

УДК 597.553.2.591.16

## РАЗМНОЖЕНИЕ МИКИЖИ *PARASALMO MYKISS* В РЕКЕ КОЛЬ (ЗАПАДНАЯ КАМЧАТКА) И ФАКТОРЫ СРЕДЫ, ЕГО ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ

© 2008 г. К. В. Кузицин\*, А. Ю. Мальцев\*, М. А. Груздева\*,  
К. А. Савваитова\*, Дж. А. Стэнфорд\*\*, Д. С. Павлов\*

\* Московский государственный университет

\*\* Биостанция “Флетхед Лэйк” университета штата Монтана, США

\* E-mail: KK\_office@mail.ru

Поступила в редакцию 28.05.2007 г.

Впервые детально изучены особенности размножения микижи *Parasalmo mykiss* (сроки нереста, локализация, топография и гидрологический режим нерестилищ, строение и фракционный состав грунта нерестовых бугров, продолжительность инкубационного и личиночного периодов, термический режим во время нереста) на Камчатке. Установлено, что возможности размножения микижи ограничены узким диапазоном вариаций условий нереста. Нерест происходит только в тундровых реках и притоках. Основным фактором, лимитирующим воспроизводство микижи, является температура, а именно – быстрый прогрев воды в мае и достижение необходимой суммы градусо-дней (более 500, с середины мая до середины июля) в течение нереста и инкубационного периода. Наличие водоёмов тундрового типа с их особым термическим режимом предопределяет возможность размножения микижи на Камчатке и ее нынешний, сравнительно узкий ареал в Азии.

Микижа *Parasalmo mykiss*, обитающая на Камчатке, принадлежит к немногим видам лососёвых рыб, для которых характерен весенний нерест (Павлов и др., 2001). Несмотря на то, что этому виду в последнее время уделяется много внимания, особенности его размножения изучены недостаточно. Некоторые самые общие сведения о размножении проходной и резидентной микижи Камчатки из рек Утхолок и Кишимшины содержатся в работах Савваитовой с соавторами (1973), Максимова (1974), Павлова (1989) и Павлова с соавторами (2001). Более подробно размножение пресноводной микижи, включая влияние некоторых абиотических параметров, изучено в одном из притоков р. Жупанова на восточном побережье Камчатки (Кузицин и др., 2002). Однако во всех этих работах размножение микижи рассматривалось на ограниченных участках речных систем, а многие факторы внешней среды не исследовались.

В связи с этим, целью настоящей работы было установление ключевых факторов, определяющих размножение микижи и в конечном итоге лимитирующих ее распространение и численность.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

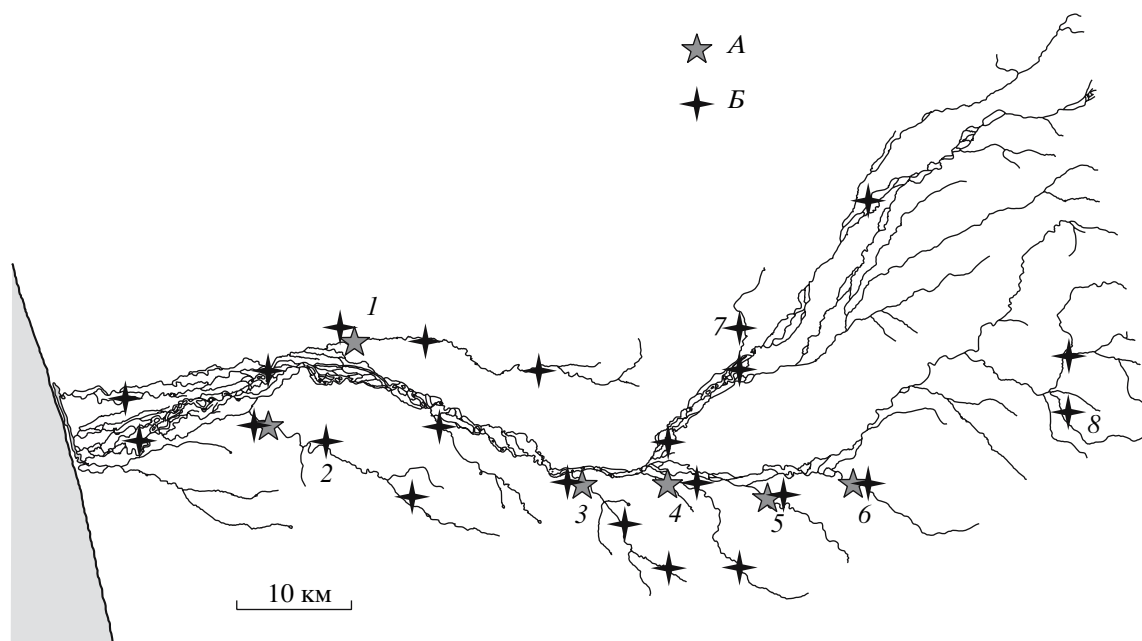
Материал собран в 2002–2006 гг. в бассейне р. Коль (западная Камчатка). Река берет начало в отрогах Срединного Камчатского хребта и впадает в Охотское море в точке с координатами 53°50'16" с.ш. и 155°56'24" в.д. (рис. 1). Общая

протяженность реки составляет около 130 км, ширина в устье 72 м, глубина в отлив 0.8 м и в прилив 2.5 м, расход воды в устье в паводок и летнюю межень соответственно 111 и 56 м<sup>3</sup>/с, площадь водосборного бассейна 1580 км<sup>2</sup>. На всем протяжении от истоков до устья река имеет горный и предгорный характер: уклон ложа значительный и всегда составляет более 5 м/км. В целом река характеризуется сочетанием разнообразных элементов: основного русла, боковых каналов, орто- и парафлювиальных родников, притоков разного типа. В среднем и нижнем течении река протекает через широкую (3–5 км) долину, образованную аллювиальными наносами. Притоки верхнего течения реки относятся к горному типу, среднего и нижнего течения – к тундровому типу.

Как показали наши исследования 2002–2006 гг., в бассейне р. Коль у микижи представлены все известные типы жизненных стратегий этого вида, описанные в реках западной Камчатки (Павлов и др., 1999), однако резко преобладает резидентный тип.

Поиск нерестилищ проходил с начала по конец мая – в период нереста микижи на Камчатке (Савваитова и др., 1973; Кузицин и др., 2002). Всего обследовано 18 притоков разного типа, 29 ключевых затонов<sup>1</sup>, 38 протоков и основное русло на протяжении 93 км от устья вверх по течению. Для об-

<sup>1</sup> Под ключевыми затонами мы понимаем родники в пойме реки, впадающие в реку и образованные массовыми выходами грунтовых вод.



**Рис. 1.** Карта-схема бассейна р. Коль. Обозначения: 1 – р. Красная, 2 – р. Нилкинка, 3 – ручей Глинистый, 4 – ручей Сквичик, 5 – р. Чаевая, 6 – р. Извилинка, 7 – ручей Симовый, 8 – ручей Увальный. А – локализация нерестилищ микижи *Parasalmo mykiss*, Б – места установки термодатчиков.

наружения скоплений производителей микижи на нерестилищах участки реки обследовали путем визуальных наблюдений, с берега и под водой. В тех случаях, когда наблюдения были затруднены, рыб отлавливали нахлыстовыми удочками на искусственную мушку по принципу “поймай-и-отпусти”. Нерестилище картировали и измеряли с помощью рулетки. На основании измерений составляли схему нерестилища. Уклон ложа в местах нереста определяли с помощью теодолита. На нерестилищах устанавливали мерные линейки для измерения уровня воды в период нереста и инкубации икры; вели подсчет нерестовых бугров, определяли их форму, размеры и площадь. Для изучения распределения молоди микижи плотность и биомассу рыб на отдельных участках оценивали с помощью устройства для электролова (Smith-Root Inc., model 15-A, модификация 20316; переменный импульсный ток напряжением 350–400 В, частотой 40–60 Гц, длительностью импульса 2 мсек); применяли метод троекратного облова участка (Zirpin, 1956).

Скорость течения и расход воды в притоках и ручьях определяли не реже 1 раза в 3 дня с помощью акустического доплеровского прибора Handheld ADV v. 2.4 (P/N 6055-00007) FlowTracker фирмы SonTek/YSI Inc. Тем же прибором измеряли горизонтальные и вертикальные потоки воды (1871 замер). Основные гидрохимические параметры (электропроводность, pH, содержание кислорода в воде и др.) определяли электронным прибором SonTek/YSI Inc. YSI-566MPS. Темпера-

турный режим изучали с помощью автоматических электронных записывающих датчиков Vemco Minilog T8K 8-bit DataLogger, которые программировались так, чтобы измерять температуру в течение круглого года с периодичностью 1 раз в час. Всего температурный режим изучен в 34 разных точках речной системы (несколько точек в основном русле, речные протоки, родники, 12 притоков разного типа и др.) без перерыва в течение 5 лет (рис. 1). На нерестилищах микижи датчики устанавливали над нерестовым бугром и внутри бугра на глубине залегания кладок икры.

Характер движения воды в грунте (взаимодействие руслового и подруслового потоков) определяли с помощью труб-пьезометров путем измерения столба воды в трубе, вне трубы и сопоставления их уровней. Всего выполнено 257 замеров (Dahm, Valett, 1996). Если уровень воды внутри трубы был ниже, чем уровень воды снаружи, то это означало, что вода из русла внедряется в грунт (так называемый “даунвеллинг”); а если столб воды внутри трубы был выше, чем уровень воды снаружи, считали, что в данном месте вода из грунта выходит наружу (“апвеллинг”).

Фракционный состав грунта из нерестовых бугров определяли разделением пробы на фракции с помощью сит с разным размером отверстий. Пробы грунта из нерестовых бугров брали только в конце июля и в августе, после того, как сеголетки микижи вышли из бугров на поверхность. Объем пробы варьировал от 25 до 36 кг. Пробы подразделяли на следующие фракции: песок (раз-

**Таблица 1.** Характеристика участков основного русла, горных притоков и тундровых притоков р. Коль, в которых размножается микижа *Parasalmo mykiss*

| Параметр                               | Основное русло* | Притоки тундрового типа |         |           |         |        |           | Притоки горного типа |          |          | Ключевые затоны*** |      |
|----------------------------------------|-----------------|-------------------------|---------|-----------|---------|--------|-----------|----------------------|----------|----------|--------------------|------|
|                                        |                 | Нилкинка                | Красная | Глинистый | Сквичик | Чаевая | Извилинка | Симовый              | Увальный | Коклянка | № 1                | № 2  |
| Длина, км                              | –               | 28                      | 31      | 13.9      | 18.2    | 10.3   | 13.8      | 8.2                  | 7.8      | 13.2     | 0.9                | 2.6  |
| Ширина в устье, м                      | 30–35           | 9.7                     | 10.6    | 6.7       | 7.1     | 6.2    | 10.7      | 5.6                  | 5.2      | 10.4     | 5.4                | 11.8 |
| Глубина в устье, м                     | 1.2             | 1.1                     | 0.7     | 0.9       | 0.5     | 0.7    | 0.7       | 0.3                  | 0.3      | 0.5      | 0.7                | 0.5  |
| Расход воды в устье, м <sup>3</sup> /с | 27.5            | 0.49                    | 0.74    | 0.36      | 0.24    | 0.17   | 0.36      | 0.27                 | 0.14     | 0.51     | 0.08               | 0.28 |
| Электропроводность, mS                 | 48.4            | 66.3                    | 59.3    | 61.5      | 56.3    | 68.5   | 63.4      | 50.6                 | 48.5     | 44.5     | 50.7               | 47.9 |
| Содержание кислорода, мг/л             | 10.1            | 11.1                    | 10.8    | 10.7      | 10.3    | 10.2   | 10.8      | 9.31                 | 11.2     | 12.3     | 7.56               | 9.52 |
| pH                                     | 6.98            | 6.95                    | 7.03    | 6.94      | 6.97    | 7.16   | 7.02      | 7.08                 | 6.75     | 6.80     | 6.72               | 6.98 |
| Температура воды**:                    |                 |                         |         |           |         |        |           |                      |          |          |                    |      |
| – 20 мая                               | 3.7             | 6.5                     | 7.4     | 6.8       | 7.2     | 7.1    | 7.1       | 3.1                  | 1.2      | 2.2      | 3.3                | 3.5  |
| – 20 июня                              | 6.9             | 8.9                     | 10.3    | 9.9       | 10.6    | 10.1   | 9.8       | 6.2                  | 5.8      | 5.9      | 6.2                | 6.7  |
| – 20 июля                              | 9.3             | 12.1                    | 13.9    | 13.4      | 14.8    | 13.2   | 13.4      | 9.3                  | 9.3      | 8.9      | 7.7                | 8.2  |
| – 20 августа                           | 9.9             | 10.3                    | 10.8    | 11.0      | 12.4    | 10.2   | 10.1      | 9.2                  | 9.4      | 9.8      | 7.7                | 8.1  |

Примечание. \* – замеры проводили на участке среднего течения на удалении 25 км от устья; \*\* – усредненные показатели за 3 года (2004–2006 гг.); \*\*\* – оба ключевых затоны расположены в среднем течении на удалении примерно 25 км от устья.

мер частиц менее 0.3 см), гравий (0.3–3.0 см), крупный гравий (3–5 см), галька (5–10 см), мелкий камень (более 10 см). Фракции взвешивали на электронных весах с точностью до 1 г. Всего была изучена 21 проба в 2004 г. и 10 проб в 2005 г.

Для оценки влияния погодных условий на динамику температуры воды измеряли основные гидрометеорологические параметры (количество солнечной энергии, направление и силу ветра, уровень осадков, температуру воздуха) постоянно в течение всего года с помощью автоматической метеостанции NOAA-type CR10X-2M; замеры проводили с частотой 1 раз в час.

Данные обработаны методами стандартного универсального статистического анализа (Лакин, 1990).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Локализация нерестилиц.** Нерестилища микижи в бассейне р. Коль найдены только в притоках тундрового типа, всего обнаружено 6 таких притоков – Нилкинка, Красная, Извилинка, Глинистый, Сквичик и Чаевая (рис. 1). Все нерестовые притоки расположены в среднем и нижнем течении р. Коль, они различаются между собой по размерам, но сходны по основным гидрологическим характеристикам (табл. 1).

Притоки тундрового типа берут начало в тундре, в равнинной местности. Уклон ложа небольшой, примерно 2.5–2.8 м/км, дно сложено гравием, вода прозрачная, но имеет коричневый цвет. Питание тундровых притоков смешанное, преимущественно за счет осадков и, в малой степени – за счет грунтовых вод. Русло сильно меандрирует. Берега покрыты травянистой растительностью, а деревья (в основном ива и ольха) появляются только в самых нижних участках реки. Тундровые притоки по температурному режиму и некоторым гидрохимическим параметрам (электропроводность, pH) заметно отличаются как от горных притоков, так и от основного русла р. Коль (табл. 1).

Нерестилища микижи во всех тундровых притоках приурочены к нижнему течению и обычно обнаруживаются на расстоянии 300–600 м от их впадения в р. Коль.

**Сроки нереста.** Микижа в бассейне р. Коль размножается весной, с середины по конец мая. В зависимости от погодных условий конкретного года сроки нереста микижи могут существенно смещаться, однако он всегда проходит на фоне роста температуры воды. В 2004 г. нерест микижи отмечен с 19 по 29 мая; в 2005 г. – с конца I декады мая по 18 мая; в 2006 г. – с 21 мая по 2 июня. Период нереста составляет 10–12 дней. В то же время, в разные годы наблюдений нерест микижи проходил при практически одинаковой темпера-

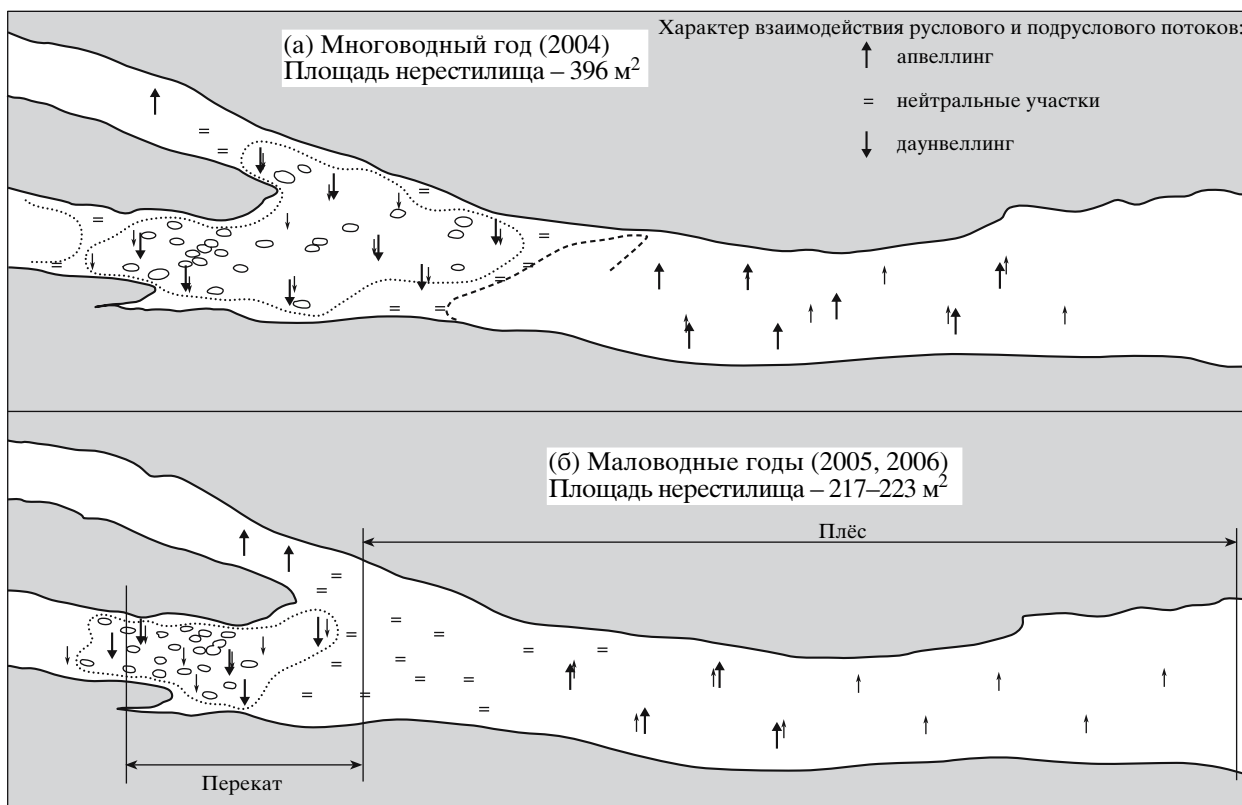


Рис. 2. Топография нерестилища микижи *Parasalmo mykiss* в р. Красная в многоводные (а) и маловодные (б) годы.

туре воды – от 4.8–5.0° в начале нереста до 8–10°С в конце.

**Характеристика производителей.** Крупная проходная микижа нерестится в самых крупных нерестовых притоках – Красная и Нилкинка. Более мелкая резидентная микижа размножается во всех притоках. В притоках Красная и Нилкинка проходная микижа размножается совместно с резидентной – на одних и тех же нерестилищах, в одни и те же сроки, производители с разной жизненной стратегией образуют совместные брачные пары (Кузищин и др., 2007). В притоке Красная ежегодно размножаются 22–30 пар производителей; из них, по нашим наблюдениям, 7–10 пар представлены производителями с разными жизненными стратегиями, размножающимися совместно (проходная × резидентная, эстуарная × речная эстуарная, эстуарная × резидентная).

В Красной длина тела типично проходной микижи ( $n = 15$ ) составляет 59.4–85.4 (в среднем 73.5) см, масса 2.5–6.8 (в среднем 5.3) кг; длина тела резидентной ( $n = 96$ ) – 37.5–60.5 (в среднем 50.1) см, масса 0.72–2.51 (в среднем 1.41) кг. В притоке Глинистый длина тела резидентной микижи ( $n = 16$ ) – 43.6–53.4 (в среднем 45.1) см, масса – 0.85–1.97 (в среднем 1.11) кг. В притоке Сквичик длина резидентной микижи ( $n = 18$ ) – 36.1–50.1 (в среднем 40.1) см, масса – 0.76–1.74 (в среднем 0.98) кг. В са-

мом крупном нерестовом притоке – р. Красная – возраст производителей микижи на нерестилищах варьирует от 5 до 11 лет, преобладают особи в возрасте 8–9 лет, в притоках Глинистый и Сквичик – от 6 до 8 лет, преобладают особи в возрасте 7–8 лет.

**Топография нерестилищ и гидрологический режим.** Наиболее детально нерестилища микижи исследованы в р. Красная. Нерестовые бугры в этом притоке располагаются в конце длинных (150–300 м) плёсов, перед перекатами (рис. 2), на участках активного проникновения русловых вод в грунт – в зонах даунвеллинга. Степень проникновения русловых вод в грунт, то есть соотношение между зонами апвеллинга и даунвеллинга может значительно меняться в зависимости от уровня воды и скорости течения. При высоком уровне воды зона даунвеллинга и соответственно участок, пригодный для размножения микижи, значительно больше, чем при низком уровне. Следовательно, в многоводные годы площадь нерестилищ микижи больше, чем в маловодные годы (рис. 2а, 2б).

В 2004, многоводном году, нерест микижи совпал с максимальным подъемом уровня воды (расход воды в притоке в районе нерестилищ составил 4.9 м³/с, скорость течения на нерестилище – от 0.52 до 1.12 (в среднем 0.78) м/с, столб воды над

буграми – от 36 до 72 см); общая площадь нерестового участка составила 396 м<sup>2</sup>. В 2005 г. нерест проходил при низком стоянии воды (расход – 0.75 м<sup>3</sup>/с, скорость течения на нерестилище – 0.26–0.59 (в среднем 0.40) м/с, столб воды над буграми – 22–35 см); общая площадь нерестового участка составила только 217 м<sup>2</sup>. В 2006 г. микижа нерестилась также при низком уровне воды (расход – 0.81 м<sup>3</sup>/с, скорость течения на нерестилище – 0.26–0.67 (в среднем 0.44) м/с, столб воды над буграми – 26–42 см); площадь нерестилища – 223 м<sup>2</sup>. Площадь нерестилища микижи хорошо коррелирует с расходом воды в притоке: чем больше расход воды, тем больше площадь, используемая как нерестилище ( $r^2 = 0.99$ ,  $m = \pm 0.056$ ,  $p < 0.01$ ).

При высокой воде (2004 г.) нерестовые бугры микижи были расположены на перекатах и немного впереди перекатов (рис. 2а), а при низкой воде (2005–2006 гг.) – на самом гребне переката или даже чуть ниже по течению (рис. 2б).

В то же время, общее число нерестовых бугров микижи в смежные годы было более или менее постоянным: в 2004 г. мы обнаружили 24 буг-

ра, в 2005 г. – 21 бугор, в 2006 г. – 22 бугра. Однако в многоводный год бугры микижи располагались разбросанно и были обнаружены даже в боковом протоке, а в маловодные годы – компактно, на самом стрежне перекатов (рис. 2а, 2б).

В других нерестовых притоках расположение нерестилищ и топография нерестовых бугров сходны с таковыми в р. Красная, различия затрагивают лишь некоторые детали. Например, в притоке Глинистый нерестилища микижи также расположены в конце плёса перед перекатом, но в этом ручье вдоль одного берега наблюдается апвеллинг, а вдоль другого – даунвеллинг. Микижа сооружает нерестовые бугры вдоль берега с даунвеллингом, располагая их в цепочку.

**Строение и размеры нерестовых бугров.** Микижа откладывает икру в небольшие углубления в грунте (“гнезда”). Число таких гнезд варьирует от 3 до 6. Над этими гнездами насыпается бугор из гравия с примесью песка. Нерестовые бугры микижи могут быть расположены отдельно или сливаться друг с другом. Отдельно расположенные бугры имеют округлую или овальную форму. Самки типично проходной микижи сооруже-

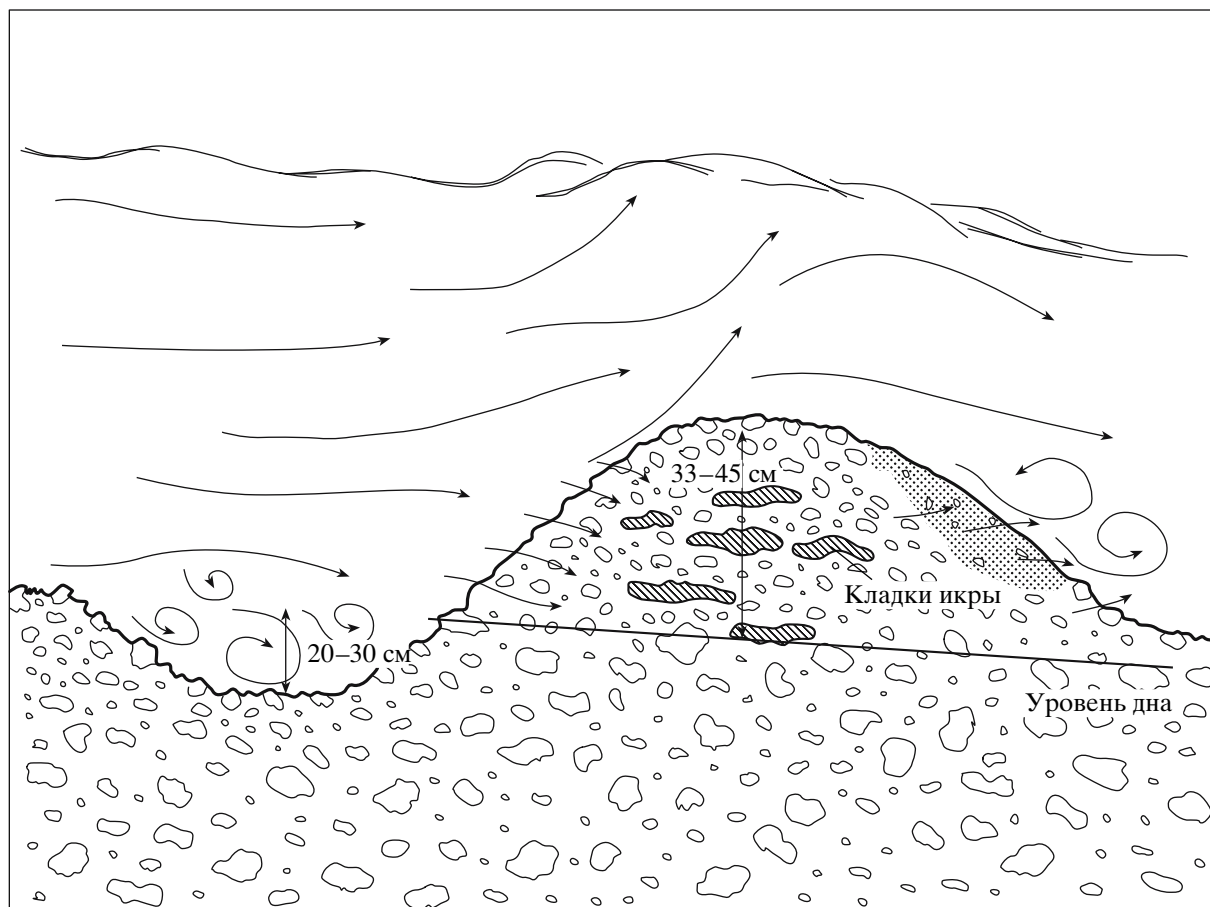


Рис. 3. Схема бугра микижи *Parasalmo mykiss*. Стрелками обозначены направления движения воды.

ют большие по размеру бугры по сравнению с резидентными. В передней части бугра грунт более рыхлый, и за счет гидродинамического подпора внутрь бугра активно инфильтруется вода из русла. В задней части бугра доля песка больше. Икра в бугре располагается слоями выше уровня дна (рис. 3).

Длина бугров проходных самок ( $n = 11$ ) варьирует от 144 до 210 (в среднем 176) см, ширина – от 98 до 160 (в среднем 108) см. Площадь отдельно расположенных бугров составляет от 2.38 до 4.76 м<sup>2</sup>, в среднем равна 3.52 м<sup>2</sup>. Длина бугров резидентных самок ( $n = 37$ ) – от 50 до 152 (в среднем 105) см, ширина – от 45 до 97 (в среднем 82) см, площадь отдельно расположенных бугров – от 0.22 до 2.76 (в среднем 1.69) м<sup>2</sup>. Маленькие нерестовые бугры (площадью менее 0.8 м<sup>2</sup>) сооружаются только на периферии нерестилища, в зонах с относительно небольшим даунвеллингом. Проходные самки сооружают нерестовые бугры на самых глубоких участках, самки резидентной – повсеместно в зоне даунвеллинга. Высота бугра как проходных, так и резидентных самок, варьирует от 33 до 45 (в среднем 39) см. Перед бугром всегда имеется небольшое углубление от 20 до 30 (в среднем 24) см (рис. 3).

В тех случаях, когда несколько бугров расположены столь близко, что определить границы между ними бывает невозможно, образуется единый бугор. Как правило, такие “супербугры” имеют форму неправильного овала, вытянутого длинной осью поперек течения на гребне переката. Площадь супербугров варьирует от 22.4 до 31.1 м<sup>2</sup>, размеры – от 1.8 до 3.0 м в ширину и от 3.2 до 6.2 м в длину. Супербугры образуются из-за того, что самки устраивают свои гнезда очень близко друг от друга, однако икра в гнезда откладывает

ся не одновременно: как правило, первые самки на нерестилище сооружают свои бугры далеко друг от друга, а те, которые подходят после, свою кладку икры размещают в промежутках между буграми первых самок. В то же время, за 3 года наблюдений мы ни разу не отмечали перекапывания бугров первых самок позднее пришедшими.

**Фракционный состав нерестовых бугров.** Самки микижи с разным типом жизненной стратегии во всех притоках сооружают нерестовые бугры из сходного материала (табл. 2). В нерестовых буграх микижи в значительном количестве присутствуют мелкие фракции – песок (более 20% массы) и мелкий гравий (10–15% массы). Фракционный состав бугров проходных и резидентных самок (данные по р. Красная) не различается (табл. 2).

Бугры строятся из мелкого и крупного гравия, гальки и крупных камней. В основании бугра находятся камни, на них лежит слой гравия с примесью крупной гальки, в который откладывается икра (рис. 3). В нижней по течению части бугра галька смешана с песком. Песок также встречается и по бокам бугров в виде валиков. Таким образом, икра микижи откладывается и инкубируется в грунте, обеспечивающем высокую проточность и постоянный доступ к ней кислорода. Основными компонентами в буграх по объему являются мелкая и крупная галька, а также гравий, причем преобладает крупная галька. Песка и камней сравнительно немного.

Фракционный состав бугров микижи не отличается от фракционного состава грунта на нерестилище, однако самки микижи избегают тех участков, где весовая доля песка составляет более 35%, а доля камней – более 10%.

**Таблица 2.** Фракционный состав нерестовых бугров микижи *Parasalmo mykiss*, %

| Нерестовый приток, форма, год            | Фракция (размер частиц, см) |                          |                          |                          |                          |                         |
|------------------------------------------|-----------------------------|--------------------------|--------------------------|--------------------------|--------------------------|-------------------------|
|                                          | песок (<0.3)                | крупный песок (0.3–1.0)  | мелкая галька (1–3)      | крупная галька (3–5)     | крупный гравий (5–10)    | камни (>10)             |
| Красная, проходная, 2004 г., $n = 4$     | $21.1 \pm 1.11$<br>20–22    | $12.6 \pm 0.78$<br>9–15  | $28.4 \pm 0.92$<br>24–32 | $15.8 \pm 0.38$<br>13–17 | $18.9 \pm 0.43$<br>12–25 | $3.7 \pm 0.25$<br>2–4.5 |
| Красная, резидентная, 2004 г., $n = 17$  | $25.4 \pm 1.21$<br>19–31    | $11.9 \pm 0.64$<br>8–14  | $24.7 \pm 0.86$<br>19–26 | $18.1 \pm 0.46$<br>14–22 | $18.6 \pm 0.52$<br>13–27 | $4.9 \pm 0.28$<br>3–7   |
| Красная, резидентная, 2005 г., $n = 5$   | $22.6 \pm 0.84$<br>17–29    | $14.6 \pm 0.41$<br>12–17 | $20.4 \pm 0.67$<br>17–23 | $18.2 \pm 0.37$<br>11–23 | $22.5 \pm 0.55$<br>12–36 | $8.2 \pm 0.19$<br>7–9   |
| Глинистый, резидентная, 2005 г., $n = 1$ | 21.5                        | 12.8                     | 18.6                     | 21.2                     | 22.4                     | 3.5                     |
| Сквичик, резидентная, 2005 г., $n = 4$   | $15.7 \pm 1.01$<br>12–18    | $10.5 \pm 0.37$<br>7–12  | $18.2 \pm 0.66$<br>15–21 | $14.5 \pm 0.50$<br>10–23 | $23.9 \pm 0.54$<br>20–27 | $17.4 \pm 0.53$<br>7–27 |

Примечание. Над чертой – среднее значение и ошибка средней, под чертой – пределы его варьирования;  $n$  – число исследованных бугров.

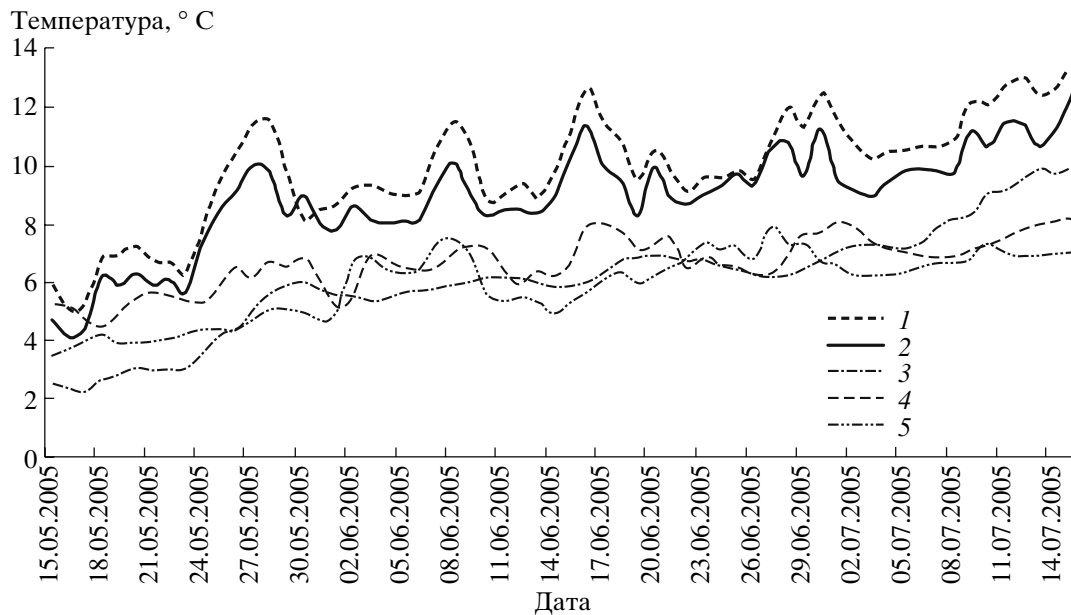


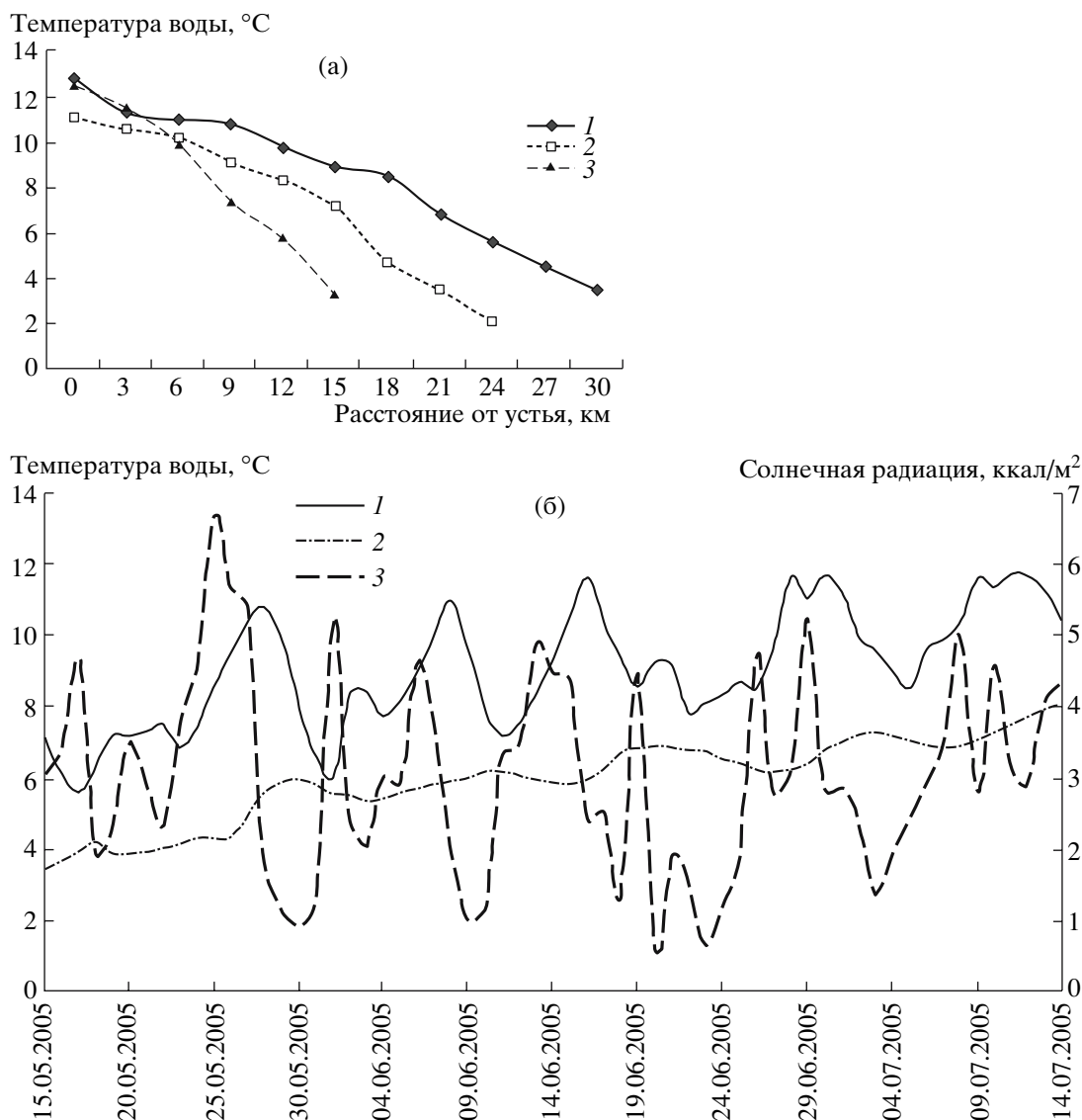
Рис. 4. Динамика температуры воды в бассейне р. Коль. Обозначения: 1 – приток Сквичик, 2 – приток Красная, 3 – ключевой затон № 1, 4 – основное русло реки, 5 – ключевой затон № 2.

**Инкубационный и личиночный периоды.** Инкубационный период развития икры микижи в р. Коль составляет примерно 1 мес. В течение июня развитие икры происходит на фоне подъема температуры и общего падения уровня воды и скорости течения. К концу периода инкубации, в первых числах июля, слой воды над нерестовым бугром может составлять всего 2–5 см. Бугор сверху покрывается тонким слоем ила и обрастает водорослями, что может приводить к гибели части отложенной икры. В р. Красная в некоторых буграх в начале июля 2004 г. до 50% икры оказалось погибшей. Гибель икры наблюдалась именно к концу периода инкубации (все погибшие икринки находились на поздних этапах эмбрионального развития). Как правило, повышенная гибель икры наблюдается в буграх, расположенных у границы зоны даунвеллинга. Обычно при снижении уровня воды интенсивность проникновения русловых вод в бугры падает или вода в них не поступает вовсе, поэтому основным фактором гибели икры, вероятнее всего, является удушье. Массовое вылупление свободных эмбрионов происходит в первых числах июля. После вылупления личинки микижи находятся в грунте еще не менее двух недель. Их выход из бугра отмечался с 20-х чисел июля, когда у всех особей желточный мешок уже полностью рассасывается. Если лето дождливое, и в нерестовом притоке высока скорость течения, то сеголетки микижи почти сразу скатываются из нерестового притока в основное русло р. Коль. Если лето сухое, то сеголетки до конца июля находятся в районе нерестилищ, а с начала августа начинают расселяться по нересто-

вому притоку, двигаясь как вверх, так и вниз по течению, выходя в основное русло р. Коль (данные обловов электроловом).

**Температурный режим во время размножения микижи.** Нерест микижи в тундровых реках и притоках обусловлен температурой. Начиная со второй половины мая, вода в них интенсивно прогревается, и ее температура выше на 2–4°C, чем в других участках реки (рис. 4).

В нижних участках притоков, где расположены нерестилища микижи, весной, на протяжении ряда лет, мы отмечали самую высокую температуру воды, тогда как в истоках тундровых речек температура воды была значительно ниже, и нерест не наблюдался (рис. 5а). Истоки тундровых притоков располагаются в холмистой местности, и основным источником питания для них являются чистые, холодные грунтовые воды. По мере протекания по тундре, притоки принимают в себя воды поверхностного стока, богатые гуминовыми веществами, и вода становится коричневой. Темная вода весной и в первой половине лета в солнечные дни быстро прогревается. Во время ясной погоды наблюдается значительный рост температуры воды (рис. 5б, 5в). Он продолжается даже в пасмурную погоду. Быстрый прогрев воды весной определяется еще и полным отсутствием листвы на деревьях в пойме. Тундровые речки и ручьи, протекающие по открытой местности, быстро прогреваются в направлении от истоков к устью (рис. 5а), причем установлена высокая корреляция ( $r^2 = 0.84$ ,  $m = \pm 0.029$ ,  $p < 0.01$ ) между количеством солнечной энергии и приростом температуры в тундровых притоках. Бесцветная вода



**Рис. 5.** Температурный режим в бассейне р. Коль: а – температура воды в тундровых притоках р. Коль от истоков до устья; обозначения притоков: 1 – р. Красная, 2 – р. Нилкинка, 3 – ручей Глинистый; б – динамика температуры воды в тундровом притоке (1), ключевом затоне № 1 (2) и солнечной радиации (3) в период с 15 мая по 15 июля; в – корреляционный анализ зависимости прироста температуры воды от солнечной радиации в тундровом притоке (1) и ключевом затоне (2); г – сумма градусо-дней в период с 15 мая по 15 июля: 1 – р. Красная; 2 – ручей Глинистый; 3 – ручей Сквичик; 4 – р. Чаевая; 5 – р. Извилинка; 6 – р. Нилкинка, 2004 г.; 7 – р. Нилкинка, 2006 г.; 8 – р. Нилкинка, 2005 г.; 9 – р. Коль, основное русло, среднее течение; 10 – р. Коль, основное русло, верхнее течение; 11 – ключевой затон № 1; 12 – ключевой затон № 2; 13 – ручей Симовый; 14 – ключевой затон № 3.

в русле р. Коль и родниках прогревается от солнечных лучей значительно хуже; для этих участков корреляция не обнаружена (рис. 5в).

Анализ динамики температуры показывает, что среди чрезвычайного разнообразия местобитаний в бассейне р. Коль микижа выбирает только те участки реки, в которых весной происходит интенсивный прогрев воды. Нерест проходит только там, где к концу второй недели мая температура воды достигает не менее 4,8°C. В итоге, сумма градусо-дней в местах нереста микижи за период с 15 мая по 15 июля (от начала не-

реста до окончания инкубационного периода и рассасывания желточного мешка у личинок микижи) составляет более 500 (рис. 5г). Такие значения суммы градусо-дней достигаются только в тундровых притоках. Динамика температуры в смежные годы различается. В тундровом притоке – р. Нилкинка – в 2004 и 2006 г. вода прогревалась до 5°C к середине мая, а сумма градусо-дней за период с 15 мая до 15 июля составляла более 500. В 2005 г. из-за холодной весны температура достигла 5°C только к концу первой недели июня, а сумма градусо-дней была всего 465. В результате



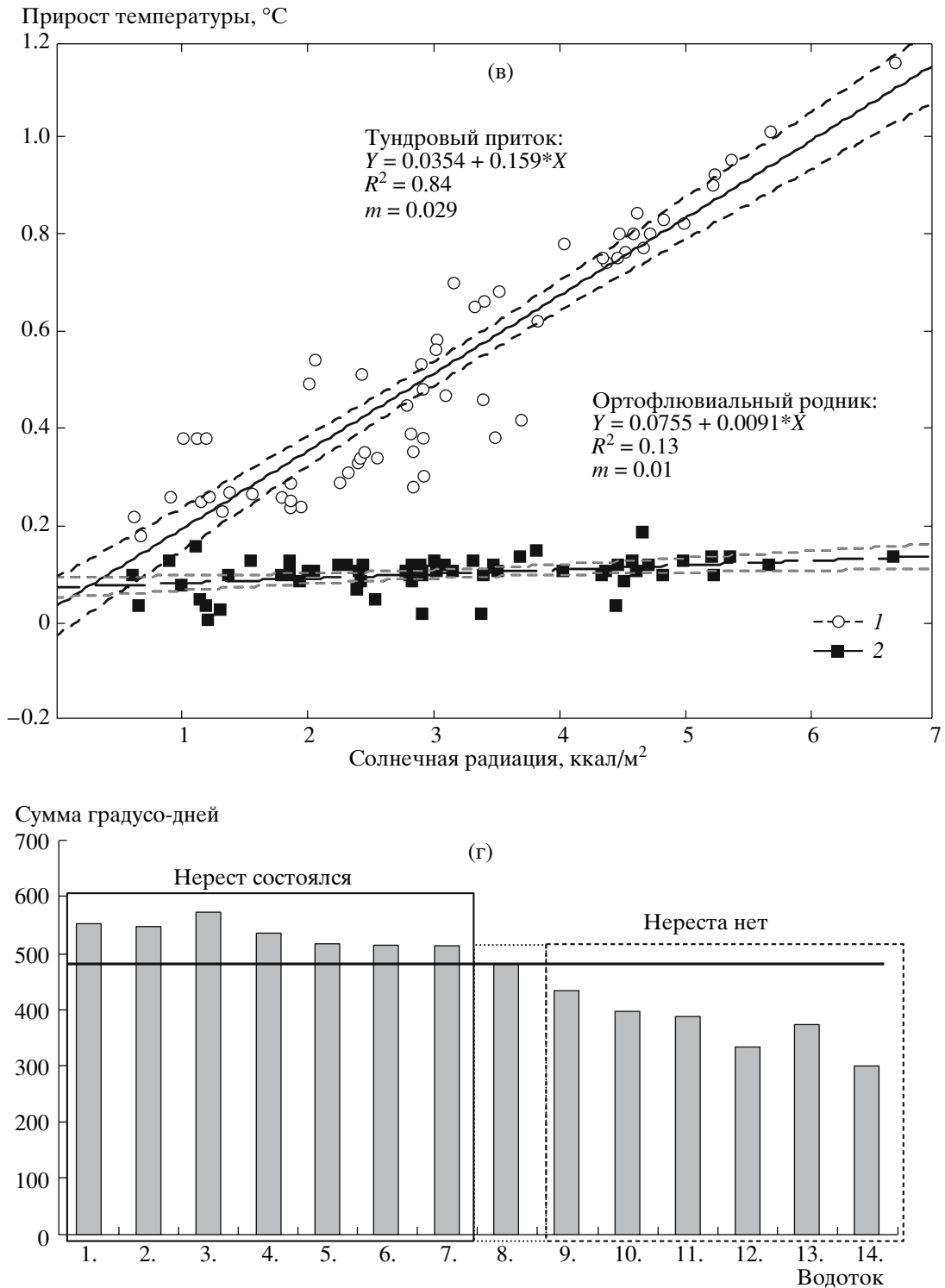


Рис. 5. (Окончание).

нерест микижи в р. Нилкинка в 2004 и 2006 гг. состоялся, а в 2005 г. нерест не наблюдали (рис. 5г).

### ОБСУЖДЕНИЕ

Основным фактором, лимитирующим воспроизводство микижи в притоке Нилкинка, является

температура воды. Необходимая температура (более 500 градусо-дней в период с середины мая до середины июля) достигается за счет быстрого прогрева темной тундровой воды в мае и июне. Ранее для бассейнов рек Кишимшина (приток р. Камчатка) и Жупанова было показано, что прогрев талой воды происходит еще до ее попада-

ния в русло нерестового ручья за счет темного грунта, по которому стекают талые снеговые воды (Савваитова и др., 1973; Кузищин и др., 2002). Однако в бассейне р. Коль снег сходит раньше, еще в конце апреля, таким образом, интенсивный прогрев воды нерестовых притоков происходит именно в русле. В любом случае, если сумма градусо-дней меньше этой величины, то нерест не происходит, как это имело место в р. Нилкинка в 2005 г. (рис. 5г). В бассейне р. Коль водотоками, в которых наблюдается описанная динамика температуры, являются исключительно притоки тундрового типа. Из-за коричневого цвета воды, выровненного профиля ложа и связанного с этим медленного течения происходит интенсивный прогрев воды от энергии солнечных лучей.

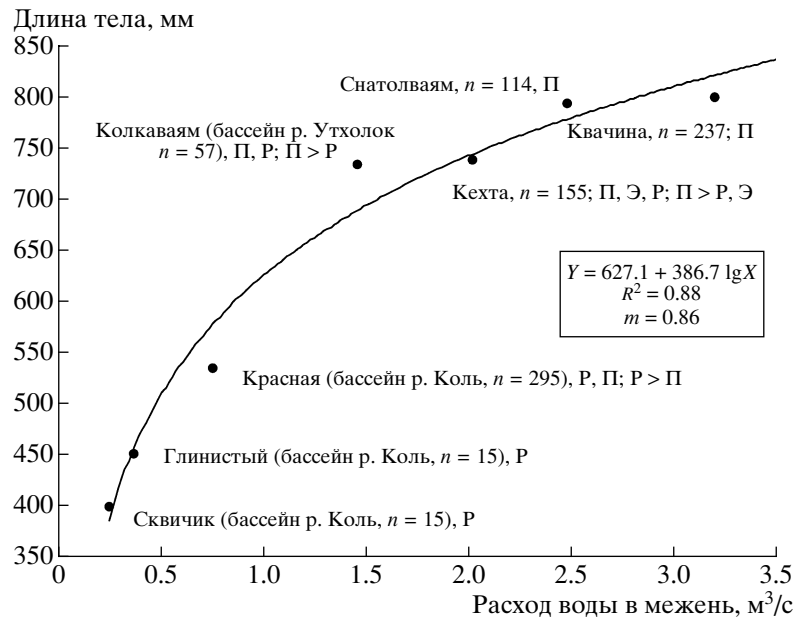
Обращает на себя внимание сходство значений температуры, при которых нерестится микижа в разных участках ареала от Калифорнии до Аляски и на Камчатке. Несмотря на то, что нерест микижи в Северной Америке проходит с февраля на юге по май на севере (Scott, Crossman, 1973), во всех случаях он наблюдается на фоне роста температуры от 4–5° в начале нереста до 9–11° в конце, причем его пик приходится на период, когда температура составляет 6–8°C (Carlander, 1969; Dodge, McCrimmon, 1971; Савваитова и др., 1973; Scott, Crossman, 1973; Кузищин и др., 2002; и др.). Для других видов тихоокеанских форелей рода *Parasalmo* во время нереста характерны такие же значения температуры. Лосось Кларка *P. clarki* нерестится при температуре от 6° в начале нереста до 10°C в конце (Campton, Utter, 1987; Trotter, 1989, 1997). Хильская форель *P. gilae* – при температуре от 3.5° (начало нереста) до 10° (конец нереста), с пиком 8° (Rinne, 1980); апачская форель *P. apache* также имеет пик нереста при 8°C (Harger, 1978). Таким образом, вся группа тихоокеанских форелей нерестится в весеннее время и при сходных диапазонах температуры. Первостепенное значение температуры в период нереста микижи, лосося Кларка и других видов рода *Parasalmo* подчеркивалось неоднократно, при том, что другие факторы – скорость потока, места нереста и фракционный состав грунта, не столь важны (Briggs, 1953; Sharovalov, Taft, 1954; Lindsey et al., 1959; Hartman et al., 1962; Withler, 1966; Rinne, 1980; и др.).

Как отмечалось выше, североамериканские форели на своем ареале из-за климатических различий в его разных участках имеют в целом продолжительный нерест, с февраля по май, а инкубационный период может продолжаться от 3 недель до 3 мес. в зависимости от динамики температуры воды (Scott, Crossman, 1973; Pauley et al., 1986). В северных участках ареала (Аляска), где климат более суровый, нерест микижи и лосося Кларка поздний, в мае–июне, в Британской

Колумбии, Орегоне и Калифорнии в условиях мягкого морского климата и теплой зимы нерест может начинаться в феврале (Sharovalov, Taft, 1954; Pauley et al., 1986). По сравнению с североамериканскими форелями, нерест микижи Камчатки, которая обитает в районах с суровым климатом (долгая холодная зима, короткое лето), происходит весной в сжатые сроки, инкубационный период у нее короче, что, по-видимому, позволяет сеголеткам накопить достаточные для длительной зимовки энергетические запасы за короткий (3–4 мес.) летне-осенний период. Микижа на Камчатке нерестится в таких участках водных систем, где за счет интенсивного прогрева воды и грунта происходит быстрое (3–6 недель) развитие икры, вылупление эмбрионов в самом начале июля и переход личинок на внешнее питание в первую неделю июля. Эти особенности микижи связаны с более суровыми климатическими условиями на Камчатке. В Северной Америке, где климат мягче, температура воды в реках достигает необходимых для нереста значений уже в феврале, нерест более растянут и происходит как в тундровых, так и в горных реках, причем нерестовые реки не замерзают зимой (Агранат, 1957; Scott, Crossman, 1973; Trotter, 1989, 1997).

Вторым по значимости фактором, лимитирующим численность производителей и соотношение особей с анадромной и резидентной стратегиями в конкретном притоке или нерестовой реке, является площадь нерестилищ. В р. Коль она, по нашим оценкам, составляет всего 1000–1100 м<sup>2</sup>. Низкий расход воды в нерестовом притоке также ограничивает размеры нерестящихся в них производителей микижи: размножение проходной микижи в бассейне р. Коль приурочено к самым крупным ее тундровым притокам, тогда как в самых мелких размножается относительно некрупная резидентная микижа (рис. 6). В реках Кехта, Снатолваям, Квачина, которые являются тундровыми и на всем их протяжении, площади нерестилищ и расход воды (рис. 6) достаточны для нереста крупных рыб; проходная микижа в них преобладает (Савваитова и др., 1973). Сходная картина наблюдается в реках Северной Америки: более крупная проходная форма предпочитает для нереста более крупные реки, а более мелкая резидентная микижа – мелкие ручьи (Lindsey et al., 1959; Hartman et al., 1962; Meka et al., 2003), те же закономерности описаны и для лосося Кларка (Trotter, 1987, 1989, 1997).

На приуроченность нерестилищ микижи к водоемам тундрового типа на Камчатке указывалось ранее (Савваитова и др., 1973). Несмотря на чрезвычайное разнообразие биотопов в бассейне р. Коль, возможности размножения ограничены узким диапазоном вариаций условий нереста. Нерест происходит: 1 – только в тундровых реках и



**Рис. 6.** Зависимость между длиной тела производителей микижи *Parasalmo mykiss* и расходом воды в нерестовой реке (притоке). Обозначения: П – проходные, Э – эстуарные и речные эстуарные, Р – резидентные производители.  $n$  – число рыб.

притоках, в которых вода к середине мая прогревается до 4.5–4.8°C; 2 – только в местах, где конец длинного плёса представляет собой поперечный пережат, сложенный гравием, примесь песка не более 35%, а камня – не более 10%; 3 – только в местах даунвеллинга; 4 – нерест продолжается короткое время (10–14 дней), с середины по конец мая. Сочетание таких факторов на Камчатке наблюдается исключительно в тундровых реках или притоках тундрового типа. Строгая приуроченность нереста микижи к рекам тундрового типа приводит к тому, что в некоторых случаях, как например, в р. Кишимшине, микижа вынуждена нереститься на участках со значительным количеством песка, что ухудшает проницаемость грунта (Савваитова и др., 1973), однако, видимо, температурный фактор имеет решающее значение. Таким образом, наличие водоёмов тундрового типа с их особым термическим режимом предопределяет возможность размножения и воспроизводства микижи на Камчатке, и тем самым – её распространение. Встречаемость особей с разными типами жизненной стратегии также зависит от размеров и площади нерестовых водоёмов. Повидимому, именно особенности размножения микижи определяют ее нынешний сравнительно узкий ареал в Азии. Эти обстоятельства необходимо учитывать при разработке природоохранных мероприятий и стратегии природопользования в местах, где обитает микижа – вид, занесенный в Красную книгу Российской Федерации.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Большую помощь в организации и проведении экспедиционных работ оказал Фонд “Дикие рыбы и биоразнообразие Камчатки” (г. Елизово).

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ, грант № 05-04-48413; Ведущие научные школы РИ-112/001/707; Университеты России № 07.03.011; Центра Дикого Лосося (Wild Salmon Center) (Портленд, Орегон, США), Фонда Бетти и Гордона Мура; программы United Nations Development Program (ПРООН).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агранат Г.А. 1957. Зарубежный север. М.: Изд-во АН СССР, 319 с.
- Кузищин К.В., Мальцев А.Ю., Груздева М.А. и др. 2007. О совместном нересте анадромной и резидентной микижи *Parasalmo mykiss* в реках западной Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 3. С. 342–346.
- Кузищин К.В., Павлов С.Д., Груздева М.А. и др. 2002. Особенности нерестовой популяции и экология размножения пресноводной микижи *Parasalmo mykiss* в бассейне реки Жупановой (восточная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 42. № 5. С. 626–638.
- Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. М.: Высш. шк., 352 с.
- Максимов В.А. 1974. Экология внутривидовых форм камчатской микижи (*Salmo mykiss* Walbaum) и перспективы ее хозяйственного использования. Дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 164 с.
- Павлов Д.А. 1989. Лососевые (биология развития и воспроизводство). М.: Изд-во МГУ, 214 с.

- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузищин К.В. 1999. К проблеме формирования эпигенетических вариаций жизненной стратегии у вида Красной книги – камчатской микижи *Parasalmo mykiss* (Salmonidae, Salmoniformes) // Докл. РАН. Общая биол. Т. 367. № 5. С. 709–713.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузищин К.В. и др. 2001. Тихоокеанские благородные лососи и форели Азии. М.: Науч. мир, 200 с.
- Савваитова К.А., Максимов В.А., Мина М.В. и др. 1973. Камчатские благородные лососи (систематика, экология, перспективы использования как объекта форелеводства и акклиматизации). Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 120 с.
- Briggs J.C. 1953. The behaviour and reproduction of salmonid fishes in a small coastal stream. Calif. Fish and Game. Fish Bull. № 94, 62 p.
- Campton D.E., Utter F.M. 1987. Genetic structure of anadromous cutthroat trout (*Salmo clarki clarki*) populations in the Puget Sound area: evidence for restricted gene flow // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 44. P. 573–582.
- Carlander K.D. 1969. Handbook of freshwater fishery biology. V. 1. Life history data on freshwater fishes of the United States and Canada. U. S. Iowa State Univ. Press, 752 p.
- Dahm C.N., Valett H.M. 1996. Hyporheic Zones // Methods in stream ecology. F.R. Hauer, G.A. Lamberti (Eds.). SanDiego: Acad. Press. P. 107–123.
- Dodge D.P., McCrimmon H.R. 1971. Environmental influences on extended spawning of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) // Trans. Amer. Fish. Soc. № 2. P. 312–319.
- Harper K. 1978. Biology of a southwestern salmonid, *Salmo apache* // Proc. Wild-catchable trout symp. Eugene, Oregon, 15–17 February 1978. Oregon Dept. Fish. Wildlife. P. 99–111.
- Hartman G.F., Northcote T.F., Lindsey C.C. 1962. Comparison of inlet and outlet spawning runs of rainbow trout in Loon Lake, British Columbia // J. Fish. Res. Board Can. V. 19. P. 173–200.
- Lindsey C.C., Northcote T.G., Hartman G.F. 1959. Homing of rainbow trout in inlet and outlet spawning streams in Loon Lake, British Columbia // J. Fish. Res. Board Can. V. 16. P. 695–719.
- Meka J.M., Knudsen E.E., Douglas D.C., Benter R.B. 2003. Variable migratory patterns of different adult rainbow trout life history types in a Southwest Alaska watershed // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 132. P. 717–732.
- Pauley G.B., Bortz B.M., Shepard M.F. 1986. Species profiles: life histories and environmental requirements of coastal fishes and invertebrates (Pacific Northwest): steelhead. U. S. Dept. Interior, Fish and Wildlife Serv. Biol. Rept. 82 (11.62), 35 p.
- Rinne J.N. 1980. Spawning habitat and behaviour of gila trout, a rare salmonid of the Southwestern United States // Trans. Amer. Fish. Soc. № 109. P. 83–91.
- Scott W.B., Crossman E.J. 1973. Freshwater fishes of Canada // Bull. Fish. Res. Board Can. P. 184–966.
- Shapovalov L., Taft A.C. 1954. The life histories of the steelhead rainbow trout (*Salmo gairdneri*) and silver salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and recommendations regarding their management. Calif. Dept. Fish and Game. Fish. Bull. V. 98, 375 p.
- Trotter P.C. 1987. Cutthroat: native trout of the west. Niwot, Colorado. Univ. Colorado Press, 116 p.
- Trotter P.C. 1989. Coastal cutthroat trout: a life history compendium // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 118. P. 463–473.
- Trotter P.C. 1997. Sea-run cutthroat trout: life history profile // Sea-run cutthroat trout: Biology, management and future conservation. J.D. Hall, P.A. Bisson, R.E. Gresswell (eds.). Oregon Chapter Amer. Fish. Soc. Corvallis, Oregon. P. 7–15.
- Withler J.L. 1966. Variability in the life history characteristics of steelhead trout (*Salmo gairdneri*) among the Pacific coast of North America // J. Fish. Res. Board Can. V. 23. № 3. P. 365–393.
- Zippin C. 1956. An evaluation of the removal method of estimating animal populations // Biometrics. V. 12. № 2. P. 163–183.