

**ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ И ВИДОВАЯ СПЕЦИФИКА НЕРЕСТИЛИЩ
ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ P. ONCORHYNCHUS
НА КАМЧАТКЕ**

В.Н. Леман

*Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства
и океанографии (ВНИРО), В. Красносельская, 17, Москва, 107140, Россия.
E-mail: salmon@vniro.ru*

На основе анализа абиотических условий описаны межвидовые различия нерестилищ тихоокеанских лососей на Камчатке, выделены основные типы нерестилищ и экологические особенности воспроизводства лососей на них. Для нерестилищ различного типа приводятся сведения о фильтрационном, кислородном и термическом режиме, выживаемости, темпе развития, основных причинах смертности, механизмах влияния гидрометеорологических факторов и особенностях локализации нерестилищ.

**ECOLOGICAL AND SPECIES PECULIARITIES OF SPAWNING SITES
FOR PACIFIC SALMONS (ONCORHYNCHUS) IN KAMCHATKA AREA**

V.N. Leman

*Russian Federal Research Institute of Fisheries & Oceanography (VNIRO), 17, V. Krasnoselskaya,
Moscow 107140 Russia. E-mail: salmon@vniro.ru*

Analysis of abiotic conditions in river substrates allows us to describe differences of Kamchatka spawning sites for Pacific salmon and to identify four main types of spawning habitats and associated ecological peculiarities of salmon reproduction. All types of spawning habitats are characterized by data on filtration, oxygen and thermal regimes, survival, rate of growth, main causes of mortality, hydro-meteorological factors and the habitat location along the river flow.

Полуостров Камчатка – единственный в мире крупный регион, где в естественных условиях воспроизводятся десять представителей лососевидных рыб (сем. Salmonidae и Thymallidae): горбуша, кета, кижуч, нерка, чавыча, сима, микижа, кунджа, голец и хариус. Это уникальный по величине и разнообразию совокупный генофонд популяций диких лососевых разных видов.

Анализ литературных данных убеждает в том, что эти виды и экологически обособленные внутривидовые группировки для размножения занимают водоемы и нерестилища определенного типа (Смирнов, 1975). Места нереста различаются в геоморфологическом, гидрологическом и гидрохимическом отношениях качеством грунта и т.д. Для успеха икрометания и создания потомству благоприятных условий развития определяющее значение имеет удачный выбор мест нереста. Все перечисленные виды относятся к литофильным закапывающим икру рыбам и поэтому требуют сходных условий для развития и выживания своего потомства в грунте нерестилищ, прежде всего достаточной проточности, обеспечивающей поступление в гнездо растворенного кислорода для дыхания эмбрионов и вынос продуктов метаболизма. Тем не менее сходство экологии на ранних стадиях развития не означает общности нерестовых площадей этих видов. При

сосуществовании в одном речном бассейне нескольких видов с "одинаковыми" экологическими свойствами неизбежно возникают видовые и внутривидовые экологические адаптации, ослабляющие межвидовые конкурентные отношения. В данной работе исследуются межвидовая дифференциация мест размножения тихоокеанских лососей р. *Oncorhynchus* и экологические особенности воспроизводства, вызванные спецификой условий среды на нерестилищах.

Район работ

Постановка экспериментальных исследований осуществлена на небольших участках русел, в малых притоках и ключах, в которых наблюдалось перекрытие нерестовых ареалов разных видов лососей и предполагалось более заметное проявление межвидовой дифференциации из-за нерестилищ. Полевые работы выполнены на русловых нерестилищах в верховье р. Камчатка и среднем течении р. Большая и на ключевых нерестилищах в Карымайском ключе.

Река Камчатка берет начало на восточном склоне Срединного хребта и впадает в Камчатский залив Тихого океана. Длина реки 758 км, площадь водосбора 55900 км², средняя высота бассейна 560 м, общее падение реки 1200 м, средний уклон 1,58‰. В бассейне р. Камчатка насчитывается 7707 рек общей протяженностью 30352 км, средний коэффициент густоты речной сети составляет 0,54 км/км². Большинство рек (7105) имеет длину менее 10 км (Ресурсы..., 1973).

Река Большая – крупнейшая речная система Западной Камчатки – имеет длину 275 км, площадь водосбора 10800 км², уклон реки изменяется от 54‰ в верховье до 0,36‰ в низовье. Общая протяженность речной сети 7099 км, коэффициент ее густоты 0,60 км/км². Бассейн р. Большая (с двумя основными притоками – Быстрая и Плотникова) имеет 409 притоков длиной менее 10 км и 1388 озер общей площадью 56,5 км² (Ресурсы..., 1966).

Ключ Карымайский (бассейн р. Большая) – типичный нерестовый водоем лососей. Его длина 4,5 км, площадь русла достигает 36000 м², из которых на 28000 м² наблюдается нерест лососей (Семко, 1954).

Материал и методика

Полевые работы выполняли в разные годы в период с 1983 по 1998 г. на нерестилищах чавычи, кеты, нерки, горбуши и кижуча в период нереста и эмбриогенеза этих видов.

В сезон нереста исследовали закономерности расположения нерестилищ в речных системах относительно типичных элементов рельефа русел рек – излучин, проток, плесов и перекатов. При описании нерестилищ измеряли скорость течения, глубину и состав грунта, определяли площадь нерестилищ, число нерестовых бугров, соотношение полов и плотность нереста (экз./м²). Выходы грунтовых вод тестировали малоинерционным электротермометром (Крохин, 1960; Кляшторин и др., 1975) с построением карт термических аномалий поверхности дна.

Измерение абиотических условий в грунте, определение выживаемости эмбрионов в нерестовых буграх и выяснение основных причин их смертности проводили на разрезах, пройденных вдоль и поперек русел рек. На каждом разрезе закладывали по 5–9 станций, всего выполнено около 1000 станций.

Условия развития эмбрионов в грунте характеризовали по пяти экологически значимым параметрам: температуре воды, содержанию растворенного в воде кислорода, скорости фильтрации воды V_f , коэффициенту фильтрации грунта K_f и гидростатическому напору в грунте ΔH (Леман, Кляшторин, 1987). Последние три параметра характеризуют режим фильтрации речных вод через толщу грунта и связаны между собой уравне-

нием основного закона фильтрации: $V_f = K_f \cdot I$, $I = \Delta H / \Delta L$, где I – гидравлический градиент, характеризующий падение напора ΔH на участке определенной длины ΔL (Михайлов, 1985). Для измерений использовали набор фильтрационных трубок (Wickett, 1954; Terhune, 1958; Крохин, 1960). Трубки вбивали в грунт до глубины 10-20, 21-30, 31-40, 41-50 и 51-60 см и выдерживали в покое 1-2 суток для стабилизации микрогидрологического режима внутри грунта. На каждом горизонте делали 3–12 съемок с последовательным измерением в каждой точке всех параметров с помощью малогабаритных датчиков, опускаемых в трубку. Температуру измеряли инерционным ртутным термометром с точностью до $0,1^\circ \text{C}$, уровень насыщения воды кислородом – мембранным датчиком (Кляшторин, 1978). Температурный градиент ΔT рассчитывали по разнице между температурой в грунте и реке. Скорость фильтрации V_f определяли индикаторным методом (Васильев, 1958; Канидьев, 1967; Wickett, 1954; Turnpenny, Williams, 1982) путем введения в грунт через фильтрационную трубку раствора электролита (0,1%-ный раствор NaCl) и определении скорости его разбавления по изменению электропроводности во времени. Пределы измерения 0,003-2,0 см/с; точность 5-15%. Коэффициент фильтрации K_f определяли по объему воды, фильтрующейся через фильтрационную трубку в единицу времени при постоянном или переменном напоре (Pollard, 1955; Terhune, 1958; McNeil, 1966). Пределы измерения 0,001-2,0 см/с; точность 5-10%. Гидростатический напор ΔH определяли по разнице уровня воды в реке и внутри фильтрационной трубки (Леман, Кляшторин, 1987). Знак гидростатического напора, измеренного по этой методике, служит надежным диагностическим признаком направления фильтрации воды в грунте нерестилищ. Уровень воды в трубке располагается выше ($\Delta H > 0$), вровень ($\Delta H = 0$) и ниже ($\Delta H < 0$) соответственно при восходящей, горизонтальной (отсутствии) и нисходящей фильтрации воды в грунте.

Для гранулометрического анализа грунта пробы массой 2-6 кг высушивали, разделяли по фракциям (пыль < 0.1 мм, песок 0.1-0.5, 0.5-1, 1-2 мм, гравий 2-5, 5-10, 10-20 мм и галька 20-50 и > 50 мм), взвешивали с точностью 1 г и рассчитывали процентное содержание фракций с диаметром частиц < 1.0 мм (Справочное руководство..., 1979).

Нерестовые бугры вскрывали осенью и зимой с помощью икряной ловушки из мелкоячеистой сетки, покрывающей площадь дна 1 м^2 . Выживаемость определяли по соотношению в пробе живых и мертвых эмбрионов. Всего вскрыто 209 бугров кеты, нерки, чавычи, горбуши и кижуча. Искусственно оплодотворенную икру чавычи, кеты и нерки закладывали в грунт в августе с помощью "икорного шприца" (Вронский, 1985) и в специальные инкубационные аппараты на глубину 25-30 см от поверхности дна по 200–1000 икринок в каждое гнездо. Смертность в контроле составляла 2,3-12,7%. Вскрытие гнезд проводили в осенне-зимний период. Всего заложено 29 нерестовых гнезд.

Эффективность воспроизводства лососей выражали количеством покатной молоди от одной самки в % от средней абсолютной плодовитости (коэффициент ската) и отношением численности родительского поколения к численности потомства (кратность возврата). Материалы по заходу лососей, численности молоди и гидрометеорологическим показателям исследованных рек взяты из архива Камчатского гидрометеоуправления и КамчатНИРО.

1. Взаимодействие речных и подземных вод на нерестилищах лососей

Основным необходимым условием успешного развития лососей является хороший водообмен в нерестовых буграх, который обеспечивает благоприятные кислородные условия, вынос продуктов метаболизма и высокую выживаемость икры. В связи с этим места нереста лососевых рыб привязаны к участкам водообмена между поверхностными и подземными водами (рис. 1). Динамическая взаимосвязь этих вод проявляется в виде двух противоположных по направлению процессов – просачивании сверху вниз (ин-

фильтрации) речных поверхностных вод в водоносные горизонты руслового аллювия и выходы на поверхность (снизу вверх) подрусловых и грунтовых вод из водоносных горизонтов различной глубины залегания. Интенсивный водообмен в грунте на таких участках обеспечивает благоприятные условия для развития икры.

Нисходящий ток воды в толще речного грунта наблюдается на участках, где уровень реки превышает напорные уровни подрусловых и грунтовых вод. Возникающий при этом перепад гидростатического давления вызывает просачивание речных вод в дно русла и переход их в аллювиальные воды.

В речных бассейнах можно выделить три экологически важных подземных водоносных горизонта – безнапорные грунтовые воды, подрусловый поток и напорные грунтовые воды (Михайлов, 1985).

Безнапорные грунтовые воды образуют первый от поверхности постоянно действующий водоносный горизонт, как правило, не перекрытый сверху водоупорным пластом, и имеют почти повсеместное распространение. Они формируются на междуречных массивах, в аллювии речных долин и предгорных конусах выноса. В поймах рек располагаются вблизи от поверхности. Безнапорные грунтовые воды в зависимости от местных геоморфологических особенностей образуют различные формы залегания – грунтовый и подрусловый потоки.

Грунтовый поток практически не играет роли в воспроизводстве лососей. Это безнапорный водоносный горизонт, в котором наблюдается движение воды под уклон зеркала грунтовых вод. Скорость движения при часто наблюдающихся уклонах 0,001-0,007 составляет в крупно- и мелкозернистых песках 0,01-0,06 см/с. Грунтовые потоки, пересекаясь речными долинами и озерными котловинами, выходят на поверхность земли или субаквально в виде нисходящих (ненапорных) источников. Поверхностное залегание определяет свойственный таким водоносным горизонтам неустойчивый, сезонно зависимый гидрогеологический режим.

В русловой части долины безнапорные грунтовые воды образуют характерные для лососевых рек Дальнего Востока подрусловые потоки. Их температурный и гидрохимический режим определяется постоянным обменом с речными поверхностными водами. Направление фильтрации совпадает с уклоном реки, распространение приурочено к русловому аллювию, представленному хорошо проницаемыми песками с галькой и гравием.

Грунтовые воды залегают в относительно глубоких напорных водоносных горизонтах. Самая характерная их черта – наличие напора, проявляющегося в поднятии грунтовых вод над кровлей водоупорного пласта или уровня воды в реках. В последнем случае наблюдается разгрузка этих вод под водой (в реках и озерах) или на поверхности земли в виде незамерзающих нерестовых ключей. Режим напорных грунтовых вод стабильнее режима подрусловых и поверхностных вод, их расход и температура в меньшей степени подвержены сезонным изменениям.

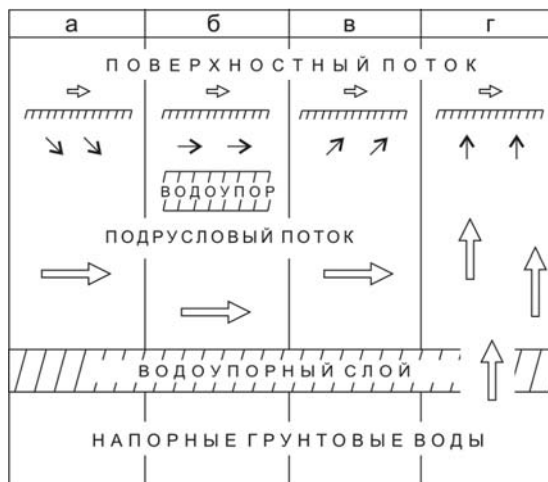


Рис. 1. Фильтрационный режим в грунте типичных нерестилищ лососевых рыб и вертикальная зональность подземных водоносных горизонтов: а – инфильтрация речных вод в дно русла ($\Delta H < 0$), б – участки с горизонтальной фильтрацией воды в речном грунте ($\Delta H = 0$), в – выходы вод подруслового потока ($\Delta H > 0$), г – выходы напорных грунтовых вод ($\Delta H > 0$)

2. Абиотические условия в грунте типичных нерестилищ лососей

В обычных условиях производители лососей в период нереста распределяются по нерестовым территориям неравномерно, отдельными скоплениями. Для нерестилищ лососей, связанных в воспроизводстве с грунтовыми водами, это объясняется мозаичным распределением в большинстве водоемов выходов на поверхность дна напорных грунтовых вод (Крохин, 1960). Для лососей, закладывающих икру в подрусловой поток, такое распределение производителей в реке связано с рельефом дна и направлением фильтрации воды в грунте (Вронский, 1972; Леман, 1988а,б). В условиях повышенной плотности нереста границы между участками, где обычно локализуется нерест, зачастую нивелируются, и тот или иной участок водоема может представить собой сплошное нерестилище. При этом нерест может идти в местах, обычно не свойственных данному виду. В подобных случаях у лососей наблюдаются перекапывание, иногда многократное, нерестилищ производителями последующих подходов (Кузнецов, 1928), а также из-за оборотительного поведения самок, охраняющих свое гнездо, вытеснение самок более поздних подходов на смежные участки, отличающиеся от типичных нерестовых стадий.

В данном разделе приведены сведения по абиотическим условиям в грунте типичных нерестовых стадий тихоокеанских лососей (табл. 1, 2, 3, 4).

Т а б л и ц а 1

Абиотические параметры в нерестовых буграх чавычи на участках инфильтрации речных вод в русловой аллювий (июль–август, верховье р. Камчатка) ($m \pm n$ – средняя и ее ошибка, n – объем выборки, остальные обозначения – в тексте)

Участок	Горизонт, см	n	T° в грунте	O ₂ , мг/л	ΔH, см	V _f , см/с	K _f , см/с
Напорный скат перекага	10-20	3	9,3	11,3±0,05	-0,5	1,1±0,1	4,2±0,8
	21-30	7	9,3	11,05±0,06	-2,1±0,6	0,6±0,1	1,1±0,2
	31-40	6	9,3	11,2±0,10	-4,7±0,8	1,7±0,6	0,7±0,2
	41-50	5	9,3	11,4±0,10	-6,4±0,4	1,6±0,6	1,0±0,3
	M±n		9,3	11,2±0,05	-3,8±0,6	2,1±0,9	1,5±0,3
	10-20	5	9,8±0,05	10,4±0,1	-7,8±1,0	2,3±0,9	0,6±0,1
	21-30	7	9,75±0,03	10,0±0,1	-7,3±0,7	1,0±0,3	0,4±0,1
	31-40	5	9,63±0,08	9,4±0,6	-8,7±0,7	0,4±0,2	0,4±0,1
	41-50	5	9,60±0,06	9,5±0,2	-8,3±0,3	0,3±0,1	0,2±0,07
	M±n		9,70±0,06	9,9±0,1	-7,9±0,4	1,1±0,3	0,4±0,1
	10-20	10	8,90±0,02	8,8±0,2	-1,0±0,3	0,05±0,01	0,04±0,01
	21-30	12	8,83±0,02	7,9±0,3	-1,5±0,6	0,13±0,05	0,11±0,04
	31-40	5	8,75±0,05	7,9±0,1	-3,0±0,8	0,10±0,01	0,13±0,04
	41-50	5	8,60±0,03	8,1±0,2	-3,1±0,5	0,07±0,02	0,09±0,03
	M±n		8,80±0,03	8,2±0,2	-1,8±0,5	0,09±0,03	0,09±0,03

Для всех типичных нерестовых стадий чавычи отмечены отрицательные значения гидростатического напора ($\Delta H < 0$), указывающие на наличие нисходящего движения воды в грунте (табл. 1). Средняя величина ΔH для горизонта 31-50 см изменялась от $-3,0 \pm 0,8$ до $-8,7 \pm 0,7$ см, максимальное значение составило минус 22,0 см. Вследствие нисходящего тока воды температура и содержание кислорода в нерестовых буграх на глубине до 60 см не отличаются от поверхностного потока, полностью повторяя их суточную и сезонную динамику. Такое вертикальное распределение температуры и кислорода в грунте отмечается и другими исследователями для нерестовых бугров чавычи и горбуши (Канидьев, 1967; Вронский, 1974). Температурный градиент, т.е. разница между температурой в грунте и на поверхности, отсутствует ($\Delta T = 0$). Отсутствие существенной вертикальной зональности характерно и для фильтрационных показателей. Проточ-

ность в буграх на самых нижних горизонтах сохраняется на высоком и стабильном уровне (выше $0,07 \pm 0,02$ см/с), что создает благоприятные условия для развития даже наиболее глубоко расположенных порций икры. Коэффициент фильтрации грунта с глубиной несколько понижается, однако ухудшения кислородных условий не наблюдается в связи с интенсивной инфильтрацией поверхностных вод. В целом все исследованные нерестилища чавычи по значению большинства показателей мало различались между собой. На горизонте 21-50 см, где чаще всего встречается развивающаяся икра чавычи, водопроницаемость грунта колеблется от 0,09 до 1,03 см/с, скорость фильтрации – от 0,3 до 1,7 см/с, содержание растворенного кислорода – от 7,9 до 11,4 мг/л.

Общий признак нерестилищ кеты, нерки и кижуча, расположенных на выходах напорных грунтовых вод, – наличие восходящей фильтрации воды в грунт (табл. 2). На глубине закладки икры (21-40 см) величина ΔH изменяется от $+0,5 \pm 0,09$ до $+2,0 \pm 0,3$ см, т.е. вода изливается из фильтрационных трубок, вбитых в грунт. Проточность в грунте с глубиной практически не изменяется. Температура в среднем равна $3-5^\circ$, ее суточные и сезонные колебания не выражены, что указывает на залегание питающих водоносных горизонтов ниже слоя, подверженного сезонным температурным изменениям. Выходы этих вод фиксируются по температурным аномалиям – летом они холодные ($\Delta T < 0$), зимой теплые ($\Delta T > 0$) по сравнению с поверхностными водами. По кислородным условиям напорные грунтовые воды исключительно разнообразны. С глубиной количество кислорода под землей обычно падает, поэтому в местах выходов грунтовых вод в гнездах лососей наблюдается пониженное его содержание, иногда до 1-2 мг/л. Вместе с тем известны факты перенасыщения грунтовых вод кислородом (Смирнов, 1975; наши наблюдения). Это объясняется низкими температурами и исключительно слабой микробной активностью в подземных водах (Самарина, 1977), что характерно для областей залегания мерзлотных пород. Главные причины выделения части газов в свободном виде – увеличение температуры и минерализации в процессе фильтрации и снижение гидростатического давления по мере подъема вод к поверхности.

Таблица 2

Абиотические параметры в нерестовых буграх на ключевых и русловых нерестилищах кеты, нерки и кижуча в местах выходов грунтовых вод (август – начало сентября, верховье р. Камчатка) (обозначения те же, что и в табл. 1)

Участок	Горизонт, см	N	T°C в грунте	O ₂ , мг/л	ΔH , см	V _f , см/с	K _f , см/с
Ключ	10-20	18	4,4±0,09	9,2±0,40	0,8±0,21	0,3±0,10	1,0±0,31
	21-30	9	4,2±0,15	9,7±0,40	0,8±0,20	0,3±0,16	0,5±0,17
	31-40	12	4,1±0,11	9,7±0,30	1,5±0,30	0,2±0,04	0,4±0,14
	41-50	9	4,3±0,14	9,4±0,60	1,9±0,30	0,1±0,04	0,3±0,10
	51-60	12	3,9±0,09	9,5±0,30	2,2±0,30	0,1±0,03	0,2±0,10
	M±n		4,2±0,05	9,3±0,20	1,5±0,15	0,2±0,04	0,5±0,09
Лимнокрен	10-20	5	4,4±0,27	10,9±0,50	0,7±0,10	0,1±0,06	0,1±0,05
	21-30	14	4,3±0,09	10,5±0,20	1,3±0,10	0,1±0,03	0,1±0,01
	31-40	3	4,0±0,15	9,9±0,40	2,0±0,30	0,1±0,10	0,1±0,02
	M±n		4,3±0,33	10,5±0,21	1,3±0,13	0,1±0,03	0,1±0,01
Протока	10-20	4	4,3±0,33	5,7±0,30	0,50±0,0	0,1±0,05	0,7±0,13
	21-30	6	4,1±0,17	6,5±0,30	0,5±0,09	0,4±0,24	0,6±0,20
	31-40	3	3,6±0,23	5,8±0,70	1,2±0,17	0,3±0,10	0,6±0,17
	41-50	3	3,9±0,06	6,8±0,40	1,3±0,17	0,2±0,08	0,5±0,10
	51-60	7	3,6±0,08	6,3±0,30	1,8±0,26	0,2±0,05	0,4±0,21
	M±n		3,9±0,17	6,2±0,20	1,1±0,10	0,2±0,06	0,5±0,09

Для участков рек с выходами вод подруслового потока, на которых размножается кета, также характерны положительные напоры, меняющиеся от $0,5 \pm 0,10$ до $3,7 \pm 0,70$ см (табл. 3). Фильтрация воды из грунта обеспечивает стабильные кислородные и фильтрационные условия по вертикальному разрезу (табл. 3). Отдельные нерестилища этого типа существенно различаются по кислородным условиям в буграх (от 1 до 10 мг/л), что связано с местным режимом фильтрации подруслового потока – длиной фильтрационного пути, временем фильтрации и потреблением кислорода в грунте. В буграх кеты температура в течение суток практически не меняется и равна температуре грунта на пути фильтрации подрусловых вод, когда как сезонные изменения ярко выражены ($9-11^\circ$ летом, $0,1-0,5^\circ$ зимой), что объясняется фильтрацией подрусловых вод в слое, подверженном сезонным изменениям температуры. Из-за летних суточных колебаний температуры в реке знак температурного градиента между температурой в реке и грунте в период нереста дважды в сутки меняется на противоположный – вечером $\Delta T < 0$, утром $\Delta T > 0$.

Таблица 3

Абиотические параметры в нерестовых буграх на русловых нерестилищах кеты в местах выхода вод подруслового потока (август – начало сентября, верховья р. Камчатка) (обозначения те же, что и в табл. 1)

Участок	Горизонт, см	n	T° в грунте	O ₂ , мг/л	ΔН, см	V _f , см/с	K _f , см/с
Русловая протока	10-20	7	9,9±0,08	5,7±0,30	2,0±0,40	0,1±0,07	0,1±0,04
	21-30	10	9,8±0,07	6,5±0,30	2,4±0,40	0,2±0,06	0,4±0,08
	31-40	5	9,6±0,00	5,8±0,70	3,7±0,70	0,2±0,05	0,5±0,26
	41-50	2	9,7±0,03	6,8	4,0	0,3	1,0
	M±n		9,9±0,04	6,2±0,20	2,5±0,30	0,2±0,04	0,5±0,08
Издлучина главного русла	10-20	5	9,7±0,03	5,1±0,20	0,8±0,17	0,4±0,27	0,4±0,12
	21-30	7	9,6±0,05	4,8±0,20	0,6±0,10	0,1±0,04	0,4±0,21
	31-40	3	9,4±0,15	4,5±0,10	0,5±0,10	0,01±0,01	0,3±0,07
	41-50	4	9,4±0,21	4,9±0,11	0,8±0,15	0,3±0,05	1,5±0,64
	51-60	5	9,4±0,09	4,6±0,10	0,8±0,10	0,2±0,10	1,1±0,27
	M±n		9,5±0,04	4,8±0,10	0,7±0,06	0,2±0,06	0,7±0,15

Таблица 4

Абиотические параметры в нерестовых буграх на русловых и ключевых нерестилищах лососевых рыб на участках горизонтальной фильтрации воды в грунте (август – начало сентября, верховья р. Камчатка) (обозначения те же, что и в табл. 1)

Участок	Горизонт, см	n	T°С в грунте	O ₂ , мг/л	ΔН, см	V _f , см/с	K _f , см/с
Плес русла	0-10	8	7,5±1,09	8,8±1,3	0	0,64±0,24	1,33±0,22
	11-20	31	6,3±1,25	5,7±0,5	0	0,21±0,05	0,65±0,08
	21-30	15	6,1±0,93	3,3±0,5	0	0,05±0,01	0,31±0,06
	31-40	9	5,8±0,54	1,7±0,5	0	0,03±0,003	0,23±0,04
	41-50	7	6,0±0,79	2,6±0,7	0	0,04±0,01	0,18±0,06
	M±n		6,3±1,09	4,4±0,7	0	0,19±0,06	0,54±0,09
Плес в ключе	10-20	4	6,4±0,63	0,37±0,30	0,4±0,2	0,009±0,0003	0,42±0,19
	21-30	6	6,2±0,70	1,7±0,8	0,6±0,2	0,05±0,02	0,29±0,06
	31-40	5	5,4±0,51	0,3±0,2	0,3±0,3	0,04±0,03	0,24±0,07
	41-50	4	5,4±0,71	0,4±0,2	0,1±0,1	0,01±0,003	0,36±0,06
	M±n		5,5±1,06	0,9±0,4	0,4±0,1	0,03±0,01	0,32±0,05

Участки с горизонтальной фильтрацией воды в грунте наименее благоприятны для воспроизводства лососей (табл. 4) и обычно заполняются в условиях повышенной плотности нереста за счет вытеснения рыб на край или за пределы основных нерестилищ. Величина гидростатического напора в слое грунта до глубины 40 см равна нулю ($\Delta H=0$). Микрогидрологические условия в буграх определяются уровенным и скоростным режимом реки, поэтому с глубиной водообмен и кислородные условия в буграх ухудшаются, а суточные изменения температуры в грунте запаздывают относительно поверхности. Знак температурного градиента летом дважды в сутки меняется – утром $\Delta T > 0$, вечером $\Delta T < 0$. На определенной глубине амплитуда колебаний температуры затухает, что было отмечено также для нерестилищ горбуши (Канидьев, 1967).

3. Типизация нерестилищ тихоокеанских лососей

Нерестовые участки тихоокеанских лососей по термическому, фильтрационному и кислородному режиму разделяются на четыре основных типа, диагностику которых в полевых условиях можно проводить по сочетанию двух альтернативных признаков – гидростатическому напору и температурному градиенту (рис. 1 и 2).

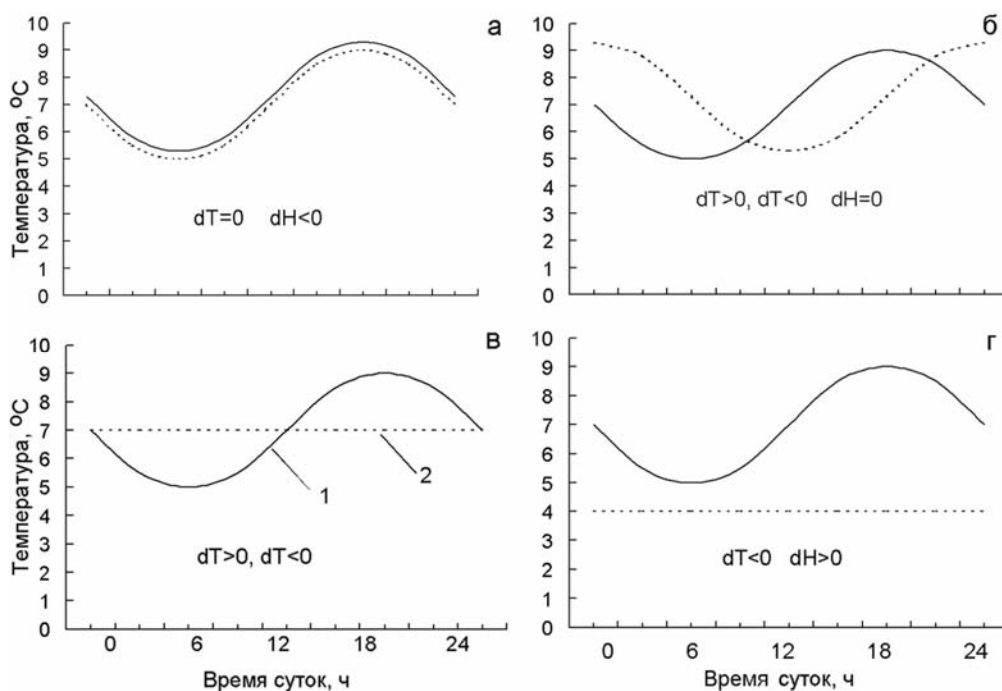


Рис. 2. Типизация нерестилищ лососевых рыб по термическому и фильтрационному режиму в грунте в период нереста. а – инфильтрация речных вод в подрусловой поток ($\Delta H < 0$), б – горизонтальная фильтрация воды в грунте ($\Delta H = 0$), в – выходы вод подруслового потока ($\Delta H > 0$), г – выходы напорных грунтовых вод ($\Delta H > 0$); 1 – суточные изменения температуры в реке, 2 – то же в грунте

1-й тип (рис. 2,а) – нерестилища, расположенные на участках инфильтрации речных вод в подрусловой поток. Величина $\Delta H < 0$. Температура в буграх практически не отличается от таковой на поверхности, полностью повторяя ее суточные и сезонные изменения. Величина $\Delta T = 0$. Нерестилища чавычи и горбуши.

2-й тип (рис. 2,в) – нерестилища, расположенные на выходах вод подруслового потока. Величина $\Delta H > 0$. Суточные изменения температуры в грунте отсутствуют, сезон-

ные ярко выражены. Знак температурного градиента летом меняется в течение суток – утром $\Delta T > 0$, вечером $\Delta T < 0$. Нерестилища кеты.

3-й тип (рис. 2,г) – нерестилища, расположенные на выходах напорных грунтовых вод. Величина $\Delta H > 0$. Температура в грунте постоянная, ее суточные и сезонные изменения не выражены. Летом величина $\Delta T < 0$, зимой $\Delta T > 0$, осенью и весной наступает изотермия $\Delta T = 0$. Нерестилища кеты, нерки, кижуча и гольца.

4-й тип (рис. 2,б) – участки с горизонтальной фильтрацией воды в поверхностном слое грунта. Величина $\Delta H = 0$. Суточные изменения температуры ярко выражены и запаздывают относительно поверхности, с глубиной амплитуда колебаний затухает. Знак температурного градиента летом дважды в сутки меняется – утром $\Delta T > 0$, вечером $\Delta T < 0$. Такие участки русла активно избегаются исследованными видами лососей. Нерест на них может идти только в виде исключения после заполнения основных нерестилищ.

4. Пространственное расположение нерестилищ лососей

Пространственное расположение рассмотренных типов нерестилищ тесно связано с рельефом дна и морфологией русла рек. Основные морфологические элементы рек состоят из трех периодически повторяющихся русловых образований – излучин, протоков и плесов с перекатами. Характер фильтрации воды в грунте на этих элементах рельефа предопределяет закономерное расположение нерестилищ чавычи, горбуши и кеты по длине реки (рис. 3).

4.1. Нерестилища чавычи на участках инфильтрации

Типичные нерестилища чавычи располагаются в руслах рек на участках перехода

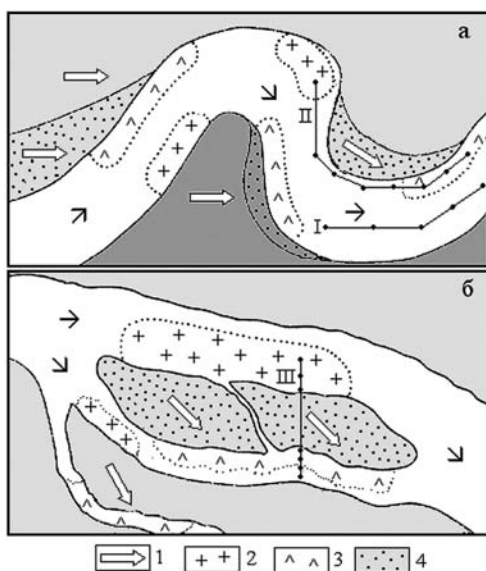


Рис. 3. Типичная схема пространственного расположения русловых нерестилищ лососей в реке. а – участок меандрирующего русла; б – участок разветвления русла на протоки; 1 – направление фильтрации подруслового потока; 2 – участки с инфильтрацией речных вод в дно русла; 3 – выходы вод подруслового потока; 4 – галечно-песчаные отмели; I – разрез через плес-перекат; II – разрез через речную излучину; III – разрез через проточную систему

плеса в перекат, т.е. на напорном скате переката (Вронский, 1972; Вронский, Леман, 1991), в то время как соседние участки русла заполняются исключительно в годы повышенной плотности нереста. Условия развития эмбрионов чавычи в гнездах, заложенных на напорных скатах, определяются в первую очередь соотношением уровней воды на смежных участках реки, т.е. выше и ниже по течению от переката. При колебаниях уровня воды в реке эти различия, а следовательно и инфильтрационный тип водоснабжения в гнездах сохраняются, обеспечивая благоприятный режим в течение всего маловодного периода года. Если на плесах смертность икры и личинок чавычи колеблется от 30 до 100% (в среднем 53%), на перекатах – от 18 до 40% (в среднем 26%), то в типичных местах она не превышает 6% (Вронский, 1972). Сходные различия в выживаемости икры чавычи на разных участках русла получены в сериях искусственных гнезд, из которых видно (табл. 5), что смертность икры и личинок минимальна на участке напорного ската и возрастает на плесах и перекатах.

Таблица 5

**Смертность икры и личинок чавычи в искусственных гнездах на разных участках русла
(верховье р. Камчатка) (Вронский, Леман, 1991)**

Участок	Число вскрытых бугров	Икра (9-12 сентября)		Личинки (15-20 ноября)	
		Количество икринок, экз.	%	Количество личинок, экз.	%
Плес	4	206±21	41,3	106±16	94,3
	4	251±17	37,1	218±12	80,2
Напорный скат	4	218±29	3,2	156±6	1,9
	4	285±37	5,3	200±17	2,5
Перекат	4	187±10	19,8	199±15	33,6
	4	200±16	26,5	137±27	46,0

По мере удаления от участка напорного ската в обе стороны по оси течения наблюдаются закономерные изменения знака и величины гидростатического напора и других абиотических параметров (рис. 4). На напорном скате величина ΔH составляет $-8,7 \pm 0,7$ см, что указывает на высокую скорость инфильтрации в грунте. На плесах вертикальная фильтрация в грунте отсутствует или становится горизонтальной ($\Delta H=0$), тогда как на перекате инфильтрация ослабевает, меняя в его нижней части направление на восходящее ($\Delta H > 0$). Наименее благоприятные для воспроизводства условия характерны для плесовых участков. Относительно низкие скорости течения и большая глубина по сравнению с перекатами вызывают здесь процесс оседания тонкопесчаных и илистых минеральных частиц и накопление их в донных отложениях. Кольматация грунта мелкими частицами приводит к образованию слабодопроницаемого слоя, отделяющего поверх-

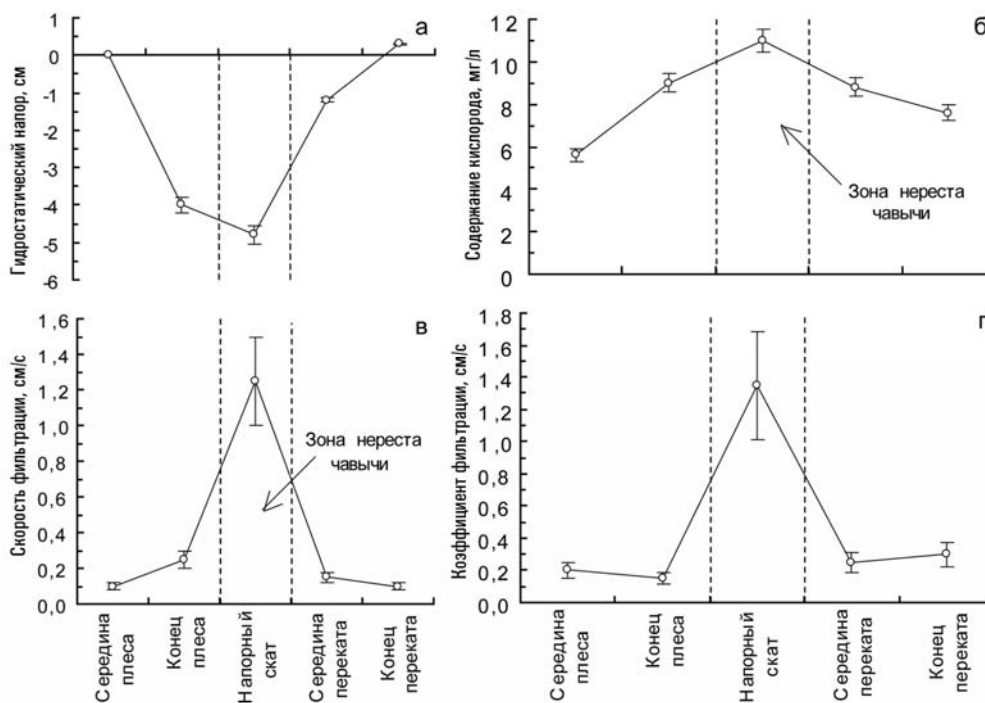


Рис. 4. Изменение гидростатического напора (а), содержания растворенного кислорода (б), скорости фильтрации (в) и коэффициента фильтрации (г) в речном грунте на типовом разрезе, пройденном по середине русла. Станция на напорном скате переката – нерестилище чавычи (см. разрез I на рис. 3,а)

ностный и подрусловый потоки. Водопроницаемость грунта понижена до $0,08 \pm 0,007$ см/с, проточность в грунте, осредненная для горизонта 20-40 см, равна $0,07 \pm 0,01$ см/с, содержание растворенного кислорода менее 6 мг/л (около 50% насыщения). По мере приближения к перекатам относительное значение крупноструктурных фракций в донных наносах увеличивается, достигая максимальных величин в средней части переката. Возрастает также водопроницаемость грунта с максимумом на напорном скате. Среднее содержание растворенного кислорода здесь на горизонте 41-50 см равно $11,4 \pm 0,1$ мг/л при температуре $9,3^\circ$, проточность в грунте $1,6 \pm 0,6$ см/с, коэффициент фильтрации $1,0 \pm 0,3$ см/с, что существенно превышает значения аналогичных показателей выше и ниже по течению реки.

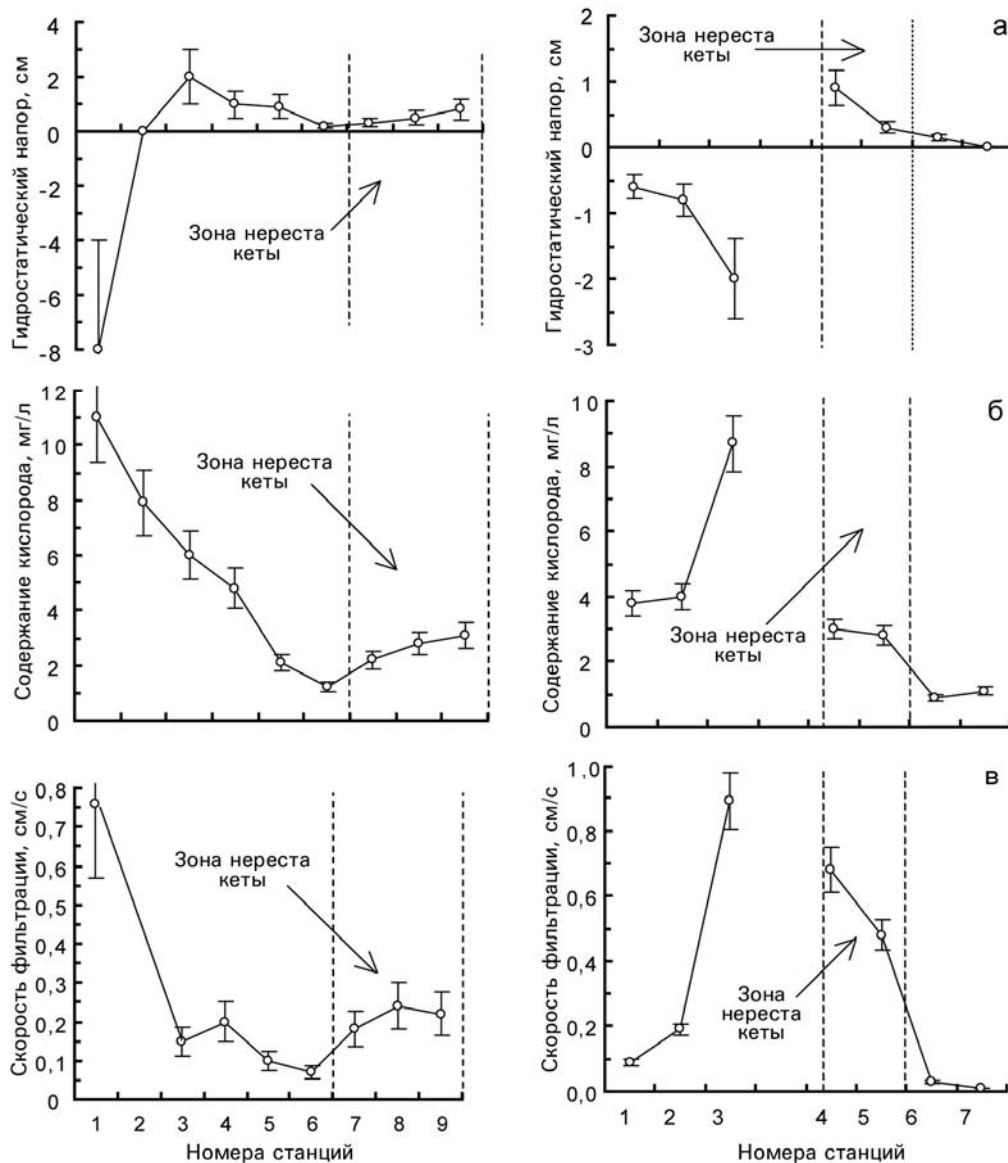


Рис. 5. Изменение гидростатического напора (а), содержания кислорода (б) и скорости фильтрации (в) в грунте на типовых разрезах, пройденных через нерестилища кеты, расположенные на выходах подруслового потока. Слева – разрез, пройденный вдоль русла в речной излучине (станции 7-9 – нерестилища кеты, см. разрез II на рис. 3,а); справа – разрез, пройденный поперек русловых проток (станции 4 и 5 – нерестилища кеты; см. разрез III на рис. 3,б)

4.2. Нерестилища кеты на выходах вод подруслового потока

В речных системах участки русла с выходами вод подруслового потока обычно используются для нереста кеты. При наличии локального водоупорного пласта, отделяющего подрусловые и поверхностные воды, воды подруслового потока могут приобретать местный небольшой напор. Соседние участки реки почти всегда располагаются на разных уровнях, что вызывает фильтрацию воды от вышележащих участков к нижележащим через аллювиальные отложения, разделяющие их. В результате между соседними протоками, а в излучинах рек между участками, лежащими выше и ниже прирусловой отмели, идет постоянная фильтрация подрусловых вод в направлении наибольшего местного уклона русла. Схема расположения в руслах рек нерестилищ кеты на выходах подруслового потока представлена на рис. 3, на котором показано два основных варианта их расположения – в протоках, лежащих ниже основного русла, и в речных излучинах за прирусловой отмелью. В обоих случаях нерестилища кеты располагаются узкой полосой вдоль берега, из-под которого медленно фильтруется наружу подрусловый поток.

В качестве иллюстрации приведены данные (рис. 5) по двум разрезам, пройденным поперек и вдоль русла. Из полученных данных видно, что на вышележащих участках речные воды фильтруются в дно русла ($\Delta H < 0$), скорость инфильтрации равна $0,75 \pm 0,16$ см/с, содержание кислорода $11,1 \pm 0,07$ мг/л (почти 100% насыщения), температура в грунте не отличается от температуры в реке, повторяя ее суточные изменения. Напротив, на выходах подрусловых вод, где идет нерест кеты, скорость фильтрации снижается до $0,01-0,4$ см/с, содержание кислорода – до $3,4 \pm 0,4$ мг/л, суточные изменения температуры отсутствуют. По мере удаления от берега напоры в грунте ослабевают до $\Delta H = 0$, скорость фильтрации и содержание кислорода снижаются до предельно низких значений – $0,01-0,02$ см/с и $1,0-2,5$ мг/л (10-20% насыщения) соответственно.

4.3. Нерестилища кеты, нерки и кижуча на выходах напорных грунтовых вод

Расположение по длине реки нерестилищ нерки, кижуча и кеты, размножающихся на выходах напорных грунтовых вод, не подчиняется четкой закономерности. Выходы грунтовых вод характерны для предгорных районов, где моноклинально залегающие водоносные горизонты, фильтруясь под водоупорными породами, затем поднимаются на поверхность (Михайлов, 1985). Вследствие этого создается гидростатический напор, приводящий к появлению восходящих источников, иногда по линиям, повторяющим конфигурацию подножия склонов гор. В руслах рек напорные грунтовые воды выходят на поверхность в разнообразных местах, не обнаруживая связи с рельефом дна и морфологией русла, хотя наиболее часто их выходы приурочены к коренному берегу.

На типовом разрезе, пройденном через русловое нерестилище данного типа от берега поперек русла (рис. 6), видно, что для участков с выходами грунтовых вод (станции 1 и 2) характерны положительные напоры в грунте ($\Delta H > 0$), высокая скорость фильтрации ($0,15-0,25$ см/с) и отрицательный температурный градиент ($\Delta T < 0$). Максимальная плотность нереста наблюдается в местах наиболее интенсивных выходов грунтовых вод. По мере удаления от берега выходы грунтовых вод ослабевают, о чем свидетельствуют ослабление фильтрации, ухудшение кислородных условий и постепенное сглаживание термических аномалий на поверхность дна вплоть до нуля.

5. О межвидовой конкуренции лососей из-за нерестилищ

Территориально-временное разделение жизненного пространства между лососями в местах их размножения может происходить в результате различных требований каждого вида к местам икротетания или является следствием конкурентных отношений из-за нерестовых площадей. Если справедливо первое положение, то численность разных видов должна меняться независимо друг от друга, а их избирательное отношение к своим нерестилищам является одним из условий снижения межвидовой конкуренции. Если

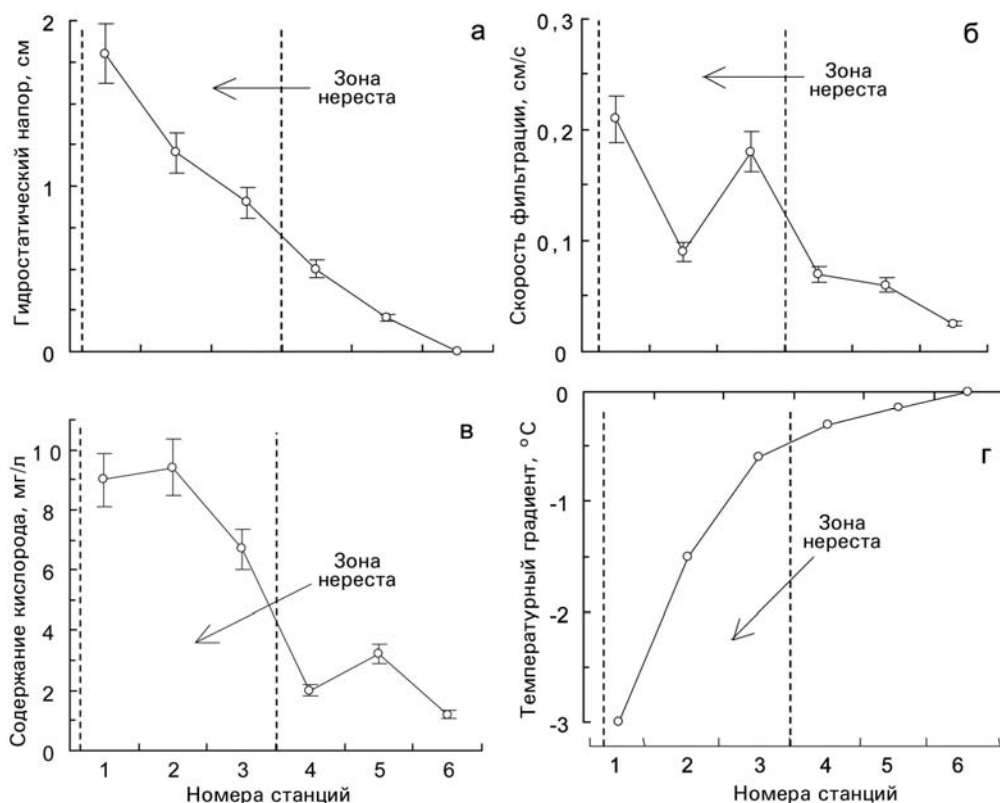


Рис. 6. Изменение гидростатического напора (а), скорости фильтрации (б), содержании кислорода (в) и температурного градиента (г) в речном грунте на типовом разрезе, пройденном поперек русла в местах выходов грунтовых вод. Станции 1-3 – нерестилища нерки и кеты

же справедливо второе положение, то виды должны иметь сходные требования к местам нереста, а в те годы, когда численность одного вида высока, численность другого должна снижаться. Проиллюстрируем это положение на примере размещения нерестовых стадий чавычи – кеты, чавычи – горбуши и кеты – нерки – кижуча.

Соседние нерестилища чавычи и кеты обычно располагаются в русле реки по противоположным берегам (рис. 3, а). Чавыча нерестится у подмываемого берега на напорном скате переката, кета – вдоль отлогого берега прирусловой отмели. По профилю, пройденному поперек русла, выявляются характерные изменения интенсивности и направления фильтрации воды в грунте (рис. 7). На участках, избираемых чавычей, наблюдается нисходящее движение воды в грунте, а кетой – восходящее. Места с отсутствием вертикальной фильтрации в грунте ($\Delta H=0$) разделяют нерестилища этих видов.

Расхождение чавычи и горбуши, которые предпочитают откладывать икру в местах инфильтрации вод в дно русла в местах перехода плеса в перекат, происходит по глубине и скорости течения. Чавыча как более крупный вид нерестится обычно в фарватере реки при скорости течения 0,65-1,5 м/с и глубине 0,5-2 м, а горбуша располагается несколько выше по течению и ближе к берегу при скорости 0,15-1 м/с и глубине 0,2-0,5 м.

Такие виды, как нерка, кета и кижуч, откладывающие икру в местах с выходами грунтовых вод, имеют особый интерес, поскольку для них не выявлены различия по условиям среды в грунте нерестилищ. И хотя в целом их нерестилища разобщены, известны факты, когда эти виды заходят на нерест в небольшие ключи, устраивая гнезда в непосредственной близости друг от друга. На близкое сходство требований этих видов к местам размножения указывает не только перекапывание нерестовых бугров одного вида самками другого вида, нерестующего позже (Кузнецов, 1928; Гриценко, 1973), но и

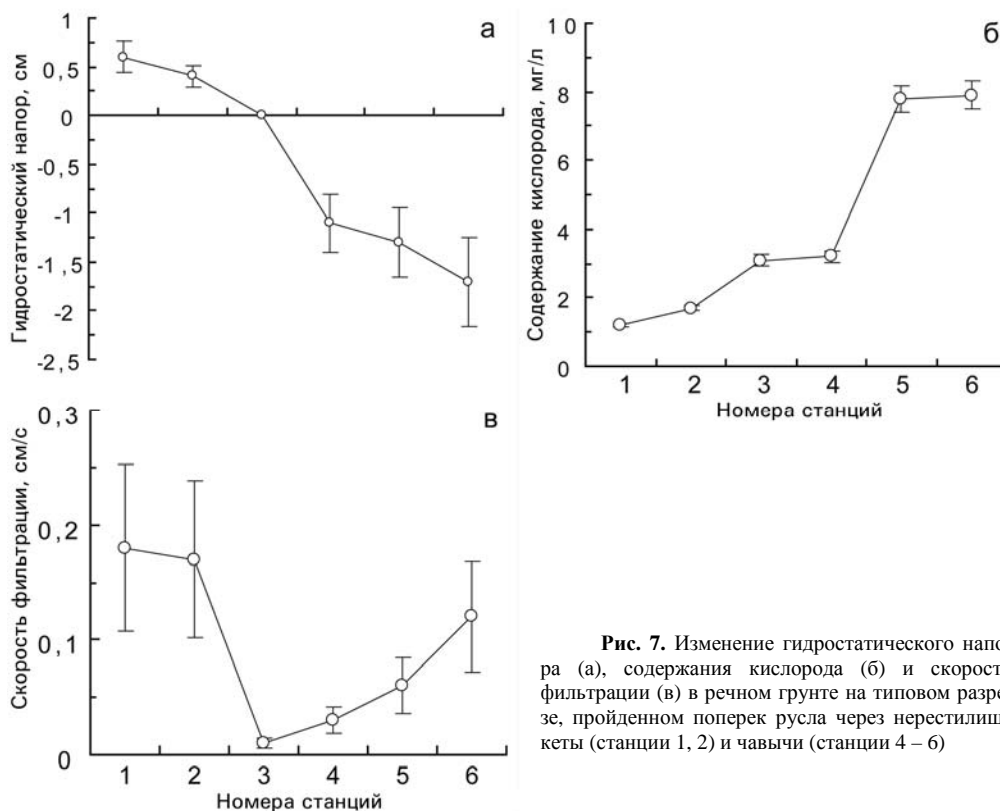


Рис. 7. Изменение гидростатического напора (а), содержания кислорода (б) и скорости фильтрации (в) в речном грунте на типовом разрезе, пройденном поперек русла через нерестилища кеты (станции 1, 2) и чавычи (станции 4 – 6)

нахождение в одном нерестовом бугре икры от разных видов (Гриценко, 1973; Леман, 1990). Число таких бугров может достигать для кеты и кижуча 18%, для нерки и кижуча 27% от общего числа вскрытых бугров. Тем не менее выраженных конкурентных отношений у этих видов из-за нерестовых площадей не наблюдается. Имеющиеся данные по заходу и скату лососей в Карымайский ключ (Семко, 1954), небольшие размеры которого предполагают возможность напряженной конкуренции, показывают, что в годы высокой численности лососей, когда наиболее вероятно перекапывание нерестилищ, урожайность каждого вида не зависит от числа производителей других видов, нерестящихся позже. Численность скатывающейся из ключа молоди кеты не зависит от числа производителей нерки и кижуча ($r=0,32$), а нерки – от численности кижуча ($r=0,22$), т.е. численность этих видов лососей в ключе меняется несогласованно, что указывает на отсутствие конкурентных отношений между ними из-за нерестовых площадей. По-видимому, несмотря на сходные требования к условиям в грунте (наличие выходов грунтовых вод), эти виды все же занимают различные нерестовые станции, ориентируясь при выборе мест нереста на какие-то иные, пока неизвестные, видоспецифические параметры среды.

6. Основные факторы смертности на нерестилищах различного типа

В результате исследований причин естественной смертности икры и личинок лососей на нерестилищах установлено наличие неспецифических и специфических факторов смертности. Первые характерны для всех видов лососей и нерестилищ любого типа, вторые действуют локально на нерестилищах определенного типа.

6.1. Неспецифические факторы смертности. Заиление нерестилищ

Процессы естественного меандрирования русла и хозяйственная деятельность в долинах рек неизбежно влекут за собой разрушение берегов и поверхностного слоя поч-

вы, что вызывает развитие склоновой и русловой эрозии и увеличение смыва в реки тонких (иловых) фракций грунта. Их накопление в донных отложениях рек, в том числе на нерестилищах лососей, ухудшает водообмен и кислородные условия в нерестовых буграх, что приводит к увеличению смертности икры и личинок лососей в период развития их в грунте. Поскольку в мелкой гальке икра лососей развивается нормально, при оценке влияния состава грунта на выживаемость основное внимание обращали на мелкие фракции как на фактор, серьезно ограничивающий скорость фильтрации и угнетающий тем самым развитие эмбрионов. Между фильтрационными характеристиками грунта (коэффициентом и скоростью фильтрации) и другими абиотическими показателями существует тесная взаимосвязь (рис. 8, а, б, в), из которой видно, что главным условием, определяющим успешность развития икры в нерестовых буграх, является проточность нерестового грунта, т.е. условия омывания икры водой, фильтрующейся через нерестовое гнездо. Гидрохимические параметры (содержание растворенного кислорода и углекислого газа, pH) являются почти всегда производными по отношению к фильтрационному режиму в грунте.

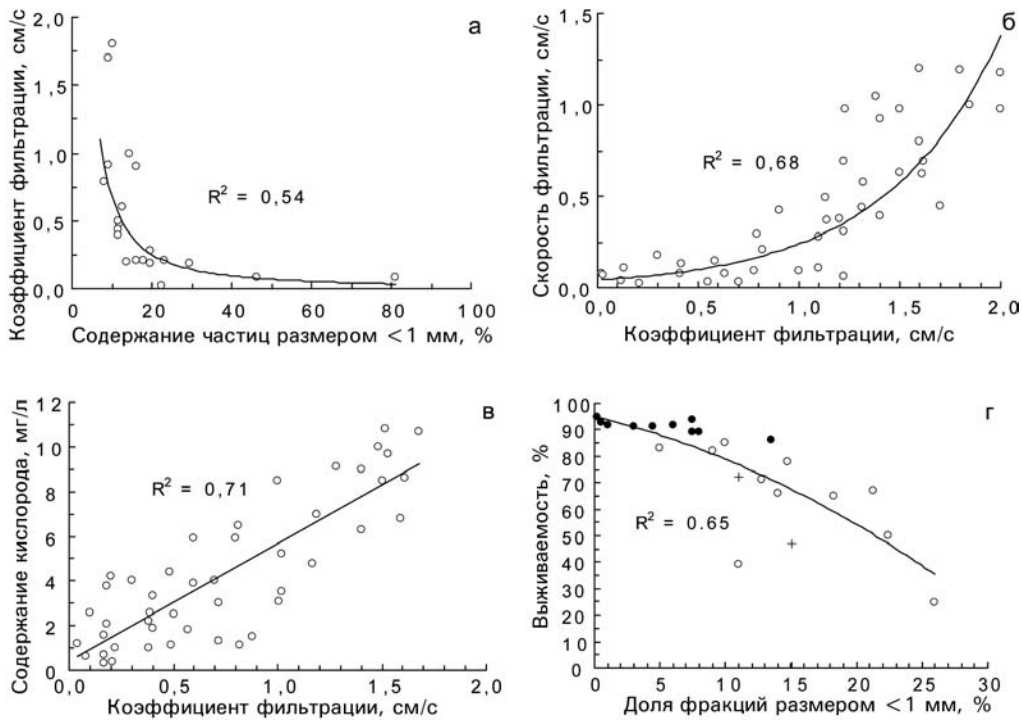


Рис. 8. Связь между коэффициентом фильтрации (K_f , см/с), выживаемостью икры нерки и кеты (%) и абиотическими показателями в грунте нерестовых бугров лососей. Обозначения: ● – по Абрамову (1954), амурская горбуша; ○ – по Рухлову (1969), сахалинская горбуша и кета; + – по Леванидову (1954, 1968), амурская кета и горбуша

Установлена обратная зависимость между выживаемостью эмбрионов лососей (кеты и нерки) в период развития их в грунте и степенью заиления грунта (рис. 8, г). Пороговый размер частиц, могущий тормозить фильтрацию воды, составляет примерно 1-2 мм. Более крупные частицы (особенно свыше 4 мм) влияют не на скорость движения воды, а лишь на распределение и направление отдельных струй в грунте. Содержание в нерестовом грунте фракции частиц размером менее 1 мм является серьезным лимитирующим фактором, определяющим выживаемость потомства лососей в грунтовой период развития. При содержании этой фракции на уровне 25-30% (по массе) коэффициент фильтрации падает ниже 0,1-0,2 см/с, а смертность возрастает до 80-90%.

В естественных условиях критическими являются скорости фильтрации 0,008-0,016 см/с, содержание кислорода 2-3 мг/л, коэффициент фильтрации 0,001-0,01 см/с, ниже которых развитие эмбрионов угнетается, а икра в массе гибнет (Леванидов, 1968; Alderdice, Wickett, 1958; Coble, 1966; Cooper, 1965; Silver et al., 1963; Turnpenny, Williams, 1980; Wickett, 1954). Анализ собственных и литературных данных (Абрамов, 1954; Рухлов, 1969, 1971; Леванидов, 1954, 1968; Леман, 1988, а б; McNeil, 1966; Turnpenny, Williams, 1982) по гранулометрическому составу грунта, его фильтрационной способности и выживаемости икры лососей позволил установить, что коэффициент фильтрации, характеризующий водопроницаемость грунта и степень его заиления, тесно коррелирует с выживаемостью икры и личинок в буграх (рис. 9).

Для всех видов лососей оптимальные условия в нерестовых гнездах, при которых выживаемость эмбрионов превышает 80%, наблюдаются при содержании мелких частиц грунта (<1 мм) менее 15-20% от массы грунта, что соответствует коэффициенту фильтрации более 0,4 см/с, скорости фильтрации более 0,4 см/с и содержанию кислорода не ниже 3-4 мг/л.

6.2. Специфические факторы смертности

6.2.1. Вымывание икры из гнезд при икрометании

В процессе икрометания часть половых продуктов вымывается из гнезд, и доля этих потерь тем больше, чем сильнее течение (Семко, 1954; Леванидов, 1954, 1968; Вронский, Леман, 1991). В наибольшей степени этот фактор смертности действует на нерестилищах чавычи, нерестующей на участках с сильным течением. В годы высокой численности нерест этого вида наблюдается не только на его типичных нерестилищах, расположенных в местах перехода плеса в перекат, но и на смежных с ними участках, например, на перекатах, на различных участках плесов при весьма малых скоростях течения и т.д. Раскопки нерестовых бугров чавычи в таких местах показали прежде всего весьма существенные различия в количестве заложенной в грунт икры по сравнению с типичными нерестилищами. На плесах оно намного больше, а на перекатах меньше, чем на напорных скатах перекатов (табл. 6).

Таблица 6

Зависимость количества икры в гнездах чавычи от скорости течения на нерестилище (Вронский, Леман, 1991)

Станция	Скорость течения, м/с	Среднее количество икры в гнездах		Число обследованных гнезд
		штук	% абсолютной плодовитости	
Плес	0,2-0,4	3250±177	36,1	8
	Напорный склон	0,5-0,7	2190±104	
Перекат	0,8-1,1	1440±170	16,0	13
	0,9-1,2	833±238	9,3	6

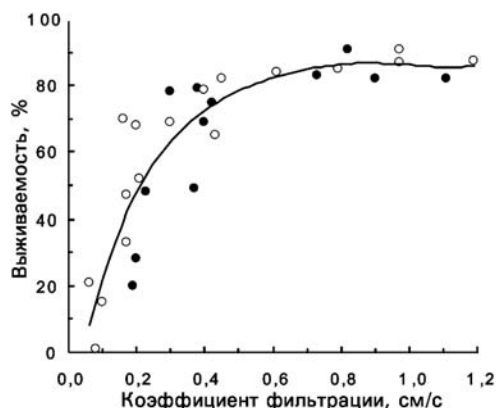


Рис. 9. Зависимость выживаемости икры и личинок лососей (%) от фильтрационной способности грунта (K_f , см/с) в нерестовых буграх.

Обозначения: ● – собственные данные, ○ – обработано по: Абрамов, 1954; Леванидов, 1954, 1968; Рухлов, 1969, 1971; McNeil, 1966; Turnpenny, Williams, 1982

Из материалов таблицы видно, что имеется определенная зависимость количества заложенной в гнезда икры от скорости течения у поверхности, которая в известной мере подтверждает предположение о сравнительно больших потерях икры чавычи при закладке в грунт (63,9-90,7% от средней плодовитости), обусловленных высокими скоростями течения на ее нерестилищах. В ходе дальнейшего развития эмбрионов чавычи в грунте ее выживаемость сравнительно высока – 80-90% (Вронский, 1972), что определяется устойчивым инфильтрационным водоснабжением ее нерестилищ. Так, в одном из нерестовых бугров величина ΔH на глубине 20-30 см во время нереста чавычи была равна минус $5,1 \pm 0,2$ см, а перед выходом личинок из грунта, т.е. через 7-8 мес – минус $7,2 \pm 0,3$ см. Этим же объясняется сравнительно малая зависимость урожайности поколений чавычи от большинства абиотических факторов. Из всего комплекса гидрометеорологических условий весьма существенное влияние на воспроизводство чавычи р. Камчатка оказывает только уровенный режим в преднерестовый и нерестовый период ($r = -0,82$), что связывается с увеличением выноса икры из гнезд в момент икрометания при повышенных уровнях и скоростях течения (Вронский, Леман, 1991).

6.2.2. Обмеление нерестовых бугров

Падение уровня реки в зимнюю межень вызывает обмеление нерестовых бугров с их последующим заилинием и промерзанием (Бирман, 1964; Костарев, 1970; Ефанов, Чупахин, 1983; Леман, 1992; McNei, 1966; и др.). Этот фактор смертности является ведущим для русловых нерестилищ, приуроченных к выходам подрусовых вод. В таких местах эти нерестилища тянутся сравнительно узкой полосой вдоль берега, занимая в излучинах рек и в протоках мелководные участки.

Сравнительное изучение причин эмбрионально-личиночной смертности на русловых нерестилищах кеты в верховье р. Камчатка показало, что на них обсыхало 25%, было покрыто снегом 60% и не замерзало 15% их общей площади (табл. 7). Оптимальные условия для развития кеты в нерестовых буграх наблюдаются на участках с открытой водой, а самые худшие – на обмелевших. Площадь участков с открытой водой невелика, в русле они приурочены к протокам, которые благодаря отепляющему влиянию подрусовых вод, имеющих температуру на $0,3-0,5^\circ$ выше речной, зимой замерзают не полностью. В обмелевших буграх живых эмбрионов находили только ниже уреза воды, где сохранялась проточность. На участках, покрытых снегом и льдом, гибель икры происходила не из-за промерзания грунта, а в результате заилиenia и ухудшения водоснабжения бугров, расположенных подо льдом. Даже на мелководье грунт не промерзал глубже нескольких сантиметров, тогда как глубина закладки икры кетой 20-25 см.

Т а б л и ц а 7

Условия развития и выживаемость эмбрионов кеты на нерестилищах с выходами подрусовых вод
(а, б, в – незамерзающие, покрытые льдом и обмелевшие участки)
(середина марта – апрель, верховье р. Камчатка)

Участок	Площадь, м ²	Доля площади участка, %		
		а	б	в
Излучина реки	440	0	69	31
	312	0	63	37
	260	0	83	17
Протока	450	40	47	13
	370	29	50	20
Средняя	-	14 ± 10	62 ± 9	24 ± 6
Число вскрытых бугров	-	9	7	4
Число эмбрионов	-	632 ± 59	370 ± 70	178 ± 48
Общая выживаемость, %	-	85 ± 4	58 ± 12	11 ± 3

Примечание. Выживаемость – количество живых эмбрионов, обнаруженных в гнезде, % от их общего числа на момент вскрытия.

Общая выживаемость кеты на всех русловых нерестилищах за период развития в грунте составила $60,8 \pm 5,8\%$, а основной фактор смертности – обмеление нерестовых бугров в маловодный период года. Доля обсохших бугров в районе работ равна 20% их общего числа. Однако поскольку вскрытие бугров проводили главным образом на мелководье, где бугры более подвержены обмелению, то по отношению ко всему нерестилищу этот показатель будет ниже – около 15.

Поскольку кета занимает под нерестилища мелководные участки рек, приуроченные к береговой линии, которые после спада воды обсыхают и заиливаются, уреченный режим реки существенно влияет на эффективность ее воспроизводства. Анализ влияния гидрометеорологических факторов на выживаемость кеты в эмбрионально-личиночный период развития показал (Леман, 1989), что число обмелевших бугров зависит от соотношения уровня реки в период нереста и развития икры в грунте. Наиболее информативным показателем оказался минимальный уровень реки в период развития кеты в грунте. Коэффициент корреляции между этим показателем и кратностью воспроизводства кеты в бассейне р. Камчатка для периода 1939-1979 гг. составил 0,704 ($P > 0,99$).

6.2.3. Истощение подземного запаса грунтовых вод

Успешность воспроизводства лососей, откладывающих икру в местах выходов грунтовых вод, определяется устойчивым грунтовым питанием их нерестилищ на протяжении всего эмбрионально-личиночного развития, продолжающегося у разных видов с июля – ноября по март – апрель (Крохин, 1960; Леванидов, 1968; Смирнов, 1975). Один из ведущих факторов выживания в этот период – истощение запасов подземных вод (Бабкин, Вуглинский, 1982), вызывающее сокращение площади выходов грунтовых вод на нерестилищах и гибель эмбрионов лососей на участках, оказавшихся за их пределами (Леман, 1987, 1992).

Известно (Ковалевский, 1983), что запас подземных вод определяется суммой атмосферных осадков, выпавших за ряд предшествующих лет, и это позволяет оценить условия развития и выживаемость лососей на нерестилищах данного типа по накопленной сумме атмосферных осадков. При выпадении атмосферных осадков часть их стекает в виде поверхностного стока в реки, а другая инфильтруется в грунт, пополняя водоносные горизонты. Завершая цикл подземного водообмена, эти воды затем поднимаются, образуя обширные выходы грунтовых вод. Период водообмена водоносного горизонта включает ряд лет, поэтому запас подземных вод определяется суммой осадков, выпавших за этот период. Чем меньше скорость фильтрации подземных вод и больше длина пути фильтрации, тем сильнее рассредоточена во времени разгрузка подземных вод и, следовательно, запас их отражает сумму осадков за все большее число лет. В результате корреляционные связи между запасом подземных вод и осадками постепенно повышаются при использовании для расчетов данных связей суммарных осадков одного, двух и большего числа лет. Достигнув максимума, соответствующего периоду водообмена водоносного горизонта, эта связь начинает постепенно затухать. При исследовании влияния осадков текущего года на урожайность поколений лососей от нереста этого года следует также учитывать, что влага осадков, выпавших перед наступлением холодного периода года, не участвует в формировании микроусловий в грунте нерестилищ зимой наступающего года.

Сравнение величины ската молоди кеты, нерки и кижуча в ключе Карымайский (Семко, 1954) с количеством атмосферных осадков предшествующих лет показывает, что теснота корреляции величины ската каждого поколения с осадками постепенно усиливается при использовании суммарных осадков предшествующих лет, достигает максимума, соответствующего периоду водообмена водоносного горизонта, и затем вновь ослабевает (рис. 10). Для кеты максимальная теснота корреляции (0,92) наблюдается при суммировании осадков за период в 15 мес с июля (N-1) года по июнь (N-2) года, где N – год нереста данного поколения. Для других видов, заходящих на нерест в этот ключ, данная зависимость с увеличением продолжительности пребывания молоди в пресных



Рис. 10. Изменение коэффициента корреляции (r) по мере суммирования атмосферных осадков за предшествующий период. По оси ординат — коэффициент корреляции между коэффициентом ската кеты в ключе Карымайский (бассейн р. Большая) и накопленной суммой атмосферных осадков, выпавших за ряд предшествующих месяцев. По оси абсцисс — продолжительность ряда суммирования атмосферных осадков. Уровень достоверности: ● — 0,99, ○ — 0,95, + — <0,95

водах в ряду "кета — нерка — кижуч" все больше маскируется биотическими факторами, действующими на популяцию до момента наступления ската.

В теплое время года подземное питание рек складывается из водоотдачи многих водоносных горизонтов, расположенных ярусами один над другим (Важнов, 1960; Соколов, Саркисян, 1981). С наступлением холода, когда инфильтрация осадков и пополнение подземных вод прекращаются, наблюдается постепенное истощение и выключение водоносных горизонтов, начиная с самых верхних. Масштабы указанных сезонных явлений хорошо видны на примере бассейна р. Камчатка (табл. 8). Доля

подземного питания в августе-сентябре (в пик нереста кеты и нерки) составляет 11-14%, а в феврале-апреле (конец эмбрионально-личиночного развития) — 5-6% от годового подземного стока реки, т.е. уменьшается более чем вдвое.

Сравнение сезонных карт температурных аномалий поверхности дна в ключе Карымайский, построенных для августа и января, показывает, что в течение зимы в ключе частично меняется локализация выходов грунтовых вод, а их общая площадь сокращается. Об интенсивности грунтового питания судили по величине температурного градиента (ΔT): чем он больше, тем сильнее выходы грунтовых вод. Для оценки влияния истощения грунтовых вод на выживаемость лососей на участке ключа, подверженном истощению грунтовых вод, на 4 станциях с интервалом 20-30 м в грунт были заложены по три искусственных бугра, содержащих по 500 икринок. Вскрытие бугров проводили ежемесячно с одновременным измерением температурного градиента (табл. 9). Результаты показывают, что при сохранении напорной фильтрации грунтовых вод выживаемость нерки в искусственных буграх остается на уровне 80%, а при их истощении снижается до 3,6%, хотя изначально условия развития на обоих участках были одинаковыми. В диапазоне значений ΔT от 0,2 до 1,0°, измеренных в период нереста, уменьшение термических аномалий на каждые 0,1°С приводит к снижению выживаемости на 1-10%.

Таблица 8

Распределение подземного (вверху) и поверхностного (внизу) составляющих стока р. Камчатка (пос. Долиновка) для трех лет различной водности (Бабкин, Вуглинский, 1982)

Год	Сток за год, мм	Месяц											
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
1972	483	6	5	5	5	7	9	12	14	13	10	6	8
	412	0	0	0	1	11	46	28	6	3	3	2	0
1975	450	6	5	6	6	8	9	12	13	11	10	8	6
	311	0	0	0	0	13	58	18	6	2	3	0	0
1977	388	6	6	6	6	8	9	11	13	12	7	7	7
	261	0	0	0	1	11	44	43	6	9	11	5	0

Таблица 9

Выживаемость икры и личинок нерки (%) и температурный градиент ($\Delta T^{\circ}\text{C}$) в искусственных гнездах в зоне истощения грунтового питания нерестилищ

Месяц	Станция							
	I		II		III		IV	
	ΔT	%	ΔT	%	ΔT	%	ΔT	%
Ноябрь	3,9	65,9	3,0	80,0	3,6	76,4	4,7	77,4
Декабрь	2,4	65,7	2,2	61,8	3,9	65,4	4,8	61,9
Февраль	0,7	3,6	2,0	36,8	2,1	31,5	4,5	80,0

Сходные данные получены при вскрытии нерестовых бугров от естественного нереста (табл. 10). По данным температурной съемки, проведенной в августе и феврале в одном из притоков в верховье р. Камчатка, на нерестилищах, расположенных на выходах грунтовых вод, можно выделить центральную и краевую зону, где сезонное истощение грунтового питания проходит с разной интенсивностью. В центре нерестилища обычно наблюдается высокая плотность нереста, грунтовое питание сохраняется на протяжении всего эмбрионально-личиночного развития, выживаемость икры и личинок кеты составляет 70-90%. По мере приближения к краю нерестилища плотность нереста уменьшается, с внешних границ нерестилищ начинается сокращение площади выходов грунтовых вод, а выживаемость в этой зоне снижается до 5-15%.

Таблица 10

Условия развития и выживаемость эмбрионов кеты на нерестилищах с выходами грунтовых вод (февраль, верховье р. Камчатка, р. Яковская)

Участок	$T^{\circ}\text{C}^*$	Число икринок		Выживаемость, %	Число личинок		Общая выживаемость, %
		всего	мертвых		всего	мертвых	
Зона сохранения выходов грунтовых вод	0.5-1.5 3.0-4.0	326	29	91	-	-	91
		421	76	82	-	-	82
		200	48	76	25	6	76
		217	69	68	36	4	71
	Средняя:						81
Зона истощения грунтовых вод	0.5-1.5 0.5-1.0	156	136	13	-	-	13
		87	84	4	-	-	4
	Средняя:						8.5

* Вверху и внизу – температура воды над дном и в грунте.

Заключение

У лососей процесс становления видов и внутривидовой дифференциации тесно связан с освоением наблюдаемого разнообразия водоемов и нерестилищ с их спецификой гидрологии, гидрохимического режима и геоморфологических особенностей. Крайне неравномерное распределение нерестилищ лососей не только в речных бассейнах, но и в пределах отдельно взятого участка русла свидетельствует о неоднородности условий в тех или иных местах нереста и предпочтении лососями определенных нерестовых биотопов. В целом эти условия определяются совокупностью ряда факторов: морфологией русла и дна, гранулометрическим составом донных отложений и гидрологическими условиями в грунте нерестилищ.

Все виды лососей, относясь к одной экологической группе литофильных закапывающих икру рыб, требуют для своего развития примерно сходных условий в грунте – достаточного количества кислорода, хорошего водообмена, малой заиленности и т.д. Успешность выживания икры лососей в нерестовых буграх определяется специфическими показателями фильтрационного режима в речном грунте – коэффициентом фильтрации грунта, скоростью фильтрации воды и направлением фильтрации воды в грунте. Выявлена количественная зависимость между выживаемостью эмбрионов лососей в грунте, показателями фильтрационного режима и процентным содержанием мелких (менее 1 мм) фракций грунта. Для всех видов лососей оптимальный уровень водообмена в нерестовых гнездах, при котором выживаемость эмбрионов превышает 80%, соответствует коэффициенту фильтрации более 0,4 см/с, содержанию кислорода не ниже 3-4 мг/л и количеству мелких частиц грунта не более 15-20%. При содержании фракции мелких частиц 25-30% от массы грунта коэффициент фильтрации падает ниже 0,1-0,2 см/с, а смертность икры возрастает до 80-90%.

Разные виды лососей используют нерестилища со строго определенными микрогидрологическими особенностями. Чавыча и горбуша нерестуют на участках с нисходящей фильтрацией воды в грунте, нерка и кижуч – на участках с восходящей фильтрацией напорных грунтовых вод, кета – на участках с восходящей фильтрацией как подрусловых, так и грунтовых вод. Вертикальная фильтрация воды в грунте является основным признаком нерестилищ исследованных видов рыб. Участки с горизонтальным направлением фильтрации имеют неблагоприятные микрогидрологические условия в грунте; нерест на них идет только при переполнении лососями своих типичных нерестилищ. Диагностика нерестилищ лососей разных видов в полевых условиях производится по комбинации двух признаков – направлению фильтрации воды в грунте и температурному градиенту между грунтом и рекой.

Типичные нерестилища лососей разных видов распределяются в руслах рек с определенной закономерностью в зависимости от особенностей рельефа русла реки и характера (направления и интенсивности) фильтрации воды в грунте. Оптимальные условия развития в грунте наблюдаются для чавычи на напорных склонах перекатов, для горбуши – на плесах перед перекатами, для кеты, откладывающей икру в подрусловых водах, – на участках, лежащих в излучинах рек за прирусловой отмелью и в протоках.

Каждый тип нерестилищ характеризуется рядом особенностей, делающих условия воспроизводства лососей на них отличными от таковых на других типах. Выделены основные специфические факторы эмбрионально-личиночной смертности лососей на нерестилищах различного типа. Для чавычи таким фактором является вымывание икры из гнезд при икрометании (потери до 65-90%), для кеты на выходах подруслового потока – обмеление нерестовых бугров в маловодный период (потери до 15-20%), для нерки, кеты и кижуча на выходах грунтовых вод – истощение запасов подземных вод в зимнюю межень (потери до 30-40%).

На нерестилищах различного типа действуют разные гидрометеорологические факторы, определяющие эффективность воспроизводства на них лососей. Для чавычи – это прежде всего уровень реки в период нереста, для кеты на выходах подруслового потока – минимальный уровень реки в зимнюю межень, для нерки, кеты и кижуча, размножающихся на выходах грунтовых вод, – сумма атмосферных осадков за ряд предшествующих лет.

Литература

- Абрамов В.В. Состояние запасов и пути увеличения численности амурской горбуши // Тр. Совещ. по вопросам лососевого хозяйства Дальнего Востока. М.: АН СССР, 1954. С. 48–69.
- Бабкин В.И., Вуглинский В.С. Водный баланс речных бассейнов. Л.: Гидрометеоздат, 1982. 183 с.
- Бирман И.Б. Некоторые данные к исследованию локальных стад и расового состава камчатской горбуши // Вопр. географии Камчатки. 1964. Вып. 2. С. 82–87.
- Важнов А.Н.. О подземном питании горных рек в период половодья и летней межени // Тр. ЦИПа. 1960. Вып. 96. С. 35–55.

- Васильев И.С. Водоснабжение нерестовых бугров летней кеты и горбуши // Биол. науки. 1958. № 3. С. 26–31.
- Вронский Б.Б. Материалы о размножении чавычи *Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum) р. Камчатки // Вопр. ихтиол. 1972. Т. 12, вып. 2. С. 293–308.
- Вронский Б.Б. Содержание кислорода и температурный режим на нерестилищах чавычи *Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum) в бассейне р. Камчатки // Изв. ТИНРО. 1974. Т. 90. С. 119–128.
- Вронский Б.Б. Внезаводское разведение чавычи // Рыб. хоз-во. 1985. № 8. С. 29–31.
- Вронский Б.Б., Леман В.Н. Нерестовые станции, гидрологический режим и выживание потомства в гнездах чавычи *Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum) в бассейне р. Камчатка // Вопр. ихтиол. 1991. Т. 31, вып. 2. С. 282–291.
- Гриценко О.Ф. Биология симы и кижуча Северного Сахалина. М.: ВНИРО, 1973. 40 с.
- Ефанов В.Н., Чупахин В.М. Колебания численности горбуши, воспроизводящейся в реках Сахалино-Курильского бассейна, и некоторые факторы, ее определяющие // Биологические основы развития лососевого хозяйства в водоемах СССР. М.: Наука, 1983. С. 88–102.
- Канидьев А.Н. Абиотические условия в нерестовых буграх горбуши // Изв. ТИНРО. 1967. Т. 61. С. 94–103.
- Кляшторин Л.Б. Определение стандартного обмена у рыб // Типовые методики исследования продуктивности видов в пределах ареала. Вильнюс, 1978. Ч. 3. С. 79–87.
- Кляшторин Л.Б., Яржомбек А.А., Рухлов Ф.Н. О роли грунтового протока и кислородного режима в формировании условий развития икры лососевых // Тр. ВНИРО. 1975. Т. 106. С. 123–129.
- Ковалевский В.С. Многолетняя изменчивость ресурсов подземных вод. М.: Гидрометеиздат, 1983. 221 с.
- Костарев В.Л. Влияние некоторых климатических факторов на эффективность естественного воспроизводства охотской кеты // Изв. ТИНРО. 1970. Т. 71. С. 109–121.
- Крохин Е.М. Нерестилища красной // Вопр. ихтиол. 1960. Вып. 16. С. 89–110.
- Кузнецов И.И. Некоторые наблюдения над размножением амурских и камчатских лососей. 1928. 196 с. (Изв. тихоокеан. науч.-промысл. станции; Т. 2, вып. 3).
- Леванидов В.Я. Материалы по биологии размножения осенней кеты р. Хор // Изв. ТИНРО. 1954. Т. 41. С. 231–251.
- Леванидов В.Я. О гидрологическом режиме нерестилищ кеты и горбуши // Изв. ТИНРО. 1968. Т. 64. С. 101–125.
- Леман В. Н. Анализ влияния атмосферных осадков предшествующих лет на динамику подземных вод и эффективность воспроизводства камчатской кеты // Сб. науч. тр. ВНИРО: Вопр. физиологии морских и проходных рыб. М.: Агропромиздат, 1987. С. 83–93.
- Леман В.Н. Типизация нерестилищ лососей рода *Oncorhynchus* по фильтрационному и термическому режиму в речном грунте бассейна реки Камчатки // Вопр. ихтиол. 1988а. Т. 28, вып. 5. С. 754–763.
- Леман В.Н. Экспресс-метод оценки состояния нерестилищ лососевых рыб // Водная токсикология и оптимизация биопродукционных процессов в аквакультуре. М.: ВНИРО, 1988б. С. 32–45.
- Леман В.Н. Анализ информативности гидрометеопоказателей при прогнозировании численности камчатской кеты // Биологические основы динамики численности и прогнозирования вылова рыбы. М., 1989. С. 127–139. (Сб. науч. тр. ВНИРО).
- Леман В.Н. Экологическая специфика нерестилищ тихоокеанских лососей р. *Oncorhynchus*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1990. 22 с.
- Леман В.Н. Нерестовые станции кеты *Oncorhynchus keta*: микрогидрологический режим и выживаемость потомства в нерестовых буграх (бассейн р. Камчатка) // Вопр. ихтиол. 1992. Т. 32, вып. 5. С. 120–131.
- Леман В.Н., Кляшторин Л.Б. Методические указания по оценке состояния нерестилищ тихоокеанских лососей. М.: ВНИРО, 1987. 28 с.
- Михайлов Л.Е. Гидрогеология. Л.: Гидрометеиздат, 1985. 263 с.
- Ресурсы поверхностных вод СССР. Т.1. Камчатка. Л.: Гидрометеиздат, 1973. 366 с.
- Рухлов Ф.Н. Материалы по характеристике механического состава грунта нерестилищ и нерестовых бугров горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) и осенней кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) на Сахалине // Вопр. ихтиол. 1969. Т. 9, вып. 5. С. 839–849.
- Рухлов Ф.Н. Влияние лесозаготовок в бассейнах нерестовых рек на воспроизводство лососей // Рыб. хоз-во. 1971. № 5. С. 19–24.
- Самарина В.С. Гидрогеохимия. Л.: Изд-во Ленингр. гос. ун-та, 1977. 360 с.

- Семко Р.С. Запасы западно-камчатских лососей и их промысловое значение // Изв. ТИНРО. 1954. Т. 41. С. 3–109.
- Смирнов А.И. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М.: Изд-во МГУ, 1975. 335 с.
- Соколов Б.Л., Саркисян В.О. Подземное питание горных рек. Л.: Гидрометеоздат, 1981. 240 с.
- Справочное руководство гидрогеолога. Л.: Недра, 1979. 807 с.
- Alderdice D. F., Wickett W. P. A note on the response on developing chum salmon eggs to free carbon dioxide in solution // J. Fish. Res. Board Can. 1958. V. 15. P. 797–799.
- Coble D. W. Influence of water exchange and dissolved oxygen in redds on survival of steelhead trout embryos // Trans. Am. Fisch. Soc. 1966. V. 90. P. 469–474.
- Cooper A. C. The effect of transported stream sediments on the survival of sockeye and pink salmon eggs and alevin. 1965. 71 p. (Int. Pac. Salmon. Fish. Comm., Bull.; N 18).
- McNeil W.T. Effect of the spawning bed environment on reproduction of pink and chum salmon // Fish. Bull., U.S. Fish and Wildlife Serv. 1966. V. 65, N 2. P. 495–553.
- Pollard R.A. Measuring seepage through salmon spawning gravel // J. Fish. Res. Bd. Can. 1955. V. 12, N 5. P. 706–741.
- Silver S.T., Waaren Ch.E., Doudoroff P. Dissolved oxygen requirements of developing steelhead trout, and chinook salmon embryos at different water velocities // Trans. Am. Fisch. Soc. 1963. V. 92. P. 327–343.
- Terhune L.D.B. The Mark VI groundwater standpipe for measuring seepage through salmon spawning gravel // J. Fish. Res. Board Canad. 1958. V. 15, N 5. P. 1027–1063.
- Turnpenny A.W.H., Williams R. Effects of sedimentation on the gravel of an industrial river system // J. Fish. Biol. 1982. V. 17. P. 681–693.
- Wickett W.P. The oxygen supply to salmon eggs in spawning beds // J. Fish. Res. Bd. Canada. 1954. V. 2, N 6. P. 933–953.