром 2,0–2,5 см. Кета р. Тарховая размножается в июле–августе. Измерения гидрологических и гидрохимических характеристик (см. табл. 1 и 2) проводились в период с 20 по 30 августа. Нерест к этому времени был в основном закончен. Состав грунтов в гнездах кеты следующий: до 35 % составляет галька диаметром 3 см и более, до 25 % – мелкая галька, диаметром 1,0–1,5 см (с примесью фракций 0,5–0,7 см), остальная часть – песок. Величина мутности воды на нерестилищах составляет в среднем 15 мг/л. Глубина закладки икры 30–40 см. В нерестовых буграх $T_{cp.}$ на 0,6–0,8° ниже, чем $T_{нов.}$, в то время как на соседних участках, не используемых для нереста, они одинаковы. Это свидетельствует, что при выборе устройства гнезд важную роль играет их приуроченность к выходам грунтовых вод. Величина $pH_{нов.}$ на всем участке нерестилищ стабильна и составляет 8,0. Величина pH воды в грунте на 0,4–0,6 единиц меньше, чем на поверхности, что также подтверждает наличие грунтовых вод. Содержание кислорода в нерестовых буграх в этот период стабильно и в среднем равно 8,6 мг/л. При этом (см. табл. 1) концентрации кислорода в среднем на 0,3 мг/л ниже, чем на поверхности, что характерно для грунтовых вод, более бедных кислородом, чем поверхностные.

Нерестилища кижуча. Река Верещагина, на которой расположены изучаемые нерестилища кижуча, впадает в оз. Нерпичье в 5 км восточнее р. Тарховая. Ширина реки в устьевой части 20 м, скорость течения 0,3 м/с. Нерестилища начинаются в 2 км от устья. Ширина реки на этом участке 10–12 м, скорости течения 0,5–0,7 м/с, средние глубины 0,3–0,4 м. Грунт в основном состоит из гальки диаметром 2–5 см; до 25 % составляют фракции 0,5–2,0 см; остальное – песок. Нерестилища, как и у кеты, приурочены

к выходам грунтовых вод, $T_{зр.}$ на $0,8^\circ$ ниже $T_{нов.}$ (см. табл. 1). Величины $pH_{зр.}$ и $pH_{нов.}$ одинаковы, в пределах нерестилища не изменяются. Концентрации кислорода в воде нерестовых бугров несколько ниже (на 0,4 ед.), чем на поверхности.

Нерестилища симы. Расположены на участке впадения левобережной безымянной протоки, впадающей в русло р. Утка в 25 км выше от ее устья. Ширина протоки в месте слияния с руслом около 3 м, ширина реки – 15 м. Скорости течения в протоке составляют 0,2–0,3 м/с, средняя глубина – 0,4 м. Исследования проводились в конце июня – период окончания нереста симы.

Нерестовые бугры расположены непосредственно в русле протоки. Глубины на участке нереста изменяются от 0,2 до 0,5 м. Температура воды на поверхности составляет $8,7^\circ$. $T_{зр.}$ на $0,5–0,9^\circ$ ниже, чем на поверхности, что свидетельствует о наличии грунтового питания. В то же время на соседних участках со сходными параметрами, расположенными выше и ниже участка расположения гнезд симы, разница (градиент) $T_{зр.}$ и $T_{нов.}$ составляет $0,1–0,2^\circ$, что характерно в целом для подруслового потока, когда температуры на глубине до 25 см могут быть чуть ниже, чем на поверхности. Таким образом, гнезда симы, как наблюдается на нерестилищах нерки, кижуча и кеты, приурочены к выходам грунтовых вод. При этом интенсивность выходов не так велика, как на нерестилищах нерки, когда разница $T_{нов.}$ и $T_{зр.}$ составляют до $3,5^\circ$, т. е. по термическому режиму на поверхности и в грунте нерестилища симы сходны в большей степени с нерестилищами кеты и кижуча.

Скорости течения реки на участках нереста колеблются в пределах (0,2–0,5 м/с). При этом в самом сечении русла на участке нереста, скорости изменяются от 0,1 м/с (у уреза воды, на глубине 10–15 см) до 1,2 м/с – на стрежне потока (на глубинах 0,6–0,8 м).

Величина pH в грунте нерестилищ и на поверхности несколько отличается, что свидетельствует о некоторой неоднородности состава вод поверхностного и грунтового притока на участке нереста. Не наблюдается изменений pH на разных участках русла реки в пределах исследуемого нерестилища симы. В целом по величине pH вода на участке нереста соответствует слабощелочной реакции, что в целом отмечалось нами и на нерестилищах других видов лососей. Содержание растворенного в воде кислорода колеблется для разных участков очень незначительно, от 8,0–8,5 мг/л (в ср. 8,2 мг/л).

Сравнительный анализ экологии воспроизводства разных видов

На нерестилищах всех видов одной из общих закономерностей является низкая величина мутности (5–18 мг/л), что несравненно ниже, чем в этот же период в р. Камчатка (120–140 мг/л) или в низовьях (приустьевых участках) изучаемых рек (45–60 мг/л).

Реакция среды на всех нерестилищах изменяется от слабокислой (6,5 ед.) до слабощелочной (8,5 ед.). Такой диапазон в целом характерен для нерестилищ тихоокеанских лососей, которые успешно воспроизводятся в водах со слабокислой, нейтральной и слабощелочной реакцией [16]. Для нерестилищ чавычи и горбуши, водоснабжение инкубируемой икры которых происходит за счет подруслового стока, величины рН на поверхности и в грунте однородны. Для остальных видов (за исключением нерки), нерестилища которых приурочены к выходам грунтовых вод, характерны более низкие значения величин pH воды в грунте (в сравнении с поверхностными водами), что объясняется более кислой реакцией грунтовых вод. На нерестилищах же нерки (летней и осенней), где водоснабжение в буграх происходит исключительно за счет интенсивных выходов грунтовых вод, отличий pH воды в грунте и на поверхности не наблюдается.

Приуроченность нерестовых участков разных видов к различным типам водоснабжения в нерестовых буграх формирует и особенности термического режима условий нереста и инкубации икры, которые для нерестилищ разных видов можно разбить на три основных типа.

1-й тип – нерестилища, расположенные на участках фильтрации поверхностных вод в подрусловой поток, что характеризует условия воспроизводства горбуши и чавычи. Температура в буграх крайне незначительно (на $0,2^\circ$) отличается от таковой на поверхности. Синхронно происходят также их суточные и сезонные колебания, связанные с динамикой температур воздуха. В осенне-зимний период, при переходе среднесуточных температур воздуха ниже 0° , температура воды в грунте составляет $0-0,2^\circ$ в течение всей зимы.

2-й тип – нерестилища, расположенные на выходах напорных грунтовых вод. Суточные изменения температур воды в грунте минимальны. Особенно это характерно для весенней нерки. У летней нерки, нерестящейся в прибрежной береговой зоне озера, суточная амплитуда воды в грунте увеличена, за счет прогревания водных масс воды в озере. Тем не менее, суточные и сезонные изменения менее выражены, чем у других видов. В летний период градиент температур (разность $T_{нов.}$ и $T_{гр.}$) положителен, в зимнее время – отрицателен. Соответственно, в осеннее и весеннее время [1] происходит его переход через ноль градусов. Данный тип нерестилищ характерен для нерки.

3-й тип – нерестилища, расположенные на выходах ненапорных грунтовых вод. Температура воды в грунте на них ниже на $0,5-1,5^\circ\text{C}$, чем на поверхности, и суточные значения не такие стабильные, как на нерестилищах нерки. Амплитуда суточных колебаний $T_{гр.}$ составляет до $0,5^\circ$. Данный тип термического режима характерен для нерестилищ кижуча, кеты и симы.

Нерестилища разных видов лососей дифференцируются также по величинам скоростей течения и глубинам. Наибольшие уровни воды, при которых происходит нерест, максимальны для озерных нерестилищ летней нерки – 2,2 м. Для них также характерна и максимальная амплитуда

уровней на разных участках нереста в этот период – до 4,0 м. Далее, в порядке убывания средних глубин, следуют нерестилища чавычи – 0,9 м; кижуча и горбуши – 0,5 м; кеты – 0,4 м и симы – 0,3 м. Минимальные глубины характерны для весенней нерки – 0,2 м.

Скорости течения максимальны на нерестилищах чавычи, где их значения в нерестовый период изменяются для разных участков от 0,8 до 1,9 м/с. Для нерестилищ кеты, кижуча и горбуши эта величина составляет 0,3–0,5 м/с. Еще меньше она на нерестилищах симы и весенней нерки – 0,2 м/с и отсутствует на озерных нерестилищах летней нерки.

Одним из важнейших абиотических факторов, которые определяют фильтрационные способности грунтов и в целом формируют качество водоснабжения и успешность инкубации икры на нерестилищах лососей [8, 3, 14], является их фракционный состав. Особенно важным фактором, определяющим смертность икры за период инкубации, является наличие мелких частиц, диаметром менее 2 мм, значительно ограничивающих скорость фильтрации, что угнетающе воздействует на развитие эмбрионов. Для разных видов лососей установлена прямая зависимость между смертностью эмбрионов и содержанием мелких фракций на нерестилищах [18; 9; 2]. Определенный нами фракционный состав грунтов достаточно неоднороден на нерестилищах разных видов. Так, неоднородность для однотипных нерестилищ чавычи и горбуши хорошо прослеживается на гипсометрической кривой состава их грунтов (см. рис.).

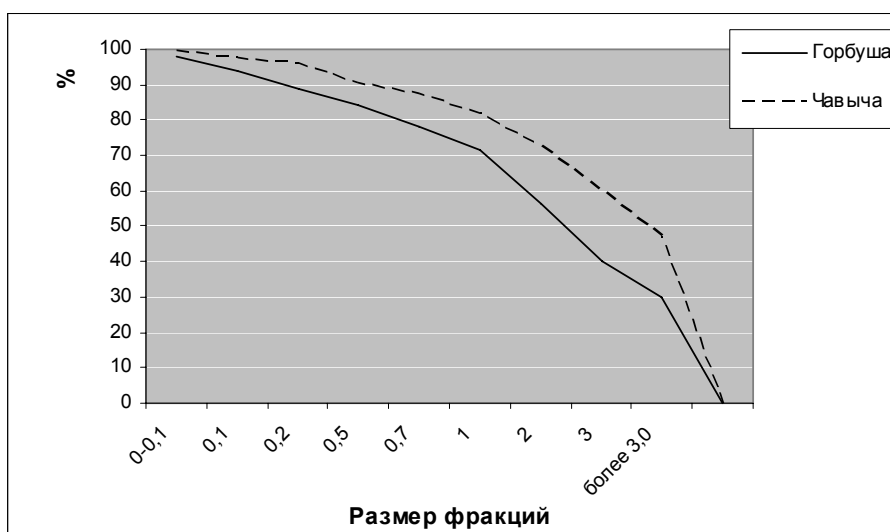


Рис. Гипсометрическая кривая состава грунтов на нерестилищах чавычи и горбуши

В грунтах нерестилищ чавычи преобладают крупные фракции диаметром более 3 см, которых в два раза больше, чем на нерестилищах горбуши.

На рис. видно, что рабочий диаметр грунта (средний диаметр обеспеченностью 50 %) на нерестилищах этих видов различается и составляет 2,8 см для горбуши и более 4 см – для чавычи. Объясняется это более высокими скоростями на нерестилищах чавычи, что в большей степени способствует выносу (вымыванию) мелких фракций. В целом, содержание крупных фракций на нерестилищах разных видов сопоставимо со средними скоростями течения на нерестилищах, и величины их концентраций убывают соответственно значениям средних скоростей в следующем ранжированном порядке на нерестилищах: чавыча → кижуч → кета → горбуша → сима → нерка. Для всех типов нерестилищ характерна также тенденция увеличения содержания мелких фракций (диаметром 2 мм и менее) с уменьшением скоростей течения на нерестилищах. Максимальная концентрация наблюдается на нерестилищах летней нерки (до 21 %) , где скорости течения отсутствуют.

Выводы

Дальневосточные тихоокеанские лососи, относясь к одной экологической группе литофильных, закапывающих икру рыб, требовательны к сходным абиотическим условиям, обеспечивающим благоприятный режим инкубации икры и эмбрионов: хорошего водообмена (водоснабжения), оптимального (без промерзания нерестилищ) термического режима, малой заиленности и т. д. Тем не менее, в процессе видообразования и освоения нерестовых площадей разными видами определилась внутривидовая дифференциация нерестовых биотопов. В целом эти условия определяются совокупностью ряда факторов: морфологией русла и дна, приуроченностью к подрусловому, либо грунтовому стоку; определенными гидрологическими (скоростями течения, глубинами, температурами воды на поверхности и в грунте) и гидрохимическими (содержанием кислорода и величинами pH воды) условиями.

Разные виды лососей используют водоемы и участки русла с определенными экологическими особенностями, формирующими тот или иной тип нерестилищ. Такая адаптивная специализация позволяет лососям использовать практически все участки русла разных водоемов (озер, рек, ключей, ручьев, проток и т. п.), на которых возможен нерест и инкубация отложенной икры. При этом сведена к минимуму межвидовая конкуренция разных видов лососей из-за нерестовых площадей.

Чавыча и горбуша используют участки русла, на которых инкубация икры происходит за счет фильтрации в грунт руслового стока, но дифференцируются по глубинам, скоростям течения и фракционному составу грунтов.

Особо выделяются нерестилища нерки, которые приурочены исключительно к выходам напорных грунтовых вод, имеющим более низкие (по сравнению с поверхностными водами) концентрации кислорода и стабильный термический режим. Нерестилища нерки в отличие от других

видов лососей, характеризуются минимальными суточными и сезонными колебаниями температур воды в нерестовых буграх. Если сравнивать механический состав грунтов, то нерестилища нерки отличаются от других видов повышенным содержанием мелких фракций, в значительной мере определяющих смертность икры в период инкубации.

Такие виды, как кижуч, кета и сима имеют одну сходную особенность: их нерестовые площади ориентированы на выходы грунтовых вод. Но в отличие от нерестилищ нерки, для них характерен менее стабильный термический режим инкубации. Это объясняется тем, что нерестилища этих видов приурочены к безнапорным грунтовым водам [12, 10], термический режим которых в значительной мере определяется термикой поверхностных вод. При этом отмечаются определенные соотношения температур воды в грунте и на поверхности на нерестилищах этих видов, дифференцированные для каждого вида. Несколько отличны для каждого из этих видов такие показатели, как скорости течения и глубины, а также механический состав грунтов на нерестилищах.

Следует заметить, что изучаемые нами различия в требованиях к абиотическим факторам для каждого вида лососей не являются исключительно жестко регламентирующими и разграничивающими нерестовые участки каждого вида. В годы высокой численности лососей наблюдается некоторая межвидовая конкуренция для видов со сходными требованиями условий воспроизводства. Об этом свидетельствует наблюдаемое иногда перекапывание нерестовых бугров одного вида производителями другого вида [8, 5], а также нахождение в одном нерестовом бугре икры от разных видов [10]. Но в целом, имеющиеся ранее сведения [3, 4, 16, 11], а также полученные нами данные свидетельствуют о характерной для тихоокеанских лососей специфике в требованиях к условиям воспроизводства.

Заключение

Резюмируя полученные результаты, можно сделать главное заключение: для каждого из шести видов дальневосточных тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* – чавычи, горбуши, кижуча, кеты, нерки и симы – наблюдается дифференциация и специализация нерестилищ по следующим абиотическим условиям: глубинам и скоростям течения, фракционному составу грунтов и термическому режиму воды на поверхности и в грунте нерестилищ.

Список литературы

1. Базаркин В. Н. Особенности гидрологического режима различных типов нерестилищ нерки // Вопр. ихтиол. – 1990. – Т. 30, вып. 3. – С. 463–468.
2. Базаркин В. Н. Воспроизводство и динамика численности нерки озера Азабачьего в связи с условиями среды на нерестилищах : автореф. дис. ... канд. биол. наук / В. Н. Базаркин. – Владивосток, 1990. – 26 с.
3. Васильев И. С. Водоснабжение нерестовых бугров летней кеты и горбуши // Биол. науки. – 1958. – № 3. – С. 26–31.

4. Вронский Б. Б. Материалы о размножении чавычи реки Камчатки // Вопр. ихтиол. – 1972. – Т. 2, вып. 12. – С. 293–308.
5. Гриценко О. Ф. Биология симы и кижуча Северного Сахалина / О. Ф. Гриценко. – М. : ВНИРО, 1973. – 40 с.
6. Коновалов С. М. Популяционная биология тихоокеанских лососей / С. М. Коновалов. – М. : Наука, 1980. – 273 с.
7. Крохин Е. М. Нерестилища красной // Вопр. ихтиологии. – 1960. – Вып. 16. – С. 109–121.
8. Кузнецов И. И. Некоторые наблюдения над размножением амурских и камчатских лососей // Изв. Тихоокеан. науч.-промысл. станции. – 1928. – Т. 2, вып. 3. – 196 с.
9. Леванидов В. Я. О гидрологическом режиме нерестилищ кеты и горбуши // Изв. ТИНРО. – 1968. – Т. 64. – С. 101–125.
10. Леман В. Н. Нерестовые станции кеты *Oncorhynchus keta* (Walb), микрогидрологический режим и выживаемость потомства в нерестовых буграх (бассейн р. Камчатки) // Вопр. ихтиологии. – 1992. – Т. 32, вып. 5. – С. 120–131.
11. Леман В. Н. Методические указания по оценке состояния нерестилищ тихоокеанских лососей / В. Н. Леман, Л. Б. Кляшторин. – М. : ВНИРО, 1987. – 28 с.
12. Михайлов Л. Е. Гидрогеология / Л. Е. Михайлов. – Л. : Гидрометеиздат, 1985. – 263 с.
13. Ресурсы поверхностных вод СССР. – Л. : Гидрометеиздат, 1973. – Т. 1: Камчатка. – 366 с.
14. Рухлов Ф. Н. Материалы по характеристике механического состава грунта нерестилищ и нерестовых бугров горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) и осенней кеты *Oncorhynchus keta* (Walb) на Сахалине // Вопр. ихтиол. – 1969. – Т. 9, вып. 5. – С. 839–849.
15. Семенченко А. Ю. Приморская сима (популяционная экология, морфология, воспроизводство) / А. Ю. Семенченко. – Владивосток : ДВО РАН СССР, 1989. – 192 с.
16. Смирнов А. И. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей / А. И. Смирнов. – М. : Изд-во МГУ, 1975. – 335 с.
17. Справочное руководство гидрогеолога. – Л. : Недра, 1979. – 807 с.
18. McNeil W. T. Effect of the spawning bed environmental on reproduction of pink and chum salmon // Fish. Biol., U. S. Fish and Wildlife Serv. – 1966. – V. 65, № 2. – P. 495–553.
19. Turnpenny A.W.H. Effect of sedimentation on the gravel of an industrial river system / A.W.H. Turnpenny, R. Williams // J. Fish. Biol. – 1982. – V. 17. – P. 681–693.

Bazarkin W. N.

Spawning areas typology according to hydrological, hydrochemical and geomorphological elements of pacific salmon different species (*Oncorhynchus* genus)

Abstract. By the example of Kamchatka Region, where the most intensive reproduction of all the six *Oncorhynchus* pacific salmon species has been observed, there are fixed

the main types of spawning areas and interspecific differences of salmon reproduction according to the combination of abiotic conditions. Data classification based on thermic and oxygenic conditions, hydrology and hydrochemistry specifics and geomorphological localization is given for different types of spawning areas.

Key words: Kamchatka Region, pacific salmon species, interspecific differences, classification.

Базаркин Валерий Николаевич

канд. биол. наук

Институт водных и экологических проблем ДВО РАН

680000, Хабаровск, ул. Ким Ю Чена, 65

ст. науч. сотрудник

тел.: (421-2) 21-06-11