

**БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ
МОЛОДИ ЛОСОСЁВЫХ РЫБ
В РЕКАХ КАРЕЛИИ
И КОЛЬСКОГО ПОЛУОСТРОВА**

Министерство образования и науки Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего профессионального образования
ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

**БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ
МОЛОДИ ЛОСОСЁВЫХ РЫБ
В РЕКАХ КАРЕЛИИ
И КОЛЬСКОГО ПОЛУОСТРОВА**

Петрозаводск
Издательство ПетрГУ
2013

УДК 597.552.511 (470.22)
ББК 28.693.32 (2Рос. Кар.)
Б63

Авторы:

Ю. А. Шустов, И. А. Тыркин, И. Л. Щуров,
Д. Э. Ивантер, Е. Н. Белякова

Издается в рамках реализации комплекса мероприятий
Программы стратегического развития ПетрГУ на 2012–2016 гг.

Рецензенты:

Е. А. Румянцев, д. б. н., профессор кафедры зоологии
и экологии эколого-биологического факультета ПетрГУ;
Н. В. Ильмаст, д. б. н., заведующий лабораторией экологии рыб
и водных беспозвоночных Института биологии КарНЦ РАН

Биологические особенности молоди лососёвых рыб в реках Карелии
Б63 и Кольского полуострова / Ю. А. Шустов, И. А. Тыркин, И. Л. Щуров,
Д. Э. Ивантер, Е. Н. Белякова. – Петрозаводск : Изд-во ПетрГУ, 2013. –
74 с.

ISBN 978-5-8021-2006-4

В монографии рассматриваются биологические особенности молоди лососёвых рыб рода *Salmo* – атлантического лосося и кумжи, обитающих в реках Карелии и Кольского полуострова. Установлено, что в крупных разветвленных речных системах Кольского полуострова интенсивность питания молоди лосося оказалась выше в малых притоках, где численность и биомасса зообентоса также значительно больше. Пестрятки атлантического лосося, ведущие оседлый образ жизни в речных условиях и длительное время обитающие на индивидуальных микростациях на порогах и перекатах рек, питаются в весенний период значительно успешнее «транзитных» рыб – смолтов, мигрирующих из реки. Питание пестряток лосося в беломорских реках икрой горбуши во время ее нереста служит существенным дополнением к рациону рыб. Представленные в монографии сведения будут полезны при разработке региональных, федеральных и международных программ по сохранению лососёвых рыб Европейского Севера России.

Монография предназначена для ихтиологов, работников рыбного хозяйства, студентов биологических факультетов.

УДК 597.552.511 (470.22)
ББК 28.693.32 (2Рос. Кар.)

© Шустов Ю. А., Тыркин И. А., Щуров И. Л.,
Ивантер Д. Э., Белякова Е. Н., 2013

© Петрозаводский государственный
университет, 2013

ISBN 978-5-8021-2006-4

Оглавление

Введение	4
Глава 1. Условия обитания, численность и распределение молоди лососёвых рыб в реках	6
1.1. Условия обитания в реках	6
1.1.1. Плотности расселения молоди лососёвых рыб в реках ...	8
Глава 2. Питание и пищевые взаимоотношения рыб в речных условиях	16
2.1. Питание молоди атлантического лосося в бассейне р. Варзуга (Кольский полуостров)	16
2.1.1. Сравнительное изучение питания пестрятки лосося в основном русле и притоках р. Варзуга	17
2.1.2. Сравнительное изучение питания пестрятки и смолтов лосося в р. Варзуга	22
2.2. Питание молоди лососёвых рыб в осенний период	26
2.3. Питание молоди кумжи в водоемах Национального парка «Паанаярви»	31
2.4. Питание молоди кумжи в осенний период	37
2.5. Пищевые взаимоотношения лососёвых рыб с речными рыбами	43
Глава 3. Рост молоди кумжи в водоемах Европейского Севера России	47
3.1. Бассейн Онежского озера	47
3.2. Бассейн Белого моря, водоемы Национального парка «Паанаярви»	51
3.3. Бассейн Белого моря, Терский берег	52
3.4. Бассейн Балтийского моря	55
3.5. Бассейн Онежского озера	57
Заключение	59
Список литературы	62

Введение

Известно, что на Европейском Севере России арктический комплекс пресноводных рыб представлен в основном наиболее ценными видами лососёвых и сиговых рыб. Это, в первую очередь, такие рыбы, как атлантический лосось и его пресноводная форма, кумжа, арктический голец, сиговые рыбы. В то же время из-за сильного антропогенного влияния на северные водоемы, особенно в XX столетии (нерациональный лов, молевой сплав леса, строительство плотин для ГЭС, загрязнение и др. факторы), численность многих популяций лососёвых рыб к настоящему времени резко сократилась, а некоторые популяции были полностью уничтожены. В результате многие виды лососёвых и сиговых рыб были занесены в Красные книги, а работа ихтиологов, рыбоводов и сотрудников «рыбных» учреждений была направлена в том числе и на разработку научных рекомендаций и конкретных работ по сохранению популяций лососёвых рыб. Так, например, в 2007 г. под руководством академика РАН Д. С. Павлова (Павлов и др., 2007) несколькими коллективами научно-исследовательских институтов России была разработана «Программа научных и практических действий по сохранению, восстановлению и рациональной эксплуатации запасов атлантического лосося в реках Кольского полуострова». В этой программе, в частности, в качестве приоритетных задач были названы и исследования кормовой базы и питания молоди лосося, мониторинга естественного воспроизводства атлантического лосося. Естественно, что такие программы существуют и в различных регионах и по другим видам лососёвых и сиговых рыб.

И все же, по оценкам российских и западных ученых и специалистов, Россия на Европейском Севере до сих пор обладает достаточно мощным генофондом лососёвых рыб. Так, только на Кольском полуострове происходит успешный нерест лосося в десятках нерестовых рек (Казakov, Веселов, 1998), а такие реки, как, например, Варзуга и Поной, имеют численность популяций в тысячи особей. В Карелии также сохранились популяции пресноводного лосося (Смирнов, 1971, 1979; Тыркин, 2012). Естественное воспроизводство кумжи, в отличие от многих скандинавских стран, успешно проходит во многих реках и ручьях северных водоемов (Крылова, 2003; Китаев и др., 2005).

В настоящее время одним из наиболее эффективных способов оценки естественного нереста в лососёвых реках считается учет численности

и плотности расселения молоди лосося и кумжи на порогах и перекатах с применением электролова. В западных странах такие работы успешно проводятся уже более полувека (Allen, 1969; Egglisshaw, 1970; Niemelä et al., 1999; Gabler, 2000 и др. работы). У нас в стране, с появлением возможности закупок импортных элетроловов ранцевого типа, такие работы в последние два десятилетия стали успешно проводиться и на наших северных реках (Калюжин, 2004; Веселов и др., 2007; Тыркин, 2012 и др. работы). И все же объем таких исследований пока явно недостаточен, а во многих регионах Карелии и Кольского полуострова такие работы практически до сих пор не выполнены.

Изучению питания молоди атлантического лосося, кумжи и других речных рыб посвящено большое количество публикаций – исследованы возрастные и сезонные изменения как качественных, так и количественных характеристик питания лососёвых рыб в речных условиях, установлены пищевые взаимоотношения (Шустов, 1983). И все же некоторые вопросы этого аспекта экологии лососёвых рыб исследованы не до конца. Так, например, до сих пор оставался невыясненным вопрос о том, на какой стадии развития атлантического лосося – на стадии «пестрятки» или «смолта» – рыбы наиболее активно питаются в речных условиях. Отсутствовали данные о том, где складываются наиболее благоприятные условия для питания сеголеток и пестряток лосося – в основном русле рек или их малых притоках. Вопрос о пищевых взаимоотношениях молоди лососёвых рыб с речными рыбами, обитающими совместно на порогах и перекатах рек, требует проведения дальнейших исследований.

Если изучению роста молоди атлантического лосося и кумжи посвящено много научных работ, то исследования молоди этих видов рыб в сравнительном аспекте практически не проводились. В то же время такие сведения были бы, безусловно, необходимы отечественным рыбакам в случае начала работ по искусственному выращиванию кумжи на севере нашей страны.

Именно этому, с нашей точки зрения, актуальному вопросу и посвящена данная коллективная монография.

Глава 1. Условия обитания, численность и распределение молоди лососёвых рыб в реках

Семейство Лососёвые (*Salmonidae*) является характерным и широко распространенным для водоемов Республики Карелия, поскольку качество воды, гидрологический режим и топография русел водотоков отвечают необходимым критериям биологических потребностей семейства. Некоторые лососёвые весь жизненный цикл проводят в пресной воде (сиги, форель, пресноводная форма атлантического лосося), другие являются проходными видами, по достижении определенной стадии жизненного цикла переходят из пресной воды в морскую (атлантический лосось).

1.1. Условия обитания в реках

Представители рода Лососи (*Salmo* Linnaeus, 1758) являются проходными видами, за некоторым исключением, например, речная форма кумжи (*Salmo trutta morpha fario*) весь жизненный цикл проходит в реке, но для нереста могут использоваться ручьи и притоки. Жизненный цикл рода делится на два периода: речной и нагульный.

Лососёвые рыбы являются литофилами и реофилами, т. е. откладывают икру на каменистый субстрат в реках. Икра не клейкая, для этого рыбы строят специальные укрытия для икры – нерестовые бугры, чтобы она нормально развивалась и была защищена от негативных факторов внешней среды, ведь развитие икры длится продолжительное время (в реках Карелии до 180 суток) (Смирнов, 1971). После выклева личинки тоже не спешат покидать нерестовый бугор и находятся в них или около до рассасывания желточного мешка (20–28-е сутки) и перехода на экзогенное питание (Никольский, 1971). В течение всего речного периода (до начала смолтификации и ската) молодь лососёвых обитает на порогах и перекатах.

Реки, в которых происходит нерест и развитие молоди атлантического лосося, имеют определенную геоморфологию, которая и определяет гидрологические условия рек и нерестово-выростных участков (НВУ), где обитают сеголетки кумжи и лосося. Река имеет предгорный характер течения, вода быстротекучая, холодная, русло на порогах и перека-

тах выслано галечно-гравийным материалом мелкой и средней фракций, встречаются валуны, а на плёсовых участках преобладают песчаные и глинистые грунты (Грицевская, 1964; Смирнов, 1979; Леванидов, 1981; Ресурсы поверхностных вод СССР, 1972). В основном речное дно в местах обитания молоди атлантического лосося слабо заилено, а высшая водная растительность развита плохо. Для рек, где обитает молодь атлантического лосося и кумжи, характерно наличие длинных и протяженных участков со скоростью водного потока 1 м/с и выше (Смирнов, 1971; Казаков, 1983; Шустов, 1983; Веселов, Калюжин, 2001). Продольный профиль реки имеет ступенчатый вид с резкими падениями (20–40 м) на коротких отрезках русла реки (1–5 км), пороговые участки чередуются с плёсами, озеровидными расширениями, озерами. На участках русла с резким падением формируются пороги с быстрым и бурлящим течением и его высокими скоростями (2–3 м/с). Речной грунт на порогах каменисто-валунный, а на плёсовых участках преобладают песчаные и глинистые грунты (Грицевская, 1964; Ресурсы поверхностных вод СССР, 1972). Многие реки, относящиеся к бассейну Онежского озера, имеют горный характер на некоторых участках русла. Уклон притоков Онежского озера средний, падение 0,001–0,007 (Смирнов и др., 1978; Шустов, 1983, 1995). Русло каменистое и слаборазмываемое, поскольку сложено твердыми кристаллическими породами. Русла имеют многочисленные пороги, перекаты, водопады. Встречаются лососёвые реки, зарегулированные озерами, – озерно-речные системы, характерные для рек Карелии. В этом случае реки имеют лучшую кормовую базу для питания молоди лососёвых по сравнению с реками, не зарегулированными (Шустов и др., 2011а).

Реки, в которых обитает лосось, текут по твердым кристаллическим породам Балтийского щита, которые стойки к размыванию за счет их слабой выщелачиваемости, и поэтому русла рек имеют малую выработанность. Степень прозрачности высокая, количество взвесей крайне низкое, минерализация слабая. К примеру, реки бассейна Онежского озера имеют среднюю годовую минерализацию 33–48 мг/л. Для р. Шуя средняя минерализация составляет в зимнюю межень 29,3 мг/л, а во время весеннего половодья 23,8 мг/л. Воды в северных реках часто сильно гумифицированы, т. е. вода приобретает коричневый оттенок, так как реки имеют исток из болот (Пирожкова, 1990).

Для рек, в которых обитает лосось и кумжа, характерно снеговое и дождевое питание, поскольку географически реки находятся в зоне с

избыточным увлажнением. В ходе сезонных и годовых изменений режима уровня в нем можно выделить 4 четко выраженные фазы: весеннее половодье, летняя межень, осенний паводок, зимняя межень (Смирнов и др., 1978; Шустов, 1983, 1995). Чем больше река имеет коэффициент озерности, тем эти фазы менее выражены. Мощные весенние и осенние паводки и низкий уровень воды в зимнее и летнее время сказываются на выживаемости икры молоди лососёвых рыб. Весной и осенью уровень воды поднимается и может вызвать повреждение нерестовых бугров, что вызывает гибель икры, а также прочие подвижки грунта, которые могут травмировать молодь разных возрастных групп и вызвать их гибель. В зимнюю межень в маленьких реках может возникать промерзание грунта и нерестовых бугров. Летняя межень приводит к повышению температуры воды, сокращению площади НВУ, а рыбы становятся более подвержены воздействию солнечных лучей (из-за уменьшения числа укрытий).

Температурный режим широко варьирует в нерестовых реках и определяется климатическими условиями конкретной местности, а также зависит от характера водосбора и гидрографии бассейна реки. Оптимальными температурами, при которых происходит самая высокая скорость роста рыб, являются 16–18 °С. Температуры, превышающие оптимальные, вызывают депрессивное состояние у рыб и снижают темпы их роста. В реках Карелии, имеющих высокий коэффициент озерности, в связи с запасом тепла, накопленного в озерах летом, вода охлаждается значительно медленнее. Благодаря этому явлению удлиняется вегетационный период, что способствует росту молоди (Шустов, 1983).

1.1.1. Плотности расселения молоди лососёвых рыб в реках

Одна из задач нашей работы – исследовать численность и плотность расселения молоди лососёвых рыб на порогах и перекатах рек Карелии и Кольского полуострова, так как эти показатели являются косвенными критериями эффективности (успешности) естественного воспроизводства лососёвых рыб.

В монографии Ю. А. Шустова «Экология молоди атлантического лосося» (1983) указывается на то, что численность популяции лососёвых рыб в реках, в первую очередь, определяется плотностью расселения и выживаемостью сеголеток и пестряток лосося и кумжи в речной период жизни. Поэтому перед исследователями, изучающими лососёвых рыб и в том числе экологию их молоди, стоят задачи и по оценке продуктивности нерестово-выростных угодий лососёвых рек, и разработке био-

логических рекомендаций для ее повышения. Знания эти необходимы для проведения рекультивационно-рыбоводных мероприятий на реках, а также для совершенствования вариантов выпуска заводской молоди лосося с целью повышения ее жизнестойкости. Так, например, именно грамотное сочетание мелиорации р. Суна в районе водопада Кивач и подселение на рекультивируемые пороги заводской молоди озерного лосося позволило рыбоведам и ученым-ихтиологам Карелии возродить в этой реке популяцию лосося (Смирнов, 2006, 2008; Щуров и др., 2008; Тыркин и др., 2011).

В «Программе научных и практических действий по сохранению, восстановлению и рациональной эксплуатации запасов атлантического лосося в реках Кольского полуострова» (Павлов и др., 2007) указывается на то, что одной из главных задач по сохранению атлантического лосося является мониторинг его естественного воспроизводства, включая и работы по оценке плотности расселения молоди лосося разных возрастов путем отлова рыб с помощью электролова.

Ю. А. Шустов в монографии «Экология молоди атлантического лосося» (1983) отмечал, что уже в 60–70-е гг. прошлого столетия было проведено много исследований европейских ихтиологов по оценке численности и биомассы молоди лососёвых рыб с помощью отлова рыб электроловом. Так, например, он (Шустов, 1983, стр. 31) пишет: «Согласно устному сообщению финского исследователя Эро Ниемеля (Eero Niemelä), для оценки эффективности нереста лосося финские ученые уже в течение ряда лет проводят работы по определению плотности расселения молоди и ее возрастного состава на 58 контрольных участках р. Тено и ее притоков. Эглишо (Egglisshaw, 1970) определял продукцию лосося и кумжи в реках Шотландии. Аллен (Allen, 1969), исследуя факторы, лимитирующие численность лососёвых в реках, получил интересные данные о плотности расселения молоди многих видов лососёвых в них. Карлстром (Karlstrom, 1977) обобщил сведения о плотности расселения молоди балтийского лосося и кумжи в южных и северных реках Швеции по данным 100 контрольных станций».

Этот метод так хорошо себя зарекомендовал и проверен уже в течение достаточно длительного времени (более полувека), что до сей поры все исследователи, занимающиеся исследованиями лососёвых рыб, применяют этот способ, метод применения которого подробно описан нами в учебно-методическом пособии (Шустов и др., 2011б) в главе 1. Так, например, финские и норвежские исследователи практически все свои

полевые работы по учету численности и плотности расселения молоди атлантического лосося и других речных рыб, обитающих на порогах и перекатах, выполняют с помощью именно этого метода (Halvorsen, 1996; Niemelä et al., 1999; Gabler, 2000).

У отечественных ихтиологов импортные электроловы норвежского производства появились только в последние десятилетия, а до этого российским ихтиологам приходилось применять другие косвенные методы. И вообще существовало заблуждение, что из-за низкой минерализации воды карельских рек электролов в наших водах не применим: «чрезвычайно низкая минерализация воды (суммарное содержание солей 16–48 мг/л) не позволяет применять электролов для тотального учета ихтиофауны порогов» (Лососёвые нерестовые реки Онежского озера, 1978, стр. 5). Так, например, Ю. А. Шустовым с соавт. был применен способ по расчету численности индивидуальной территории молоди лосося через корм (Смирнов и др., 1977). В дальнейшем Ю. А. Шустовым с соавт. (Шустов и др., 1980) на р. Кузрека Кольского полуострова был проведен учет рыб с помощью их полного отлова, а также путем подсчета рыб во время подводных наблюдений. Анализируя все данные по численности рыб из научной литературы, а также собственные материалы, Ю. А. Шустов в своей докторской диссертации (1993) приводит границы возможных уровней плотности расселения пестрятки атлантического лосося в реках Карелии и Кольского полуострова (табл. 1), которые мы также используем в качестве ориентировочных для наших исследованных рек.

Сейчас электроловы ранцевого типа широко используются, поэтому российскими ихтиологами в последние десятилетия были выполнены на современном уровне крайне необходимые исследования по оценке численности и плотности расселения молоди лососёвых рыб на реках Европейского Севера России. Так, например, С. М. Калюжиным с соавт. (2009) впервые была проведена достаточно полная инвентаризация и систематизация рек полуострова Рыбачий как среды воспроизводства и обитания молоди атлантического лосося и кумжи. Авторами была подсчитана площадь НВУ рек, в том числе определены плотности распределения молоди лососёвых рыб разных возрастных групп, что в итоге позволило исследователям рассчитать возможную продукцию смолтов и потенциальные запасы производителей. А. В. Зубченко с соавт. (2007) провели исследования особенностей воспроизводства атлантического лосося в р. Умба (Кольский полуостров). Авторами в течение всего

периода исследований в бассейне р. Умба на 16 стандартных станциях с помощью электролова ежегодно изучалась плотность распределения молоди.

Таблица 1

Характеристики условий обитания молоди атлантического лосося в реках Карелии и Кольского полуострова (по Шустову, 1993)

Показатель	Уровень		
	низкий	средний	высокий
Зообентос: биомасса (г/м ²)	<=2,0	2,1–9,9	>=10,0
численность (тыс. экз./м ²)	<=1,0	1,1–9,9	>=10,0
Дрифт донных беспозвоночных: биомасса (г/м ² в час)	<=1,0	1,1–3,9	>=4,0
численность, (тыс. экз./м ² в час)	<=1,0	1,1–4,9	>=5,0
Интенсивность питания (накормленность, % ₀₀₀): сеголеток	<=100	101–199	>=200
пестряток	<=50	51–99	>=100
Плотность расселения: пестряток (экз./м ²)	<=0,1	0,11–0,09	>=1,0
Выход смолтов (экз./100 м ²)	<=3,0	2,9–4,9	>=5,0

На р. Варзуга еще в 1988 г. с помощью экспериментального отечественного электролова (разработка физиков ПетрГУ) были выполнены полевые работы по оценке соотношения пестряток разного возраста на НВУ в основном русле реки и ее притоках (Казакон и др., 1992). Естественно, что в дальнейшем российскими ихтиологами под руководством С. М. Калюжина (2004) работы такого плана были существенно расширены и стали проводиться ежегодные мониторинговые работы на р. Варзуга и ее основных притоках.

Карельские лососёвые и кумжевые реки также не остались «без внимания» ихтиологов. Так, например, сведения о численности молоди кумжи в бассейнах Ладожского и Онежского озер приводятся в статье А. Е. Веселова с соавт. (2007) «Естественное воспроизводство озерной кумжи (*Salmo trutta morpha lacustris* L.) в бассейне Ладожского и Онежского озер». Достаточно полные сведения о плотности расселения молоди онежского лосося в нерестовых притоках имеются в следующих пуб-

ликациях: монографии «Биоресурсы Онежского озера» (2008), учебном пособии «Пресноводный лосось» (2011а) и в кандидатской диссертации И. А. Тыркина «Воспроизводство пресноводного лосося (*Salmo salar* L.) в озерно-речных экосистемах бассейна Онежского озера» (2012). Интересные сведения о численности речных рыб приводятся в автореферате кандидатской диссертации Д. А. Ефремова «Распределение и поведение реофильных рыб в реках Восточной Фенноскандии» (2012). В вышеупомянутой нами публикации о ладожском лососе р. Хийтола (Ивантер и др., 2002) также приводятся сведения о численности рыб на порогах, полученные с помощью электролова ранцевого типа норвежского производства.

И все же можно с уверенностью сделать вывод о том, что инвентаризация рек и учет численности и плотности молоди лосося и кумжи на порогах и перекатах еще далеко не завершены и многие лососёвые реки остаются практически не исследованными.

В настоящее время пресноводный лосось нерестится в 12 реках Онежского озера (Смирнов, 1971; Веселов, Калюжин, 2001). По нашим данным, в некоторые из перечисленных рек (Лижма, Кумса, Суна, Немина, Андома, Мегра) лосось хотя и продолжает заходить для нереста, но численность производителей крайне низка (Тыркин и др., 2011).

В р. Шуя после постройки ГЭС (1937) рыбохозяйственное значение верхней части бассейна р. Шуи, включая основное русло и наиболее крупные притоки первого порядка, было утрачено.

Река Шуя на протяжении существования лососёвого промысла являлась основным нерестовым притоком, на ее долю приходилось 75% уловов лосося по озеру (Костылев, 1984; Рыжков, Костылев, 1984). Уловы держались на стабильном уровне до 1960 г., затем постоянно снижались (Смирнов, 1971). В связи с катастрофическим падением численности стада лосося его промысел был прекращен в 1993 г., в 1994 г. на р. Шуя было установлено рыбоучетное заграждение (РУЗ) и начались работы по искусственному воспроизводству шуйского лосося (Гайда и др., 2003).

До 1999 г. численность молоди лосося в р. Шуя держалась на критически низком уровне. В последующем наблюдалось постепенное увеличение плотности заселения молодью НВУ р. Шуя. Начиная с 2005 г. на облавливаемых нами порогах отмечаются стабильно высокие плотности молоди лосося в р. Шуя за весь период наблюдений (рис. 1) (Тыркин и др., 2011).

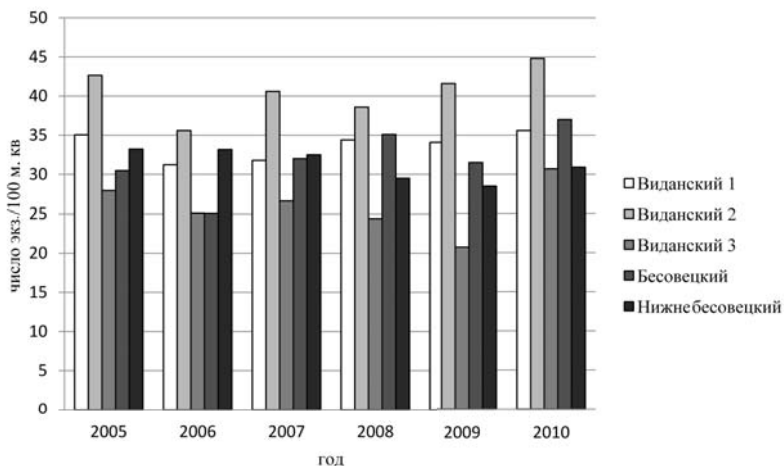


Рис. 1. Плотность расселения молоди на основных порогах р. Шуя в 2005–2010 гг., экз./100м² (Тыркин и др., 2011)

В р. Пяльма проводились обловы на порогах, расположенных в 2,1 км от устья, протяженностью 150 м, и в 5,6 км от устья, протяженностью 250 м. Результаты обловов представлены суммарно для обоих порогов (рис. 2).

Популяция пялемского лосося ранее была третьей по численности (Смирнов, 1971). Ныне река утратила свое значение в общем популяционном фонде лосося. В 2005–2006 гг. плотности расселения являлись низкими. Впрочем, с 2007 по 2010 г. наблюдается положительная динамика плотности расселения молоди лосося (см. рис. 2) (Тыркин и др., 2011).

В р. Водла плотности расселения молоди составили 10 экз./100м² в 2008 г. В р. Сухая Водла молодь обнаружена не была, но отмечались НВУ с подходящими для нереста и обитания молоди лосося грунтами. В р. Вама плотности расселения составили 10 экз./100м² в том же году (Тыркин и др., 2011). В притоке р. Водла р. Колода плотность расселения высокая по сравнению с основным руслом р. Водла, она составила 40 экз./100м² (Тыркин и др., 2011).

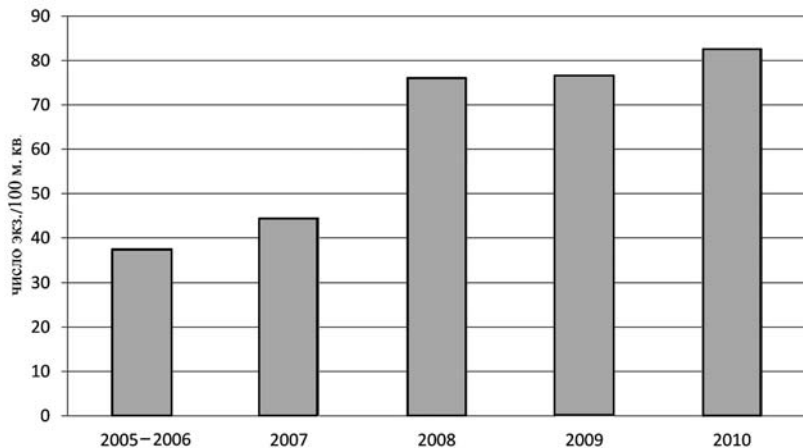


Рис. 2. Плотность расселения молоди на облавливаемых порогах р. Пяльма в 2005–2010 гг., экз./100 м² (Тыркин и др., 2011)

Ранее р. Лижма считалась одной из самых продуктивных лососёвых рек. Вылов лосося в реке в 1916 г. составлял около 2000 шт. (Петров, 1926). В 1970-е гг. XX в. численность нерестового стада оценивалась в 200 экз. (Смирнов, 1971), такой же она оставалась до 90-х гг. XX в. В последние годы популяция лижменского лосося была сильно подорвана за счет бесконтрольного лова, нерест осуществлялся единичными особями. За период 1987–2001 гг. численность молоди сократилась более чем в 10 раз. На этом участке реки в 2007 г. не было зафиксировано ни одного сеголетка лосося (Тыркин и др., 2011).

В 2008 г. молодь была обнаружена, но только одной возрастной группы – 2+. Обследования этого порога в 2009–2010 гг. показали низкую численность молоди лосося, всего 16 экз./100 м² суммарно для всех возрастных групп. Можно сказать, что в воспроизводстве лосося в р. Лижма на протяжении последних лет наблюдается положительная динамика (Тыркин и др., 2011).

На р. Кумса облов приводился на пороге, расположенном в 14 км от устья. Плотности молоди лосося на НВУ и ее возрастной состав остаются стабильными на протяжении последних лет (рис. 3).

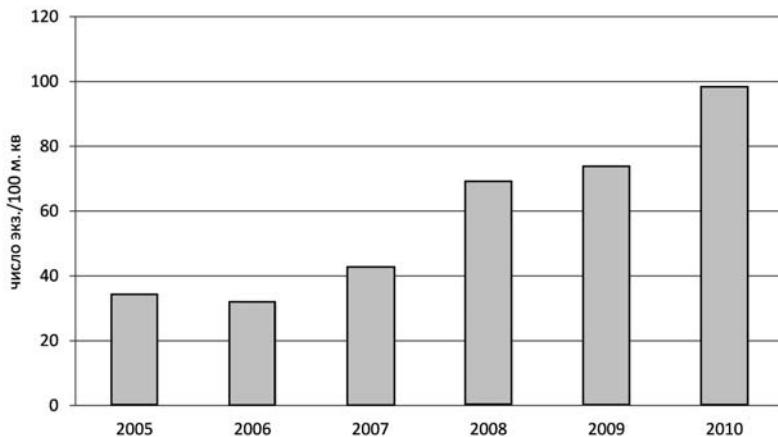


Рис. 3. Плотность расселения молоди на облавливаемом пороге р. Кумса в 2005–2010 гг., экз./100 м²

Представленные данные свидетельствуют, что начиная с 2008 г. наблюдается положительная динамика увеличения численности молоди лосося в реке. Это свидетельствует о благоприятных условиях для нереста производителей лосося и обитания молоди в реке в последние годы.

Глава 2. Питание и пищевые взаимоотношения рыб в речных условиях

Исследованиям питания сеголеток и пестряток атлантического лосося, а также кумжи в нерестовых реках как Европейского Севера России, так и рек Европы посвящено большое количество научной литературы. Известно, что после выхода из нерестовых бугров и распределения по выростным участкам реки (пороги, перекаты) сеголетки (возраст 0+), а далее пестрятки (возраст 1+ и старше) активно питаются донными беспозвоночными, а также воздушными и наземными насекомыми, сносимыми в толще и на поверхности воды. Характер питания рыб, в первую очередь, определяется доступностью пищевых организмов, а следовательно, зависит от состава и обилия кормовой базы (Шустов, 1983).

Имеются многочисленные публикации о питании молоди атлантического лосося и кумжи в нерестовых реках (в том числе и в субарктических) – исследованы пищевое поведение и состав пищи; сезонная, возрастная и суточная динамика питания (Митанс, 1969; Сидоров и др., 1977; Шустов, 1983; Allen, 1941; Browman, Marcotte, 1986; Huru, 1986; Stradmeyer, Thorpe, 1987). Изучено питание рыб и в субарктических озерах Фенноскандии (Erkinaro et al., 1995, 1998; Halvorsen, 1996).

В то же время некоторые аспекты питания молоди лососёвых рыб в речных условиях не до конца исследованы. Так, например, очень мало сведений о питании пестряток и смолтов лосося в сравнительном аспекте; отсутствуют сведения о питании пестряток лосося в малых притоках крупных рек. Не известно, как питаются рыбы в осенний период во время сильных паводков. Именно этим вопросам и посвящена данная глава.

2.1. Питание молоди атлантического лосося в бассейне р. Варзуга (Кольский полуостров)

Река Варзуга – одна из самых основных сёмужьих рек не только Кольского полуострова, но и всего Европейского Севера России, поэтому не удивительно, что именно на этой реке выполнены многочисленные полевые исследования, посвященные биологии и экологии атлантического лосося и других речных рыб. Так, например, еще в прошлом веке (1962) была защищена кандидатская диссертация М. Н. Мельниковой на тему «Биология и численность сёмги р. Варзуги», а в 1992 г. вышла монография

«Атлантический лосось реки Варзуги» коллектива авторов – Р. В. Казаков, О. Г. Кузьмин, Ю. А. Шустов, И. Л. Щуров. В 2004 г. А. Г. Потуткин защитил кандидатскую диссертацию по теме «Миграции атлантического лосося в прибрежном районе Белого моря и бассейна реки Варзуга». Помимо этих научных работ, посвященных только р. Варзуга, существует много исследований, в которых р. Варзуга является одной из исследуемых рек (Зюганов и др., 1993; Барышев, 2001; Калюжин, 2004; Мартынов, 2005; Веселов, 2006; Зубченко, 2006; Ефремов, 2012).

В то же время исследованиям питания молоди лососёвых рыб в бассейне р. Варзуга до настоящего времени уделено мало внимания. В монографии С. М. Калюжина «Атлантический лосось Белого моря...» (2004) на стр. 19–20 приводятся лишь краткие сведения о питании молоди лосося в реках бассейна Белого моря и практически нет никакой конкретной информации о питании лосося в р. Варзуга.

В отношении р. Варзуга нас, в первую очередь, интересовал вопрос о том, где лучше питаются пестрятки лосося – в основном русле реки или ее притоках. И второе, у каких рыб выше интенсивность питания, у пестряток или у смолтов, скатывающихся из реки. Рассмотрению этих вопросов и посвящены два дальнейших раздела нашей монографии.

2.1.1. Сравнительное изучение питания пестряток лосося в основном русле и притоках р. Варзуга

Ранее было установлено, что в период снижения весеннего паводка и прогрева температуры воды до 11–12 °С часть молоди атлантического лосося (*Salmo salar* L.) мигрирует из основного русла субарктической р. Варзуга в малые притоки, где лососи не нерестятся (Веселов, Калюжин, 2001). Аналогичные локальные миграции молоди атлантического лосося из главной нерестовой реки в малые притоки, где нерест не отмечен, установлены для субарктической р. Тено, Северная Финляндия (Erkinaro et al., 1998). Однако остается неизвестным, питаются ли рыбы в таких малых притоках более или менее интенсивно, чем в самой нерестовой реке. В то же время сведения о том, где обилие корма выше – в основной субарктической лососёвой реке или в ее малых притоках, тоже отсутствуют. В июле 2004 г. с помощью электролова в р. Варзуга и ее притоках Ю. А. Шустовым с коллегами была отловлена молодь лосося в количестве от 10 до 30 экз. с 6 участков (всего 130 экз.). Пробы зообентоса были собраны старшим научным сотрудником И. А. Барышевым в июле 2006 г. с 10 участков – по 3 пробы с каждого. Схема расположения станций представлена на рис. 4.

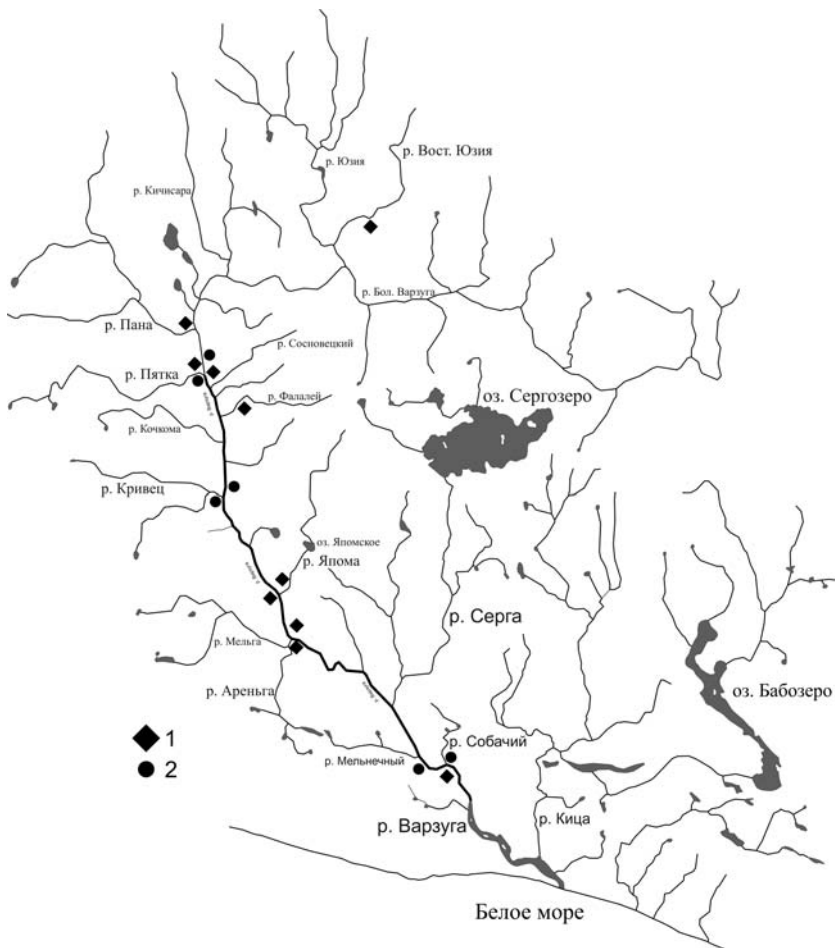


Рис. 4. Карта-схема бассейна р. Варзуга, мест отбора проб зообентоса (1) и электролова молоди атлантического лосося для анализа питания (2)

Характеристики притоков р. Варзуга следующие: Пана (длина 114 км, крупный приток I порядка), Восточная Юзия (длина 24 км, приток II порядка), Пятка (35,1 км, приток I порядка), Фалалей (18 км, приток I порядка), Япома (28,7 км, приток I порядка), Аренъга (15,6 км, приток II порядка), Кривец (28 км, приток I порядка), Собачий (12 км, приток I порядка). Возраст рыб составлял от 1+ до 3+; масса – от 1 до 11,5 г; длина – от 4,5 до 10,4 см.

Интенсивность питания. Анализ наполнения желудков пестряток показал, что для рыб характерны очень высокие индивидуальные различия в потреблении количества пищи. Среди экземпляров, отловленных в одном и том же месте и почти одновременно, встречены рыбы как с плотно набитыми пищей желудками, индекс наполнения которых достигает нескольких сотен продецимиллей (‰), так и практически с пустыми, индекс наполнения которых всего не более десятка продецимиллей. Так, в притоке Кривец рыбы содержали в желудках от 12 до 260 организмов, а индекс их наполнения колебался в пределах 37–900 ‰ . Аналогичная картина характерна для притока Пятка: колебания по количеству пищевых объектов составили от 6 до 266 экз., а по индексу наполнения – от 18 до 570 ‰ . В то же время, несмотря на столь большой разброс потребления пищи молодью атлантического лосося в р. Варзуга и ее притоках, статистические расчеты показали, что в большинстве случаев в притоках рыбы питаются более интенсивно, чем в основном русле реки (табл. 2). Так, потребление количества организмов во всех трех притоках было достоверно выше, чем в основном русле реки, а индексы наполнения выше в двух пробах из трех.

Спектр питания. Основу пищи рыб составляли «традиционные» объекты питания пестряток атлантического лосося в речных условиях – личинки хирономид, мошек и ручейников, нимфы поденок и веснянок, а также имаго насекомых (табл. 3). Крайне редко в питании варзугских рыб присутствовали моллюски, гидрокарины, олигохеты, личинки водных жуков.

Таблица 2

Питание молоди атлантического лосося в р. Варзуга и ее малых притоках

Место отлова рыб	Индекс наполнения желудка, ‰		Критерий Т-Стьюдента между смежными группами	Количество организмов, экз.		Критерий Т-Стьюдента между смежными группами
	средняя, ошибка	пределы колебаний		средняя, ошибка	пределы колебаний	
Приток Пятка	171 ± 22	18–570	–0,7	63 ± 8	6–256	+4,4
р. Варзуга около притока Пятка	192 ± 19	24–407		23 ± 3	2–80	
Приток Кривец	274 ± 38	37–900	+4,3	72 ± 11	12–260	+5,1
р. Варзуга около притока Кривец	95 ± 11	26–406		15 ± 2	4–36	
Приток Собачий	195 ± 33	71–400	+2,0	40 ± 6	9–82	+3,7
р. Варзуга около притока Собачьего	113 ± 25	55–281		16 ± 2	7–27	

Таблица 3

Состав и количество пищевых объектов (экз.) у молоди атлантического лосося в р. Варзуга и ее малых притоках (июль, 2004 г.)

Места отлова рыб	<i>Chironomidae</i>	<i>Simuliidae</i>	<i>Trichoptera</i>	<i>Ephemeroptera</i>	<i>Plecoptera</i>	Прочие*	Имаго насекомых
Приток Пятка	35,3 ± 4,4	10,1 ± 1,6	2,0 ± 0,3	5,8 ± 0,8	2,5 ± 0,4	0,4 ± 0,1	0,9 ± 0,3
р. Варзуга около притока Пятка	8,5 ± 1,4	7,8 ± 2,3	2,3 ± 0,5	2,6 ± 0,4	0,1 ± 0,1	0,8 ± 0,3	1,2 ± 0,4
Приток Кривец	17,8 ± 2,5	49,4 ± 11,8	0,8 ± 0,3	1,7 ± 0,3	0,6 ± 0,2	0,3 ± 0,2	0,9 ± 0,2
р. Варзуга около притока Кривец	9,3 ± 1,4	0 ± 0	1,6 ± 0,4	2,7 ± 0,8	0,08 ± 0,06	0,5 ± 0,2	1,0 ± 0,4
Приток Собачий	1,6 ± 0,7	28,5 ± 7,7	1,0 ± 0,4	7,7 ± 3,3	1,2 ± 0,5	0 ± 0	0,3 ± 0,3
р. Варзуга около притока Собачьего	7,5 ± 1,6	1,1 ± 0,7	3,0 ± 0,5	1,3 ± 0,3	0 ± 0	0,6 ± 0,2	2,5 ± 0,7

* Примечание: другие личинки водных организмов, редко встречающиеся в питании рыб (*Mollusca*, *Hydracarina*, *Oligochaeta*, *Coleoptera* (личинки) и т. д.), с целью упрощения таблицы объединены в рубрику «Прочие».

В разных условиях (здесь мы имеем в виду основное русло реки и притоки) потребление кормовых объектов было неодинаково. Так, в основном русле р. Варзуга, расположенном около устья притока Пятка, молодь атлантического лосося достаточно активно питалась личинками мошек, а в районе ручья Кривец эти кормовые объекты в пище «варзугских» пестряток полностью отсутствовали. Аналогичная ситуация с разным потреблением рыбами кормовых объектов складывается и в самих притоках р. Варзуга. Максимальное потребление личинок хирономид (35,3 экз.) рыбами выявлено в притоке Пятка, а минимальное (1,6 экз.) – в притоке Собачий. С другой стороны, если в ручье Кривец у пестряток в желудках в среднем находилось около 50 экз. личинок мошек, то в ручье Пятка – только около 10 экз., то есть в 5 раз меньше. Следует отметить тот интересный факт, что если в самом русле р. Варзуга (в районе устья ручья Кривец) личинки мошек практически не были обнаружены в желудках рыб, то в самом ручье Кривец, наоборот, эти кормовые объекты «давали» самое высокое значение из всех исследованных нами на питание проб рыб – 68,6% по количеству от съеденных пищевых организмов.

Наши исследования питания молоди атлантического лосося в р. Варзуга и ее притоках показали, что практически во всех пробах у рыб в пище присутствовали имаго насекомых – минимально в ручье Собачьем (0,3 экз.) и в то же время максимально в основном русле реки около устья опять же ручья Собачьего (2,5 экз.). Однако эта «воздушная» фракция весьма незначительна в пище «варзугских» рыб в летний период и составляет достаточно «скромную» долю, в среднем около 3% от количества потребленной пищи. Правда, учитывая тот факт, что взрослые насекомые – достаточно крупные пищевые объекты, их доля в пище по весу будет все же несколько существеннее.

Кормовая база. Сравнение количественных характеристик зообентоса в главном русле и малых притоках также выявило достоверные различия по численности зообентоса, биомассе и доле кормового для молоди лосося зообентоса. Можно заключить, что кормовые объекты молоди лосося в малых притоках присутствуют в большем количестве и биомассе, чем в основном русле.

Исследования питания молоди атлантического лосося в основном русле р. Варзуга и ее притоках – Пятка, Кривец, Собачий показали, что такая закономерность характерна и для наших материалов. Выявлено, что кормовые условия в малых притоках более благоприятны в сравнении с основным руслом р. Варзуга. Тем более что «дополнительная»

порция пищи молоди атлантического лосося в малых притоках складывается за счет наиболее питательных и легко усваиваемых организмов речного зообентоса – личинок хирономид, мошек и нимф поденок. Так, А. Р. Митанс (1969) с помощью корреляционного анализа между частными индексами наполнения желудка и ростом сеголеток балтийского лосося установил, что наиболее высокий коэффициент корреляции, равный +0,94, характерен именно для личинок хирономид и поденок рода *Baetis*. Можно предположить, что благоприятные кормовые условия и быстрый прогрев воды в малых притоках в весенний период с дневной разницей на 1,5–3,5 °С, по сравнению с основным руслом, являются условием быстрого роста мигрантов по сравнению с теми мальками, которые остаются в основном русле реки.

Таким образом, если дать ответ на вопрос, где летом более «комфортные» условия для питания пестряток – в основном русле р. Варзуга или в ее малых притоках (где молодь лосося обитает лишь в летний период), то можно сделать вывод о более благоприятных кормовых условиях для молоди лосося летом именно в притоках, а не в самом русле реки.

2.1.2. Сравнительное изучение питания пестряток и смолтов лосося в р. Варзуга

Известно, что в процессе смолтификации молодь атлантического лосося переходит от территориального образа жизни к стайному и в весенний период активно мигрирует из нерестовых рек на нагул в моря или крупные озера (Митанс, 1967; Баранникова, 1975; Лоенко, Черницкий, 1986; Бакштанский и др., 1987; Веселов, Калюжин, 2001; Ноар, 1976; Thorpe, Morgan, 1978; Folmar, Dickholff, 1980; Wedemeyer et al., 1980 и др.). Если по питанию пестряток атлантического лосося, обитающих длительный период жизни (несколько лет) на порогах и перекатах рек Европейского Севера России, имеется достаточно многочисленная литература [как мы уже упоминали выше, изучены возрастные, суточные и сезонные особенности питания рыб, а также их пищевые взаимоотношения с речными рыбами (Шустов, 1983)], то питание покатников исследовано значительно меньше. Имеются лишь сведения о том, что в процессе миграции из нерестовых рек смолты продолжают питаться. Например, такие данные известны для некоторых сёмужьих рек Кольского полуострова – Умба, Порья, Кола, Варзуга, Лувеньга (Суслова, Мельникова, 1966; Задорина, 1977; Чебанова и др., 1988), а также р. Соьяна Архангельской области (Бакштанский, Чуксина, 1990) и р. Печора (Никольский и др., 1947; Владимирская, 1957; Мартынов, 1983).

Не совсем понятно также, на какой стадии развития – пестрятка или покатник – молодь атлантического лосося питается более успешно и у рыб меняется пищевой спектр. Например, Ю. В. Костылев и Л. П. Криулин (1972) отмечают только, что в период ската покатная и непокатная молодь сёмги р. Кереть (бас. Белого моря) интенсивно питалась; средний индекс наполнения желудков составил $76,2 \text{‰}$ с колебаниями $20,0\text{--}222,2 \text{‰}$. В то же время В. М. Задорина (1974) установила, что в р. Поной (Кольский полуостров) пестрятки сёмги питались более интенсивно, чем покатники: индекс наполнения желудочно-кишечных трактов у пестряток в июле составил $106,1 \text{‰}$, в августе – $85,1 \text{‰}$; у покатников – только $78,1$ и $56,5 \text{‰}$ соответственно. В. А. Валетов (1999) в монографии «Лосось Ладожского озера» пишет о том, что пестрятки и смолты ладожского лосося отличаются высокой степенью накормленности (по индексам наполнения желудочно-кишечных трактов), что свидетельствует о хорошей обеспеченности пищей в основных лососёвых притоках Ладоги. Исследователь сёмги уральских притоков р. Печора В. Г. Мартынов (1983) приводит сведения о том, что состав пищи серебрянок отличается от состава пищи типичных пестряток, так как серебристые пестрятки в основном питались гольяном и бычком-подкаменщиком. С другой стороны, в р. Оркла (Центральная Норвегия) смолты атлантического лосося и кумжи практически не потребляли рыбу; последняя в желудках у молоди лососёвых рыб по частоте встречаемости составляла не более $1,9\%$, а по объёму – $1,4\%$ (Garnas, Hvidsten, 1985). А. Р. Митанс (1970), изучая питание диких и заводских смолтов балтийского лосося в р. Салаца и морских условиях, пришел к выводу, что по составу пищи и поведению во время питания смолты в реке существенно не отличаются от пестряток.

Сравнительное изучение питания пестряток и смолтов атлантического лосося выполнено нами в р. Аренга – типичном сёмужьем притоке крупной нерестовой субарктической р. Варзуга (Кольский полуостров). Молодь атлантического лосося – пестрятки и смолты – отлавливали весной 2005 и 2007 гг. активными орудиями лова с помощью ранцевого электролова норвежского производства и сразу фиксировали 4% -м раствором формалина.

Анализ питания молоди атлантического лосося показал, что пестрятки и покатники достаточно успешно питаются как водными беспозвоночными, так и воздушными и наземными насекомыми (табл. 4).

Таблица 4

**Состав пищи пестряток и смолтов атлантического лосося в р. Ареньга
(бас. р. Варзуга, Кольский полуостров)**

Состав пищи	Сроки отлова и стадия развития рыб			
	15–22 июня 2005 г.		10–15 июня 2007 г.	
	Пестрятки	Смолты	Пестрятки	Смолты
<i>Crustacea</i>		<u>8,3</u> +		
<i>Chironomidae (L.)</i>	<u>50,0</u> 1	<u>25,0</u> +	<u>80,0</u> 7	<u>60,0</u> 1
<i>Chironomidae (P.)</i>	<u>8,3</u> +		<u>6,7</u> +	
<i>Simuliidae (L., P.)</i>	<u>91,7</u> 8	<u>25,0</u> +	<u>93,3</u> 22	<u>40,0</u> 6
<i>Ephemeroptera (N.)</i>	<u>25,0</u> +	<u>8,3</u> +	<u>13,3</u> +	<u>20,0</u> +
<i>Plecoptera (N.)</i>	<u>16,7</u> +	<u>8,3</u> +	<u>40,0</u> 1	<u>40,0</u> 2
<i>Trichoptera (L.)</i>	<u>50,0</u> 1	<u>25,0</u> +	<u>86,7</u> 2	<u>80,0</u> 1
<i>Mollusca</i>				
Рыбы	<u>8,3</u> +			
<i>Insecta</i> (имаго, субимаго)	<u>91,7</u> 5	<u>58,3</u> 1	<u>26,7</u> +	<u>60,0</u> 1
Среднее количество организмов, экз.	<u>16</u> 2–45	<u>3 **</u> 0–12	<u>33</u> 2–98	<u>13</u> 1–45
Средний индекс наполнения, ‰ ₀₀₀	<u>181</u> 19–357	<u>23 **</u> 0–85	<u>123</u> 8–246	<u>49 *</u> 6–130
Средняя длина рыб АВ, см	<u>7,9</u> 6,8–9,1	<u>10,5</u> 9,7–12,7	<u>9,0</u> 7,7–10,2	<u>9,8</u> 7,1–11,3
Средний вес рыб, г	<u>4,4</u> 3,1–6,1	<u>10,5</u> 8,5–17,0	<u>5,8</u> 3,2–10,0	<u>8,9</u> 9,3–10,5
Количество рыб, экз.	12	12	15	5

Примечание: * – отличия значимы ($p < 0,05$); ** – отличия значимы ($p < 0,01$). В стандартно применяемой нами (Шустов, 1983; Shustov, 1990) таблице: в числителе – частота встречаемости организмов, ‰; в знаменателе – количество организмов, экз., + – менее одного организма. В скобках: *L.* – larvae, *P.* – pupae, *N.* – numphae.

Из амфибиотических насекомых в пищевом спектре рыб наиболее часто присутствуют личинки хирономид, мошек, ручейников, а также нимфы поленок и веснянок. В некоторых желудках отмечены представители *Crustacea* (бокоплавы), *Pisces* (гольяны или мальки лосося); моллюски практически не встречались. По-видимому, такой пищевой спектр смолтов характерен и для некоторых других лососёвых рек. Так, в норвежской р. Оркла личинки *Tricoptera*, нимфы *Plecoptera* и *Ephemeroptera* составляли (каждая группа организмов отдельно) от 17,7 до 31,2% по объёму (Garnas, Hvidsten, 1985). Смолты балтийского лосося во время ската по р. Риклен, впадающей в Ботнический залив, также питаются в основном поленками, веснянками и ручейниками, т. е. компонентами, которые характерны для пищи пестряток, обитающих на перекатах рек (Sodergren, Osterdahl, 1965; цит. по Митансу, 1970). А. Р. Митанс (1970, стр. 113) отмечает тот следующий факт: «Во время ската смолты собирают довольно много пищи непосредственно с речного дна, на что указывает встречаемость в их желудках личинок ручейников с домиками». В то же время если бокоплавы в наших пробах по питанию рыб представлены практически единично (см. табл. 4), то в р. Салаца, например, основным пищевым компонентом для речных смолтов являлся бокоплав *Gammarus pulex* L., составляющий более 40% веса всей пищи в желудках рыб. Ранее уже приводились примеры о том, что смолты могут питаться преимущественно речными рыбами (Никольский и др., 1947; Владимирская, 1957; Мартынов, 1983). В наших материалах из 44 экз. молоди лосося остатки полупереваренной рыбы обнаружены только в одном желудке пестрятки, отловленной в июне 2005 г.

Исследования также показали, что несмотря на большие индивидуальные различия в индексах наполнения желудков, пестрятки лосося из р. Ареньга питаются значительно успешнее смолтов, в табл. 4 показаны уровни достоверности различий. В июне 2005 г. количество пищевых объектов в желудках у пестряток, в первую очередь личинок мошек, хирономид и ручейников, по сравнению со смолтами было более чем в 5 раз больше (16 и 3 экз. соответственно), а общий индекс наполнения – более чем в 7 раз (181 и $23\%_{000}$). В июне 2007 г. пестрятки питались также интенсивнее смолтов за счет потребления *Insecta* (имаго, субимаго) и личинок мошек; различия как по количеству кормовых объектов (33 и 13 экз.), так и по общим индексам наполнения желудков (123 и $49\%_{000}$) составляли более чем в 2,5 раза. Еще один довод в пользу наиболее активного питания пестряток – отсутствие у них пустых желудков, в то

время как у смолтов, мигрирующих весной 2005 г., 25% рыб не имели в желудках пищи (см. табл. 4). Аналогичная ситуация характерна для питания смолтов атлантического лосося и в других регионах. Например, в р. Салаца от 31 до 37% смолтов балтийского лосося имели пустые желудки (Митанс, 1970), в норвежской р. Оркла – 18,4% смолтов атлантического лосося и 25,4 % кумжи (Garnas, Hvidsten, 1985).

Таким образом, можно сделать вывод о том, что молодь атлантического лосося на стадии «пестрятка», ведущая оседлый образ жизни в речных условиях и длительное время обитающая на индивидуальных микроростациях на порогах и перекатах, питается в весенний период значительно успешнее «транзитных» рыб – смолтов, мигрирующих из реки.

2.2. Питание молоди лососёвых рыб в осенний период

В отечественной и зарубежной литературе преимущественное внимание отводится изучению различных аспектов питания молоди атлантического лосося и кумжи в летний период. В отношении осеннего питания рыб в речных условиях сведения более скудны. Известно только, что, например, в р. Верхняя Печора осенью молодь сёмги переходит на потребление крупных водных объектов, в итоге наблюдается повсеместное уменьшение в рационе доли личинок мошек и увеличение личинок ручейников и моллюсков (Мартынов, Кулида, 1977; Сидоров и др., 1977). Исследование питания молоди сёмги и хариуса в р. Щугор в осенний период также указывает на то, что средний индекс наполнения кишечного тракта у рыб в этот период довольно высокий – $375\%_{000}$, а главные объекты пищи – личинки ручейников (66% веса комка) и нимфы поденок (27%). Ранее нами также было установлено, что перед ледоставом, несмотря на исчезновение воздушных и наземных насекомых, молодь кумжи в реках бассейна Онежского озера продолжает активно питаться, однако меняет приоритет в потреблении пищи – кормовые объекты выедаются рыбой непосредственно со дна (Шустов и др., 2008). Сведения о том, как питаются сеголетки и пестрятки лососёвых рыб в период осеннего паводка, когда рыбы из-за сильного потока воды вынуждены уходить в укрытия между камнями, нам не известны.

Материалами для данных исследований послужили пробы сеголетков (возраст 0+) и пестряток (возраст 1+–3+) атлантического лосося и кумжи, собранные на порогах и перекатах ряда сёмужьих рек и ручьев Кольского полуострова (бас. Белого моря) в летний и осенний сезоны.

Рыбы отлавливались активными орудиями лова – на р. Порья в 1974 г. мальковой ловушкой, в 2003 и 2004 гг. с помощью ранцевого электролова. Отлов рыб в период осеннего паводка (сентябрь 2004 г.), когда уровень воды из-за непрерывных дождей резко поднялся на 1 м и выше, а скорость потока в местах обитания молоди лососёвых рыб с 0,2–0,3 м/с увеличилась до 1 м/с и более, был крайне затруднен и проводился только у берега. Этой же причиной объясняется отлов столь небольшого количества молоди лосося и кумжи в паводок. Всего нами исследовано питание 116 экз. молоди (атлантический лосось – 86 экз.; кумжа – 30 экз.). Вес сеголетков составлял около 1 г, длина была в пределах 4–5 см. Вес пестряток лосося колебался в пределах 3,5–10 г, длина – 6,5–10,5 см. Вес пестряток кумжи был значительно больше и максимально достигал 99 г.

Молодь атлантического лосося и кумжи, обитая длительный период жизни (несколько лет) в речных условиях на порогах и перекатах рек, «падает» в некоторые сезоны года в явно неблагоприятные для жизни ситуации, такие как весенний паводок, экстремально высокие температуры воды в летнюю межень, образование шуги в начале зимы, промерзание малых водоемов зимой практически до речного дна и т. д. Исследования показывают, что и в этих суровых ситуациях молодь лососёвых рыб не только не покидает свои индивидуальные участки обитания, но и продолжает потреблять пищу. Так, например, ранние исследования поведения и питания молоди озёрного лосося в зимний период в нерестовых притоках Онежского озера показали, что, несмотря на значительное снижение физической силы и, как следствие, вынужденное обитание пестряток зимой среди камней (Веселов, Шустов, 1991), рыбы, тем не менее, продолжают питаться (Смирнов и др., 1976).

Настоящие исследования питания молоди атлантического лосося и кумжи в реках и ручьях Кольского полуострова также показали, что осенью, даже в самых неблагоприятных условиях – в период осеннего паводка, рыбы продолжают питаться (табл. 5), причем у некоторых особей желудки были плотно наполнены пищей.

Таблица 5

Питание молоди атлантического лосося в реках и ручьях Кольского полуострова (бас. Белого моря)

Состав пищи	Летняя межень			Осенний период			
				Нормальный гидрологический режим	Осенний паводок		
	р. Порья, 07.1974 г.	р. Порья, 08.1974 г.	Ручей Пятка, 07.2004 г.		р. Порья, 10.1974 г.	Ручей Пятка, 09.2004 г.	р. Индѐра, 09.2004 г.
<i>Chironomidae (L.)</i>	<u>100,0</u> 11	<u>58,0</u> 2	<u>96,7</u> 33	<u>40,0</u> 1		<u>16,7</u> +	
<i>Chironomidae (P.)</i>	<u>10,0</u> +	<u>5,3</u> +	<u>46,7</u> 1				
<i>Simuliidae (L., P.)</i>	<u>10,0</u> +	<u>47,3</u> 1	<u>83,3</u> 10				
<i>Ephemeroptera (N.)</i>	<u>90,0</u> 2	<u>84,3</u> 2	<u>96,7</u> 5	<u>100,0</u> 4	<u>85,7</u> 4	<u>50,0</u> +	<u>25,0</u> +
<i>Plecoptera (N.)</i>	<u>20,0</u> +	<u>15,8</u> +	<u>76,7</u> 2	<u>60,0</u> 1	<u>85,7</u> 7	<u>66,7</u> 1	<u>25,0</u> +
<i>Trichoptera (L.)</i>	<u>10,0</u> +	<u>58,0</u> 1	<u>76,7</u> 2	<u>80,0</u> 2	<u>28,6</u> +		<u>75,0</u> 1
<i>Mollusca</i>		<u>5,3</u> +					<u>25,0</u> +
Прочие		<u>36,8</u> 1	<u>23,3</u> +	<u>10,0</u> +			
<i>Insecta</i> (субимаго, имаго)	<u>10,0</u> +		<u>36,7</u> 6	<u>10,0</u> +		<u>16,7</u> +	<u>25,0</u> +
<i>Pisces</i>							
Количество пищи, экз.	14	8	63	9	11	2	2
Индекс, ‰	135	97	171	113	154	127	38
Стадия развития, количество рыб, экз.	Сеголеток, 10	Сеголеток, 19	Пестрятка, 30	Сеголеток, 10	Пестрятка, 7	Сеголеток, 6	Пестрятка, 4

Так, например, во время осеннего паводка 2004 г. у сеголетка кумжи длиной 4,5 см и весом 0,9 г, выловленного в ручье Ольховка, индекс наполнения желудка составлял 200‰. Рыба питалась крупными формами амфибиотических насекомых (*Chironomidae L.* – 3 экз., *Ephemer-*

optera N. – 2 экз., *Plecoptera N.* – 2 экз.; комар – 1 экз.). Из этого же ручья пестрятка кумжи весом 77 г и длиной 19,5 см (возраст 2+) имела индекс наполнения желудка $204\%_{000}$; пищевой спектр составлял: 1 экз. сеголетка кумжи длиной 4 см и весом 0,8 г, 8 экз. личинок ручейников в песчаных домиках и около 70 экз. имаго насекомых (комары, муравьи, мелкие жучки). Некоторые сеголетки и пестрятки атлантического лосося в осенний паводок 2004 г. также очень активно питались. Так, сеголеток лосося (вес 0,7 г, длина АВ 4,2 см) из р. Индэра имел желудок, плотно наполненный крупными формами водных беспозвоночных (индекс наполнения $300\%_{000}$; пищевой спектр: *Plecoptera N.* – 2 экз., *Ephemeroptera N.*, – 3 экз., *Chironomidae L.* – 2 экз.). В ручье Пятка пестрятка лосося весом 3,7 г, длиной 7,3 см (возраст 1+) также питалась исключительно крупными формами амфибиотических насекомых, количество которых достигало более 30 экз. (индекс наполнения $459\%_{000}$; пищевой спектр: *Ephemeroptera N.* – 20 экз., *Plecoptera N.* – 20 экз., *Trichoptera L.* – 1 экз.).

Анализ так называемых «параллельных» проб, т. е. проб рыб, отобранных из одной и той же реки, но в разные сезоны года, дал следующие результаты (табл. 6).

Так, к осени с нормальным гидрологическим режимом в ручье Собачьем у пестряток кумжи потребление количества пищевых организмов уменьшилось в 5,2 раза. Однако переход на питание более крупными формами привел к снижению индекса наполнения желудков только на 33,8%. Вес кормовых объектов к осени увеличился в 3,5 раза (в июле 1 экз. пищи имел индекс наполнения $2,8\%_{000}$; в сентябре – уже $9,8\%_{000}$). В ручье Пятка в осенний паводок, по сравнению с июлем, также происходит резкое уменьшение потребления количества пищевых объектов – в 5,7 раза, но за счет потребления крупных организмов индекс наполнения желудков снижается только на 10%. Если в июле 1 экз. пищи имел индекс наполнения $2,7\%_{000}$, то в сентябре – $14\%_{000}$, т. е. вес одного кормового объекта увеличился в 5,2 раза. Несколько другая ситуация наблюдалась в питании сеголеток лосося в р. Порья. Уже в летний период рыбки потребляли относительно крупные формы амфибиотических насекомых (1 экз. пищи имел в среднем за июль и август индекс наполнения $11\%_{000}$, в октябре – $12,7\%_{000}$). По-видимому, по этой причине различия в интенсивности питания у сеголеток лосося летом и осенью практически не наблюдались. В июле – августе индекс наполнения желудков в среднем составлял $110\%_{000}$, а в октябре – $113\%_{000}$; летом рыбки в среднем потребляли 10 экз. кормовых объектов, в октябре – 9 экз.

Таблица 6

**Питание молоди кумжи в реках и ручьях Кольского полуострова
(бас. Белого моря)**

Состав пищи	Летняя межень	Осенний период			
		Нормальный гидрологический режим	Осенний паводок		
	Ручей Собачий, 07.2004 г.		Ручей Собачий, 10.2003 г.	р. Индѐ- ра, 09.2004 г.	Ручей Ольховка, 09.2004 г.
<i>Chironomidae (L.)</i>	<u>47,6</u> 2			<u>50,0</u> +	<u>50,0</u> 1
<i>Chironomidae (P.)</i>					
<i>Simuliidae (L., P.)</i>	<u>40,0</u> 3				
<i>Ephemeroptera (N.)</i>	<u>40,0</u> 2				<u>75,0</u> 1
<i>Plecoptera (N.)</i>	<u>40,0</u> 1		<u>50,0</u> +		<u>100,0</u> 2
<i>Trichoptera (N.)</i>	<u>53,3</u> 2	<u>100,0</u> 4	<u>50,0</u> 2	<u>50,0</u> 4	<u>50,0</u> 1
<i>Mollusca</i>			<u>50,0</u> 1		
Прочие	<u>40,0</u> +	<u>42,9</u> 1			
<i>Insecta</i> (субимаго, имаго)	<u>93,3</u> 34	<u>28,6</u> 3	<u>100,0</u> 4	<u>100,0</u> 70	<u>25,0</u> +
<i>Pisces</i>	<u>33,3</u> +	<u>14,3</u> +	<u>50,0</u> +	<u>50,0</u> +	
Количество орга- низмов в 1 жел., экз.	47	9	8	75	7
Индекс наполне- ния, ‰ ₀₀₀	133	88	40	169	143
Стадия развития, количество рыб, экз.	Пестрят- ка, 15	Пестрятка, 7	Пестрят- ка, 2	Пестрятка, 2	Сеголе- ток, 4

Таким образом, наши исследования питания молоди атлантического лосося и кумжи в реках и ручьях Кольского полуострова в осенний период, в том числе и в паводок, свидетельствуют о том, что даже в столь неблагоприятных гидрологических условиях (резкое повышение уровня воды и скорости потока) сеголетки и пестрятки лососёвых рыб продолжают питаться, причем у некоторых особей желудки плотно наполнены пищей. В то же время к осени у рыб наблюдается значительное снижение потребления количества кормовых организмов, однако переход на питание крупными формами беспозвоночных не вызывает заметного снижения потребляемой пищи. Наши результаты также подтверждают тезис о высоких адаптационных способностях молоди лососёвых рыб к речным условиям.

2.3. Питание молоди кумжи в водоемах Национального парка «Паанаярви»

Из всех видов лососёвых рыб кумжа в экологическом отношении является наиболее пластичным видом – во многих озерах, реках и ручьях от Чешской губы Баренцева моря и до Чёрного моря вдоль побережья Европы широко распространены дикие речные и ручьевые, озерно-речные и чисто озерные формы кумжи (Берг, 1948; Frost, Brown, 1967; Mills, 1971 и др. работы), а в результате многочисленных акклиматизационных работ кумжу практически расселили по всему миру (McCrimmon, Marshall, 1968).

Данный раздел монографии основан на материалах по питанию молоди озерной кумжи, обитающей в реках и озерах Национального парка «Паанаярви» (Россия, Карелия). В парке имеется много озер, ламб, рек и ручьев с чистой прозрачной водой, и главное, «жемчужина» парка – о. Паанаярви, появившееся на месте тектонического разлома земной коры (рис. 5). Озеро при средней ширине 1 км и длине около 25 км имеет глубину 128 м (Национальный парк Паанаярви, 2002). Здесь обитает одна из самых больших популяций озерной кумжи Карелии и Финляндии естественного происхождения (Маслов и др., 1995) с уникальной генетической структурой (Хууско и др., 1993; Махров, 1995). Для многих озер характерен древний арктический набор видов рыб – кумжа (*Salmo trutta* L.), арктический голец (*Salvelinus fontinalis* L.), сига (*Coregonus* sp.), сохранившиеся со времен окончания ледникового периода (Махров, Ильмаст, 1995; Первозванский, Шустов, 1999; Shustov et al., 2000).

Ранее исследования питания молоди озерной кумжи в данном регионе не проводились. Несмотря на то что все исследуемые нами водоемы парка расположены на незначительном расстоянии друг от друга, возможно было ожидать существенных различий этих биологических характеристик рыб, обитающих в речных и озерных условиях. Например, ранее нами при изучении экологии молоди атлантического лосося *Salmo salar* L. Восточной Фенноскандии были установлены следующие особенности роста и питания сеголеток и пестряток в речных и озерных условиях. Во-первых, в озерно-речных системах темп роста молоди лосося в реках достоверно выше, чем в реках с низким коэффициентом озерности (Смирнов и др., 1978; Шустов, 1983). Лучший рост отмечен для рыб, обитающих на верхних порогах и перекатах, испытывающих наиболее сильное влияние озера. Именно такие участки рек обладают наивысшим уровнем развития кормовой базы и наиболее благоприятным гидрологическим режимом для молоди лосося. Во-вторых, в арктических озерах темп роста и интенсивность питания пестряток атлантического лосося выше, чем в реках (Erkinaro et al., 1995).

Естественно, что численность популяций озерной кумжи в небольших реках, ручьях и озерах в парке все же сравнительно небольшая, а поэтому озерная кумжа требует (особенно в малых водоемах) надежной охраны. В связи с этим обстоятельством и объем собранного нами материала (табл. 7) по молоди озерной кумжи также был в некоторых случаях сознательно ограничен. Отловленную удочками (в реках) и сетями (в озерах) молодь озерной кумжи фиксировали 4%-м раствором формалина. Дальнейшую камеральную обработку по питанию рыб проводили согласно отечественным общепринятым методикам (Методическое пособие по изучению питания..., 1974). Индекс наполнения желудка ($\%_{000}$) рассчитывали по формуле – вес пищи делили на вес рыбы и умножали на 10 000. В табл. 8 в рубрике «Прочие водные» отмечены редко встречающиеся в питании организмы – нимфы *Odonata*, личинки *Coleoptera*, *Hydracarina*. Возраст рыб определяли по чешуе, взятой под спинным плавником (Мартынов, 1987).

Объем собранного материала

Водоем	Краткая характеристика водоема	Время отбора проб и количество экз.		
		время	рост	питание
р. Оланга	Крупная река, вытекающая из оз. Паанаярви, шириной более 100 м и глубиной на порогах до 5 м	июль – август 2001 г.	20	-
р. Лохиёки	Приток р. Оланга шириной 5–10 м и глубиной на перекатах до 0,5 м	август 2001 г.	10	10
Безымянный приток	Приток р. Оланга шириной до 3–5 м и глубиной на перекатах до 0,3 м	август 2001 г.	6	5
р. Муткаёки	Речка, впадающая в оз. Паанаярви, шириной более 10 м и глубиной на порогах до 1 м	август 2001 г., август 2003 г.	27 -	7 13
р. Нурис	Речка, впадающая в оз. Паанаярви, шириной более 20 м и глубиной на порогах до 1 м	сентябрь 2002 г.	6	6
оз. Нижний Нерис	Озеро размером 1,3 км х 350 м, соединенное р. Силтаёки с р. Оланга. Обитают: кумжа, сиг, паляя, гольян	апрель 2002 г. сентябрь 2002 г.	5 21	- 21
оз. Кивака-лампи	Горное озеро размером 1,5 х 0,6 км, соединенное крупным ручьем с оз. Пяозеро. Обитают: кумжа, сиг.	сентябрь 2002 г.	29	9
оз. Безымянное	Озеро размером 1 км х 400 м. Обитают: кумжа, сиг, окунь	сентябрь 2002 г.	11	-
р. Силтаёки	Приток р. Оланга шириной до 3 м и глубиной на перекатах до 0,2 м	август 2003 г.	-	17
оз. Верхний Нерис	Озеро размером 1 км х 400 м. Обитают: кумжа, сиг, карликовый голец	август 2003 г.	-	3

Питание молоди озерной кумжи в водоемах Национального парка «Паанаярви»

Состав пищи	р. Лохиёки, август 2001 г.	Безымянный приток р. Оланга, август 2001 г.	р. Мутка-ёки, август 2001 г.	р. Нурис, сентябрь 2002 г.	р. Мутка-ёки, август 2003 г.	р. Силтаёки, август 2003 г.	оз. Нижний Нерис, сентябрь 2002 г.	оз. Кивакалампи, сентябрь 2002 г.	оз. Верхний Нерис, сентябрь 2003 г.
Зоопланктон*	---	---	---	---	---	---	24 до 500 экз.	-----	-----
<i>Gammarus</i>	---	---	---	---	---	---	19 4	-----	12 <1
<i>Chironomidae</i>	---	20 <1	29 2	-----	23 <1	47 1	5 <1	55 1	-----
<i>Simuliidae</i>	40 1	20 <1	29 <1	-----	-----	59 3	-----	-----	-----
<i>Ephemeroptera</i>	90 20	60 <1	86 18	17 <1	54 <1	41 1	19 <1	55 2	33 2
<i>Plecoptera</i>	40 <1	-----	29 <1	-----	8 <1	-----	-----	-----	-----
<i>Trichoptera</i>	50 11	40 1	100 8	67 <1	100 -----	70 3	52 -----	89 9	100 7
<i>Mollusca</i>	-----	-----	-----	17 1	-----	12 <1	-----	33 <1	-----
Прочие водные	-----	-----	-----	-----	31 <1	12 <1	-----	-----	100 2

Окончание табл. 8

<i>Insecta (imago)</i>	100 18	100 17	100 12	100 9	31 <1	70 6	71 19	78 99	100 57
<i>Arachnidae</i>	30 <1	20 <1	14 <1	17 <1	-----	12 <1	-----	-----	-----
<i>Pisces</i>	-----	-----	-----	-----	-----	-----	5 <1	-----	-----
Средний индекс наполнения, % ₁₀₀₀	62 6-136	111 12-213	61 2-167	76 6-142	17 4-4	57 16-130	158 0-347	84 1-287	248 130-407
Среднее количество организмов, экз.	43	21	43	12	13	15	32	113	71
Количество рыб, экз.	10	5	7	6	13	17	21	9	3

Примечание: * – зоопланктон в общем количестве организмов не учитываем. В числителе – частота встречаемости, %, в знаменателе – среднее количество организмов; <1 – меньше одного организма.

Анализ питания пестряток озерной кумжи (табл. 8), отловленных в реках на порогах и перекатах, показал, что основу пищи составляют воздушные и наземные насекомые, а также имагинальные стадии амфибиотических насекомых, объединенных в табл. 8 под рубрикой «*Insecta (imago)*». Из них, в первую очередь, доминировали комары – *Diptera*, жуки, часто встречались муравьи и личинки древесных насекомых. Из водных организмов наиболее часто в питании рыб встречались личинки ручейников, а также нимфы поденок и веснянок. В озерных условиях пищевой спектр молоди кумжи расширялся за счет зоопланктона (*Diatomus* sp., *Heterocope* sp.), причем в некоторых случаях желудки рыб были практически плотно набиты этими организмами – до 500 экз., в других – крупными бокоплавами *Gammarus* sp. – до 60 экз.; в третьих – личинками ручейников семейства *Phryganeidae* – до 80 экз.



Рис. 5. Карта-схема Национального парка «Паанаярви»

У одной пестрятки озерной кумжи обнаружены остатки полупереваренной рыбки длиной около 3 см, вид которой не определен. Как в речных, так и в озерных условиях интенсивность питания рыб сильно варьирует – в одной пробе можно встретить практически пустые и одновременно плотно набитые пищей желудки. Из 91 экз. озерной кумжи нам встретился лишь только один пустой желудок – у кумжи из оз. Нижний Нерис.

Таким образом, на основе полученных данных по питанию молоди озерной кумжи в водоемах Национального парка «Паанаярви» следует заключить, что условия обитания рыб – озера, малые или крупные реки – накладывают свой отпечаток на исследуемые нами характеристики питания рыб.

2.4. Питание молоди кумжи в осенний период

Из результатов многочисленных исследований питания молоди лососёвых рыб в речных условиях, в том числе и кумжи, известно, что наряду с выеданием донных беспозвоночных в летний период рыбы активно потребляют воздушных и наземных насекомых, которые сносятся по поверхности или в толще воды и летают около нее (Сынкова, 1951; Шустов, 1995; Elliott, 1967; Frost, Brown, 1967 и др.). Причем доля «воздушной» фракции пищевого рациона молоди рыб может значительно превышать «водную». Например, в пищевом комке пестряток атлантического лосося р. Кереть (бас. Белого моря) имаго *Diptera* составляли до 99% по весу (Костылев, Криулин, 1972). И. Д. Томас (Thomas, 1962), исследуя питание кумжи и молоди атлантического лосося в р. Тейфи (Англия, Уэльс), нашел большое видовое разнообразие наземных насекомых в питании рыб. Вклад наземных насекомых в годовой ресурсный бюджет для лососёвых рыб в лесных и пастбищных участках горной реки в Японии летом составлял соответственно 68% и 77% (Kawaguchi, Nakano, 2001). Ранее аналогичное доминирование «воздушной» пищи над «водной» установлено нами у пестряток озерного лосося в притоках Онежского озера (Шустов, 1983), а также в реках Кольского полуострова (Shustov, 1990). Осенью, с понижением температуры, лёт насекомых прекращается, и речные рыбы переключаются на питание только водными организмами.

Таким образом, питание молоди лососёвых рыб, в том числе и кумжи, в летний период изучено достаточно подробно, о чем свидетельствует многочисленная литература. Однако в вопросе потребления корма пестрятками кумжи перед ледоставом нет четкого понимания: начинают

ли рыбы более активно выедать бентосных беспозвоночных организмов либо резко снижают интенсивность питания по сравнению с летним периодом?

Для выяснения этого вопроса нами проводились исследования в осенний период 2003 г. на двух типичных кумжевых притоках Большая Уя и Орзегга бас. Онежского озера (Шустов и др., 2008). Эти реки слаборазветвленные, их протяженность и падение соответственно составляют 14 км и 11 км, 102,6 м и 110,5 м. На нижнем участке притоков (до 2 км от устья) имеются порогово-перекатные участки, сложенные галечно-валунным грунтом. Ширина русел обеих рек в нижней трети не превышает 6–7 м, скорость течения составляет 0,3–0,9 м/с. Они протекают по лесистой местности, и верховья их заболочены, развиты меандры русла. Проективное покрытие растительностью поверхности воды достигает 30–40%. Большая Уя впадает в Уйскую губу, а Орзегга – в Деревянскую бухту Онежского озера. Преобладающими видами рыб являются кумжа (*Salmo trutta* L.), усатый голец (*Barbatula barbatula*), голяк (*Phoxinus phoxinus*), подкаменщик (*Cottus gobio*) и трёхглая колюшка (*Gasterosteus aculeatus*). Другие виды встречаются в незначительном количестве – это девятиглая колюшка (*Pungitius pungitius*), хариус обыкновенный (*Thymallus thymallus*) и минога речная (*Lampetra fluviatilis*).

Пробы молоди озерной кумжи, зообентоса и дрефта донных беспозвоночных отбирались в два срока – в начале осени (16 сентября), когда температура воды в реках уже понизилась до 14 °С, но лёт насекомых еще продолжался, и 20 ноября, когда выпал первый снег и при температуре воды 0,1 °С вдоль берегов стал появляться лед. К этому времени воздушные и наземные насекомые уже отсутствовали.

Рыбы отлавливались при помощи электролова на перекатах рек и фиксировались для анализа питания 4%-м раствором формалина. Всего исследовано питание 42 экз. озерной кумжи возраста 1+–2+, весом от 7,5 г до 103 г и длиной АВ в пределах 8,9–20,1 см (табл. 9). Под рубрикой «Взрослые насекомые» в табл. 9 представлены воздушные, наземные насекомые, а также имаго амфибиотических насекомых; в рубрике «Прочие водные» объединены водные беспозвоночные, редко встречающиеся в питании рыб, – личинки жуков и гидракарини. Индекс наполнения желудков рассчитывался как отношение веса пищи (мг) к весу рыбы (г), умноженное на величину 10 000. Ловушка для взятия проб бентоса представляла собой прямоугольную рамку площадью 0,04 м² с прикрепленным к ней мешком из газа № 21; для взятия проб дрефта беспозвоночных применялась конусообразная ловушка из того же газа

с площадью входного отверстия 0,1 м² (Комулайнен и др., 1989). Всего на биотопах обитания кумжи собрано 6 проб бентоса и 4 пробы дрефта беспозвоночных (материалы И. А. Барышева).

Таблица 9

**Состав пищи молоди озерной кумжи в реках Большая Уя и Орзегга
(бас. Онежского озера)**

Показатели	Место и время отлова рыбы			
	р. Большая Уя		р. Орзегга	
	16.09.2003 г.	20.09.2003 г.	16.09.2003 г.	20.09.2003 г.
Состав пищи:	<u>30</u> *	—	<u>9</u>	—
Хирономиды	<1	—	<1	—
Мошки	—	—	<u>18</u>	<u>9</u>
			<1	<1
Поденки	—	<u>20</u>	—	<u>27</u>
		<1		<1
Веснянки	<u>10</u>	<u>70</u>	<u>82</u>	<u>100</u>
	<1	3	2	11
Ручейники	<u>70</u>	<u>100</u>	<u>91</u>	<u>55</u>
	2	9	3	1
Моллюски	<u>20</u>	—	—	—
	<1			
Прочие водные	<u>20</u>	—	—	—
	<1			
Взрослые насекомые	<u>100</u>	—	<u>100</u>	—
	8		13	
Пауки	<u>50</u>	—	<u>18</u>	—
	<1		<1	
Земляные черви	—	<u>40</u>	—	<u>9</u>
		1		<1
Рыба	<u>10</u>	—	<u>9</u>	<u>18</u>
	<1		<1	<1
Средний индекс наполнения желудков, ‰; колебания**	<u>104</u> 15–170	<u>71</u> 7–154	<u>64</u> 9–164	<u>78</u> 11–126
Среднее количество организмов в желудке, экз.	13	12	18	13
Количество рыб, экз.	10	10	11	11

Примечание: *в числителе – частота встречаемости, ‰; в знаменателе – среднее количество организмов в желудке; <1 – менее одного организма. **при расчете средних индексов наполнения желудков нами не учитывались земляные черви и рыба.

Наши исследования показали, что в начале осени воздушные и наземные насекомые, а также имаго амфибиотических насекомых составляли большую часть рациона молоди кумжи (см. табл. 9). Как в р. Большая Уя, так и в р. Орзega эта «воздушная» фракция была обнаружена во всех желудках рыб. Причем она составляла по численности не менее 2/3 от общего количества организмов, а по весу – не менее половины от пищевого комка. В ноябре, после первых заморозков, «воздушные» насекомые в пробах отсутствовали, и молодь кумжи полностью переключилась на потребление «водной» фракции беспозвоночных, часть которой молодь стала выедать непосредственно со дна. Об этом свидетельствует наличие в рационе личинок веснянок, не встречающихся в этот период в дрефте беспозвоночных. Вместе с тем наблюдалась избирательность в потреблении корма молодью кумжи: личинки поденок и хирономид в пищевом комке встречались сравнительно редко, несмотря на то, что в дрефте и бентосе их доля была весьма существенна (табл. 10). Связано это с малыми размерами самих организмов, поскольку молодь кумжи предпочитает охотиться на более крупных беспозвоночных (Митанс, 1973; Шустов, 1983; Allan, 1978). В конце осени суммарная доля «избегаемых» кормовых объектов в спектре питания не изменилась, притом что в составе бентоса и дрефта она увеличилась в несколько раз.

В начале осени, активно питаясь воздушными и наземными насекомыми, сносимыми по поверхности и в толще воды, молодь кумжи также потребляла и донных беспозвоночных, в первую очередь личинок ручейников и веснянок. Причем именно эти две группы бентоса в конце осени стали выедаться рыбами еще интенсивнее, несмотря на то, что в бентосе и дрефте их численность и биомасса в конце ноября, наоборот, снизились (см. табл. 10).

В конце осени в результате переключения на потребление только водных беспозвоночных у молоди кумжи не произошло заметного снижения интенсивности питания (см. табл. 9). В р. Большая Уя среднее количество организмов в желудке уменьшилось только на 1 экз. (8%), а индекс наполнения снизился на 32%. В р. Орзega среднее количество организмов в желудке уменьшилось на 28%, но зато в результате потребления крупных форм личинок веснянок и ручейников индекс наполнения желудков увеличился на 22%.

Таблица 10

**Численность и биомасса зообентоса, дрефта беспозвоночных в толще
и по поверхности воды в р. Большая Уя (бас. Онежского озера)**

Группа	Численность		Биомасса	
	16.09.2003 г.	20.11.2003 г.	16.09.2003 г.	20.11.2003 г.
Бентос, экз./м ² ; мг/м ²				
<i>Nematoda</i>	16,67	8,33	3,33	3,33
<i>Oligochaeta</i>	700,00	166,67	364,17	232,50
<i>Gastropoda</i>	8,33	0,00	179,17	0,00
<i>Bivalvia</i>	0,00	16,67	0,00	8,33
<i>Acari</i>	8,33	0,00	3,33	0,00
<i>Coleoptera (L. *)</i>	125,00	16,67	104,17	21,67
<i>Coleoptera (Im.)</i>	58,33	25,00	26,67	14,17
<i>Simuliidae (L.)</i>	41,67	158,33	65,00	34,17
<i>Chironomidae (L.)</i>	150,00	241,67	33,33	20,00
<i>Limoniidae</i>	83,33	25,00	153,33	127,50
<i>Ephemeroptera (L.)</i>	566,67	475,00	240,83	266,67
<i>Plecoptera (L.)</i>	516,67	275,00	473,33	362,50
<i>Trichoptera (L.)</i>	25,00	8,33	9,17	2,50
<i>Trichoptera (P.)</i>	41,67	0,00	295,83	0,00
Сумма	2341,67	1416,67	1951,67	1093,33
Дрифт по поверхности, экз./м ² ; мг/м ²				
<i>Oligochaeta</i>	0	0,006	0	0,004
<i>Acari</i>	0,007	0	0,001	0
<i>Chironomidae (L.)</i>	0,007	0,006	0,003	0,001
<i>Chironomidae (P.)</i>	0,007	0	0,006	0
<i>Ephemeroptera (L.)</i>	0	0,006	0	0,001
<i>Plecoptera (L.)</i>	0,022	0	0,008	0
<i>Trichoptera (L.)</i>	0,052	0,006	0,036	0,038
Сумма	0,095	0,024	0,054	0,044
Дрифт в толще, экз./м ³ ; мг/м ³				
<i>Chironomidae (L.)</i>	0,037	0,063	0,007	0,006
<i>Ephemeroptera (L.)</i>	0	0,127	0	0,032
<i>Plecoptera (L.)</i>	0,037	0	0,015	0
<i>Trichoptera (L.)</i>	0,037	0	0,078	0
Взрослые насекомые	0,111	0	0,263	0
Сумма	0,222	0,19	0,363	0,038

Примечание: *L. – larvae; Im. – imago; P. – pupae.

Из литературных сведений хорошо известно, что кумжа – всеядная рыба, спектр питания которой включает не только беспозвоночных организмов, но и молодь рыб, а также мелких млекопитающих (Суслова, 1969; Евсин, Иванов, 1979; Кашин, 1997; Frost, Brown, 1967). Причем при размерах более 10 см кумжа может успешно выедать собственную икру и личинок (McComack, 1962). Наши исследования также подтверждают данные о всеядности кумжи. Так, в некоторых желудках молоди кумжи были обнаружены пауки, земляные черви, а также переваренные остатки речных рыб. В некоторых случаях это были весьма крупные объекты. Например, в желудке 50-граммовой пестрятки кумжи, отловленной в р. Большая Уя, находился усатый голец длиной 9 см и весом 5 г. У кумжи из этой же реки поздней осенью некоторые желудки были наполнены крупными сегментами земляных червей. Поэтому индекс наполнения в среднем составлял существенную величину – $104\%_{\text{ooo}}$ (колебания от 55 до $173\%_{\text{ooo}}$).

В. Г. Мартынов и С. В. Кулида (1977), исследуя летне-осеннее питание молоди атлантического лосося в бассейне р. Верхняя Печора, отметили снижение интенсивности питания пестряток при понижении температуры. В нашем случае, наоборот, у молоди озерной кумжи поздней осенью, перед ледоставом, происходит увеличение интенсивности потребления донных беспозвоночных. По-видимому, в условиях частичного промерзания в зимний период малых рек Онежского озера и снижения возможности добычи корма это позволяет молоди кумжи успешно пережить неблагоприятный период, не совершая миграций.

Проведенные нами исследования на двух типичных малых притоках Онежского озера показали, что в осенний период, перед ледоставом, несмотря на исчезновение воздушных и наземных насекомых, молодь кумжи продолжала интенсивно питаться, однако менялась тактика охоты: вместе с захватом кормовых организмов с поверхности и в толще воды они также выедались непосредственно со дна. Кроме того, в результате переключения на потребление только водных беспозвоночных у молоди кумжи не происходило заметного снижения интенсивности питания.

2.5. Пищевые взаимоотношения лососёвых рыб с речными рыбами

Ранее мы уже упоминали о том, что в лососёвых нерестовых реках Европейского Севера России, на порогах и перекатах, наряду с молодь атлантического лосося обитают такие виды рыб, как европейский хариус, молодь кумжи, обыкновенный подкаменщик, усатый голец, обыкновенный голян, молодь налима (Рыбы..., 1966; Атлас..., 1971).

Одной из самых многочисленных рыб, встречающихся на порожистых участках лососёвых рек, является голян, ведущий преимущественно стайный образ жизни (Никольский и др., 1947; Смирнов, 1971; Калюжин, 2004). В отношении голяна как потенциального или реального конкурента молоди лосося за пищу в литературе имеются достаточно противоречивые суждения (Никольский и др., 1947; Заболоцкий, 1959; Михин, 1959; Смирнов, 1971; Мартынов, 1983; Шустов, 1983; Валетов, 1999; Калюжин, 2004). Наши ранние исследования показали, что в пище голяна, обитающего в лососёвых притоках Онежского озера (Лососёвые нерестовые реки..., 1978), в массе встречалась низшая водная растительность. Вместе с тем в пищеварительных трактах особей голяна из сёмужьих притоков р. Поной (бас. Белого моря) преобладали беспозвоночные – в среднем до 40 экз. личинок симиулид и до 34 экз. имагинальных стадий насекомых (Гринюк, Шустов, 1977).

Помимо многочисленной литературы о питании молоди атлантического лосося имеются сведения и о питании молоди кумжи (Суслова, 1969; Евсин, Иванов, 1979; Кашин, 1997; Крылова, 2003; Шустов, Веселов, 2007; Шустов и др., 2008), а также других речных рыб, в том числе и бычков-подкаменщиков и усатых голец (Никольский и др., 1947; Заболоцкий, 1959; Михин, 1959 и др.). В то же время вопрос о том, в какой степени эти виды являются потенциальными (или реальными) конкурентами за пищу, практически не исследовался. Единственная информация имеется в статье «Бентос р. Подчерем и его роль в питании молоди сёмги» А. А. Заболоцкого (1959), в которой автор упоминает о том, что усатый голец и, в особенности, обыкновенный подкаменщик могут являться конкурентами пестряток по питанию личинками поденок *Heptarenia*. В то же время он отмечает, что большое количество личинок ручейников, потребляемых подкаменщиками, представлено формами, не встречаемыми в пище пестряток сёмги.

Питание и пищевые взаимоотношения пестрятки лосося с голянном были исследованы нами в р. Индѐра (Кольский полуостров) (табл. 11, 12). Река Индѐра, во-первых, интересна тем, что здесь на некоторых мелководных перекатах совместно обитали только два вида рыб – молодь лосося и голянь. Другие потенциальные конкуренты за пищу (хариус, молодь кумжи) практически отсутствовали. Причем численность и плотность распределения исследуемых видов рыб достигала, согласно классификации (Шустов, 1993), высоких величин.

Таблица 11

Питание обыкновенного голяна и пестрятки атлантического лосося в р. Индѐра (10.08.2007 г.)

Состав пищи	Голянь	Пестрятка лосося	
		«Нормальное» питание	Икра горбуши в желудке
<i>Chironomidae (L.)</i>	16,0* / +	55,5 / 5	40 / 1
<i>Chironomidae (P.)</i>	16,0 / +	88,8 / 7	60 / 6
<i>Simuliidae (L., P.)</i>	–	22,2 / +	20 / +
<i>Trichoptera (L.)</i>	10,5 / +	33,3 / 5	60 / 1
<i>Ephemeroptera (N.)</i>	–	33,3 / +	40 / +
<i>Plecoptera (N.)</i>	10,5 / +	11,1 / +	20 / +
<i>Mollusca</i>	–	11,1 / +	–
Прочие	16,0 / +	22,2 / 1	–
Нитчатые водоросли	89,5 / масса	–	–
Икра горбуши	–	–	100 / 7
<i>Insecta</i> (имаго, субимаго)	21,0 / 1	66,6 / 24	60 / 3

* В числителе – частота встречаемости объекта питания, %; в знаменателе – количество, экз., «+» – менее одного объекта; *L.* – *larvae*, *P.* – *puvae*, *N.* – *nympxae*.

Отловленных рыб фиксировали 4%-м раствором формалина. В дальнейшем изучение питания проводили в лабораторных условиях.

И второй интересный момент, имеющий отношение к нашим исследованиям, это массовый нерест горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) в р. Индѐра (Зубченко и др., 2004; Калюжин, 2004). Так, несмотря на многочисленные исследования горбуши, до сих пор нет полной ясности по вопросу взаимоотношений на многих этапах жизненного цикла вида «вселенца» – горбуши и «аборигенного» – атлантического лосося.

**Количественные показатели питания обыкновенного голяна
и пестрятки атлантического лосося в р. Индэра (10.08.2007 г.)**

Количественные показатели	Голян (пищеварительный тракт)	Пестрятки лосося (желудок)	
		«Нормальное» питание	Икра горбуши в желудке
Кормовые объекты (беспозвоночные, икра), экз.	2 / 0–18	42 / 3–115	19 / 11–44
Общий индекс наполнения, ‰	520 / 0–880	79 / 20–173	806 / 454–1490
Частный индекс наполнения, ‰: икра горбуши нитчатые водоросли	– 479 / 0–848	– –	719 / 370–1300 –
Длина рыб АВ, см	7,1 / 6,0–8,3	10,1 / 9,0–10,5	10,0 / 9,0–11,5
Масса рыб, г	3,13 / 2,5–5,0	10,0 / 6,5–12,0	8,8 / 6,0–11,5
Количество рыб, экз.	19	9	5

В частности, упоминания о том, что молодь горбуши в период ската является пищевым конкурентом молоди лосося, также достаточно противоречивы (Нилова, 1966; Гринюк, Шустов, 1977). Например, если Э. Л. Бакштанский (1964) установил, что смолты сёмги из р. Умба могут питаться мальками горбуши, то данные о том, могут ли пестрятки лосося потреблять икру горбуши во время ее нереста в сёмужьих реках бассейнов Белого и Баренцева морей, отсутствуют в литературе. На Дальнем Востоке для лососёвых рек такие сведения хорошо известны – голяцы рода *Salvelinus* питаются икрой, например кеты (Гриценко и др., 1987). Молодь кижуча также потребляет икру тихоокеанских лососей. Так, в августе – сентябре по массе пищевой комок пестряток этого вида на 34% состоит из икры (Кириллова, 2009).

Отлов молоди лосося и голянов производился нами на перекате нижнего участка р. Индэра шириной 14–16 м и глубиной 0,3–0,4 м. Преобладающие скорости течения составляли 0,8–0,9 м/с. Грунт на 55% был представлен мелким валуном (5–10 см), на 15% – средним валуном (10–25 см) и на 12% – крупной галькой (2,5–5 см). Отмечается слабое

обрастание грунта нитчатыми водорослями и среднее – мхом фонтиналисом. Пестрятки лосося достаточно равномерно распределялись по всему участку реки, а гольяны перемещались обычно стайками по 5–8 экз. Результаты 3-кратного облова участка площадью 36 м² с помощью аппарата электролова норвежского производства (Fa2) выявили высокие плотности распределения рыб. Всего был пойман 41 экз. молоди лосося (возраст 0+ – 5 экз.; 1+ – 11 экз.; 2+ – 15 экз.; 3+ – 10 экз.) и 55 экз. гольяна (37 экз. мелкие, размером 3–6 см и 18 экз. крупные, размером 7–9 см), часть из них взяты на исследование питания. По нашим наблюдениям, в нечетные годы в начале августа в р. Индэра происходит также заход на нерест горбуши. Ранее, например в 2003 г., массовая миграция горбуши в эту реку наблюдалась в те же сроки – в ночь с 3 по 4 августа, а с 10 августа на нижних перекатах реки появились пробные «покопки» под нерестовые бугры (Зубченко и др., 2004).

Результаты исследования показали, что в летнее время в р. Индэра, несмотря на высокую плотность распределения молоди лосося (114 экз./100 м²) и гольяна (153 экз./100 м²) на исследуемом перекате, рыбы активно питались. Общие индексы наполнения составили у пестряток лосося около 80⁰/₀₀₀, а у гольянов значительно выше – 520⁰/₀₀₀. Спектры питания рыб сильно различались – у гольянов в пищеварительных трактах более 92% по весу составляли нитчатые водоросли, а молодь лосося питалась исключительно личинками, куколками и взрослыми стадиями водных, воздушных и наземных насекомых. Во время нереста горбуши пестрятки лосося также начинали потреблять ее икру – у трети мальков желудки были плотно наполнены икрой горбуши, поэтому общий индекс наполнения желудков, по сравнению с «нормальным» питанием, увеличился почти в 10 раз.

Таким образом, несмотря на высокую численность и плотность распределения молоди лосося и гольяна на нерестово-выростных участках типичной сёмужьей р. Индэра, эти рыбы здесь практически не проявляют пищевой конкуренции. Переключение в период нереста на питание икрой горбуши, по-видимому, является существенным дополнением к рациону пестряток атлантического лосося.

Глава 3. Рост молоди кумжи в водоемах Европейского Севера России

Сбор материала для изучения роста молоди кумжи проводился нами в трех регионах Европейского Севера России (рис. 6) в период 2001–2005 гг.; материалы (чешуйные книжки) по молоди кумжи и балтийского лосося из финской р. Пакаёки (бас. р. Торнио) были представлены нам сотрудником лаборатории паразитологии животных и растений Института биологии КарНЦ РАН к. б. н. Ю. Б. Барской.

К сожалению, в последнее время популяции кумжи на Европейском Севере России значительно подорваны, а многие полностью уничтожены, вследствие чего кумжа была занесена в Красные книги Республики Карелия, Мурманской и Ленинградской областей. Большинство водоемов, на которых мы проводили исследования питания и роста молоди кумжи, относятся к типично малым кумжевым рекам, ручьям и озерам, популяции рыб в которых немногочисленны (не более нескольких десятков экземпляров производителей). Поэтому мы были вынуждены сознательно ограничивать объемы отлова молоди кумжи для исследований. Отлов рыб проводился на порогах и перекатах с помощью электролова. Возраст рыб определялся по стандартным методикам (Мартынов, 1987).

3.1. Бассейн Онежского озера

Рост молоди кумжи исследовался нами в двух малых притоках Онежского озера – реках Большая Уя и Орзega, имеющих длину около двух – трех десятков километров и среднюю ширину не более пяти – десяти метров. Молодь кумжи в этих небольших реках обитала не только в затишных участках – песчаных плесах глубиной более 1 м, но и на мелких перекатах и порогах со скоростями течения свыше 0,5 м/с и валунно-галечниковым грунтом.

Полученные данные о размерно-весовых показателях роста пестряток кумжи приведены в табл. 13. Для обеих популяций кумжи характерен большой разброс размерно-весовых показателей. Двухлетки кумжи (возраст 1+), отловленные в р. Большая Уя в июне 2005 г., имели минимальный вес 3,8 г, а максимальный – 15,9 г. Некоторые особи младших групп имели более высокие показатели роста по сравнению с более старшими особями. Например, в сентябре 2003 г. трехлетки кумжи (2+)

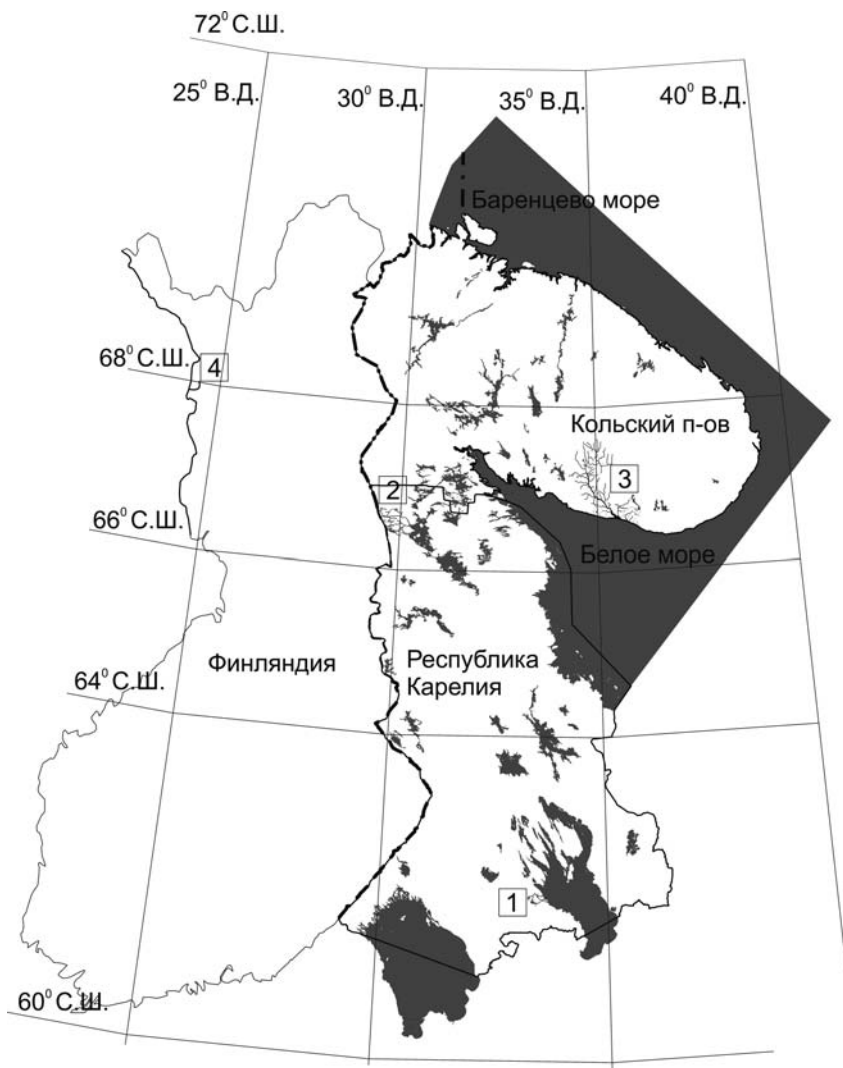


Рис. 6. Карта-схема расположения мест сбора материала:
 1 – бас. Онежского озера, 2 – бас. Белого моря, водоемы НП «Паанаярви»,
 3 – бас. Белого моря, Терский берег, 4 – бас. Балтийского моря

из р. Большая Уя имели минимальные показатели: длина АВ 12,3 см и вес 21 г, а двухлетки (1+) – максимальные показатели: 13,5 см и 26 г. Аналогичные данные о большом разбросе размерно-весовых показателей получены нами и для орзегской кумжи – так, например, трехлетки (2+), отловленные в р. Орзег в ноябре 2003 г., имели следующие минимальные значения: длина АВ 12,9 см и вес 26 г; а максимальные – 20 см и 88 г.

Таблица 13

**Размерно-весовые показатели роста молоди кумжи
в реках бассейна Онежского озера**

Водоем	Время отлова рыб	Возраст рыб	Показатели роста рыб		Количество рыб, экз.
			Длина АВ, см, колебания	Вес, г, колебания	
р. Большая Уя	Сентябрь 2003 г.	1+	<u>11,6</u> 10,2-13,5	<u>18,0</u> 13,0-26,0	4
		2+	<u>14,3</u> 12,3-16,0	<u>34,2</u> 21,0-49,0	6
	Ноябрь 2003 г.	1+	11,8	18,5	1
		2+	<u>17,5</u> 14,1-20,1	<u>73,6</u> 36,0-103,0	9
	Июнь 2005 г.	1+	<u>10,0</u> 7,9-12,1	<u>9,2</u> 3,8-15,9	13
		1+	<u>9,4</u> 9,0-9,7	<u>9,5</u> 9,0-10,0	2
р. Орзег	Сентябрь 2003 г.	2+	<u>14,1</u> 12,6-17,5	<u>35,0</u> 22,0-58,0	9
		1+	<u>10,9</u> 8,9-12,4	<u>16,1</u> 7,5-23,0	4
	Ноябрь 2003 г.	2+	<u>14,8</u> 12,9-20,0	<u>39,9</u> 26,0-88,0	7
		1+	<u>10,9</u> 8,9-12,4	<u>16,1</u> 7,5-23,0	4
	Ноябрь 2003 г.	2+	<u>14,8</u> 12,9-20,0	<u>39,9</u> 26,0-88,0	7
		1+	<u>10,9</u> 8,9-12,4	<u>16,1</u> 7,5-23,0	4

Соответственно и структура чешуи у рыб, имеющих различия в темпе роста, значительно отличалась. Условно разделив рыб на две группировки – длиной менее и более 10 см, мы выявили следующие особенности строения чешуи пестряток кумжи. У относительно мелких рыб первая годовая зона состоит из группы расширенных склеритов – в среднем из 3 (возраст 0+), а группа суженных склеритов – в среднем из 7 (возраст 1). Вторая годовая зона представлена группой расширенных склеритов (1+), состоящей в среднем из 3 (всего 13 склеритов).

У крупных особей зоны чешуи имели следующее строение: первая группа расширенных склеритов представлена 4; первая группа суженных склеритов состоит из 10. Вторая годовая зона представлена группой расширенных склеритов, состоящей в среднем из 4 (всего 18 склеритов), т. е. на 38% больше склеритов по сравнению с мелкими рыбами.

Возможно, в силу высокой пластичности данного вида лососёвых рыб, о чем свидетельствует многочисленная литература (Кузищин, 2010; Махров и др., 1997, 1999 и др.), в реках Большая Уя и Орзega (бас. Онежского озера) мелкие и крупные пестрятки длительный период обитают в разных экологических условиях, т. е. это могут быть как глубокие заводи или мелкие перекаты, так и пороги с крупным валунно-галечным грунтом и высокой скоростью потока. Такое распределение молоди кумжи не позволяет всем особям находиться на оптимальных для питания и роста местах обитания. Так, например, К. А. Савваитова (1968), исследуя неоднородность роста беломорской кумжи в пределах одной популяции, пришла к выводу, что общий годовой прирост у рыб с разным ритмом роста в благоприятных условиях примерно одинаков, а различия в темпе роста наблюдаются лишь в неблагоприятных условиях существования.

Рост кумжи отличается от роста молоди пресноводного лосося в притоках Онежского озера. В малых реках (Пяльма и Туба) осенью молодь лосося имела следующие средние размерно-весовые характеристики: пестрятки в возрасте 1+ (58 экз.) – длина АС 9,5 см и вес 9 г; пестрятки в возрасте 2+ (20 экз.) соответственно 11,5 см и 20 г (Лососёвые нерестовые реки Онежского озера, 1978; Шустов, 1983). Сравнивая рост молоди озерного лосося и кумжи в притоках Онежского озера (правда, за разные годы, что, естественно, вносит некоторые ошибки в наши расчеты), можно сделать вывод о том, что кумжа растет лучше, причем с возрастом эти различия в росте особей все более увеличиваются. Если данные о весовом росте кумжи из рек Большая Уя и Орзega, отловленной в сентябре и ноябре 2003 г., сравнить с данными о росте пестряток лосося из рек Туба и Пяльма, то получается следующая картина: в возрасте 1+ вес кумжи (11 экз.) выше по сравнению с лососем на 75,5%, а вес трехлеток (31 экз.) – уже на 136%.

Естественно, что наши данные нельзя принимать за нормативные показатели роста кумжи в притоках Онежского озера, из-за малого масштаба проведенных исследований. Количество исследованных нами кумжевых рек (всего две) и самой молоди кумжи (изучен рост нескольких

десятков особей) незначительно для такого серьезного научного обоснования. Поэтому исследования роста кумжи необходимо продолжать.

3.2. Бассейн Белого моря, водоемы Национального парка «Паанаярви»

Кумжа в водоемах и водотоках Национального парка обитает в разных экологических условиях (Маслов и др., 1995; Махров, 1995; Хууско и др., 1993; Shustov et al., 2000). Малые реки (р. Лохиёки, Безымянный приток, р. Муткаёки и р. Нурис) обычно имеют ширину несколько метров и глубину на порогах не более 1 м, малые горные озера (озера Нижний Нерис, Безымянное и Кивакалампи) имели средние размеры 1,5 × 0,5 км, в которых обитали, кроме кумжи, паляя, сиг, налим, окунь, голянь. Река Оланга представляет собой крупную реку с многочисленными порогами глубиной до 5 м, мощными водопадами, плесами шириной более 100 м (см. рис. 5).

По материалам Ю. А. Шустова и А. Е. Веселова (2007), пестрятки олангской кумжи (3+), обитающие на верхнем пороге р. Оланга, достоверно крупнее рыб как из малых озер, так и малых рек (табл. 14). Такая же ситуация характерна и для лососёвых нерестовых притоков Онежского озера, где показатели линейного и весового роста молоди лосося достоверно выше у рыб, обитающих на порогах и перекатах, расположенных в истоковых участках рек и испытывающих наиболее сильное влияние крупных озер (Шустов, 1983). Для кумжи из малых рек бас. Онежского озера и водоемов Национального парка «Паанаярви» также характерен большой разброс размерно-весовых показателей по возрастам, когда старшие особи могут быть значительно меньше по своим размерам по сравнению с более младшими особями. К примеру, самые крупные пестрятки из малых озер возраста 2+ имели длину АВ 20 см, в то время как самые мелкие рыбы возраста 3+ – всего 14,5 см. Аналогичная ситуация характерна и для роста кумжи в малых реках, некоторые двухлетки оказываются мельче трехлеток, трехлетки, в свою очередь, мельче четырехлеток.

Естественно, что такая ситуация отражается и на структуре чешуи кумжи – у крупных рыб закономерно как в летний, так и зимний период суммарное число склеритов больше, чем у мелких рыб одного и того же возраста.

**Линейный рост молоди кумжи в водоемах Национального парка
«Паанаярви» (Шустов, Веселов, 2007)**

Возраст рыб	Водоем; количество рыб, экз.					
	Малые озера		Малые реки		Исток р. Оланга	
	Длина АВ, см, колебания	n	Длина АВ, см, колебания	n	Длина АВ, см, колебания	n
1+	9,5	1	$\frac{10,2}{7,5-12,7}$	6	–	–
2+	$\frac{14,3}{11,0-20,0}$	35	$\frac{14,8}{10,5-18,8}$	27	–	–
3+	$\frac{20,3}{14,5-28,0}$	14	$\frac{17,7}{13,7-20,7}$	16	$\frac{24,6}{22,7-26,5}$	15
4+	$\frac{30,0}{23,5-35,5}$	10	–	–	$\frac{27,0}{26,0-28,3}$	3
5+	$\frac{29,5}{25,5-36,5}$	5	–	–	32,2	1
6+	44,0	1	–	–	28,0	1

3.3. Бассейн Белого моря, Терский берег

Рост молоди кумжи исследован нами в ручье Собачьем (приток р. Варзуга), а также в соседних водоемах: ручье Ольховка и р. Индэра (табл. 15). В этот период отлавливалась и молодь атлантического лосося – в ручье Пятка (приток р. Варзуга) и р. Индэра (табл. 16). По своим характеристикам все исследованные нами водоемы Терского берега относятся к малым рекам (см. рис. 4).

Анализ данных показал, что темп роста молоди кумжи в данном регионе значительно выше, чем молоди атлантического лосося. Например, сеголетки рыб, выловленные в одни и те же сроки (сентябрь 2004 г.), но из разных, близко расположенных водоемов, имели значительные различия. Длина АВ сеголетков кумжи из ручья Ольховка была больше на 25% длины сеголетков лосося из р. Индэра, а вес – на 133%. Аналогичная ситуация наблюдалась и для более старших возрастных групп лососёвых рыб; так, пестрятки кумжи (1+) из ручья Собачьего были по длине больше на 49% лосося из ручья Пятка, а вес – больше на 190%.

Таблица 15

**Размерно-весовые показатели роста молоди кумжи в водоемах бассейна
Белого моря (Терский берег)**

Водоем	Время отлова рыб	Возраст рыб	Показатели роста рыб		Количество рыб, экз.
			Длина АВ, см, колебания	Вес, г, колебания	
Ручей Собачий, приток р. Варзуга	Октябрь 2003 г.	2+	<u>13,3</u> 11,0–16,3	<u>24,4</u> 11,5–47,0	6
		3+	16,0	39,5	1
	Июль 2004 г.	1+	<u>9,8</u> 7,3–11,0	<u>8,7</u> 4,5–16,5	3
		2+	14,5	39,0	1
		3+	<u>16,1</u> 13,8–18,0	<u>49,5</u> 27,0–68,0	11
Ручей Ольховка	Сентябрь 2004 г.	0+	<u>5,0</u> 4,2–6,0	<u>1,4</u> 0,7–2,4	4
		4+	17,0	46,0	1
		5+	19,5	77,0	1
р. Индѐра	Сентябрь 2004 г.	1+	9,5	9,5	1
		2+	19,5	99,0	1

Таблица 16

**Размерно-весовые показатели роста молоди атлантического лосося
в водоемах бассейна Белого моря (Терский берег)**

Водоем	Время отлова рыб	Возраст рыб	Показатели роста рыб		Количество рыб, экз.
			Длина АВ, см, колебания	Вес, г, колебания	
Ручей Пятка, приток р. Варзуга	Июль 2004 г.	1+	<u>6,6</u> 5,7–7,3	<u>3,0</u> 2,0–3,7	5
		2+	<u>9,2</u> 8,6–9,7	<u>8,0</u> 7,0–9,0	2
р. Индѐра	Сентябрь 2004 г.	0+	<u>4,0</u> 3,4–4,4	<u>0,6</u> 0,4–0,8	6
		1+	<u>7,6</u> 7,2–8,2	<u>4,1</u> 3,5–5,0	3

Молодь кумжи в возрасте 2+ по отношению к лососю из этих же водоемов также имела более лучшие показатели – по длине на 58%, а по весу на 338%. Имелся случай, когда в возрасте всего 2+ самец кумжи из р. Индэра с половыми продуктами на стадии 1–2 в сентябре (2004 г.) имел длину АВ уже 19,5 см и вес 99 г. Примеры такого высокого темпа роста у молоди атлантического лосося нам не известны. Согласно данным К. В. Кузищина и Г. Г. Новикова (1994), в р. Нильма (Карельский берег Белого моря) молодь сёмги имела более низкий темп роста, чем молодь кумжи (табл. 17).

Еще одно различие в росте молоди кумжи и молоди атлантического лосося, установленное нами для данного региона, в том, что у пестряток лосося линейно-весовые показатели увеличиваются линейно, т. е. лосо-сёвая молодь возрастной группы 0+ практически всегда имеет меньшие значения по сравнению со старшими возрастными группами (1+ и др.) (Казиков и др., 1992). Для молоди кумжи достаточно характерна обратная ситуация (см. табл. 17), когда старшие возрастные группы имеют меньшие линейно-весовые показатели по сравнению с младшими возрастными группами.

Таблица 17

Линейный рост молоди кумжи в исследованных малых кумжевых реках бассейнов Белого и Балтийского морей

Регион, бассейн	Водоем	Возраст рыб	Средняя длина АВ, см, колебания	Количество рыб, экз.
Кольский полуостров, бас. Белого моря, Терский берег	Ручей Собачий, приток р. Варзуга	1+	<u>9,8</u> 7,3–11,0	3
		2+	<u>13,5</u> 11,0–16,3	7
		3+	<u>16,1</u> 13,8–18,0	12
Карелия, бас. Белого моря, Национальный парк «Паанаярви»	Малые кумжевые реки	1+	<u>10,2</u> 7,5–12,7	6
		2+	<u>14,8</u> 10,5–18,8	27
		3+	<u>17,7</u> 13,7–20,7	16
Финляндия, бас. Балтийского моря	р. Пакаёки, приток р. Торнио	1+	<u>10,6</u> 8,8–12,5	6
		2+	<u>14,2</u> 11,8–16,3	7

3.4. Бассейн Балтийского моря

Данные о росте молоди лососёвых рыб рода *Salmo* в лососёвой нерестовой р. Торнио и некоторых ее притоках представлены в публикации Ю. Ю. Барской с соавт. (2009). Сведения о росте молоди балтийского лосося и молоди кумжи в притоке р. Пакаёки представлены в табл. 18 (см. рис. 6).

Таблица 18

Размерно-весовые показатели роста молоди кумжи и молоди атлантического лосося в р. Пакаёки (бас. р. Торнио, Балтийское море), сентябрь 2005 г.

Возраст рыб	Длина АВ, см, колебания	Вес, г, колебания	Количество рыб, экз.
Кумжа			
0+	<u>6,0</u> 5,9–6,1	<u>2,0</u> 1,9–2,0	2
1+	<u>10,6</u> 8,8–12,5	<u>10,5</u> 5,4–16,6	6
2+	<u>14,2</u> 11,8–16,3	<u>25,3</u> 13,7–38,8	7
Лосось			
1+	<u>8,6</u> 7,8–9,4	<u>4,9</u> 3,3–6,1	8
2+	<u>11,8</u> 9,5–14,2	<u>12,9</u> 6,0–20,6	30
3+	<u>14,9</u> 14,5–15,2	<u>24,9</u> 22,9–26,8	2

Анализ материалов показал более высокий темп роста кумжи по отношению к молоди атлантического лосося аналогичной возрастной группы, обитающей в бас. Балтийского моря. Пестрятки кумжи в возрасте 1+ были длиннее лосося на 23%, а по весу – на 114%; а кумжа возраста 2+ была длиннее на 20%, по весу – на 96%. Как и в других регионах, у молоди балтийского лосося не отмечены случаи преобладания по линейно-весовым показателям младших возрастных групп над старшими. Хотя для балтийской кумжи они носят явно постоянный характер, когда пестрятки кумжи старших возрастных групп оказываются мельче рыб из младших возрастных групп.

Ранее (Барская и др., 2009) мы уже приводили примеры роста молоди атлантического лосося и кумжи из бас. р. Торнио по сравнению с рыбами из соседних регионов. Было установлено, что у молоди балтийского лосося темп роста выше, хотя речные системы рек Торнио и Варзуга находятся примерно на одной и той же широте (район Северного полярного круга). В кумжевых реках озерно-речной системы Паанаярви – Оланга, расположенной примерно на этой же широте, размерные характеристики молоди кумжи практически соответствуют таковым для кумжи речной системы р. Торнио.

Учитывая то обстоятельство, что исследуемая нами беломорская и балтийская кумжа была отловлена практически на одной северной широте – между 66° с. ш. и Северным полярным кругом, мы попытались провести сравнительный анализ собственных материалов и выявить различия в росте кумжи, обитающей на одной широте – в малых кумжевых реках трех регионов: в ручье Собачьем (бас. р. Варзуга, Терский берег Белого моря); в реках Национального парка «Паанаярви» (северная часть Карелии); в р. Пакаёки (бас. р. Торнио, Балтийское море). Результаты показали, что наименьший линейный рост кумжи свойствен для наиболее восточного региона – бас. р. Варзуга (см. табл. 18), что, по-видимому, определяется достаточно суровым климатом данного региона по сравнению с мягким климатом Балтики. Р. В. Казаков с соавт. (1992, стр. 78) по поводу низкого роста варзугских пестряток приводили следующее соображение: «Во всех случаях обращает на себя внимание относительно низкий по сравнению с рыбами из многих других рек темп роста пестряток...».

Из многочисленной литературы, посвященной исследованиям роста молоди атлантического лосося, известно, что темп роста рыб четко коррелирует с географической широтой региона. Поэтому, например, основной причиной меньших размеров среди ровесников и большей длительности речного периода в реках Карелии, по сравнению с реками прибалтийских стран, является меньшая продолжительность сезона роста (Валетов, 1999; Митанс, 1973; Шустов, 1983 и др.). В северных реках бассейнов Белого и Баренцева морей показатели роста лосося еще ниже (Казаков и др., 1992; Калюжин, 2004; Мартынов, 2005 и др.). Ю. Ю. Дгебуадзе (2001) также указывает на географическую изменчивость роста атлантического лосося.

И все же, по-видимому, для молоди кумжи такая четкая корреляция между географической широтой и темпом роста рыб, которая характер-

на для атлантического лосося, не наблюдается. К примеру, если в озерах Национального парка «Паанаярви», расположенных на севере Карелии, пестрятки кумжи имели следующие средние размеры: возраст 2+ – 14,3 см (АВ) (35 экз.); 3+ – 20,3 см (АВ) (14 экз.); 4+ – 30,0 см (АВ) (10 экз.), то в оз. Енозеро [данные С. С. Крыловой и А. А. Лукина (2005) за 1996–2002 гг.], расположенном на Кольском полуострове, по климатическим условиям самом суровом регионе – Восточном Мурмане, пестрятки кумжи имели даже более высокий темп роста: 2+ – 21,9 см (АВ) (25 экз.); 3+ – 34,8 см (АВ) (32 экз.) и 4+ – 40,8 см (АВ) (41 экз.).

Таким образом, учитывая высокую пластичность данного вида лососёвых рыб, мы делаем предположение о том, что темп роста кумжи, в первую очередь, определяется не географическим положением водоемов, а их климатическими, гидрологическими и кормовыми условиями. Учитывая, что рыбоводство на севере России постоянно развивается и, возможно, что озерная и речная форель будет использоваться в аквакультуре, надеемся, что наши линейно-весовые данные будут иметь практический интерес для рыбоводов.

3.5. Бассейн Онежского озера

В реках Карелии молодь имеет меньшие размеры и более продолжительный речной период по сравнению с реками Ленинградской области, что вызвано меньшей продолжительностью сезона роста (Смирнов, 1971; Мельникова и др., 1980). В северных реках бассейнов Белого и Баренцева морей показатели роста молоди сёмги еще ниже в сравнении с более южными реками (Азбелев, 1960, 1967; Соловкина, 1964; Чистобаева, Мартынов, 1974; Яковенко, 1974, 1977; Мартынов, 1979, 1981 и др.). Речной период невского лосося несколько больше: 2 года – 76–77% и 3 года – 22–23% рыб (Мельникова и др., 1980). В притоках Онежского озера средняя длительность речного периода составляет 2–3 года – покатники в возрасте 1–1+ не встречаются, двухгодовики составляют в среднем 60–70% молоди, трехгодовики – около 30%, четырехгодовики – не более 2% (Смирнов, 1971).

**Линейные размеры и вес молоди лосося в уловах начала сентября.
Средние значения суточного прироста за период 08.04–08.09.2009 г.
(Тыркин и др., 2011)**

Возрастные группы	Линейные размеры ($M \pm S$), мм				Вес, г	Привес/сут., г
	AB	прирост/сут.	AC	прирост/сут.		
0+	81 ± 5	0,4	76 ± 5	–	4,7 ± 1,0	0,03
1+	142 ± 13	0,4	133 ± 12	0,4	25,5 ± 8,3	0,1

По темпу роста молодь лосося р. Суна не уступает молоди из других притоков Онежского и Ладожского озер. Так, сеголетки лосося в р. Хийтола (приток Ладожского озера) в сентябре – начале октября достигают массы тела 4,5 г при длине тела 7 см (Ивантер и др., 2002). Сеголетки в р. Суна несколько превосходят хийтольского лосося по этим показателям (табл. 19). Это свидетельствует о достаточной кормовой базе и благоприятных условиях обитания, питания и роста молоди лосося на рекультивированном участке р. Суна.

Заключение

На Европейском Севере России наиболее ценными видами пресноводных рыб являются лососёвые и сиговые рыбы. Однако численность популяций этих рыб в последнее время сильно сокращается, и в результате многие из них занесены в Красные книги России и регионов. Естественно, что в связи с проблемой снижения запасов лососёвых рыб ученые и специалисты профильных учреждений разрабатывают научные рекомендации и конкретные мероприятия по сохранению популяций лососёвых рыб на Европейском Севере России. Так, в программе по сохранению атлантического лосося на Кольском полуострове (Павлов и др., 2007) в качестве приоритетных задач определены и задачи по исследованию биологии молоди лососёвых рыб в реках, в том числе изучение их питания, роста и численности.

Результаты наших исследований молоди атлантического лосося и кумжи в реках Карелии и Кольского полуострова позволили выявить ряд биологических особенностей этих видов рыб. Так, если в озерно-речных экосистемах Северной Финляндии пестрятки атлантического лосося питаются и растут лучше в озерах (Erkinaro et al., 1995, 1998), то в крупных разветвленных речных системах Кольского полуострова интенсивность питания молоди лосося оказалась выше в малых притоках, где численность и биомасса зообентоса также значительно больше. Этот новый, неустановленный ранее факт в исследовании питания рыб позволяет сделать заключение о том, что более благоприятные кормовые условия в летний период – время активного питания молоди лосося на порогах и перекатах – складываются именно в притоках, а не в самом русле реки.

Наши исследования также показали, что пестрятки атлантического лосося, ведущие оседлый образ жизни в речных условиях и длительное время обитающие на индивидуальных микростациях на порогах и перекатах, питаются в весенний период значительно успешнее «транзитных» рыб – смолтов, мигрирующих из реки. Количество пищевых объектов в желудках у пестряток более чем в 5 раз больше, чем у смолтов, а общий индекс наполнения – более чем в 7 раз. Еще один довод в пользу наиболее активного питания пестряток – отсутствие у них пустых желудков, в то время как у смолтов 25% рыб не имели в желудках пищи.

На Дальнем Востоке хорошо известны случаи потребления икры кеты и горбуши во время ее нереста молодью лососёвых рыб (Гриценко

и др., 1987), причем в августе – сентябре по массе пищевой комок пестряток на 34% может состоять из икры (Кириллова, 2009). Нами также впервые для Европейского Севера России отмечен аналогичный факт. Во время нереста горбуши, акклиматизированной на Кольском полуострове, в некоторых реках у пестряток атлантического лосося в питании отмечена икра горбуши, причем индекс наполнения желудков, по сравнению с обычным питанием рыб беспозвоночными, увеличился почти в 10 раз. Переключение в период нереста горбуши на питание ее икрой, по-видимому, является существенным дополнением к рациону пестряток атлантического лосося.

Наши исследования питания молоди атлантического лосося и кумжи в реках и ручьях Кольского полуострова в осенний паводок свидетельствуют о том, что даже в столь неблагоприятных гидрологических условиях (резкое повышение уровня воды и скорости потока) сеголетки и пестрятки лососёвых рыб продолжают питаться, причем у некоторых особей желудки плотно наполнены пищей. Эти результаты также подтверждают тезис о высоких адаптационных способностях молоди лососёвых рыб к речным условиям.

Исследования пищевых взаимоотношений молоди атлантического лосося с одним из самых массовых видов речных рыб – гольяном – позволили нам уточнить некоторые моменты их пищевых взаимоотношений. Так, например, несмотря на высокие плотности молоди сёмги и гольяна на нерестово-выростных участках в р. Индёра (Кольский полуостров), эти рыбы практически не проявляют пищевой конкуренции. Спектры питания рыб сильно различались – у гольянов в пищеварительных трактах более 92% по весу составляли нитчатые водоросли, а молодь лосося питалась исключительно личинками, куколками и взрослыми стадиями водных, воздушных и наземных насекомых.

Исследования плотностей расселения молоди лосося в притоках Онежского озера свидетельствуют, что за последние 10 лет произошло снижение численности молоди на нерестово-выростных участках, т. е. численность производителей во всех реках намного ниже потенциально возможной. Более-менее стабильное естественное воспроизводство сохранилось в реках Шуя, Кумса, Пяльма, но численность молоди на нерестово-выростных участках упала почти в 10 раз по сравнению с 80-ми гг. XX в. В основном шуйская популяция поддерживается за счет искусственного воспроизводства.

Сравнительное изучение роста молоди лососёвых в исследованных нами реках Карелии и Кольского полуострова показало, что темп роста пестряток кумжи значительно выше, чем пестряток лосося. Наши линейно-весовые характеристики роста молоди кумжи, несомненно, будут иметь практический интерес для рыбоводов.

Представленная работа может быть полезна при разработке региональных, федеральных и международных научных программ по сохранению лососёвых рыб.

Список литературы

Азбелев В. В. Материалы по биологии сёмги Кольского полуострова и ее выживаемости // Тр. ПИНРО. 1960. Вып. 12. С. 5–70.

Азбелев В. В. Изменение сроков жизни молоди сёмги в реках Кольского полуострова в 1930–1960 гг. // Матер. рыбхоз. исслед. сев. бас. 1967. Вып. 10. С. 38–42.

Атлас Мурманской области // Главное упр. геодезии и картографии при Совмине СССР. М., 1971. 33 с.

Бахитанский Э. Л. Воздействие хищников на молодь горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb) и кеты *Oncorhynchus keta* (Walb) в Белом и Баренцевом морях // Вопросы ихтиологии. 1964. Т. 4. Вып. 1(30). С. 136–141.

Бахитанский Э. Л., Нестеров В. Д., Неклюдов М. Н. Формирование стайного поведения молоди атлантического лосося *Salmo salar* в период покатной миграции // Вопросы ихтиологии. 1987. Т. 27. № 6. С. 1000–1009.

Бахитанский Э. Л., Чукурина Н. А. Некоторые данные по питанию и скату молоди атлантического лосося и горбуши в р. Союна // Тр. Коми научного центра УрО АН СССР. 1990. № 114. С. 262–268.

Баранникова И. А. Функциональные основы миграций рыб. Л., 1975. 210 с.

Барская Ю. Ю., Иешко Е. П., Каукоранта М., Шустов Ю. А. Особенности биологии и паразитофауны молоди лососёвых рыб рода *Salmo* системы реки Торнио (бассейн Балтийского моря) // Вопросы ихтиологии. 2009. Т. 49. № 4. С. 488–494.

Барышев И. А. Реофильные сообщества донных беспозвоночных притоков Онежского озера и Белого моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2001. 24 с.

Берг Л. С. Рыбы пресноводных вод СССР и сопредельных стран. 4-е изд. Ч. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 466 с.

Биоресурсы Онежского озера / Карельский научный центр РАН. Петрозаводск, 2008. 272 с.

Валетов В. А. Лосось Ладожского озера (биология, воспроизводство) // Петрозаводск: Изд-во КГПУ, 1999. 91 с.

Веселов А. Е. и др. Естественное воспроизводство озерной кумжи *Salmo trutta morpha lacustris* L. в бассейне Ладожского и Онежского озер // Исследования по ихтиологии и смежным дисциплинам на внутренних водоемах в начале XXI века: Сб. науч. тр. / Под общ. ред. Д. И. Иванова. СПб.; М.: Товарищество научных издателей КМК, 2007. Вып. 337. 645 с.

Веселов А. Е. Инвентаризация и систематизация рек Карелии и Кольского полуострова как среды воспроизводства атлантического лосося *Salmo salar* L. // Доклады Академии наук. Сер. Общая биология. М.: Наука, 2006. Т. 407. № 3. С. 1–5.

Веселов А. Е., Калюжин С. М. Экология, поведение и распределение молоди атлантического лосося. Петрозаводск, 2001. 160 с.

Веселов А. Е., Шустов Ю. А. Сезонные особенности поведения и распределения молоди пресноводного лосося *Salmo salar* L. *sebago* Girard в реке // Вопросы ихтиологии. 1991. Т. 31. Вып. 2. С. 346–350.

Владимирская М. И. Нерестилища сёмги в верховьях р. Печоры и меры увеличения их производительности // Тр. Печоро-Илычского гос. зап. 1957. Вып. 6. С. 130–200.

Гайда Р. В., Щуров И. Л., Широков В. А. Характеристика, выживаемость и прогнозирование численности пресноводного атлантического лосося реки Шуя (бассейн Онежского озера) // Атлантический лосось: биология, охрана и воспроизводство: Сб. науч. тр. Петрозаводск, 2003. С. 117–121.

Гринюк И. Н., Шустов Ю. А. Биология сёмги и молоди других рыб бассейна р. Поной // Тр. ПИНРО. 1977. Вып. 32. С. 79–86.

Грицевская Г. Л. Заболоченность и озерности южной Карелии на примере бассейнов рек Суны и Шуи // Вопросы гидрологии, озераведения и водного хозяйства Карелии // Тр. Кар. фил. АН СССР. 1964. Вып. 36. С. 60–72.

Гриценко О. Ф., Ковтун А. А., Косткин В. К. Экология и воспроизводство кеты и горбуши. М.: ВО «Агропромиздат», 1987. 166 с.

Дгебаудзе Ю. Ю. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука, 2001. 276 с.

Евсин В. Н., Иванов Н. А. Питание ручьевой форели *Salmo trutta* L. в реке Пулоньга (Кольский полуостров) в летнее время // Вопросы ихтиологии. 1979. Вып. 19. № 6. С. 1098–1104.

Ефремов Д. А. Распределение и поведение реофильных рыб в реках Восточной Фенноскандии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2012. 26 с.

Заболоцкий А. А. Бентос р. Подчерем и его роль в питании молоди сёмги // Изв. ВНИОРХа. 1959. Т. 48. С. 44–64.

Задорина В. М. Сравнительная характеристика питания пестряток и покатников сёмги // Биология промысловых рыб и беспозвоночных на ранних стадиях развития: Тез. докл. Мурманск, 1974. С. 92–93.

Задорина В. М. Характеристика питания покатной молоди сёмги рек Колы и Варзуги // Биология промысловых рыб внутренних водоемов северной части европейской территории СССР: Тр. ПИНРО. 1977. Вып. 32. С. 105–108.

Зубченко А. В. Особенности биологии, состояние и управление запасами атлантического лосося (*Salmo salar* L.) Кольского полуострова: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Петрозаводск, 2006. 48 с.

Зубченко А. В., Веселов А. Е., Калюжин С. М. Горбуша (*Oncorhynchus gorbuscha*): проблемы акклиматизации на Европейском Севере России. Петрозаводск; Мурманск: Фолиум, 2004. 82 с.

Зубченко А. В. и др. Особенности воспроизводства атлантического лосося в реке Умба (Кольский полуостров) // Петрозаводск: Изд-во и типография «Скандинавия», 2007. 163 с.

Зюганов В. В., Зотин А. А., Третьяков В. А. Жемчужницы и их связь с лососёвыми рыбами. М., 2007. 134 с.

Ивантер Д., Щуров И., Широков В. Река Хийтола как перспективный объект рыболовного туризма. Петрозаводск, 2002. 47 с.

Казаков Р. В. Гидрологические особенности рек как среды обитания атлантического лосося *Salmo salar* L. // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. М., 1983. Вып. 195. С. 80–105.

Казаков Р. В. и др. Атлантический лосось реки Варзуги // СПб.: Гидрометеониздат, 1992. 108 с.

Казаков Р. В., Веселов А. Е. Популяционный фонд атлантического лосося России // Атлантический лосось. СПб.: Наука, 1998. С. 383–396.

Калюжин С. М., Веселов А. Е., Лумме Я. И. Лососёвые реки полуострова Рыбачий // Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 2009. 180 с.

Калюжин С. М. Атлантический лосось Белого моря: проблемы воспроизводства и эксплуатации // Петрозаводск: ПетроПресс, 2004. 264 с.

Кашин Е. С. Пищевые взаимоотношения молоди атлантического лосося *Salmo salar* L. и кумжи *Salmo trutta* L. в р. Стрельна (Кольский полуостров) // Тез. докл. 1-го конгресса ихтиологов России. Астрахань, 1997. С. 153.

Кириллова Е. А. Покатная миграция молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* (закономерности и механизмы): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2009. 22 с.

Китаев С. П., Ильмаст Н. В., Михайленко В. Г. Кумжи, радужная форель, гольцы и перспективы их использования в озерах Северо-Запада России / КарНЦ РАН. Петрозаводск, 2005. 107 с.

Комулайнен С. Ф., Круглова А. Н., Хренников В. В., Широков В. А. Методические рекомендации по изучению гидробиологического режима малых рек / КарНЦ РАН. Петрозаводск, 1989. 42 с.

Костылев Ю. В. Шуйский озерно-речной лосось как объект искусственного разведения // Биологические основы рационального использования рыбных ресурсов Онежского озера и повышение его рыбопродуктивности. Л.: Промрыбвод, 1984. С. 41–48.

Костылев Ю. В., Кривулин Л. П. О сёмге р. Кереть // Матер. науч. конф. биологов Карелии, посвященной 50-летию образования СССР. Петрозаводск, 1972. С. 266–267.

Крылова С. С. Кумжа (*Salmo trutta* L.) Кольского полуострова: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2003. 27 с.

Крылова С. С., Лукин А. А. Кумжа (*Salmo trutta* L.) бассейна реки Варзина // Ихтиофауна малых рек и озер Восточного Мурмана: биология, экология, биоресурсы. Гл. 2.1.4. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН, 2005. С. 158–169.

Кузищин К. В. Формирование и адаптивное значение экологического разнообразия лососёвых рыб (семейство *Salmonidae*): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2010. 51 с.

Кузищин К. В., Новиков Г. Г. Морфоэкологическая дифференциация молоди сёмги *Salmo salar* и кумжи *Salmo trutta* в небольших потоках (Северная Карелия) // Вопросы ихтиологии. 1994. Т. 34. № 4. С. 479–485.

Леванидов В. Я. Экосистемы лососёвых рек Дальнего Востока // Беспозвоночные животные в экосистемах лососёвых рек Дальнего Востока. Владивосток, 1981. С. 3–12.

Лоенко А. А., Черницкий А. Г. Сравнительный анализ миграции смолтов сёмги *Salmo salar* L. и кумжи *Salmo trutta* L. // Вопросы ихтиологии. 1986. Т. 26. Вып. 5. С. 795–801.

Мартанов В. Г. Сёмга (*Salmo salar* L.) реки Щугор // Тр. Коми филиала АН СССР. 1979. № 40. С. 5–32.

Мартынов В. Г. Сёмга *Salmo salar* L. р. Щугор (экология, морфология, воспроизводство): Автореф. ... дис. канд. биол. наук. М., 1981. 20 с.

Мартынов В. Г. Атлантический лосось (*Salmo salar* L.) на северо-востоке ареала (структура популяций, экология, хозяйственное значение): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2005. 34 с.

Мартынов В. Г. Сбор и первичная обработка биологических материалов из промысловых уловов атлантического лосося: Метод. рекомендации. Сыктывкар, 1987. 36 с.

Мартынов В. Г. Сёмга (*Salmo salar* L.) реки Щугор // Тр. Коми фил. АН СССР. 1979. № 40. С. 5–32.

Мартынов В. Г. Сёмга *Salmo salar* L. реки Щугор (экология, морфология, воспроизводство): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1981. 20 с.

Мартынов В. Г. Сёмга уральских притоков Печоры: экология, морфология, воспроизводство. Л.: Наука, 1983. 127 с.

Мартынов В. Г., Кулида С. В. Летне-осеннее питание молоди сёмги в бассейне Верхней Печоры // Тез докл. 10-й сес. уч. совета по проблеме «Биол. ресурсы Белого моря и внутр. водоемов Европ. Севера». Сыктывкар, 1977. С. 56–57.

Маслов С. Е., Шустов Ю. А., Щуров И. Л. Естественное воспроизводство кумжи Паанаярвского национального парка // Природа и экосистемы Паанаярвского национального парка / КарНЦ РАН. Петрозаводск, 1995. С. 116–122.

Махров А. А. Структурно-популяционные, морфологические и генетические особенности кумжи реки Оланги // Природа и экосистемы Паанаярвского национального парка / КарНЦ РАН. Петрозаводск, 1995. С. 122–126.

Махров А. А., Кузицин К. В., Алтухов Ю. П. Связь аллозимной гетерозиготности с темпом роста и экологической дифференциацией кумжи *Salmo trutta* L. // Генетика. 1997. Т. 33. № 5. С. 673–678.

Махров А. А., Кузицин К. В., Новиков Г. Г. Генетическая дифференциация кумжи (*Salmo trutta* L.) побережья пролива Великая Салма (Белое море) // Генетика. 1999. Т. 35. № 7. С. 969–975.

Махров А. А., Ильмаст Н. В. Ихтиофауна озер Нижний Нерис в Национальном парке «Паанаярви» // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: Тез. докл. междунар. конф. Петрозаводск, 1995. С. 564–565.

Мельникова М. Н. Биология и численность сёмги реки Варзуги: Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1962. 182 с.

Мельникова М. Н., Чижикова М. Ф., Топал К. С. Структура стад невского и нарвского лосося в связи с заводским воспроизводством // Лососевидные рыбы. Л., 1980. С. 222–227.

Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М., 1974. 254 с.

Митанс А. Р. Корреляционный поиск связей между питанием и ростом сеголеток балтийского лосося // Гидробиология и рыбн. хоз-во внутр. водоемов Прибалтики. Таллин: Валгус, 1969. С. 205–215.

Митанс А. Р. Питание смолтов балтийского лосося в реке и море // Вопросы ихтиологии. 1970. Т. 10. Вып. 1. (60). С. 109–116.

Митанс А. Р. Условия смолтификации, динамика ската и численности покатников лосося р. Салацы // Рыбохозяйственные исследования в бассейне Балтийского моря. Рига: Звайгзне, 1967. Вып. 2. С. 35–50.

Митанс А. Р. Экологические основы эффективности естественного и искусственного воспроизводства балтийского лосося *Salmo salar* L.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1973. 24 с.

Михин В. С. Рыбы р. Варзуга и их взаимоотношение с молодьё сёмги // Изв. ВНИОРХ. 1959. Т. 48. С. 101–107.

Национальный парк Паанаярви: Проспект. 2002.

Никольский Г. В. Частная ихтиология. М.: Высшая школа, 1971. 479 с.

Никольский Г. В. и др. Рыбы бассейна Верхней Печоры. М.: Изд-во МОИП, 1947. Вып. 6 (21). 202 с.

Нилова О. И. Гидробиологическая характеристика реки Поной и ее притоков // Рыбы Мурманской обл. Мурманск: Мурманское кн. изд-во, 1966. С. 105–111.

Павлов Д. С., Калужин С. М., Веселов А. Е., Зиланов В. К., Зюганов В. В., Шустов Ю. А., Балашов В. В., Аликов Л. В. Программа научных и практических действий по сохранению, восстановлению и рациональной эксплуатации запасов атлантического лосося в реках Кольского полуострова. М.; Мурманск; Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 2007. 81 с.

Первозванский В. Я., Шустов Ю. А. Карликовая форма гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) в озере Верхний Нерис (Паанаярвский национальный парк, Карелия) // Вопросы ихтиологии. 1999. Т. 39. Вып. 1. С. 131–132.

Петров В. В. Современное состояние онежского рыболовства // Изв. отд. приклад. ихтиологии. Л., 1926. Т. IV. Вып. 1.

Пирожкова Г. П. Гидрохимический режим озера и его изменение под влиянием антропогенного воздействия. Источники формирования химического состава воды озера // Экосистема Онежского озера и тенденции ее изменения. Л., 1990. С. 95–103.

Потуткин А. Г. Миграции атлантического лосося в прибрежном районе Белого моря и бассейна реки Варзуга: Дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2004. 24 с.

Ресурсы поверхностных вод СССР. Т. 2. Карелия и Северо-Запад. Ч. 1. Л.: Гидрометеиздат, 1972. 527 с.

Рыбы Мурманской области. Мурманск: Мурманское кн. изд-во, 1966. 335 с.

Рыжков Л. П., Костылев Ю. В. Состояние запасов лосося в бассейне Онежского озера // Биологические основы рационального использования рыбных ресурсов Онежского озера и повышения его рыбопродуктивности: Сб. науч. тр. / Под ред. В. В. Покровского. Л., 1984. Вып. 216. С. 36–41.

Савваитова К. А. О неоднородности роста кумжи (*Salmo trutta* L.) в пределах одной популяции // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1968. № 2. С. 23–29.

Сидоров Г. П. и др. Биология атлантического лосося (*Salmo salar* L.) на этапе речной жизни: Препринт / Коми филиал АН СССР. Сыктывкар, 1977. Вып. 35. 47 с.

Смирнов Ю. А. Лосось Онежского озера. Биология, воспроизводство, использование. Л.: Наука, 1971. 143 с.

Смирнов Ю. А. Пресноводный лосось (экология, воспроизводство, использование). Л.: Наука, 1979. 156 с.

Смирнов Ю. А. Из опыта рекультивации нерестово-выростных угодий (НВУ) озерной формы атлантического лосося (*Salmo salar* L.) в останце реки Суна (бас. Онежского озера) после молевого лесосплава // Тр. Государственного природного заповедника «Кивач». Петрозаводск, 2006. Вып. 3. С. 127–138.

Смирнов Ю. А. Справка к истории починки нерестово-выростных угодий лосося (*Salmo salar* L.) в останце реки Суна // Тр. Государствен-

ного природного заповедника «Кивач». Петрозаводск, 2008. Вып. 4. С. 150–153.

Смирнов Ю. А., Комулайнен С. Ф., Круглова А. Н., Хренников В. В., Шустов Ю. А. Лососёвые нерестовые реки Онежского озера. Биологический режим. Использование. Л.: Наука, 1978. 102 с.

Смирнов Ю. А., Шустов Ю. А., Кузьмин О. Г., Яковенко М. Я. Некоторые аспекты экологии молоди сёмги в связи с проблемой повышения производительности нерестово-выростных угодий // Биология промысл. рыб внутр. водоемов сев. части европ. территории СССР. Мурманск, 1977. С. 109–118.

Смирнов Ю. А., Шустов Ю. А., Хренников В. В. К характеристике поведения и питания молоди онежского лосося *Salmo salar* L. *morpha sebago* Girard в зимний период // Вопросы ихтиологии. 1976. Т. 16. Вып. 3. С. 557–559.

Соловкина Л. Н. Рост и летнее питание молоди сёмги в реке Печорская Пижма // Зоол. журнал. 1964. Т. 43. Вып. 10. С. 1499–1510.

Суслова Г. Н., Мельникова М. Н. Сравнительные данные по покатной молоди сёмги рек Умбы и Варзуги // Тр. Карельского отд. ГосНИОРХа. Петрозаводск, 1966. Т. 4. Вып. 1. С. 72–79.

Сынкова Л. И. О питании тихоокеанских лососей в камчатских водах // Изв. ТИНРО. 1951. Т. 34. С. 105–121.

Тыркин И. А. Воспроизводство пресноводного лосося (*Salmo salar* L.) в озерно-речных экосистемах бассейна Онежского озера: Автореф. ... канд. биол. наук. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2012. 26 с.

Тыркин И. А., Щуров И. Л., Широков В. А. Результаты мониторинга восстановленной популяции пресноводного лосося (*Salmo salar* L.) в реке Суна // Тр. Государственного природного заповедника «Кивач». Петрозаводск, 2011. Вып. 5. С. 154–155.

Тыркин И. А., Щуров И. Л., Широков В. А., Гайда Р. В. Состояние искусственного и естественного воспроизводства пресноводного лосося *Salmo Salar* L. (*Salmonidae*, *Salmoniformes*) в притоках Онежского озера // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2011. № 8 (121). С. 19–23.

Хууско А., Куусела К., Шустов Ю. Рыбы // Паанаярвский национальный парк. Куусамо, 1993. С. 74–80.

Чебанова В. В., Орлов А. Б., Сафонов Н. В. Предварительные данные по питанию и пищевому поведению диких и заводских покотников сёмги в р. Лувеньга // Питание морских рыб и использование кормовой базы как элементы промыслового прогнозирования: Тез. докл. Мурманск, 1988. С. 23–25.

Чистобаева Р. Е., Мартынов В. Г. Некоторые данные по биологии сёмги (*Salmo Salar* L.) р. Щугор (бас. р. Печоры) // Тез. докл. XI сессии ученого совета по проблеме биол. ресурсов Белого моря и внутр. водоемов Европ. Севера, посвящ. 250-летию АН СССР. Петрозаводск, 1974. С. 119–121.

Шустов Ю. А. Экологические аспекты поведения молоди лососёвых рыб в речных условиях. СПб.: Наука, 1995. 161 с.

Шустов Ю. А. Экология молоди атлантического лосося / Карельский филиал АН СССР. Петрозаводск, 1983. 152 с.

Шустов Ю. А. Экология молоди лососёвых рыб Европейского Севера России: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1993. 39 с.

Шустов Ю. А., Веселов А. Е. Питание и рост молоди озерной кумжи *Salmo trutta* L. *morpha lacustris* в водоемах Национального парка «Паанаярви» // Тр. КарНЦ РАН. 2007. Вып. 11. С. 142–146.

Шустов Ю. А., Веселов А. Е., Барышев И. А. Питание молоди озерной кумжи *Salmo trutta* L. в реках бас. Онежского озера в осенний период // Экология. 2008. № 2. С. 130–133.

Шустов Ю. А., Ивантер Д. Э., Тыркин И. А. Экология молоди лососёвых рыб: Учебно-метод. пособие. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2011б. 91 с.

Шустов Ю. А., Смирнов Ю. А. К методике расчета суточных рационов молоди атлантического лосося *Salmo salar* L. в естественных условиях // Лососёвые (*Salmonidae*) Карелии / Карельский филиал АН СССР. Петрозаводск, 1983. С. 138–146.

Шустов Ю. А., Щуров И. Л., Ивантер Д. Э., Тыркин И. А. Пресноводный лосось: Учеб. пособие. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2011а. 180 с.

Шустов Ю. А., Щуров И. Л., Смирнов Ю. А. О сроках адаптации заводской молоди сёмги *Salmo salar* L. к речным условиям // Вопросы ихтиологии. 1980. Т. 20. Вып. 4. С. 758–761.

Щуров И. Л., Широков В. А., Тыркин И. А., Шульман Б. С. Результаты рекультивации нерестилища лосося в реке Суна // Тр. Государственного природного заповедника «Кивач». Петрозаводск, 2008. Вып. 4. С. 154–155.

Яковенко М. Я. Скот и выживание покотников сёмги реки Порья // Тез. докл. Всесоюз. конф. «Биология промысловых рыб и беспозвоночных на ранних стадиях (в связи с вопросами динамики численности)». Мурманск, 1974. С. 236–238.

Яковенко М. Я. Динамика ската, питание и выживание молоди сёмги реки Порья // Биология промысл. рыб внутр. водоемов сев. части европ. территории СССР. Мурманск, 1977. С. 147–155.

Allan J. D. Diet of brook trout (*Salvelinus fontinalis* Mitchell) and brown trout (*Salmon trutta* L.) in an alpine stream // Verh. Intern. Vereinig. theor. Und angew. Limnol. 1978. Vol. 20. № 3. P. 2045–2050.

Allen K. R. Distinctive aspects of the ecology of stream fishes: a review // J. Fish. Res. Board Canad. 1969. Vol. 26. № 6. P. 1429–1438.

Allen K. R. Studies on the biology of the early stages of the salmon (*Salmo salar* L.). Feeding habits // J. Anim. Ecol. 1941. Vol. 10. № 1. P. 47–76.

Browman H. I., Marcotte B. M. Diurnal feeding activity and prey size selection in Atlantic salmon (*Salmo salar*) alevins // Developments in Environmental Biology of Fishes. 1986. Vol. 7. P. 269–284.

Egglisshaw H. J. Production of salmon and trout in a stream in Scotland // J. Fish. Biol. 1970. Vol. 2. № 1. P. 117–136.

Elliott J. M. the food of trout (*Salmo trutta*) in a Dartmoor stream // J. Appl. Ecol. 1967. Vol. 4. P. 59–71.

Erkinaro J., Shustov Yu. and Niemela E. Enhanced growth and feeding rate in Atlantic salmon parr occupying a lacustrine habitat in the River Utsjoki, northern Scandinavia // J. Fish Biol. 1995. Vol. 47. P. 1096–1098.

Erkinaro J., Shustov Yu., Niemelä E. Feeding strategies of atlantic salmon *Salmo salar* parr occupying lacustrine and fluvial habitats in a subarctic river, northern Finland // Pol. Arch. Hydrobiol. 1998. Vol. 45. № 2. P. 259–268.

Folmar L. C., Dickhoff W. W. The parr-smolt transformation (smoltification) and seawater adaptation in salmonids // A review of selected literature. Aquaculture. 1980. Vol. 21. № 1. P. 1–37.

Frost W. E., Brown M. E. The trout. London: Collins, 1967. 286 p.

Gabler H. M. Feeding ecology and resource partitioning in Atlantic salmon parr (*Salmo salar* L.) and freshwater sculpins (*Cottus gobio* L. and *C. poecilopus* Heckel) in sub-Arctic rivers // Thesis degree of Doctor sci. Norway, 2000.

Garnas E., Hvidsten N. A. The food of Atlantic salmon *Salmo salar* L. and brown trout *Salmo trutta* L. smolts during migration in the Orkla river, Norway // Fauna norw. Ser. A6. 1985. P. 24–28.

Halvorsen M. Lake use by Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) parr and other salmonids in northern Norway // Ph.D. Thesis, University of Tromsø. Tromsø, Norway. 1996. P. 111.

Hoar W. S. Smolt transformation: evolution, behavior, and physiology // J. Fish. Res. Bd. Canada. 1976. Vol. 33. P. 1233–1252.

Huru H. Diurnal variations in the diet of 0 to 3 years old Atlantic salmon *Salmo salar* L. under semiarctic summer conditions in the Alta River, Northern Norway // Fauna Norw. Ser. A. 1986. Vol. 7. P. 33–40.

Karlstrom O. Habitat selection and populations densities of salmon (*Salmo salar* L.) and trout (*Salmo trutta* L.) parr in Swedish rivers with some reference to human activities. Abstracts of Uppsala Dissertation form the faculty of Science. Uppsala, 1977. 12 p.

Kawaguchi Y. & Nakano S. The contribution of terrestrial invertebrate input to the annual resource budget of salmonid populations in forest and grassland reaches of a headwater stream // Freshwater Biology. 2001. Vol. 46. P. 303–316.

McCormack J. C. The food of young trout (*Salmo trutta* L.) in two different becks // J. Anim. Ecol. 1962. Vol. 31. № 2. P. 305–316.

McCrimmon H. R., Marshall T. L. World distribution of brown trout, *Salmo trutta* // J. Fish Res. Board Can. 1968. Vol. 25(12). P. 2527–2548.

Mills D. Salmon and trout: A resource, its ecology, conservation and management. Edinburg, 1971. 351 p.

Niemelä E., Julkunen M., Erkinaro J. Densities of the juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the subarctic Teno River watercourse, northern Finland // Boreal environment research. Helsinki, 1999. Vol. 4. P. 125–136.

Shustov Yu. A. A review of studies of habitat conditions and behaviour of young Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the rivers of Karelia and Kola Peninsula // Pol. Arch. 1990.

Shustov Yu. A., Systra Y. Y., Kuusela K. et. al. Ichthyofauna in small lakes of the Paanajarvi National Park // Oulanka Reports. 2000. Vol. 23. P. 121–125.

Sodergren S., Osterdahl L. Laxungarnas foda under utvandringen // LFI Medd. (Swedish Salm. Res. Inst.), Rep. 5. 1965 (цит. по Митансу, 1970).

Stradmeyer L., Thorpe J. E. Feeding behavior of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., parr in mid to late summer in a Scottish river // Aquacult. Fish. Manag. 1987. Vol. 18. P. 33–49.

Thorpe J. E., Morgan R. I. C. Periodicity in Atlantic salmon *Salmo salar* L. smolt migration // J. Fish Biol. 1978. Vol. 12. № 6. P. 541–548.

Thomas I. D. The food and growth of brown trout (*Salmo trutta* L.) and its feeding relationship with salmon parr (*Salmo salar* L.) and the eel (*Anguilla anguilla* L.) in the river Teify, West Walls // J. Anim. Ecol. 1962. Vol. 31. P. 175–205.

Wedemeyer G. A., Saunders R. L., Clarke C. W. Environmental factors affecting smoltification and early survival of anadromous salmonids // Mar. Fish. Rev. 1980. Vol. 42. № 6. P. 1–14.

Научное издание

Шустов Юрий Александрович
Тыркин Игорь Александрович
Щуров Игорь Львович
Ивантер Дмитрий Эрнестович
Белякова Елена Николаевна

**БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ
МОЛОДИ ЛОСОСЁВЫХ РЫБ
В РЕКАХ КАРЕЛИИ
И КОЛЬСКОГО ПОЛУОСТРОВА**

Редактор *О. В. Обарчук*
Компьютерная верстка *Е. В. Бобковой*
Иллюстрации к монографии
подготовлены *И. А. Тыркиным*

Подписано в печать 25.12.2013. Формат 60 × 84 ¹/₁₆.

Бумага офсетная. 4,0 уч.-изд. л.

Тираж 500 экз. Изд. № 424

Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение
высшего профессионального образования
ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

Отпечатано в типографии Издательства ПетрГУ
185910, г. Петрозаводск, пр. Ленина, 33

ISBN: 978-5-8021-2006-4



9 785802 120064