

АКАДЕМИИ НАУК СССР
ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ МОРЯ

На правах рукописи

УДК 597.553.2:591.5:574.34

В.Н.Базаркин

ВОСПРОИЗВОДСТВО И ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ НЕРКИ
ONCORHYNCHUS NERKA WALBAUM ОЗЕРА АЗАБАЧЬЕГО
В СВЯЗИ С УСЛОВИЯМИ СРЕДЫ НА НЕРЕСТИЛЩАХ

03.00.10 - ихтиология

А В Т О Р Е Ф Е Р А Т

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Владивосток

1990

Работа выполнена в Камчатском отделении Тихоокеанского научно - исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии Министерства рыбного хозяйства СССР и Камчатском отделе природопользования Тихоокеанского института географии ДВО АН СССР.
г.Петропавловск - Камчатский

Научный руководитель -

доктор биологических наук, профессор С.М.Коновалов

Официальные оппоненты -

доктор биологических наук, профессор В.Н.Иванков

кандидат биологических наук Н.С.Романов

Ведущее учреждение - Московский ордена Ленина, ордена Трудового
Красного Знамени и ордена Октябрьской Революции
Государственный Университет им. М.В.Ломоносова

Зашита диссертации состоится "15" мая 1990 г.

в "—" часов на заседании специализированного Совета по
защите диссертаций при Институте биологии моря Дальневосточного
отделения АН СССР
ческого, 17, Институт

С диссертацией :
ДВО АН СССР (В
159)

Автореферат раз

Отзывы в двух экземплярах направлять по адресу:
Институт биологии моря Дальневосточного отделения АН СССР, 680000, г. Владивосток, 17, Институтский проспект, 17, кабинет 107, наименование: "Исследование численности и структуры популяций нерки в озере Азабачьем".

специалист
кандидат
нездилова

- 3 -

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Одним из актуальных направлений исследований популяционной биологии лососей является изучение закономерностей формирования их численности. Такие исследования важны не только для расширения представления об изучаемых объектах, но позволяют использовать полученные данные в прогнозировании урожайности поколений и регуляции промысла. Высокая экономическая значимость тихоокеанских лососей ставит проблему активного изучения различных факторов - биотических, абиотических и антропогенных, лимитирующих численность генераций. Абиотические условия в пресноводный период, как известно, в значительной мере определяют урожайность генераций лососей, особенно таких видов, как нерка, чавыча, кижуч. Для нерки изучение воздействия абиотических факторов на динамику численности затрудняется тем, что она размножается на разного типа нерестилищах (Крохин, 1960; Foerster, 1962; Смирнов, 1975 и др.), отличающихся условиями воспроизводства, которые в свою очередь определяют специфичность формирования численности локальных группировок. Несмотря на то, что к настоящему времени исследования абиотических факторов в пресноводный период жизни проведены для разных стад нерки, на уровне субизолятов этот вопрос практически не изучался. Для того, чтобы компенсировать отсутствие таких детализированных исследований на субпопуляционном уровне, нами с 1979 года начали проводиться работы по нерке оз. Азабачьего.

Цель и задачи работы. Цель настоящей работы - изучение роли абиотических условий воспроизводства в формировании численности субизолятов нерки, размножающихся на разного типа нерестилищах (озерных, речных и ключевых). Для достижения этой цели необходимо решить следующие задачи : I) определить механизмы воздействия различных элементов гидротехнического и гидрохимического режимов

ЗНПО

№

нерестовых водоемов на успешность нереста и инкубации икры; 2) на основе многолетних данных о факторах среды, численности субизолятов и их возрастной структуре, дать количественную оценку влияния абиотических условий на динамику численности нерки оз. Азабачьего.

Научная новизна. Впервые проведены многолетние исследования факторов среды на нерестилищах субизолятов нерки, показана их пространственная, суточная, сезонная и межгодовая изменчивость. Установлено влияние скоростей течения воды в местах размножения на количество откладываемой производителями икры и успешность её инкубации. Определена зависимость выживания икры от состава грунтов. Впервые изучен химический состав воды на нерестилищах локальных изолятов в пределах одного стада, установлена пространственная и временная структура ингредиентов. Показана избирательность нерки к конкретным абиотическим факторам на нерестилищах в сравнении с другими видами тихоокеанских лососей (кетой, кижучем, чавычей и горбушей), размножающимися в однородных физико-географических условиях. Для всех исследуемых субизолятов нерки оз. Азабачьего рассчитаны связи кратностей возвратов численности родительских и дочерних поколений. Установлено дифференцированное влияние абиотических факторов на динамику численности субизолятов, размножающихся на озерных, речных и ключевых нерестилищах.

Теоретическая и практическая ценность работы. Результаты работ важны для выяснения и классификации лимитирующих численность лососей факторов по их значимости, поиска путей нейтрализации их отрицательного воздействия и разработки совершенных методов управления лососевым хозяйством. В практическом аспекте полученные результаты исследований могут быть использованы при бонитировке нерестовых площадей нерки и других видов тихоокеанских лососей, в проведении работ по акклиматизации нерки и в перспективе, при строительстве искусственных нерестовых каналов, по типу создаваемых в

Канаде (Mac Kinnon, 1963; Dill, 1967; Wiley, 1970). Необходимо учитывать полученные результаты в прогнозировании численности нерки оз. Азабачьего, важного в промысловом отношении стада. Кроме всего, необходимо отметить, что исследования, подобные нашим, являются основой для определения антропогенного воздействия (рубки леса, земледелия, животноводства, агролесомелиорации и т.п.) на воспроизводство лососей, которое в настоящее время для отдельных регионов достигло угрожающих масштабов (Сирин, 1981; Martin et al., 1984).

Апробация работы. Основные положения диссертации представлялись на коллоквиумах лаборатории лососевых рыб КоТИИРО (1979-1988 гг.); на II Всесоюзном совещании по раннему онтогенезу рыб (Калининград, 1983); на научно-практической конференции "Биологические ресурсы Камчатского шельфа, их рациональное использование и охрана" (Петропавловск-Камчатский, 1987 г.); на III Всесоюзном совещании по лососевидным рыбам (Тольятти, 1988 г.).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 7 работ и три находятся в печати.

Объём работы. Диссертация состоит из введения, пяти глав, основных выводов, списка цитируемой литературы и приложения. Работа изложена на 179 страницах машинописного текста, содержит 27 таблиц, 22 рисунка, одно приложение из 17 таблиц. Список литературы включает 250 источников, из них 80 на иностранных языках.

Глава I. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Нерка оз. Азабачьего является важным объектом промысла, составляя в отдельные годы основную долю от общей численности производителей этого вида в реке Камчатке (Остроумов, 1972). Популяция является сложноструктурной, насчитывает более 50 "субизолятов" - элементарных самовоспроизводящихся группировок (Коновалов, 1980), размножающихся на нерестилищах трех типов - озерных, речных и ключевых. Ключевые нерестилища, или "чаши", представляют собой верхнюю, расширенную часть ручьев, характеризуемую значительным де-

битом грунтовых вод. Озерные расположены вдоль береговой полосы, также в местах выходов грунтовых вод. Речные нерестилища размещены в руслах рек и тоже приурочены к выходам грунтовых вод. Нерка оз. Азабачьего включает две сезонные расы – весеннюю,нерест производителей которой происходит на чашах и реках (с середины июня по июль) и летнюю,рыбы которой размножаются в озере и самом крупном притоке – р.Бушуйке(с середины августа по сентябрь).

На нерестилищах изучались элементы гидрологического и гидрохимического режимов, влияющие на воспроизводство. Определялся термический режим вод на поверхности и в гнездах, с помощью термометров АМ-29 и модифицированного термометра ТМ – 5, позволяющего с высокой точностью проводить измерения в грунте,на глубине закладки икры. Фракционный состав грунтов исследовали,применяя набор сит разного диаметра. Определяли гидрометрической вертушкой ГР – II и тахиметрическим методом скорости течения на нерестилищах и величину стока (расходы). Для оценки влияния скоростей течения воды на количество отложенной производителями икры и успех её инкубации, проводили вскрытия гнезд на контрольных участках (всего 44 гнезда). Ставились эксперименты по закладке искусственно оплодотворенной икры в гнезда с заданным фракционным составом грунтов (36 гнезд). Проводились вскрытия гнезд для оценки успешности инкубации при разных уровнях воды в озере.

Изучался химический состав воды на нерестилищах. Отбор проб воды из грунтов проводили методом Е.М.Крохина(1960).На месте определяли гидротестером "Хориба"(модель И – 7) содержание растворенного в воде кислорода,рН а также её мутность. В лабораторных условиях устанавливали содержание биогенных веществ,тяжелых металлов и ионный состав воды по стандартным методикам: "Руководство по химическому анализу вод суши,1977" и "Госстандарт,питьевая вода (методы анализа),1974".

На нерестилищах совместно с сотрудниками лаборатории популяционной биологии ИБМ ДВО АН СССР проводился учет производителей. В расчетах использовались также представленные ими данные с 1970 г. по численности и возрастной структуре производителей различных субизолятов. Для количественной оценки влияния абиотических факторов на динамику численности нерки использовался также многолетний ряд гидрометеорологических данных (1970 – 1988 гг.) по ближайшему посту ГМС и имеющиеся за этот период сведения о возрастной структуре и численности производителей на нерестилищах. Расчеты выполнены методами математико – статистического анализа по стандартным программам на персональном компьютере IBM – PC/XT.

В работе дан сравнительный анализ условий воспроизводства нерки и других видов тихоокеанских лососей (чавычи,горбуши,кижуча и кеты),размножающихся в сходных физико-географических условиях – нижнем течении р.Камчатки. Для этого в летне – осенний период 1982, 1985 и 1987 гг. на их нерестилищах, расположенных в сопряженных бассейнах и удаленных друг от друга на расстоянии не более 30 – 40 км ,исследовались гидрологические и гидрохимические характеристики.

Глава 2. КРАТКАЯ ФИЗИКО – ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ИССЛЕДУЕМОГО БАССЕЙНА

Согласно ландшафтно – морфологическому анализу (Васильев,1973) территория Камчатки делится на пять районов, отличающихся гидрологией водоемов. Бассейн нижнего течения р.Камчатки (с озером Азабачьим) расположен в Восточном районе, который простирается от мыса Лопатка на юге,до р.Озерной – на севере. Примечательно, что в него входит бассейн оз.Курильского, в котором воспроизводится самое крупное из азиатских стад нерки. Вместе с популяцией нерки р.Камчатки они дают до 95% вылова этого вида в СССР.

По физико – географическим характеристикам Восточный район от-

личается от других районов Камчатки. Для него характерны наибольший коэффициент густоты речной сети ($0,7-0,9 \text{ км}/\text{км}^2$), максимальная годовая сумма осадков (800 – 1400 мм), обеспечивающая высокий сток зимней межени (25 – 30% от годового) и высокая доля подземного питания рек (50 – 65% от годового стока). Продолжительность ледостава на реках Восточного района одна из наименьших на полуострове и для разных участков колеблется от 120 до 180 суток. В южной части некоторые реки и участки не замерзают в течение всего года, что очень важно для воспроизводства лососей, поскольку молодь (личинки) могут раньше переходить на экзогенное питание, в результате чего снижается их смертность в этот критический для них период (Смирнов, 1975). Восточный район выделяется также мягкостью зимнего периода, средняя годовая температура воздуха в нижнем течении р.Камчатки (п.Усть – Камчатск) равна $-0,9^\circ$, а в южной части района вообще положительна – $(+1,1^\circ)$.

2.1. Бассейн озера Азабачьего

Озеро расположено на правом берегу р.Камчатки, в 12 км от русла и соединено с ним протокой Азабачьей. По площади зеркала ($63,9 \text{ км}^2$) это одно из наиболее крупных озер п-ва Камчатка. Общая площадь водосбора – 486 км^2 , абсолютная высота над уровнем моря – 6,0 м, длина озера 13 км, ширина 7,7 км, длина береговой линии – 37 км, максимальная глубина 34 м, средняя – 17 м (Крохин, 1972). В озеро впадают около 40 притоков, из которых только 15 являются крупными и не пересыхают после половодья.

Глава 3. ГИДРОЛОГИЧЕСКИЙ РЕЖИМ НЕРЕСТИЛИЩ ИКРЫ ОЗЕРА

АЗАБАЧЬЕГО И РОЛЬ ЕГО ЭЛЕМЕНТОВ В ВОСПРОИЗВОДСТВЕ

3.1. Скорости течения на нерестилищах, их влияние на количество

откладываемой производителями икры и успех её инкубации

Измерения скоростей течения воды (v) проводили на речных нерестилищах и устьевых зонах чаш, так как на самих чашах и озерных нерестилищах течение отсутствует. В пределах нерестовых участков

одного водоема v отличается на 0,1 – 0,3 м/сек и, как правило, выше на верхних участках, что связано с повышенными уклонами рек в предгорной части. Средние скорости в устье чаш и участков русла, расположенных ниже, в 2 – 3 раза меньше, чем на речных нерестилищах. Среди рек выделяются относительно "быстрые" ($v_{ср.} = 0,78 \text{ м/сек}$) и "медленные" ($v_{ср.} = 0,30 \text{ м/сек}$). В пределах речных нерестилищ v довольно изменчива, коэффициент вариации C_v достигает 35,0%, для чаш – более стабильна (C_v от 8,7% до 15,6%). За период половодье – межень происходит двух – трехкратное уменьшение v на нерестилищах.

Обратив внимание на неоднородность распределения и отличия скоростей течения разных нерестовых водоемов, мы провели работы по оценке влияния v на эффективность нереста и инкубации икры. Для этого в осенне – зимние периоды раскапывались гнезда, при вскрытии которых определяли общее количество икры, численность мертвой, глубину закладки. Кроме этого, на исследуемых участках измерялась скорость течения воды в период размножения.

Анализ результатов показал, что на чашах где течение отсутствует, среднее количество икры в гнездах выше в два раза, чем на речных нерестилищах. Икра находилась на глубинах до 0,5 м, основная её часть – на уровне 10 – 30 см. Получены достоверные связи численности отложенной в гнезда икры (N_i) и скоростей течения:

$$N_i = 875,0 - 187,5v \quad (I).$$

Коэффициент корреляции равен 0,71 ($p < 0,05$). Зависимость характерна даже для 1985 г., когда заходило одно из самых многочисленных поколений. Обращает внимание повышенная смертность икры в 1985 г. (47% в среднем), тогда как для 1982 г. она равна 14%, а 1987 г. – 19,8%, что объясняется неблагоприятным воздействием на успешность нереста перезаполнений нерестилищ производителями. Если рассматривать смертность икры дифференцированно для нере-

стилиц каждого типа, то она выше на чашах и озерных нерестилищах. Например, для 1987 г. она составляла на чашах 23,8%, на озерных нерестилищах - 25,9% и речных - 13,9%. В целом наблюдается линейная регрессия количества мертвой икры в гнездах (N_M) от скоростей течения воды в период нереста на участке размножения :

$$N_M = 137,6 - 38,5 V \quad (2).$$

Связь достоверна для $p < 0,05$, $r = 0,59$.

При последующей оценке влияния скоростей течения на воспроизводительную способность нерестилищ, установлена для речных субизолятов обратная линейная зависимость средних величин кратностей возвратов от средних скоростей нерестилищ в репродуктивный период. Связь высокодостоверна: $r = 0,927$ и $p < 0,01$.

3.2. Уровенный режим воды на нерестилищах и его роль в воспроизводстве

Уровни воды, как показатель водности водоемов, не только могут влиять на морфологическую структуру популяций (Савваитова, 1961; Парфенник, 1962; Коновалов, 1980) лососей, но и определять успешность разных периодов их жизни - нереста, инкубации икры, выхода личинок из грунтов, нагула молоди. Это вызвало необходимость изучения уровенного режима на нерестилищах субизолятов нерки.

Для весенней нерки заход на нерестилища производителей совпадает с началом спада половодья, которое обычно наблюдается в первой декаде июля. До середины августа в озере наблюдается интенсивное снижение уровней (со скоростью 2,0 - 2,5 см в сутки). Нерест летней нерки приурочен к этому периоду, когда в основном прекращается падение уровня (на 70-80% от максимума). Такой сдвиг сроков нереста летней расы является её адаптацией к сезонному распределению уровней, так как очевидно, что при более раннем нересте будет происходить осушение значительной части нерестилищ. Это подтверждают результаты наблюдений в 1985 г., когда значительная доля производителей весенней нерки в связи с низкими уровнями во-

ды и переполнением нерестилищ, не смогла зайти в реки и ключи, и размножалась в литорали озера со второй половины июля. Плотность заполнения нерестилищ была высокой: если в годы с численностью производителей близкой к средней (1981 г.) на 5 контрольных участках береговой зоны площадью по 100 м² насчитывалось от 7 до 15 гнезд (в среднем 12,6), то в 1985 г. их было по 17 - 25 (в среднем 21,0). За период с 5 августа по 1 ноября при падении уровня на 41 см произошло обсыхание 14,5% гнезд, расположенных на исследуемом участке. При раскопках гибель икры в верхнем слое 0-15 см составила 100%, на большей глубине икра частично продолжала развиваться (эмбрионы находились на стадии пигментации глаза), но значительная её часть (до 90%) была погибшей.

В целом чаши, озерные и речные нерестилища дифференцируются по абсолютным величинам и годовому ходу уровней воды, определяющим особенности формирования численности их субизолятов. Средние глубины озерных нерестилищ определяют их воспроизводительную способность. Так, средние многолетние величины кратностей возвратов для наиболее мелководных нерестилищ (Култучная и Сновидовская - Аришкян) составляют 2,17 и 2,72, что ниже, чем в среднем для данного типа нерестилищ - 3,50. Для субизолятов речных нерестилищ отмечена связь кратностей возвратов с величинами среднегодовых уровней в год нереста ($r = 0,693$; $p < 0,05$). Несмотря на адаптацию летней расы к неблагоприятному для инкубации её икры уровенному режиму воды, аномально большие годовые амплитуды уровней отрицательно влияют на кратности возвратов субизолятов, воспроизводящихся на чашах ($r = -0,619$) и в озере ($r = -0,489$). Таким образом, специфичность уровенного режима нерестовых водоемов в значительной мере определяет механизм формирования субизолятов на нерестилищах разного типа.

3.3. Термический режим нерестилищ

Распределение температуры воды в гнездах (Тгр.) нерки довольно

неравномерно. В нерестовый период отмечается снижение Тгр. по глубине от 0 до 50 см, в среднем на 1-2°. Выделяется верхний слой (10 см), где происходит интенсивный водо- и теплообмен, для которого характерен температурный скачок. Для чаш и речных нерестилищ наблюдаются суточные колебания температур в грунте (до 40%). Отмечена зависимость Тгр. от температур воздуха (Твозд.) и воды на поверхности (Тпов.). Для чаш Тгр.=0,60 Тпов. и Тгр.=0,23 Твозд., для рек - Тгр.=0,84 Тпов. и Тгр.=0,42 Твозд.. В зимнее время температура воды в грунте выше, чем на поверхности.

Достоверно отличаются в период размножения средние расчетанные Тгр. для чаш, речных и озерных нерестилищ (3,8°; 6,0° и 10,2°). Для последних характерна изменчивость в пределах нерестилища, С_V достигает 33%, более стабильны температуры на чашах (С_V=8,7%) и речных нерестилищах - 10,8%. Максимальные годовые амплитуды Тгр. характерны для озерных нерестилищ (до 17°), меньше на речных (до 11°) и минимальны на чашах (до 7°).

Для всех типов нерестилищ получены графические зависимости Тгр. от Твозд., позволяющие определять темпы, сроки и в целом термические условия эмбрионально - личиночного развития нерки по данным о суточных Твозд. за период развития.

Температура воды на нерестилищах в репродуктивный период определяет их воспроизводительную способность, т.е. чем ниже средняя температура воды нерестилищ, тем больше их средняя многолетняя величина кратности возвратов. Коэффициенты линейной корреляции равны соответственно -0,857 и -0,837 ($p < 0,05$). Установлено незначительное положительное влияние температур воды в августе (нерестовый период) на численность генераций субизолятов речных и озерных нерестилищ. Коэффициенты корреляции в среднем для каждого типа нерестилищ составляют 0,438 и 0,495 ($p < 0,05$).

3.4. Мутность воды и фракционный состав грунтов нерестилищ, их влияние на нерест и инкубацию икры

Нерест нерки, как и других видов лососей, проходит в воде с величиной мутности (Q) не выше 20 мг/л. Сезонное распределение Q нерестовых водоемов благоприятны для нерки, так как максимальные значения характерны в донерестовый период (июнь) - до 120 мг/л. За это время вносится в озеро, например только р. Пономаркой 147,4 т. (1984 г.) взвесей, основную долю которых составляют пыль и иловатые частицы. К концу, за период инкубации Q снижается до 2 мг/л.

Грунты, слагающие нерестилища нерки, состоят из следующих групп: гальки - крупной (100-50 мм), средней (50-25 мм), мелкой (25-10 мм); гравия - крупного (10-5 мм), среднего (5-1 мм), мелкого (1-0,5 мм); песка - грубого (2-1 мм), крупного (1,0-0,5 мм), среднего (0,5-0,25 мм), мелкого (0,25-0,1 мм); алеврита и пыли (менее 0,1 мм). Наибольший интерес представляет содержание и распределение мелких фракций, определяющих успешность инкубации икры (Леванидов, 1968; Рухлов, 1969; Bruton, 1985). Наблюдаются достоверные различия в содержании частиц, диаметром менее 1,0 мм, 1,0 мм и 2,0 мм для разных типов нерестилищ. На речных их содержание минимально - 1,6%; 2,6% и 4,1%; на чашах - 3,9%; 5,9% и 7,5%; на озерных - 5,6%; 6,6% и 7,6%.

Отличаются по содержанию мелких фракций грунты, взятые из нерестовых бугров и с участков, не используемых для размножения. В первых их концентрация на 2-3% меньше. Особенностью вертикального распределения фракционного состава является повышенное содержание мелких частиц в верхнем десятисантиметровом слое, где их доля составляет 60-85% от общей массы.

Обратив внимание на некоторую неоднородность состава грунтов нерестилищ разного типа, мы провели работы по оценке влияния фрак-

ционного состава на успешность инкубации икры. Проводить такие исследования для естественных нерестовых бугров крайне сложно, поскольку невозможно учесть множество влияющих биотических и абиотических факторов. Поэтому нами были проведены эксперименты по закладке искусственно оплодотворенной икры в гнезда с заданным составом грунтов четырех типов. Первый соответствовал естественному составу в нерестовых буграх, во втором отсутствовали фракции диаметром менее 2,0 см, т.е. средние и мелкие. В двух других типах, при содержании средних и крупных частиц слишком к естественному составу, была увеличена доля мелких частиц, составляющая для третьего типа 25% от общей массы и для четвертого - 50% .

В грунтах с естественным составом грунтов выживаемость эмбрионов в 1985 г. составила II,3 - 20,3% (в среднем 16,2%), в 1987 г. - II,6 - 22,1% (в среднем 17,6%). При этом произошло за период инкубации увеличение количества мелких фракций с 12,4% до 18,3% на чашах, с 8,8% до 12,9% - на речных нерестилищах и с 12,9% до 18,8% - на озерных.

Для гнезд с крупными фракциями (второй тип) отмечается несколько повышенная выживаемость - 21,1% - 25,6% (в среднем 23,3%) в 1985 г. и 17,1% - 25,5% (в среднем 21,1%) - в 1987 г., что соответственно на 7,1% и 3,5% выше, чем для гнезд с естественным составом грунтов.

При содержании в гнездах мелких фракций до 25% и 50% (третий и четвертый типы грунтов) наблюдалась полная гибель инкутируемой икры. Учитывая, что в отдельных естественных гнездах нерки содержание мелких частиц в начале инкубационного периода составляет до 21,9%, следует признать, что в природных условиях этот вид не имеет резервов выживания в эмбрионально-личиночный период при повышенной концентрации мелких фракций, в отличие от таких, например видов, как кумжа или американский голец, для которых уста-

новлена обратная линейная зависимость выживаемости личинок от содержания мелких частиц в нерестовых буярах (Witsel, MacCrimon, 1983).

3.5. Сравнительный анализ условий воспроизведения нерки и других видов лососей рода *Oncorhynchus* в нижнем течении р.Камчатки

Полагая, что наши исследования были бы неполными без сравнения особенностей экологии нереста нерки и других видов тихоокеанских лососей, мы проводили изучение абиотических факторов на нерестилищах чавычи, горобуши, кеты и кижуча, размножающихся в соседних водо-сборах (в однородных физико - географических условиях). Результаты работ, приведенные в табл. I и 2, показывают довольно четкую дифференциацию конкретных условий воспроизводства на нерестилищах для каждого вида: уровней воды, скоростей течения, термики воды на поверхности и в грунте, фракционного состава грунтов. В меньшей степени отличаются величины pH и содержание растворенного в воде кислорода нерестовых водоемов разных видов.

Следует отметить, что даже места размножения чавычи и горобца (р. Радуга), расположенные на одном участке русла реки, отличны по фракционному составу грунтов, уровням воды и скоростям течения.

ины мутности воды и фракционный состав грунтов (%)
на нерестилищах разных видов лососей

| Нерестилища | Мутность данного вида! мг/л | Размер фракций, см | | | | | | | | | |
|-----------------|--------------------------------|--------------------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|
| | | <0,1 | 0,1-0,5 | 0,5-1,0 | 1,0-2,0 | 2,0-3,0 | 3,0-4,0 | 4,0-5,0 | 5,0-6,0 | 6,0-7,0 | 7,0-8,0 |
| Чавыча | I5 | 0,5 | 1,8 | 2,2 | 5,1 | 3,4 | 5,4 | 9,0 | 12,7 | 60,0 | |
| Горбуша | I5 | 0,7 | 4,9 | 4,5 | 4,8 | 3,4 | 5,0 | 13,2 | 9,5 | 54,0 | |
| Кета(осенняя) | I3 | 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 | 40,0 | |
| Нерка(весенняя) | 5.0 | 0,8 | 5,5 | 4,2 | 12,6 | 9,7 | 14,6 | 16,7 | 10,2 | 25,5 | |
| Нерка (летняя) | I8 | 1,7 | 10,8 | 9,4 | 14,7 | 7,7 | 7,9 | 17,0 | 8,1 | 22,7 | |

Таблица 2

Характеристика условий среды на нерестилищах разных видов лососей в период нереста и начала инкубации икры^{*}
(Нижнее течение р.Камчатки)

| Нерестилища данного вида | Скорость течения, м/сек | Уровень воды, м | Темп.во- ды(грунт) °C | Темп.во- ды(пов.), °C | рН (грунт), O ₂ , мг/л (грунт) |
|--------------------------------|-------------------------------|--------------------|-----------------------------|-----------------------------|--|
| Чавыча | 0,8-1,9 1,0 | 0,3-0,7 0,9 | 10,0-10,6 10,4 | 10,0-10,6 10,4 | 7,8-8,0 8,0 8,3-8,6 8,5 |
| Горбуша | 0,6-1,2 0,8 | 0,2-0,6 0,5 | 10,3-10,9 10,4 | 10,3-10,9 10,4 | 7,8-8,0 8,0 8,1-8,6 8,4 |
| Кета(осен- няя) | 0,2-0,5 0,4 | 0,2-0,5 0,3 | 8,5-8,7 8,6 | 9,2-9,3 9,2 | 7,1-7,6 7,4 8,3-8,6 8,6 |
| Кижуч | 0,2-0,4 0,3 | 0,2-0,5 0,5 | 7,3-7,7 7,5 | 8,0-8,7 8,3 | 8,1-8,5 8,3 8,6-8,7 8,7 |
| Нерка(ве- сенняя) | 0,0-0,7 0,2 | 0,1-0,5 0,3 | 2,0-7,0 4,2 | 3,2-8,2 5,3 | 7,0-8,2 7,6 7,8-10,3 8,4 |
| Нерка(лет- няя) | 0,0 0,0 | 1,5-5,5 2,2 | 4,0-7,3 5,5 | 5,5-9,6 8,0 | 7,2-8,0 7,4 7,6-9,2 7,9 |

Результаты могут иметь практическое значение при бонитировке нерестовых площадей разных видов лососей. Особенно эффективным может быть применение вышеперечисленного комплекса факторов совместно с используемыми при бонитировке нерестилищ по методике Л.В.Лемана и Л.Б.Кляшторина (1987) коэффициентами фильтрации и типами движения воды в грунтах.

Глава 4. ГИДРОХИМИЧЕСКИЙ РЕЖИМ НЕРЕСТИЛИЩ НЕРКИ ОЗ.АЗАБАЧЬЕГО И РОЛЬ ЕГО ЭЛЕМЕНТОВ В ВОСПРОИЗВОДСТВЕ

Изучение химизма вод нерестовых водоемов важно для познания природы хоминга, качества вод и в целом экологии пресноводного периода жизни лососей. На примере нерки мы получаем уникальную возможность впервые определить степень изменчивости различных

* Над чертой - интервалы величин, под чертой - средние значения.

ингредиентов в местах размножения одной популяции, т.е. на нерестилищах, удаленных на незначительном расстоянии (иногда в несколько сот метров) и в то же время, идентифицируемых производителями.

4.1. Содержание растворенного в воде кислорода

В период нереста концентрация O₂ в поверхностных водах колеблется от 7,8 до 12,8 мг/л, в гнездах как правило ниже, разница достигает 2,2 мг/л. На озерных нерестилищах содержание O₂ в поверхностных и грунтовых водах на 1,8 - 2,3 мг/л выше, чем для чаш и рек. Отличия в пределах одного нерестилища составляют 0,2 - 0,8 мг/л на поверхности и до 2,2 мг/л - в грунте.

Для однотипных нерестилищ отличия в содержании O₂ меньше, чем для разных типов. За период нерест - инкубация происходит снижение O₂ на всех нерестилищах. В отдельные маловодные годы (1985 г), в период межени на чашах наблюдались значения 1,5 мг/л, что ниже критической величины для инкубации икры лососей (Крохин, 1960; Канидьев, 1967).

4.2. Ионный состав воды

Ионный состав среды, в которой происходит оплодотворение и ранний онтогенез лососей определяет успешность этих процессов (Brown, 1983 ; Морисава, 1984). Отмечается также отрицательное влияние низких pH на инкубацию икры (Jagoe et al., 1984).

Согласно теории строения и свойств клеточных мембран, обладающих ионной избирательностью, проведенные нами совместно с И.Л.Чагой (1983) исследования, показали решающее значение ионного состава воды для активации спермииев и затвердения оболочки зиготы на "родных" нерестилищах. Изучение активной реакции среды показало, что в период пребывания на "родном" нерестилище ионный состав крови, спермиальной и овариальной жидкостей внутри популяции инвариантны, а амплитуда колебаний этих признаков, в частности pH, для

разных субизолятов составляет 2,8 ед., что выше, чем например, для разных рек Сахалина (1,3 ед.).

В целом вода на нерестилищах нерки относится к гидрокарбонатному классу, с преобладанием гидрокарбонатных ионов (50–60 % экв.). Наблюдаются следующие особенности распределения pH воды разных типов нерестилищ : у летней нерки отмечается сдвиг в сторону щелочной реакции (pH достигает 8,7 ед.), тогда как для весенней он имеет нейтральную или слабощелочную реакцию. Даже для близко расположенных нерестилищ различия составляют 0,2 – 0,4 ед. Этот показатель однороден для грунтовых и поверхностных вод. Наиболее стабильно, в сравнении с другими ингредиентами, его распределение по сезонам. В целом из главных ионов наиболее стабильны во времени и одновременно дифференцируемы для нерестилищ pH, Ca и Cl, тогда как HCO₃, SO₄, Na+K, Mg и общая минерализация испытывают значительные суточные, сезонные и межгодовые колебания.

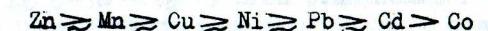
Как известно, низкая численность лососевых рыб в озерах провинции Онтарио (Neary, Dillon, 1988) обусловлена низкими (менее 5,0 ед.) значениями pH. На популяционном уровне такого дифференцированного воздействия pH и других ионов не обнаружено : отсутствуют связи кратностей возвратов субизолятов с величинами содержания главных ионов в водах нерестовых водоемов.

4.3. Содержание тяжелых металлов

Для тихоокеанских лососей Дальнего Востока до настоящего времени не проводились исследования содержания тяжелых металлов в водах нерестилищ, что объясняется видимо их присутствием в естественных водоемах, в очень малых дозах, которые не могут оказывать токсического воздействия на гидробионтов (в отличие от водоемов с промышленными и сточными водами). Для исследуемых нерестилищ установлены следующие концентрации металлов в воде : Cu – 0 – 0,105 мкг/л, Mn – 0,015 – 0,16 мкг/л, Ni – 0 – 0,25 мкг/л, Zn – 0,021 – 0,896 мкг/л, Cd – 0 – 0,006 мкг/л. Свинец и кобальт не обнаружены. Не на-

блодаются различия по годам для одних и тех периодов, не происходит и суточных колебаний концентраций металлов, в отличие, например от минерализации.

В целом установлен следующий ряд мобильности тяжелых металлов на нерестилищах в бассейне озера :



Также, как и для pH, не установлено влияния концентраций металлов в водах нерестилищ на их воспроизводительную способность. Не происходит очевидно и токсикогенного воздействия на нерку, поскольку определенные нами концентрации на порядок ниже, чем в оз. Онтарио (Morrisson et al., 1985), где не отмечено влияния их на развитие кижуча.

4.4. Биогенные вещества

Концентрация общего фосфора ($P_{\text{общ.}} = P_{\text{неорг.}} + P_{\text{орг.}}$) в летне-осенний период для разных нерестилищ составляет 0 – 0,124 мг/л. Не обнаружено закономерностей содержания P для разных типов нерестилищ, а также в грунтовых водах и на поверхности. В разные годы содержание фосфора в водах нерестилищ и озера отличаются не сильно. На основе имеющихся данных за 1985 г. был рассчитан баланс P по упрощенной методике (Крогиус и др., 1987). Основным поставщиком фосфора в озеро является р. Бушуйка (до 70%). Поступление со снегом, рассчитанное по (Кизеветтер, 1948), очень незначительно – 0,7% (714 кг), несмотря на аномально большой по численности заход нерки в данном году. Для изучаемого периода времени наблюдается небольшой дефицит фосфора – 2046 кг.

Учитывая установленный нами, относительно небольшой период полной смены воды в озере (в среднем 2 года), сделали оценку возможного влияния концентраций фосфора, вносимых в озеро со стоком (и соответственно влияющих на кормовую базу молоди нерки), на формирование численности поколений нагуливающихся в озере в этот период. Достоверных связей кратностей возвратов исследуемых субизоля-

тров с величинами годового стока, определяющими концентрации фосфора в озере, не установлено.

Кроме фосфора, определяли также концентрации соединений азота. Для нерестилищ и оз. Азабачьего их содержание колеблется в следующих пределах: аммонийные ионы (NH_4^+) – 0 – 0,32 мг/л, нитриты (NO_2^-) – 0 – 0,05 мг/л, нитраты (NO_3^-) – 0 – 0,35 мг/л. Установлена их значительная пространственная, сезонная и межгодовая изменчивость для разных нерестилищ, грунтовых и поверхностных вод.

Поскольку бассейн оз. Азабачьего не подвержен антропогенному воздействию (промышленному, агролесомелиоративному и т.п.), определенные нами концентрации всех исследуемых ^и гидрофильных компонентов можно рекомендовать как эталонные при определении качества вод в перспективе строительства красничных рыбоводных заводов и акклиматационных работах по нерке.

Глава 5. ВЛИЯНИЕ ФАКТОРОВ СРЕДЫ НА ДИНАМИКУ ЧИСЛЕННОСТИ НЕРКИ ОЗЕРА АЗАБАЧЬЕГО

После установления Риккером (1954) связей "родители – потомки", многие исследователи при изучении вопросов динамики численности тихоокеанских лососей, особенно в последние годы (Николаева, 1986; Базаркин, 1987; Бугаев, 1987 и др.), используют кратности возвратов – отношение численностей дочерних и родительских поколений. В нашем случае для 18 из 25 исследуемых субизолятов (по которым имеются данные и численности и возрастной структуре) были расчитаны за многолетний период эти показатели и проведен их сравнительный анализ с абиотическими факторами, которые по имеющимся литературным и установленным нами данным (Wickett, 1951; Vernon, 1958; Леванидов, 1969; Базаркин, 1983, 1985; Коновалов, 1985 и др.), влияют на динамику численности лососей.

Использовались в расчетах следующие факторы: уровни воды – среднегодовые (X_1), минимальные годовые (X_2), максимальные (X_3);

температура воды – за октябрь (X_5), за июнь – ноябрь (X_4); температура воздуха – за август (X_6), июнь – август (X_7), сумма отрицательных зимних температур (X_8). Также определяли связи кратностей возвратов и температур воздуха в апреле следующего после нереста года (X_9) и стока за половодье (X_{10}), которые могут влиять на выживаемость в период ската молоди и нагула в озере. В данной работе мы имели возможность сравнить воздействие абиотических и плотностных факторов, что очень важно для изучения механизма формирования численности субизолятов. Поэтому, прежде чем приступить к анализу влияния факторов среды, необходимо дать оценку воздействия численности родителей на урожайность дочерних поколений.

5.1. Роль численности родительских поколений

Для всех исследуемых субизолятов определены зависимости кратностей возвратов (K) от численности родителей (N_p), показанные в среднем для нерестилищ каждого типа на рис. I.

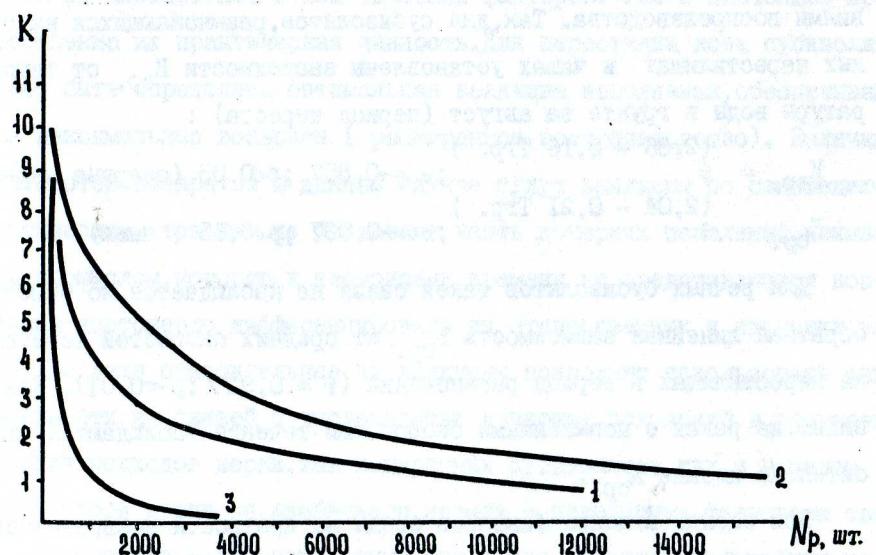


Рис. I. Зависимости кратностей возвратов (K) от численности родителей (N_p) для субизолятов, воспроизводящихся на чашах (1), реках (2) и озерных нерестилищах (3).

Коэффициенты корреляции при этом достигают 0,973 ($p < 0,05$). Характерно, что для конкретных субизолятов связи более достоверны, чем расчитанные в среднем для каждого типа нерестилищ. Это свидетельствует о том, что при осреднении данных, происходит нивелирование связей, затрудняющее оценку влияния различных факторов на воспроизводство лососей.

5.2. Роль факторов среды

Анализ среднемноголетних величин кратностей возвратов ($K_{ср.}$) для всех нерестилищ показал, что наиболее распространенное воспроизведение характерно для рек, где этот показатель составляет 3,89 – 8,88 (в среднем 6,82). Менее эффективна воспроизводительная способность озерных нерестилищ ($K_{ср.} = 3,50$) и чах ($K_{ср.} = 2,95$). Анализ причин, которые могут определять различия $K_{ср.}$ для нерестилищ каждого типа показал, что они не зависят, например, от площадей нерестилищ, но в той или иной степени связаны с абиотическими условиями воспроизводства. Так, для субизолятов, размножающихся на озерных нерестилищах и чахах установлены зависимости $K_{ср.}$ от температуры воды в грунте за август (период нереста) :

$$K_{ср.} = e^{(2,86 - 0,16 \text{ Тр.})}; r = -0,857; p < 0,05 \text{ (озерные нер-ща)},$$
$$K_{ср.} = e^{(2,04 - 0,21 \text{ Тр.})}; r = -0,837; p < 0,05 \text{ (чаши)}.$$

Для речных субизолятов такой связи не наблюдается, но отмечена обратная линейная зависимость $K_{ср.}$ от средних скоростей течения на нерестилищах в период размножения ($r = 0,927; p < 0,01$). Как видим, на реках с повышенными скоростями течения наблюдаются относительно низкие $K_{ср.}$.

При оценке влияния факторов среды на кратности возвратов следует отметить роль уровней воды. Для субизолятов речных нерестилищ наблюдается положительное воздействие среднегодовых уровней воды: от маловодных, средних по водности и многоводных лет, K увеличивается в среднем от 4,40 до 8,29 и 9,56. Для субизолятов ча-

и озерных нерестилищ, при высоких уровнях в июне, наблюдается отрицательное влияние на воспроизводство (коэффициенты корреляции составляют – 0,619 и – 0,489), которое можно объяснить неблагоприятным воздействием больших амплитуд колебаний уровней за инкубационный период в многоводные годы.

На нерестилищах всех типов прослеживается некоторое влияние температур воды в августе (период нереста), но коэффициенты корреляции в целом невысоки (0,438 – 0,495).

Кроме этого, для всех нерестилищ также характерно отрицательное воздействие температур воздуха за апрель (X_9) следующего после нереста года, довольно значительное для субизолятов чах ($r = 0,511$). Для остальных, используемых в расчетах факторов, не установлено их влияния на формирование численности дочерних поколений.

Полученные результаты показывают механизм формирования численности субизолятов и в целом популяции нерки оз. Азабачьего в зависимости от плотностных и абиотических факторов. Уже в настоящее время несомнена их практическая ценность. Для нерестилищ всех субизолятов может быть определена оптимальная величина заполнения, обеспечивающая максимальные возвраты (расширенное воспроизводство). Величины кратностей возвратов в данном случае будут занижены по отношению к фактическим, так как не учитывают часть дочерних поколений, изымаемых промыслом, которую к настоящему времени не представляется возможным достоверно дифференцировать из отечественных и японских уловов. Но даже относительные их величины позволяют использовать закономерности их связей с численностью дочерних поколений в прогнозировании подходов нерки, как конкретных субизолятов, так и в целом численности нерки оз. Азабачьего, наряду с некоторыми факторами среды.

Полученные результаты важны также для развития дальнейших исследований и классификации лимитирующих факторов (биотических, абиотических, антропогенных) по их значимости и поиска путей нейтрализации их отрицательного воздействия для разработки подходов к

оптимизации управления лососевым хозяйством.

ОСНОВНЫЕ ВЫВОДЫ

1. Количество отложенной в гнезда производителями нерки икры (N_i) зависит от скорости течения на нерестилищах (v) в период размножения: $N_i = 875,0 - 187,5 v$, при этом на участках с более низкими скоростями течения наблюдается повышенная смертность икры (N_m) за период инкубации: $N_m = 137,6 - 38,5 v$. Для речных субизолятов отмечена обратная линейная зависимость средних многолетних величин кратностей возвратов от скоростей течения в репродуктивный период ($r = 0,927; p < 0,01$).

2. В искусственных грунтах с крупными фракциями (диаметром более 20 мм) выживаемость эмбрионов увеличивается на 3 - 7% по сравнению с естественными. При содержании мелких частиц (диаметром 2,0 мм и менее) в начальный период инкубации до 25% и более, происходит полная гибель икры за инкубационный период. Нерка практически не имеет резервов выживания при активизации эрозионных процессов и заложения нерестилищ от антропогенного воздействия (рубок леса, распахивания земель и т.п.).

3. Участки используемые и неиспользуемые неркой для строительства гнезд дифференцируются по термике поверхностных и грунтовых вод (наблюдается термический градиент в нерестовый период), а также фракционному составу грунтов (на вторых выше содержание мелких частиц, диаметром 2,0 мм и менее), что позволяет применять эти особенности при таксации нерестовых площадей нерки.

4. Определены отличия абсолютных величин и сезонного хода температур воды в грунте на нерестилищах разного типа. Для субизолятов чаш характерна эмбриостенотермность, тогда как амплитуда для озерных за период инкубации достигает 17° . Определен генезис термического режима инкубации в связи с температурами воды на поверхности и температурами воздуха. Для субизолятов, размножающихся на чашах

и в озере, определены зависимости средних многолетних величин кратностей возвратов от температур воды на нерестилищах в период размножения (коэффициенты корреляции равны $-0,837$ и $-0,856; p < 0,05$). 5. Нерестилища изолятов, расположенных даже на незначительном удалении друг от друга, отличаются по химическому составу воды. Наиболее стабильны во времени и одновременно дифференцируемы для разных водоемов такие ингредиенты, как pH, Ca, Cl, тяжелые металлы. Все остальные исследуемые элементы гидрохимического режима претерпевают значительные суточные, сезонные и годовые изменения. Результаты имеют практическое значение не только при оценке производственных процессов в оз. Азабачьем, но и в целом для определения загрязненности нерестовых и нагульных лососевых водоемов.

6. Сравнительный анализ условий воспроизводства нерки и других видов тихоокеанских лососей - горбуши, чавычи, кижучи и кеты, показал, что в однородных физико-географических условиях (нижнее течение р. Камчатки) существует довольно четкая видовая избирательность нерестилищ по скоростям течения воды, фракционному составу грунтов, термическому, уровенному режиму, приуроченности к подрусловому или грунтовому стоку, что позволяет использовать комплекс вышеперечисленных факторов для бонитировки нерестовых площадей каждого вида.

7. Для субизолятов разных типов нерестилищ установлены зависимости кратностей возвратов ($K_{ср.}$) от численности родительских поколений (N_p) общего вида: $K_{ср.} = e^{(a - bN_p)}$, позволяющие определять для каждого изолята оптимальную численность заполнения нерестилищ, обеспечивающую расширенное воспроизводство.

8. Кратности возвратов субизолятов, размножающихся на чашах, в значительной мере определяются уровнями воды в период нереста и температурами воздуха в период ската (апрель), речных нерестилищ - среднегодовыми уровнями в год нереста и температурами воды в августе, озерных - максимальными среднемесячными уровнями за июнь и

температурами воды в августе. Эти особенности механизма формирования численности дочерних поколений в зависимости от факторов среды на нерестилищах необходимо учитывать при разработке методик прогнозирования численности подходов нерки.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ

Базаркин В.Н. Оценка влияния гидрологических условий на воспроизводство нерки оз.Азабачьего // Научно-практическая конференция по методам промыслового прогнозирования.-Мурманск, 1983 - С. 17 .

Базаркин В.Н. Гидрохимические и термические условия оплодотворения у нерки, кеты и горбуши // Всесоюзное совещание по раннему онтогенезу рыб. - Калининград, 1983 - С. 147 . (Совместно с И.Л.Чагой и Н.Б.Хоревиной).

Базаркин В.Н. О роли гидрологических условий в формировании численности нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.) // Изучение и рациональное использование биологических ресурсов северных морей СССР и Северной Атлантики. - Мурманск, 1985 - С. 7 - 8.

Базаркин В.Н. О строении чешуи и росте молоди нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) оз.Азабачьего (Камчатка) // Вопросы ихтиологии. - 1987. - Т.27, вып. I. - С.59-71. (Совместно с В.Ф.Бугаевым).

Базаркин В.Н. О возможности повышения эффективности прогнозирования численности подходов нерки р.Камчатки // Биологические ресурсы камчатского шельфа, их рациональное использование и охрана. - Петропавловск - Камчатский, 1987 - С. II - 12 .

Базаркин В.Н. Особенности экологии нереста и инкубации икры нерки локальных изолятов, размножающихся на разных типах нерестилищ //

Современное состояние исследований лососевидных рыб. - Тольятти, ИЭВБ, 1988. С. 20.

Базаркин В.Н. О влиянии агролесомелиорации на воспроизводство тихоокеанских лососей //Рыбное хозяйство. - 1988, № 6. С. 57 - 59.

