

**RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
KARELIAN RESEARCH CENTER
INSTITUTE OF BIOLOGY**

**ATLANTIC SALMON:
BIOLOGY, CONSERVATION AND RESTORATION**

Petrozavodsk
2003

**РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
КАРЕЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ**

**АТЛАНТИЧЕСКИЙ ЛОСОСЬ:
БИОЛОГИЯ, ОХРАНА И ВОСПРОИЗВОДСТВО**

Петрозаводск
2003

УДК 597.553.2

Атлантический лосось: биология, охрана и воспроизводство.
Петрозаводск, 2003. — 176 с.

В сборнике научных трудов приводятся результаты исследований авторов из России, Польши, Эстонии, Литвы, Финляндии, Норвегии. Исследования охватывают фундаментальные вопросы происхождения, эволюции, общей биологии, генетики, систематики, онтогенеза, эмбриогенеза и морфогенеза атлантического лосося. Значительная часть работ посвящена экологии и условиям обитания вида, на фоне которых органично рассматриваются поведение, миграции, физиология, биохимия и смолтификация лосося в речной и нагульный (морской, пресноводный) период жизни. Представлены результаты исследований популяционно-генетической структуры вида — основы природоохранных и рыбоводных работ, а также паразитологической ситуации, принимающей в некоторых странах угрожающие масштабы. С практической и теоретической точек зрения остаются ценными и актуальными исследования, связанные с оценкой численности, динамикой уловов, смертностью и выживаемостью, также рассматриваемые в сборнике. Традиционно отводится значимое место работам, освещающим вопросы естественного и искусственного воспроизводства атлантического лосося.

Информация сборника трудов предназначена для специалистов, аспирантов и студентов биологического профиля.

Научные редакторы: А.Е. Веселов, Е.П. Иешко, Н.Н. Немова,
О.П. Стерлигова, Ю.А. Шустов

Atlantic salmon: biology, conservation and restoration.
Petrozavodsk, 2003. — 176 p.

Editorial board: A.Je. Veselov, E.P. Ieshko, N.N. Nemova,
O.P. Sterligova, Yu.A. Shustov



Издание настоящего сборника осуществлено при поддержке Совета Министров Северных стран и Североатлантической организации по сохранению лосося (NASCO)



The publication was supported by the Nordic Council of Ministers and the North Atlantic Salmon Conservation Organization (NASCO)

ISBN 5-9274-0122-8

© Коллектив авторов, 2003

© Институт биологии Карельского научного центра РАН

© Обложка: издательство «ПАКОНИ»; фото А. Веселов

NASCO AND INTERNATIONAL COOPERATION IN SALMON CONSERVATION

M. Windsor & P. Hutchinson

NASCO, 11 Rutland Square, Edinburgh EH1 2AS, Scotland, UK

Telephone: Int+44 131 228 2551

Fax: Int+44 131 228 4384

e-mail: hq@nasco.int

First, I want to congratulate the organisers of this International Symposium for having the wisdom to arrange this meeting in this beautiful city. I am highly honoured to be invited to be here. I believe that they are right to call this meeting now because the situation for salmon is very grave.

Let me start with the past, and first with the far past. We do not know whether the salmon was originally a freshwater fish that somehow realised that, if it could make the enormous transition from fresh to salt water, it had access to abundant food supplies; or if it was originally a marine species that found a safe spawning habitat in fresh water. Whichever it was, we have to recognise that to be born in fresh water and then to move into salt water is a huge change, almost like a human moving from Earth to Mars. But the salmon not only makes this change but then embarks on very long trans-oceanic migrations.

If you went just off the coast of Greenland in the summer months and dipped a net into the water you might find Russian salmon, Spanish salmon, Irish salmon, Scottish salmon, French salmon, Canadian salmon, American salmon, Norwegian salmon, and more. They will have all travelled thousands of kilometres to the great open-air restaurant around Greenland. But when it is time to go home they know whether they are Russian, Norwegian, Spanish or Canadian, and they head back to their country of origin. Not only that — they know whether they are from the rivers of the White Sea. This is a miracle of navigation that we do not fully understand. This miracle has been going on for possibly millions of years but certainly since the last Ice Age, 10,000 years ago. Since then the salmon have been in their present distribution and range.

Coming a little closer to the present, the Kola Peninsula and Karelia have always had strong salmon populations until the end of the last century. Now, the stocks seem to be in trouble; in some rivers they are gone. At the same time there has been insufficient provision for research and management and perhaps lack of will to enforce conservation measures. All these elements are within the control of Karelia and Russia and, given the political will, they can be put right or at least ameliorated and I will come back to this.

On the international scene, there have been in the last decade or so a number of important developments which should help Karelia to conserve and restore its salmon stocks. NASCO, the international, inter-governmental organization of which I am Secretary, was established in 1984. It immediately set to work to minimise interceptions by one country of another country's salmon. As you may know, Greenland was a significant interceptory state and at one stage in the 1970s took over 2,500 tonnes of salmon. Now the situation is very different; the Greenlandic quota this year is limited to that amount used for internal consumption in Greenland, which in 1999 amounted to a mere 20 tonnes. At the same time, partly for domestic reasons and partly as a result of international obligations in NASCO (part of the process of putting your own house in order before expecting others to make sacrifices) we have seen the closure of commercial fisheries in Canada and strict controls on recreational fisheries, the closure of the Norwegian drift net fishery and other strong measures in other countries. Following agreements in NASCO which reduced the quotas at Faroes, this fishery has also been closed for some years by private bodies which paid compensation to the fishermen not to take their quota. NASCO has also successfully stopped fishing for salmon on the high seas by Panamanian and Polish registered vessels. We have increased cooperation on surveillance. We are looking at the by-catch of salmon in large-scale pelagic fisheries. We have agreed new standards for reporting catches, we are taking measures to minimise unreported catches, particularly from illegal fishing, we have greatly improved the scientific basis for managing salmon, and coordinated and harmonised much of the reporting and statistical databases. Salmon abundance has not, however, improved and clearly there are many factors at work. Concern about declining catches is widespread. The total North Atlantic catch is only 1/5th of the level in the 1970s. Much reduction is due to management plans designed to reduce effort. But this cannot explain all of the reduction.

There are, moreover, quite new threats to wild salmon such as that from salmon aquaculture; these are genetic, parasite, disease, environmental and other adverse impacts. Similar threats arise from poorly planned introductions and transfers. We are working hard now to minimise these. At the same time it seems that there are changes in the ocean which are unfavourable to salmon and beyond our control. This means that we must re-double our conservation efforts. NASCO has tried to be a very open, transparent international organization and although all our members are governments, we have 26 Non-Government Organizations which are accredited to NASCO as observers. We value this cooperation. On the whole, they have been very supportive of, and helpful to, our work.

In short, I think you can proceed with your conservation and restoration programmes in the knowledge that your efforts will not be undermined by other countries on the high seas. Indeed, the international salmon community very much supports your efforts to protect the resource.

Certainly Mother Nature is not in a helpful mood. There may be global warming. The ocean conditions do not seem as favourable as they might be. So we must take tough measures and give the salmon every chance to recover so that we can get the benefits when conditions improve a little, as I suspect they might. There seems to be some evidence of improvement this year, at least for European stocks.

There are 2,000 river systems in the North Atlantic area which support, or are known to have supported, Atlantic salmon. About 90 of these rivers are in Russia. Of these 2,000 rivers, only about 100 are being monitored scientifically so as to provide assessments of stock status for use by the International Council for the Exploration of the Sea in providing advice to NASCO. For many rivers only catch data are available. Given that there is evidence of genetic differentiation between and within river systems, the Atlantic salmon might be considered a stock assessment biologist's nightmare.

Looking at the North Atlantic area as a whole, catches have declined from a peak of about 12,500 tonnes in the mid-1970s to less than 2,500 tonnes in the late 1990s. Catches have declined in all North Atlantic countries. A number of factors have contributed to this decline in catch, including reduced salmon abundance; greatly reduced fishing effort due to the introduction of restrictive management measures; buy-out and compensation programmes; and the impacts of salmon farming, which has increased from a production of less than 5,000 tonnes in 1980 to more than 600,000 tonnes in 1999. In the North Atlantic alone the salmon farming industry now produces about 300 times the harvest of the capture fisheries for salmon.

In addition to reported catches, catches may go unreported for a variety of reasons. Estimates suggest that unreported catches may be 40-50 % of the reported catch. Illegal fishing appears to be a particular problem in many countries.

Looking at fishery-independent information on stock status, a number of abundance indicators are available:

- Measures of juvenile abundance
- Measures of adult returns back to rivers
- Survival indices
- Attainment of conservation limits
- Modelled pre-fishery abundance

For rivers in the North-East Atlantic there has been a significant decrease in smolt counts over the last 10 years and, in about 2/3rds of the rivers, decreasing adult returns. There has been a significant decline in marine survival over the last 10 years. With regard to the attainment of conservation limits, 9 of the 16 rivers (5 of which are in Russia) showed a decreasing trend, while 7 showed no clear trend, but no river showed an increasing trend.

Finally, modelled estimates of pre-fishery abundance indicate that there has been a marked decline in abundance of both 1SW and 2SW European origin salmon, from around 7.5 million recruits in the early 1970s to about 3 million recruits in the late 1990s.

A fairly similar pattern applies in North America but here smolt production appears to have been at higher levels in the late 1990s; however, adult returns have been some of the worst seen in a 29-year period of record despite major reductions in exploitation. Marine survival rates have been low and approximately a quarter of the rivers assessed did not even achieve 50 % of their conservation limits. The situation is particularly bad in the Bay of Fundy and the Atlantic coast of Nova Scotia.

Thus the picture around the North Atlantic is one of declining abundance linked to poor marine survival associated with a changing ocean environment. This situation has been described by some as a salmon crisis. The epithet “lost at sea” seems appropriate! Populations at the southern limit of the range in USA, Portugal and Spain, and in the inner Bay of Fundy and elsewhere are facing extinction, and although there are some encouraging signs in improved returns to rivers in the North-East Atlantic this year, there are no grounds for complacency.

So you see that the situation is not good for all the North Atlantic stocks, though there may be signs of some recovery. In addition, here in Karelia you have the added danger of *Gyrodactylus salaris*. Taking all of this into account, the steps that come to mind to protect the wild salmon stocks in Karelia fall into a number of categories.

RESEARCH

When I came in 1994 I think we all agreed that more monitoring and research were needed. I want to congratulate you on significant progress made. Although information on catches is much better, more scientific assessment of the status of stocks can only bring benefits to management. If we are to make a good case to politicians and administrators for action, then we need adequate facts. Again I am not familiar with the procedures in Karelia that enable such funding to be raised, but it seems to me to be vital that the information basis on which we take management decisions needs significant support. I hope that this conference will be a first step towards more financial support both by government, universities and the private sector for scientific research which will lead to good scientific advice. In that regard, I think we need to see more exchange of expertise between Karelia and the rest of the North Atlantic nations, and I hope, too, that this conference might lead to new contacts.

MANAGEMENT OF THE STOCKS

Here I mean to include not just management of catches in rivers, etc., but the much wider aspects of managing the habitat of the wild salmon when there are many competing interests. Your concerns about abundance of multi-sea-winter salmon are shared internationally and very strong measures to control exploitation of these stocks are being introduced around the North Atlantic. Real sacrifices are required now if the salmon is to be protected.

There must be a much tougher regime for all, not just those who exploit the resource but developers, polluters, hydro-electricity providers, etc. The philosophy has to change from the present situation where the salmon interests almost have to prove that damage is being done. The situation should be reversed, according to the Precautionary Approach. No action should be taken which may further weaken salmon stocks in Karelia until it is shown, by those proposing the action, that it is safe to do so. We all need to change our philosophy, and we are committed to do so internationally. I believe the adoption of a Precautionary Approach by NASCO and its Contracting Parties, including the Russian Federation, could be of particular benefit here in Karelia, since it requires that priority be given to conserving the productive capacity of the resource. The Precautionary Approach requires that the absence of scientific advice should not be used as an excuse for not taking action. It requires that we avoid irreversible change and that we consider the rights of future generations.

In this regard the spread of the parasite *Gyrodactylus* is a major threat which could do irreversible damage. Here we must take exceptionally tough measures and I am very pleased to see the close cooperation between Norway and Russia on this issue. I must confess that in 1994 I was a bit pessimistic that the parasite would spread to other rivers in Russia. But thanks to hard work and close cooperation between Russia and Norway, it seems that the parasite has been contained.

POLITICS/PUBLICITY

Politics counts because it enables us to get support for what we know is right. This is mixed up with “Public Opinion” and “Publicity”, because we know that politicians like to do things that have public support. I suspect that we need to press politicians to take action to protect salmon stocks against all the other threats and pressures. In order to help them to do this, publicity is needed to convince the public of the need to protect the salmon. I gained the impression that there is an interest here in salmon. It is a subject that people care about. I do know that to have the wild salmon in your rivers and going about its migrations is a powerful symbol of well-being. Surely this interest can be harnessed. This work on the political and publicity aspects needs careful attention as it will help to make the raising of funds for research and better management easier.

INTERNATIONAL LINKS

NASCO would benefit from knowing more of your important scientific work here in Karelia. We should explore how we might improve this communication of scientific results both directly and through ICES. It may be interesting to see if the White Sea Commission could coordinate Russian views to be communicated to NASCO and its member Parties. I want here only to stress that there are many friends of the salmon out there in the rest of the Atlantic countries. I mentioned that NASCO itself has relations with 26 Non-Government Organizations (NGOs). I am sure many of these organizations will be willing and eager to share experiences with you. They develop proposals to be put to governments and others, and I believe that the experience and independence of NGOs is an essential asset in conservation work and they are very willing and very keen to exchange delegations. Let us use this and many other international links to cooperate and learn from each other.

RECREATIONAL FISHING

As you will know, nowadays the main economic benefits from wild salmon come from its recreational and sporting value rather than as a food fish, which the large salmon farming industry can supply. I know that there is much to do in terms of infrastructure, hotels, roads, etc., before we can get those economic benefits here in Karelia. However, I do think that this week we might lay down the foundations for this development. It will take time, but Karelia is a very beautiful area. It is relatively unknown to foreign tourists, and the combination of friendly people and a beautiful landscape, together with salmon fishing, could bring real economic benefits. However, it has to be handled very carefully so that local populations gain significant benefits.

CONCLUSIONS

The salmon has had a long and a proud history in Karelia and in other parts of Russia. It has brought sustenance and has meant survival to some of your ancestors. It has helped to feed families in difficult times in your history. It has brought economic benefits to small communities. It has brought pleasure to many non-fishermen who are intrigued by its migrations, its life-cycle, its determination. It is a symbol of pure water and a good environment. If the salmon are there - all is well. I believe it brings contentment to people who will never fish it. If the salmon is in Karelia rivers going about its migrations, then all is well with the world. People can sleep better!

We have a very heavy responsibility. We have an obligation to future generations to ensure that they have wild salmon populations in their rivers for them to admire and enjoy. If we are not very careful, we shall have the shame of being the generation that let this species slip away. Let there be no illusion; once we have lost it there will be little chance of getting it back. It will probably be irreversible. Yet look at the social satisfaction and the economic potential if it can be restored to abundance.

I have to be frank, I am not optimistic about how easy it will be. I do hope that this meeting here in Petrozavodsk this week might be the turning point; that this week there will be a new determination that there will be wild salmon in Karelia for your grandchildren and their grandchildren. It is us, the people in this room in this year, that can make the difference. Let us hope that when our descendants look back in, say, 200 years, and they look at the situation, they will say "They were there, they saw the need and they did the right thing".

MIGRATORY BEHAVIOR OF ATLANTIC SALMON AND SEA TROUT IN THE MIDDLE KUMIJOKI RIVER, SOUTHERN FINLAND (BASED ON DATA FROM BIOTELEMETRY TRACKING)

M.I. Bazarov & V.K. Golovanov

Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Science, 152742 Borok, Nekouz district, Yaroslavl Region. Tel. (08547)24042. E-mail bazarov@ibiw.yaroslavl.ru

As the flow in the majority of Finland's spawning rivers is regulated by dams, the populations of anadromous fishes are maintained mainly by releasing artificially reproduced young fish into the lower reaches of the rivers. At the same time, there exist potential spawning grounds for salmonid fish in the regulated parts of the rivers.

In the past, the Kumijoki river served as a breeding area for many anadromous fish species (salmon, sea trout, whitefish). The natural populations of these species disappeared following flow regulation and water pollution in this river. Since the 1980s, intensive artificial reproduction and juvenile fish stocking into the river's estuary have created a basis for a successful coastal fishery (Saura 1989; Saura, Mikkola 1990). Yet, the recovery of natural reproduction of anadromous fish did not occur, as the dams blocked the spawning migration. Transporting migrating spawners of valuable fish species from tail-waters of the hydroelectric power stations may ensure natural spawning at the remaining spawning grounds, yielding viable young fish.

In order to determine the suitability of the remaining spawning grounds in the Kumijoki river basin (Fig. 1) for salmon and sea trout. A study of their behaviour during the spawning migration was conducted in the autumn of 1992 and 1993 using ultrasonic biotelemetry. This work was conducted with the assistance of Finnish colleagues from the Game and Fishery Research Institute (Helsinki) and the Kymi Division of the Fishery Department of Finland: A. Niemi, A. Phriman, P. Paivarinta, P. Vaaranen, and also with active participation of L.K. Malinin and V.D. Linnik – research fellows of the Institute for Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Science (RAS).

Hatchery-reared adult salmon and sea trout arriving in the tail-waters of the Ahvenkoski (1992) and Koivokoski dams (1993), were captured and then released at different distances above the dam (in areas with different hydrological regimes). In total, 41 individuals were tagged with ultrasonic transmitters of APM-30-15-1 and APM-50-15-1 models (Saranchov 1984), including 27 Atlantic salmon (15 in 1992, 12 in 1993) and 14 sea trout (9 in 1992, 5 in 1993).

The ultrasonic transmitters were attached externally and dorso-laterally (to the basal part of the dorsal fin), according to the procedure, described by Gray & Haynes (1979). Before tagging, the fish were anaesthetised using MS-222 solution (1992). In 1993, the solution of benzocainum was used as the anaesthetic for two salmon but the rest of the fish were tagged without anaesthesia, following the guidelines of Mohus & Holland (1983). Tagging was conducted in continuously aerated water. The fish were blindfolded and covered with a dense cloth. Tagged fish were tracked using original instruments by two methods: triangulation and zoom-in, both from motor-boats and from the shore. One of the boats was used for daily monitoring of the last registration localities. Sometimes, when the tagged fish showed an increased swimming activity, they were tracked closely, with registration of their location every 10-20 minutes. Over the period of the investigations, the water temperature in the river decreased from 16.0° C to 12.6°C. The water flow rate (measured using the current meter) ranged from 20 to 156 cm/sec in different parts of the study area. The data were plotted on the tablet maps (1:10000) used for subsequent calculation of movement speed and direction.

The dependence of the speed and direction of swimming in the tagged fish on their sex, length and duration of observations, as well as the time elapsed between observations were estimated using two methods. First, the Kruskal-Wallis test was applied as a nonparametric analogue of unidimensional analysis. Second, Spearman's rank correlation coefficient was calculated to estimate the relationships between the travelling speeds, biological characteristics of the tagged fish, etc. As the actual swimming speeds of the tagged fish are difficult to estimate, we mainly used the rate of their movement relative to some reference points along the shoreline. Naturally, the actual swimming speeds of the tagged fish were higher, than those relative to the shoreline, because the flow rate was added to the fish swimming speed proper. The Mann-Whitney test (U test) was used to evaluate the significance of differences in the swimming speeds.

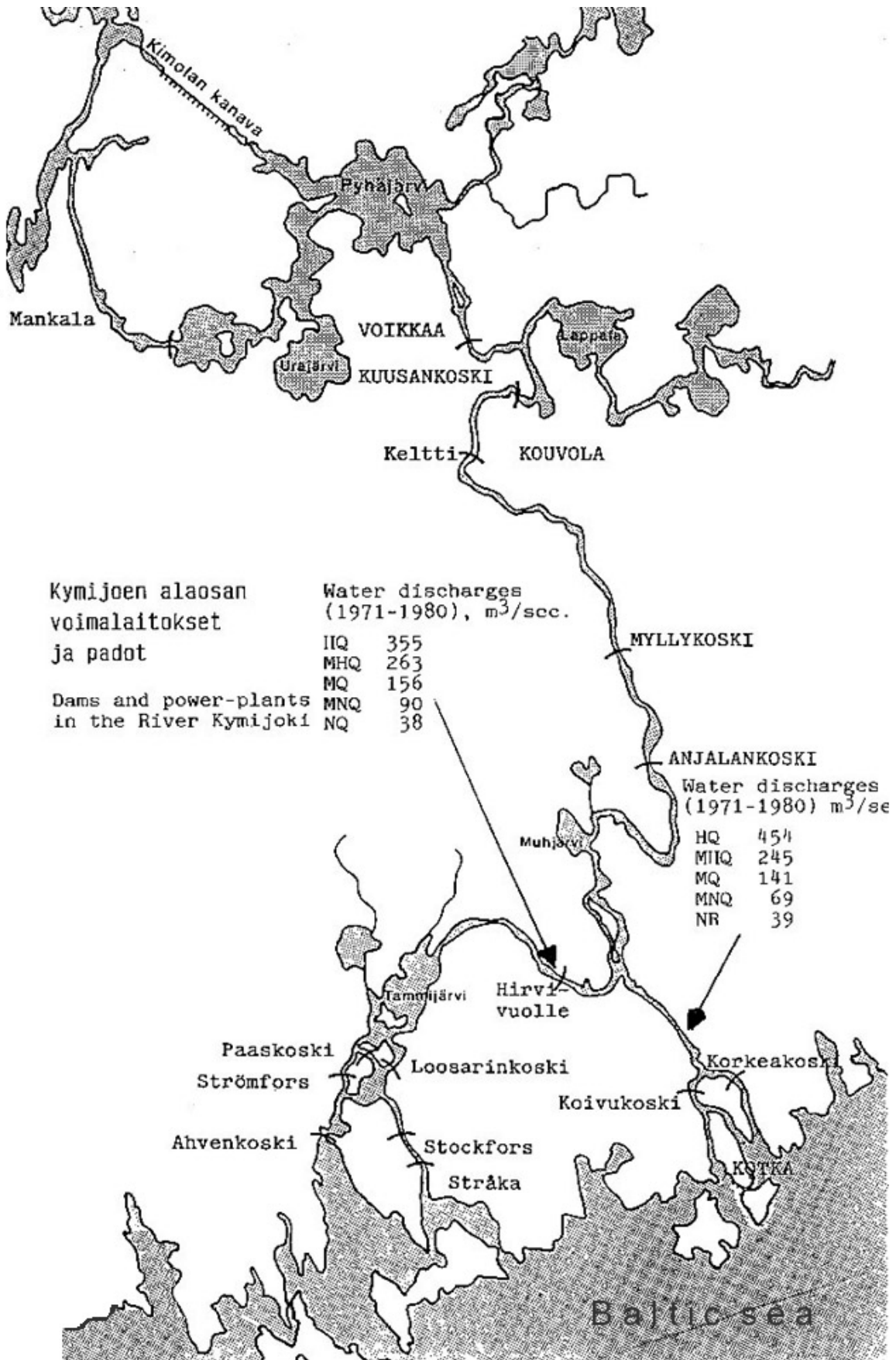


Fig. 1. Schematic map of the Kymijoki River. Study areas are indicated

Analysis of the swimming speeds began with determining the statistical distribution of the parameters investigated. Depending on the distribution type, the statistical procedures most appropriate for data analysis were selected. Thus, when the distribution of the variables differed significantly from the normal distribution law, nonparametric methods were applied. E.g., the median, lower and upper quartiles were used to characterise the swimming speed; multiple box-and-whisker plots were used to characterise changes in the swimming speed on different days (Tukey 1977), and the median (horizontal line in a box), quartiles (box borders), range (vertical lines), and flagged data (situated more than 1.5 interquartile intervals from the median) were determined for each sub-group.

A comparison of the data on fish release in three different areas (both in 1992 and in 1993) has shown that the upper pool of the fish ladder is the least suitable place for the release. The release of tagged fish into the upper pool resulted in considerable energy losses as the fish had to overcome the current in the fish ladder. This hindered the recovery from the stress caused by tagging and handling. Of the two individuals (salmon and trout) released in the upper pool of the fish ladder, the large male salmon left the upper pool and entered the forebay after the flow rate in the fish ladder had been reduced and after 20 minutes already had been carried by the stream through the dam, while the trout died. This example shows that releasing tagged specimens into the fish ladder pools with high flow rates is undesirable, even for strong-swimmers such as salmon and trout.

Much more favourable conditions, ensuring rest for tagged individuals immediately after release, were observed in two other release locations, situated 50 m and 700 m upstream of the check dam of the Koivokoski power plant, where the flow rate did not exceed 30 cm/sec. Tagged fish released in these locations demonstrated the type of behaviour we commonly observed in salmon: slow downstream movement immediately after the release with subsequent searching movements or several hours of rest in the release area.

Typical behavioural stereotypes of the tagged fish are shown in Fig. 2. Fish with different rheoreaction (rheotaxis modes) accounted for different proportions of the sample (Table 1).

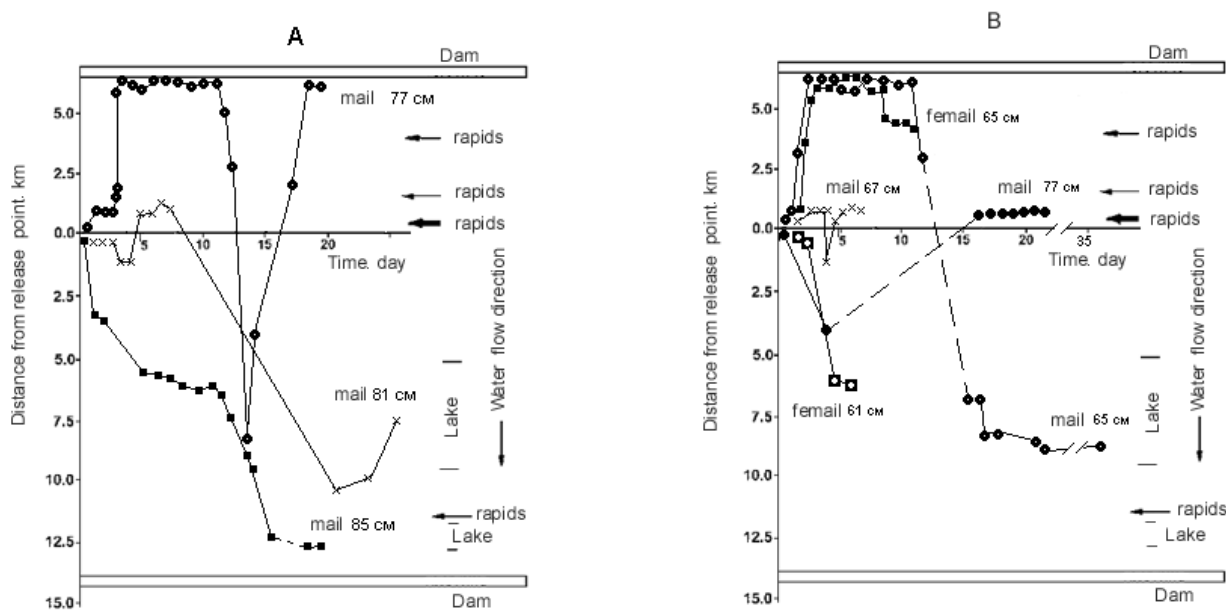


Fig. 2. Schematic maps showing the movements of tagged salmon (A) and sea trout (B) upon transportation and release downstream of the Ahvenkoski dam in 1992

Table 1.
Number of tagged fish with different rheoreaction (rheotaxis modes) for all the period of investigation

Rheoreaction type (rheotaxis mode)	Salmon		Trout	
	Males	Females	Males	Females
Positive	6	1	2	3
Indefinite	7	3	4	3
Negative	7	2	2	2
Total	20	6	8	8

Approximately 1/3 of the salmon were positively rheotactic. This group included 4 males. Once released, the fish drifted downstream for a short while, then remained in the same location for several hours before ascending the river either on the day of release or by the end of the next day. Salmon in the first group clearly tended to move more actively at dusk and at night.

Small-scale searching movements close to the release point prevailed in the behaviour of the second group of salmon. The fish demonstrated both relatively fast downstream movement followed by a prolonged stay in the forebay, and searching movements of varying scale in the release area, with a tendency toward downstream movement. Thus, salmon of the second group also exhibited quite a wide spectrum of movement patterns.

The behaviour of salmon from the third group was more stereotyped: they moved passively downstream. The first individual descended through the dam soon after leaving the upper pool of the fish ladder near the check dam, and the second fish did so – on the third day after release.

Tagged trout were positively rheotactic. The fish ascended the river within 1-2 days after release. No obvious searching movements were noted. The trout migrated upstream both in the dark and during daylight. A female trout from the second group drifted downstream to the dam of the Koivokoski hydropower plant in the first few hours after release and stayed near the dam for 10 days.

Variational series of the swimming speeds both for the first two groups of salmon and for the first group of trout had a pronounced asymmetry and kurtosis. We have noticed that the salmon and trout actively migrating upstream showed a slightly different pattern of swimming speed variations. The proportion of high swimming speeds was greater for the sea trout than for salmon. The statistical parameters of the swimming speeds of the tagged fish are shown in the Table 2.

Table 2.
Statistical characteristics of the tagged fish movements in 1992-1993

Parameter	Salmon			Trout		
1992						
Groups	1	2	3	1	2	3
N	29	51	71	47	14	18
Median swimming						
Speed, cm/sec	0.77	1.11	0.87	0.74	0.49	0.04
Asymmetry	2.44	2.81	5.09	1.93	2.26	3.75
Standardised						
Asymmetry	5.36	8.19	20.31	5.41	3.45	6.50
Kurtosis	5.92	8.80	39.58	2.58	4.43	14.96
Standardised						
Kurtosis	6.50	12.82	68.09	3.61	3.39	12.95
1993						
Group	1	2		1		
N	130	247		84		
Median swimming						
Speed, cm/sec	0.61	0		10.47		
Asymmetry	2.57	10.61		2.24		
Standardised						
Asymmetry	11.96	68.06		8.36		
Kurtosis	6.98	135.63		7.09		
Standardised						
Kurtosis	16.26	435.11		13.27		

The swimming speed histograms for the tagged salmon are significantly different from the normal distribution. A comparison of the tagged fish swimming speeds in 1992 and 1993 has demonstrated that the swimming speeds of salmon within the first group did not differ significantly ($U=1.67$, $P<0.1$), the swimming speeds of salmon from the second group were significantly higher in 1992 than in 1993 ($U=4.38$, $P<0.00001$), whereas for trout from the first group, the swimming speeds in 1992 were significantly lower ($U=2.97$, $P<0.003$).

The above values of the swimming speeds were calculated for the whole study period, i.e. including also data from the time when the fish undertook no active movements, resting after struggling through the rapids, or staying close to the dam in the tail-waters of the Ahvenkoski hydropower plant. To avoid the distorting effect of these readings, we made an attempt to estimate the greatest possible speeds of the tagged fish migration at the beginning of their upstream movement (Table 3).

Table 3.
Swimming speeds of salmon and trout from the first group at the onset of upstream movement

Species	Number of fish	Distance covered, km	Duration, days	Progress rate, km/day
Salmon	1	2.12	0.41	5.16
	3	15.85	3.07	5.16
	6	13.70	1.15	11.92
	12	1.55	0.60	2.56
Trout	1	7.00	0.71	9.88
	2	6.96	0.71	9.83
	3	10.30	0.75	13.73

The swimming speed values at the onset of migration in this study differ considerably from those reported for salmon from a natural population in the Scottish River Dee. Salmon from this population (Hawkins, Smith 1986) had a higher rate of upstream movement (1.68-21.99 km/day vs. 9.49 km/day in our study) and a longer period of rapid upstream movement (0.84-17.11 days vs. 69 days in our study) than our tagged fish. According to these authors, virtually all transmitter-bearing fish (10 salmon individuals) quickly passed the estuary and the lower part of the river, whereupon their movement slowed down. In comparison with our data, the patterns of upstream movement of the fish described by Hawkins & Smith (1986) were far more uniform.

According to our observations (Kruskal-Wallis test), the swimming speed of salmon from the first group depended on the duration of tracking and direction of movement. For the second group of salmon a correlation was detected between the swimming speeds and the fish length, locating period and direction of movements (Table 4).

Table 4.
Kruskal-Wallis test for the swimming speeds of tagged fishes depending on their biological characteristics, tracking duration, time elapsed between observations and direction of movements

Species	Group	Kruskal-Wallis tests				
		Sex	Length	Duration of tracking, days	Time elapsed between observations	Direction of fish movements
Salmon	1	-	3.63NS	23.43	65.78NS	90.94**
	2	0.35NS	25.47**	18.18NS	134.80**	190.41**
Sea trout	1	2.64NS	3.23NS	39.83**	63.05*	39.78**

NS – not significant; * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$

The results of correlation analysis indicate that the speed of fish movement relative to the shoreline for all studied groups reliably correlates with the time elapsed between the registration of the fish location and with the direction of movement (Table 5).

The swimming speed of fish from the group showing no positive rheotaxis also negatively correlated with the duration of observations, i.e. their swimming speed decreased during the period of monitoring. It is necessary to note that a negative correlation between the swimming speed and the time elapsed between observations was characteristic of both salmon groups and of the positively rheotactic trout (i.e. the highest calculated swimming speeds were recorded when the time periods between registrations of the fish location were the smallest). Salmon and trout with an explicitly positive rheotaxis mode displayed the same kind of relationship between the swimming speed and some parameters: negative correlation with the time between observations and positive correlation with the direction of movement. In other words, the speed of fish movement relative to the shoreline was higher when they were moving upstream than during the downstream drift. For both groups of salmon a significant negative correlation was detected between the swimming speed and the duration of observations. A similar dependence was found in salmon from the River Penobscot (Power, McCleave 1980). Apparently, this is a manifestation of the general tendency to slow down when approaching the spawning grounds among migrating anadromous fish spawners.

Table 5.

Spearman's rank correlation coefficients between the swimming direction and speed, biological features, duration of observations and time elapsed between observations

Species	Parameter	Sex	Length	Duration of tracking, days	Time elapsed between observations	Direction of fish movement	Swimming speed
Salmon 1 N=130	Direction	-	0.05NS	0.27**	0.13NS	1.00**	0.18*
	Swimming speed		-0.10NS	-0.05NS	-0.22**	0.18*	1.00**
Salmon 2 N=247	Direction	0.02NS	-0.01NS	-0.00NS	0.01NS	1.00**	-0.28**
	Swimming speed	0.04NS	0.01NS	-0.14*	-0.15*	-0.28**	1.00*
Sea trout1 N=84	Direction	-0.04NS	-0.10NS	0.16NS	-0.23*	1.00**	0.56**
	Swimming speed	-0.18NS	0.11NS	-0.21NS	-0.63**	0.56**	1.00**

The significance of Spearman's correlation coefficients as in Table 4.

It is interesting to compare the direction of fish movement in different groups over the tracking period. In the first group of salmon and trout, upstream movements and halts were slightly prevalent at the onset of observations, whereas by the end of the survey, upstream and downstream movements ceased, the fish preferring to stay in a particular site. For salmon of the second group, upstream and downstream movements and halts were equiprobable throughout the period of observations.

The high variety of spatial movement patterns in mature hatchery-reared salmon is most probably due to the fact that the orientation mechanisms of introduced fish are poorly adapted to the conditions in the specific watercourse. This assumption is corroborated by data from Power & McCleave (1980), who studied the movements of mature Atlantic salmon introduced at the smolt stage into various parts of the Penobscot River (Maine, USA). Upstream movements of the fish often alternated with frequent and prolonged stops and downstream drifts. Some of the fish demonstrated no positive rheotaxis. The movement patterns in this study were as diverse as those of salmon from Kymijoki in our survey. High variability of the migratory behaviour of hatchery-reared salmon spawners is evidenced by data from the tracking of salmon movements in the Penobscot River. Twenty individuals tagged by radio-transmitters passed through the fish ladders in the headwaters and then drifted downstream through the dams, and only 4 individuals did not descend from the headwaters (Power, McCleave, 1980). Thus, behavioural stereotypes of hatchery-reared mature salmon are very unstable, the probability component playing a significant role. It is noteworthy that trout spawners tagged in our studies displayed a considerably steadier stereotype of migratory behaviour than salmon. This is especially surprising, as salmon smolts were introduced into the Kumijoki river system both in its middle and lower parts, whereas trout smolts were released in the estuaries.

Migrating anadromous spawners from wild migrating populations usually exhibited fixed stereotypes of migratory behaviour – determined movement toward the spawning grounds without wandering (Hawkins, Smith 1986; Heggberget 1988). Heggberget (1988) also noted essential differences in the behaviour of wild and farmed Atlantic. Both wild and farmed spawners appeared near the estuary of the spawning river simultaneously, but wild fish entered the river earlier and left later than farmed fish. The latter were moving more actively, more heavily injured in the river, and 13.5% of females and 36.7% of males left for the sea without spawning. All wild females and 96.2% of males spawned in the river (Johnson et al. 1990).

The reported data helped reveal some important aspects of the migratory behaviour of hatchery-reared fish released as juveniles in the upper part of the river estuary. After foraging in the sea, mature fish returned to the upper part of the estuary. When transported into the waters upstream of the dam, i.e. the unfamiliar river stretch, the mature fish demonstrated quite diverse behavioural patterns. Three groups of individuals with different behavioural stereotypes were distinguished among the tagged salmon and trout. The first group comprises fish actively responding to the stream and tending to move upstream until they reach an insurmountable obstacle. Some of the fish stayed near the obstacle; one individual drifted passively downstream to return upstream to the dam again. Fish of the second group were making searching movements up and down the stream. The third group were negatively rheotactic fish, which were usually carried downstream by the current. The variability of swimming speeds was different for the salmon and sea trout that were actively migrating against the current – the proportion of high swimming speeds was lower in salmon than in trout.

Thus, behavioural stereotypes of hatchery-reared mature salmon are very unstable, the probability component playing a significant role. It is noteworthy that trout spawners tagged in our studies displayed a considerably steadier stereotype of migratory behaviour than salmon. As mentioned above, this is especially surprising given that salmon smolts were released both in the middle and lower parts of the Kumijoki river system, whereas trout smolts were stocked into the estuaries.

Analysing our own data and that in the literature, we have found that the swimming speed at the onset of the spawning migration of hatchery-reared salmonids differed significantly from those of individuals from natural populations. Upstream movement patterns in fish from natural populations are more uniform than those recorded in our surveys. The high variety of spatial movement patterns in mature hatchery-reared salmon is most probably due to the fact that the orientation mechanisms of introduced fish are poorly adapted to the conditions in the specific watercourse.

The newly obtained data are of incontestable significance for fisheries purposes and of interest for assessing the adaptive capacities of both farmed and wild salmon. In attempts to reintroduce salmon into their former habitats, the first two groups of fish may constitute the core of the spawning population. The share of mature fish actively searching for spawning grounds can be increased by making mass releases of conspecific salmon juveniles into the rivers where re-introduction is carried out.

REFERENCES

- Gray R.H.**, Haynes J.M. Spawning migration of adult chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) carrying external and internal radio transmitters // J. Fish. Res. Bd. Can. 1979. V.36, N 9. P. 1060-1064.
- Hawkins A.D.**, Smith G.W. Radio-tracking observations on Atlantic salmon ascending the Aberdeen shire Dee. Dept. of Agriculture and Fisheries for Scotland, Marine Laboratory, Aberdeen. 1986. Scottish Fish. Res. Report. N 36. 24 p.
- Heggberget T.G.**, Hansen L.P., Neesje T.F. Within-river spawning migration of adult Atlantic salmon (*Salmo salar*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1988. V. 45. P. 1691-1698.
- Johnson B.**, Johnson N., Hansen L.P. Does juvenile experience affect migration and spawning of adult Atlantic salmon // Behav. Ecol. Sociobiol. 1990. V. 26, N 4. P. 225-230.
- Mohus I.**, Holand B. Fish telemetry manual. SINTEF Rep. 1983. N 48. Trondheim, Norway. 107 p.
- Power J.H.**, McCleave J.D. Riverine movements of hatchery-reared Atlantic salmon (*Salmo salar*) upon return as adults // Env. Biol. Fish. 1980. V. 5, N 1. P. 3-13.
- Saranchov S.I.** Application of biotelemetry techniques in fisheries investigations // Summary inform. Fisheries (ZNIITEIRH). N 1. Moscow. 1984. 76 p.
- Saura A.** Fry and parr releases of Neva salmon and parr biology in the Vantaanjoki and Kumijoki rivers. Manuscript, 1989. 8 p.
- Saura A.**, Mikkola Y. 1990. Iohen ja meritaiment palavittamines Vantaanjokeen ja Kumijokeen // Suomen kalatalous. N 56. P.49-56.
- Tukey J.W.** 1977. Exploratory Data Analysis. Reading, Mass: Addison-Wesley.

DESCRIPTION, SURVIVAL RATE AND FORECASTS OF THE NUMBERS OF THE LANDLOCKED SALMON IN THE SHUYA RIVER (ONEGO LAKE BASIN)

R.V. Gaida, I.L. Shchurov & V.A. Shirokov

Northern Fisheries Research Institute,
Petrozavodsk State University, Varkausa emb, 3 Petrozavodsk, Russia

INTRODUCTION

In view of the decline of landlocked salmon populations in all rivers of Karelia, the question arises as to appropriate ways to sustainably manage salmon stocks in the rivers still supporting large fish populations. One such rivers in Karelia is Shuya (with its tributary Syapsya), which empties into Lake Onego.

The study of the factors responsible for the abundance of the future generation is of great practical importance. The size of the future Atlantic salmon generation depends firstly on its living conditions at the early development stages and on environmental factors, especially during the first year of life in the river (Azbelev 1960; Valetov 1999; Lishev, Rimsh 1961; Mitans 1980; Shustov 1983; Yakovenko 1976).

MATERIAL AND METHODS

Juvenile salmon were caught by electrofishing in the spawning-breeding grounds (SBG) of the Shuya River from the autumn of 1999 till the autumn of 2000. Sampling sites in SBG were chosen so as to provide information about the density of juveniles throughout the rapid, rather than in typical habitats only. In all, 200 specimens of juveniles of different ages were treated. Live fish were measured and weighed following standard techniques (Pravdin 1966), whereupon juvenile salmon were released back into the river. Juvenile density in SBG was calculated by the method of Zippin (1956).

Catch dynamics

Salmon from Shuya formed the most numerous stock in Lake Onego, contributing up to 75% of the total catches in the lake (Kostylev 1974, Ryzhkov, Kostylev 1984). The catches had been stable until 1960, and were continually decreasing thereafter (Smirmov 1971). In 1993, salmon harvesting was stopped, and in 1994 a fish-counting fence (FCF) was erected to control fish numbers. The brood stock was then estimated at 2,000-2,500 spawners (Valeto et al. 1995). Data on the catches of the Shuya salmon for a number of years are shown in Fig. 1.

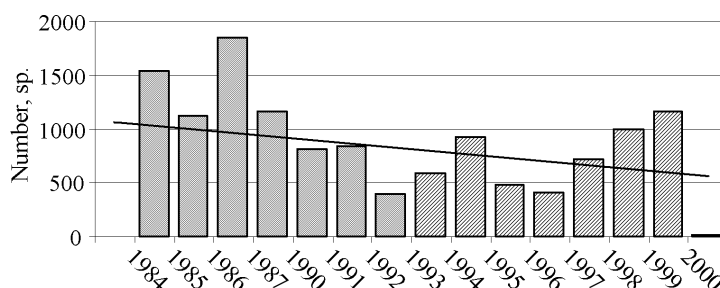


Fig. 1. Note: From 1994 on, the number of spawners is given according to data from the FCF

One can see that the adult escapement is far from stability, and exhibits a continuous downward tendency. The reasons for that are commonly known and typical for practically every population of the Atlantic salmon in Northwest Russia. By our estimates (Gaida et al. 2000), 70-80% of spawners registered at the FCF only, are harvested from the river. It should be noted that in 2000, the FCF registered the lowest number of spawners ever – only 9(!) specimens. Two causes are most probable. The first one is the dramatically low number of juveniles recorded at the main river

rapids in 1994 (Valetov et al. 1995). This is the generation that had to form the basis of the spawning stock for 2000. The other possible cause is the steeply increased illegal fishery (poaching) of lake-feeding salmon in Lake Onego, which amounted to 100 ton in 1999.

Characteristics of juvenile salmon

Problems of organism survival are of particular practical importance, but they are also a matter of considerable scientific interest, as they are connected with the issues of the population size dynamics, ontogenetic variability and the natural mechanisms of controlling the population size. Our team were the first to gain data on the size/age variability of younger juvenile salmon from some rivers flowing to Lake Onego (Shuya & tributaries, Vodla & tributaries, Pyalma). Much of our attention was devoted to the variability of the main parameter in juveniles (size, weight, age) as they were the key to their subsequent survival. The data on juvenile salmon from the Shuya River are given in the table.

Table
Characteristics of juvenile salmon from the main rapids of the Shuya River

1999				2000			
Vidany							
	<i>AB, cm</i>	<i>VC, %</i>	<i>weight, g</i>	<i>VC, %</i>	<i>AB, cm</i>	<i>VC, %</i>	<i>weight, g</i>
0+	6.52±0.17	10	2.5±0.1	31	7.52±0.09	8	2.75±0.2
1+	11.43±0.58	7,35	12.75±1.0	22	11.06±0.8	21	11.44±2.67
Besovets							
0+	6.78±0.48	10	2.86±0.3	29	8.02±0.12	3.5	3.5±0.34
1+	—	—	—	—	—	—	—
Nizhniy Besovets							
0+	6.52±0.42	11	2.55±0.21	27	7.53±0.22	3.6	2.16±0.17
1+	11.2±1.36	14	12.21±1.93	35	—	—	—

As one can see from the table, the variability coefficient (VC) for the weight was greater than for the size. This is typical of salmon from other rivers as well (Kazakov 1987; Lishev, Mitans 1974; Melnikova 1970; Studenov et al. 2000). Furthermore, variability coefficients for the parameters of juveniles were greater in 1999 than in 2000. A possible explanation is the bad hydrometeorological conditions in rivers in 1999 (very low water level and high water temperatures in summer). Increasing growth variability is evidence of unfavorable living conditions for the population (Lishev, Rimsh 1961), which would inevitably affect the productivity of the respective generation. Analysis of scales and size/weight characteristics has revealed considerable retardation of growth in all juvenile age groups, especially those of 1999. Inhibited growth has an adverse effect on subsequent survival, especially in summer (Cunjak 1998). Some authors believe that the mortality of juvenile Atlantic salmon below a certain size threshold (70-72 mm of length, according to Smith) increases considerably in winter (Myers et al. 1986). Interestingly, yearlings (1+) from the sample of 2000 were smaller than those caught in 1999, growth inhibition in the previous year probably telling considerably on the rest of the ontogenesis. We calculated the number of 1+ individuals in the autumn catches from the control sites, which allowed an estimate of the survival rate for the autumn young-of-the-year (0+) (Fig. 2).

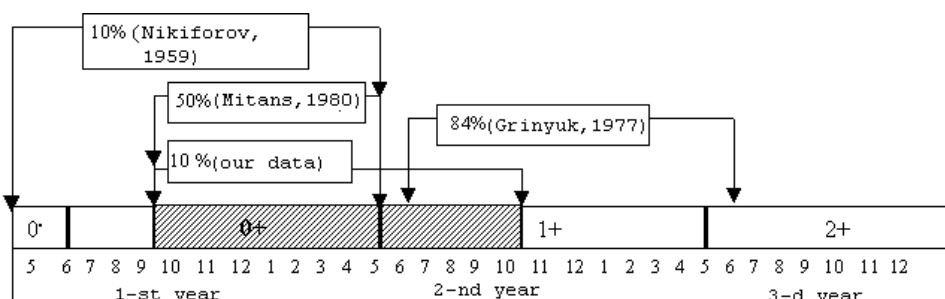


Fig.2. Survival rates of the Atlantic salmon at various developmental stages

The greatest juvenile survival rate was reported for the Vidany rapid – about 25%, which is far less than the rate reported by other authors for a number of rivers in the Baltic region – 50% over winter (Mitans 1980), in the Northern Ladoga region – 60% over winter (Valetov 1999). The survival rate at other rapids proved to be even lower: Besovets rapid – about 5%, Nizhniy Besovets rapid – about 10%. Such a remarkable difference between the values should, in

our opinion, be attributed to the characteristics of the rapids themselves, as juvenile salmon habitats. The Vidany rapid is the deepest of the three; probably least affected by winter freezing and the longest one (5.5 km), giving juveniles a better chance to find suitable wintering grounds (boulders, coarse pebbles etc.). When these are lacking, juveniles migrate to pools and deeps (Veselov, Shustov. 1991), where they make prey for big fish (e.g., anadromous Shuya burbot wintering in the pools). Furthermore, juvenile Atlantic salmon do not even approach the dominant position in the fish cenosis structure (Fig. 3).

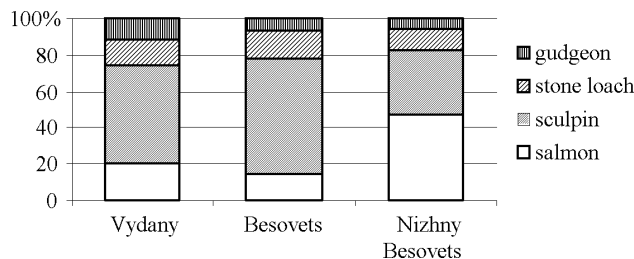


Fig. 3. Fish cenosis structure

In practically all the rapids, the bullhead was the leader as regards both relative and absolute numbers in 1999 and 2000 samples. It was especially abundant at the rapids in 2000. We did not specifically investigate the effect of other fish species on the survival rate of juvenile salmon, but some data (Novoselov et al. 2000) point to a considerable degree of similarity in the diet (82.2%) of juvenile salmon and the bullhead. Moreover, the species use similar biotopes as the wintering grounds, and this may well tell on the over-winter survival of salmon, as they prefer to stay alone in the shelter under rocks (Cunjak 1988). Thus, we must admit that the bullhead threatens the life of juvenile salmon in the river (Studenov, Novoselov 2000).

RESULTS AND DISCUSSION

Analysis of the size/age variability of juvenile fish may serve as a good indicator of the status of the population in the river, the size being more demonstrative of the overall condition. The weight of juveniles is more variable and can only be used to evaluate current condition. When further data are gathered, it will be possible to evaluate the population status using specific hydroclimatic data, and to create a mathematical prognostic model.

Apparently, if we assume that the average survival rate for the young-of-the-year in the river at large is about 10%, this rate would be typical of more northern salmon populations. The summer period was not included in the part of the ontogenesis covered by the survey. In this period, juvenile mortality may be high, because of the transition to exogenous feeding and growing competition for the territory. On the other hand, the mortality of overwintered juveniles in the spring-summer period is far lower: no more than 15% of the yearly total (Grinyuk 1977; Smirnov 1971). Thus, the mortality rates we discovered in our surveys should, in fact, be interpreted as wintertime mortality. Analysing the size variability series for yearlings (Fig. 4) in 1999 and 2000, we note a considerable increase in the proportion of large individuals in 2000 as compared with 1999.

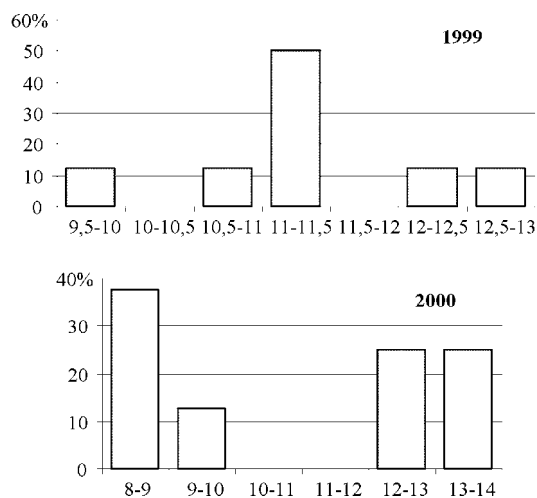


Fig. 4. Size variability series of the Shuya salmon aged 1+ in 1999 and 2000.
Note: X axis – size (AB, cm); Y axis – per cent in the sample

We regard this fact as a supporting evidence for the assumption that a significant part of small young of the year 1999, which were not ready for the winter, died out. Large specimens that survived made up about 50% of the large yearlings of 2000 (12-14 cm). In 1999, the corresponding age group accounted for as little as about 12.5%, and a modal group with a size of about 11-11.5 cm was clearly distinguished. The same situation was described in detail for rivers of the Baltic region (Lishev, Rimsh 1961). Although a great part of the young of the year was lost during the winter, the eventual effect on the total reproductive function of the Shuya salmon population in general would be insignificant. According to our estimates, 1 ha of SBG will yield at least 15 adults. This is, however, some 3-5 individuals per 1 ha of SBG less (Smirnov 1971) than is common for landlocked salmon populations. As a whole, losses to unfavourable climatic factors only will be about 300-350 spawners. The general points to be stressed when analysing the situation at the Shuya River are the following:

- At present, effective spawning takes place only at 3 main rapids. We have estimated that 80% of all adults entering the river spawn at the Vidany rapid. The rest spawn at the Besovets (about 10%) or the Nizhniy Besovets rapid (about 5%). Few spawners use other rapids: Kindasovo, Kutizhma, Yumanishki, Tolli, although they constitute a significant part of the river's spawning and breeding capacities (Shchurov et al. 2000). We noted high juvenile densities in the Syapsya River in 2000, especially at the Krakulsky rapid (about 50 ind. per 100 m²), but because untagged yearlings were from time to time released into Syapsya to continue growth, we could not be sure about the origin (hatchery or wild) of the juveniles.
- Termination of commercial harvesting did not lead to an increase in the brood stock size; in fact, commercial fisheries have been replaced by poaching, in which about 80-90%, i.e. at least 1,500 spawners are harvested annually.
- Owing to a heterogeneous structure of the stock, the reproductive function of the population has not so far been significantly impaired. Salmon reproduction coefficient in Shuya is fairly high, reaching about 1/6 or 1/8, i.e. much greater than for a number of northern populations (Azbelev 1960), and close to that of salmon from Baltic rivers (e.g., the Salace River), where the ratio is 1/5, harvests in marine fisheries not taken into account (Mitans 1975). We believe such high values to be due to a number of favourable factors and specific characteristics of the stock structure, to wit: the absence of natural enemies during the foraging period (including foreign fisheries). According to Grinyuk (1977), in the Ponoï river sea mammals consume at least 15-20% of the Ponoï River brood stock.
- The prevalence of females (80%) in the brood stock, ensuring a higher reproduction coefficient per spawner. There is, as yet, no proof that the winter form is present in the Shuya salmon population.
- The absence of an abrupt transition from fresh to salt water, apparently allowing for an easier adaptation to a new mode of life. In the very first summer, smolts actively spread throughout Lake Onego without a delay in the river estuary, in contrast to the anadromous juvenile Atlantic salmon. Hence, the survival over the foraging period and, consequently, both the overall survival rate and the reproduction coefficient of the landlocked salmon would be much higher than those of the anadromous salmon. The stocking of two-years-old landlocked salmon into Lake Vettern (Sweden) has been reported to yield a recovery of nearly 28-38% (Smirnov 1979). We can thus expect the survival rates of wild landlocked salmon smolts to be even greater.

Nevertheless, artificial reproduction is essential to maintaining the abundance, although neither enlargement of introduction volumes, nor improvement of the stocking material can amend the situation. One of the main causes is the increased uncontrolled fishing of immature salmon in Lake Onego and of spawners in the river.

The outline of the structure of the Shuya salmon population would appear as follows. Natural reproduction contributes 50% of the total stock at most, i.e. no more than 800-1000 spawners. These figures are based on the counts of juveniles of different age. Given that 50-60% of the brood stock is hatchery-reared fish, the total number of spawners would be about 1,500-2,000 (up to 2,500 in some years), which is in conformity with the number of spawners registered at the FCF.

CONCLUSIONS

1. The size/age parameters of juvenile landlocked salmon are variable, depending on the conditions during the first-second years of life in the river. We can judge this by the length attained by autumn. Considerable variability of the features, especially length ($VC \geq 10\%$) is a good indicator of the detrimental environmental impact on the population. This should be taken into consideration in further calculations of the size of the future generation.
2. Annual monitoring of the numbers and condition of juveniles at the main rapids of the spawning rivers can be used as the basis for forecasting the size of the future generation, especially when the brood stock is under a heavy pressure of uncontrolled fishing, and determining the approximate scope of the fishing.
3. An important constituent of forecasting the numbers is investigations into the survival rates of juveniles, especially during the first year of life in the river. It is then that the size of the future generation is predetermined and with the number of spawning migrants within its current limits, it is not decisive for the size of the future generation. We should also continue to study the natural spawning performance and the survival rates of salmon in the lake, as it determines the accuracy of the forecasts.

4. Natural reproduction of landlocked salmon in the Shuya River and in other Lake Onego influents is now in a depressed status. Preservation of the natural reproduction pool requires practical fish protection measures and the construction of a new fish farm; otherwise artificial reproduction of the salmon would be also threatened, as it is based on spawners taken from the river.

REFERENCES

- Азбелев В.В. 1960. Материалы по биологии семги Кольского полуострова и ее выживаемости // Тр. ПИНРО. Вып. 12. С. 5-70.
- Валетов В.А. 1999. Лосось Ладожского озера (биология, воспроизводство). Петрозаводск. 90 с.
- Валетов В.А., Веденеев В.П., Михайленко В.Г., Щуров И.Л. 1995. Эффективность воспроизводства шуйского лосося // Тез. докл. междунар. конф. "Биологич. ресурсы Белого моря и вн. водоемов Евр. Севера". Петрозаводск. С. 16-17.
- Гайда Р.В., Щуров И.Л., Широков В.А. 2000 К вопросу о методах прогнозирования нерестовой части популяции атлантического лосося на примере реки Шуи // Тез. докл. междунар. конф. "Атлантический лосось". Петрозаводск. С. 16-17.
- Казakov Р.В. 1987. Сравнительная морфологическая характеристика смолтов кумжи (*Salmo trutta* L.) и семги (*Salmo salar* L.) из реки Пялицы (Белое море) // Сб. трудов ГосНИОРХ. Вып. 263. С. 68-79.
- Костылев Ю.В. 1984. Шуйский озерно-речной лосось как объект искусственного разведения // Биол. Основы рационального использования рыбных ресурсов Онежского озера и повышения его рыбопродуктивности. Вып. 216. Л., С. 41-48
- Кунжак Р.А. 1998. Экология молоди атлантического лосося в зимний период // В кн.: Атлантический лосось. Спб. С. 181-194.
- Лишев М.Н., Римш Е.Я. 1961. Некоторые закономерности динамики численности балтийского лосося // Тр. НИИРХ СНХ Латв. ССР. N. 3. Рига. С. 1-103.
- Лишев М.Н., Митанс А.Р. 1974. Корреляционный и экологический анализ влияния разных факторов на рост пестряток балтийского лосося в реках // Рыбохоз. иссл. в басс. Балтийского моря. Вып. 10. Рига. С. 59-70.
- Мельникова М.Н. 1970. Некоторые особенности семги (*Salmo salar* L.) ряда рек бассейна Белого моря // Вопр. ихтиологии. Т. 10, Вып. 3 (62). С. 442-451.
- Митанс А.Р. 1975. Эффективность естественного и искусственного воспроизводства балтийского лосося как резкльтат особенностей его пресноводного периода жизни // Рыбохоз. иссл. в басс. Балтийского моря. Вып. 11. Рига. С. 110-152.
- Митанс А.Р. 1980. О динамике численности балтийского лосося // В кн.: Лососевидные рыбы, Л. С. 106-111.
- Никифоров Н.Д. 1959. Развитие, рост и выживаемость эмбрионов и молоди семги в естественных условиях // Изв. ВНИИОРХ. Т. 48. С. 65-79.
- Новоселов А.П., Студенова М.А., Студенов И.И. 2000. Пищевые отношения рыб на НВУ реки Сотки в летний период 1997 года // Тез. докл. междунар. конф. "Атлантический лосось". Петрозаводск. С. 40-41.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М. 375 с.
- Рыжков Л.П., Костылев Ю.В. 1984. Состояние запасов лосося в бассейне Онежского озера // Биол. Основы рационального использования рыбных ресурсов Онежского озера и повышения его рыбопродуктивности. Л. С. 36-40.
- Смирнов Ю.А. 1971. Лосось Онежского озера. Л. 142 с.
- Смирнов Ю.А. 1979. Пресноводный лосось. Л. 155 с.
- Студенов И.И., Новоселов А.П. 2000. О роли бычка-подкаменщика (*Gottus gobio* Linnaeus, 1758) в экосистемах лососево-нерестовых рек Архангельской области // Тез. докл. междунар. конф. "Сохранение биологического разнообразия Фенноскандии". Петрозаводск. С. 90-91.
- Студенов И.И., Климов А.И., Антонов Л.Г., Студенова М.А. 2000. Биологические характеристики пестряток семги (*Salmo salar* Linnaeus, 1758) на НВУ р. Мезенской пижмы в 1999 г. // Тез. докл. междунар. конф. "Атлантический лосось". Петрозаводск. С. 54.
- Шустов Ю.А. 1983. Экология молоди атлантического лосося. Петрозаводск. 151 с.
- Щуров И.Л., Широков В.А., Гайда Р.В. 2000. Условия воспроизводства атлантического лосося в реке Шуя (басс. Онежского озера) // Тез. докл. междунар. конф. "Сохранение биологического разнообразия Фенноскандии". Петрозаводск. С. 107-108.
- Яковенко М.Я. 1976. Выживаемость атлантического лосося при естественном воспроизводстве // Тр. ВНИРО, Т. СХII. М. С. 43-45.
- Cunjak R.A. 1988. Behavior and microhabitat of yong Atlantic salmon (*Salmo salar*) during winter // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. V. 45 (12). P. 2156-2160.
- Myers R.A., Hutchings J.A., Gibson R.J. 1986. Variation in male parr maturation within and among populations of Atlantic salmon, *Salmo salar* // Canad. J. Fich. Aquat. Sci. V. 43. P. 1242-1248.
- Zippin C. 1956 An evaluation of removal method of estimating animal populations // Biometrics. V. 12. P. 163-169.

COMPARISON OF EARLY ONTOGENESIS OF ATLANTIC AND PACIFIC SALMON SPECIES (GENERA *SALMO* AND *ONCORHYNCHUS*)

Yu.N. Gorodilov & E.L. Melnikova

Biological Institute of St. Petersburg State University, Russia

INTRODUCTION

Thorough comparison – presented in our previous publication - of embryo and larvae development of various ecological and taxonomic forms from 3 well isolated salmon species of *Salmo* genus (*S. salar*, *S. trutta*, *S. gairdneri*¹) revealed almost complete identity of early ontogenesis of all these forms: among hundreds of investigated features none was identified which would distinguish them from each other (Gorodilov 1988)². Such a result was the reason for the conclusion on identity of species development within one genus. One could assume that morphologic and morphometric differences at intra- and inter-species level evolve at post-larval ontogenesis already.

As no differences in ontogenetic development of various species were identified within one genus neither in morphologic nor in timing of features' formation, it seems logical to set forth the goal to investigate objects more remote in terms of taxonomic status. It is obvious that the next step should be the comparison at the genera level within one family. Such an opportunity in relation to studying and describing early ontogenesis of five species of Pacific salmon of *Oncorhynchus* genus (materials are being prepared for publication).

Comparison of early development of the representatives of two salmon genera, *Salmo* and *Oncorhynchus*, turned out to be possible since all the data were obtained by the same technique and comparison was made at similar phases and time period.

Description of phases of *Salmo* species genus development is presented in several publications (Gorodilov 1988, 1998; Gorodilov 1996). Similar descriptions of early ontogenesis with the use of the same classification of that period, divided into series of phases with marking each series of one type phases by sub-periods (in publication of 1988, sub-periods were also referred to as periods) with more detailed characteristics of approximately the same phases as for *Salmo* species, were made for five species of *Oncorhynchus* genus (*O. keta*, *O. gorbuscha*, *O. nerka*, *O. kisutch*, *O. masu*). Comparison of those descriptions showed almost the same stereotype character of early ontogenesis of all species of the genus, as we demonstrated earlier when comparing *Salmo* genus species development. Minor intraspecies differences among species were observed only in some provisional and secondary organs.

MATERIAL AND METHODS

The eggs for research of Pacific salmon was collected in different areas of Sakhalin and Kamchatka, and it was always delivered right after egg fertilization in heat-isolated boxes with cooling, usually during 1-2 days from the place of egg collection to laboratory incubations at Biological Institute of St. Petersburg in Old Peterhof. Description of one of incubation models is presented in our publication (Gorodilov 1996). Earlier, all observations were made of embryo-larva development of *Salmo* genus species in the same incubations.

Comparison of morphological phases of various taxonomic groups development was done by identifying the resemblance in major characteristic, which marks this or that phase, as well as the complex of concomitant features. Duration of development was measured in tau-somites. Tau-somite or τ is the time of forming one pair of somites in the course of a uniform somitogenesis.

The latter includes not less than 60-64 pairs of somites (counting starts with the 1st pair) for different genera of salmon in the same time period (τ_s) (Gorodilov 1988, 1990). After larva hatching observations were made under the same conditions up to complete yolk resolution. Relative duration of phases in τ_s equivalents was calculated as a quotient from division τ_n/τ_s , where τ_n was the time of development stages of phases under evaluation. For other details of methodical conditions see earlier publications (Gorodilov 1988; Gorodilov 1996).

¹ Recently, International Nomenclature Committee on representing American systematic (Smith, Stearly 1989), rainbow trout *Salmo gairdneri* was included into the genus *Oncorhynchus* under the name of *O. mikiss*.

² Some changes were identified only in ontogenesis of rainbow trout *S. gairdneri*, that confirmed its taxonomic proximity to genus *Oncorhynchus*.

RESULTS

1. SPEED OF SOMITOGENESIS FOR DIFFERENT REPRESENTATIVES OF *SALMO* AND *ONCORHYNCHUS* GENERA

Due to strict rhythm of somitogenesis and its big duration, which includes 60-64 morphological actions equal in time, τ_s interval is easy to calculate with high accuracy. It was discovered that τ_s dependence on temperature and on the whole embryogenesis in a broader sense, can be well described with the quadratic parabola equation (Gorodilov 1992). Parameters of this formula were identified for all species analyzed (for *Salmo* species see: Gorodilov 1992; for *Oncorhynchus* species – not available). With the help of the formula it is possible to get the value τ_s for each species not only within the limits of temperatures pertinent to embryo, but also beyond those limits that have only theoretical meaning.

We decided to compare the speed of development of different salmon species by τ_s value. As the declination of parabola graphics is different for different species, such a comparison is better to be made for several temperature levels. In Table 1, the data are presented for three various temperatures: low (0.8°C), average (6.0°C), and high (10.0°C). We took the biggest values τ_s for each temperature as 1 and calculated the share of relevant τ_s values for each species to this maximum. By summing up relative τ_s shares for each temperature and by dividing the sum by 3 we get (third line from the bottom in Table 1) the average value of τ_s shares for all temperatures, which is like an indicator of average value of embryogenesis speed for each species. The data demonstrate that sockeye salmon is the species with the slowest embryo development. If we take the duration of τ_s for 100% (second line from the bottom in Table 1), then average duration of the same interval for all other species will make from 76.5 to 98.4%. Taking into account that development duration (τ_s) is in inverse proportion to the speed of development (V), i.e. $V = 1/\tau_s \cdot 100\%$, and taking development speed for sockeye salmon embryo development as 1, we can assess how much faster all other species develop. Atlantic salmon has a higher indicator of the speed of development than sockeye salmon, only by 0.016 (1.6%), and pink salmon and chum salmon, respectively, by 7.8-8.0%. Coho salmon, cherry salmon and rainbow salmon develop faster than sockeye salmon by 20-30%.

Table 1.

Values τ_s per minute (in numerator) and the share of these values (in denominator) in maximum value τ_s for three temperatures for different species of the genera *Salmo* and *Oncorhynchus*. Assessment of relative speed of embryo development of each species embryo

Temperature, °C	Species						
	Pink salmon	Chum salmon	Coho salmon	Sockeye salmon	Cherry salmon	Atlantic salmon	Rainbow trout
0.8	$\frac{1016}{0.904}$	$\frac{1005}{0.894}$	$\frac{893}{0.794}$	$\frac{1124}{1.000}$	$\frac{724}{0.644}$	$\frac{1050}{0.934}$	$\frac{825}{0.734}$
6.0	$\frac{370}{0.932}$	$\frac{369}{0.930}$	$\frac{340}{0.856}$	$\frac{394}{0.992}$	$\frac{326}{0.821}$	$\frac{397}{1.000}$	$\frac{307}{0.773}$
10.0	$\frac{201}{0.931}$	$\frac{202}{0.935}$	$\frac{183}{0.847}$	$\frac{214}{0.991}$	$\frac{191}{0.884}$	$\frac{216}{1.000}$	$\frac{167}{0.773}$
Average value τ_s share, $\Sigma/3$ sum	0.922	0.920	0.832	0.994	0.783	0.978	0.760
τ_s Value in duration %	92.8	92.6	83.7	100	78.8	98.4	76.5
Speed of development, $V = 100/\tau_s\%$	1.078	1.080	1.195	1.000	1.269	1.016	1.307

2. SUB-PERIODS OF CELL-DIVISION, BLASTULA AND GASTRULA

There are some intragenus differences in size and color of Pacific salmon eggs that allow to approximately attribute their species. Thus, chinook and chum salmon eggs are the biggest, and sockeye salmon and cherry salmon eggs are most colored in orange. In this respect the eggs of Atlantic salmon of *Salmo* genus do not have even that species-specific features. Development processes – except for the above-mentioned differences in the speed of development – are absolutely the same for all species of compared genera (except for the differences for rainbow salmon noted earlier, see. Gorodilov 1988). Relative duration of development since insemination to the beginning of embryo of two *Salmo* species (Atlantic salmon and brown trout) and five *Oncorhynchus* genus species being

investigated makes 34 – 36 τ_s equivalents, and total duration of sub-periods of fertilization and cell-division makes apparently 12 (Городилов 1988), while the duration of blastulation sub-period is 22-24 τ_s . Relative duration of emboly sub-period, which ends before somitogenesis, is similar for all species being compared and makes approximately $20 \pm 1 \tau_s$.

3. SOMITOGENESIS SUB-PERIOD

During this sub-period, laying and partial development of almost all main organs and functional systems takes place. Beginning of laying – at some points of their later morphogenesis – is convenient for comparison with the number of somites. Such an indicator allows to compare these key points in development of different organs for different species. It was identified that for the embryo of all species of both genera laying of similar organs or similar morphological transformations is always combined with the same number of somites. For the list of the characteristics see earlier publications (Gorodilov 1988, 1998). Neither morphological special features nor heterochrony of the characteristics development were identified: all species develop according to the same pattern, and not only complexes of characteristics turn out to be constant but their sequence as well. Total age of the embryo, evaluated in τ_s , turns out to be alike for the phases with similar number of somites. However, there are two special features in the development of embryo during this sub-period that can distinguish at least some *Oncorhynchus* genus species from *Salmo* species.

The first peculiar property is the data related to epiboly or yolk sack overgrowing by the blastoderm. The process starts in the end of blastulation – beginning of emboly after formation of germ ring at the edge of the blastodisc, which gradually spreads from animal pole to vegetal one and draws the cellular layer of blastoderm. Since epiboly for *Salmonidae* usually coincides with somitogenesis of the embryo, different phases of epiboly are most suitable to be identified by the number of somite pairs. Table 2 presents the data of the phases of embryo development expressed by the number of somites in relation to the phase of completing the process of epiboly for all *Oncorhynchus* species and some representatives of *Salmo* genus.

Table 2.

The number of somites of embryo of different Salmonidae species and populations from *Salmo* and *Oncorhynchus* genera by the phase of epiboly completion

Species	Eggs diameter, mm	Phase of 100%-epiboly (upon the number of somites)
Sockeye salmon <i>O. nerka</i>	5.6-6.5	25-27
Coho salmon <i>O. kisutch</i>	5.8-7.5	27-30
Chinook salmon <i>O. tshawytscha</i>	7.0-9.0	60-62
Cherry salmon <i>O. masu</i>	6.1-8.0	60-62
Pink salmon <i>O. gorbuscha</i>	5.6-7.9	56-58
Chum salmon <i>O. keta</i> (Sakhalin)	6.7-8.0	56-58
(Kamchatka)	7.0-8.0	42-44
Atlantic salmon <i>S. salar</i> (the Neva River)	6.7-7.1	27-30
(the Kola River)	5.0-6.0	17-20
Lake salmon <i>S. salar lacustris</i> (Lake Ladoga)	6.2-7.9	17-20
Lake brown trout <i>S. trutta lacustris</i> (Lake Ladoga)	5.0-6.0	17-20
Caspian salmon <i>S. trutta caspius</i>		25-27

Although the authors note that the emboly completion stage for the embryo from the same population or even from one hen depends on the diameter of yolk sack (Korovina 1978; Ignatieva 1979; Gorodilov 1982), but regular variation within one population reaches only a few somites. At the same time, it is clear from the table that species from *Oncorhynchus* genus are divided by this characteristic into two clearly separated groups: one includes coho salmon and sockeye salmon, whose epiboly ends at the phase of 25-30 pares of somites; and the other encompasses chinook salmon, cherry salmon, pink salmon and Sakhalin chum salmon, whose epiboly finishes at the phase of 56-62 pares of somites. On the other hand, differences are identified at the intraspecies level between Sakhalin and Kamchatka chum salmon, as well as within the species *Salmo salar* between Baltic and Kola populations, where the difference between the phases of the embryo reaches 10-15 pares of somites.

Another important characteristic is the one which distinguishes all species of *Oncorhynchus* genus from *Salmo* genus. It is the maximum number of pairs of somites that are formed by both species during somitogenesis. In Table 3, it is shown that Atlantic salmon (i.e. *S. salar* and *S. trutta*) have maximum 65-68 somites and they never form 70 or more.

Table 3.

Maximum number of pairs of somites formed during somitogenesis by different fish species of the genera *Salmo* and *Oncorhynchus*

Species	Maximum number of pairs of somites	Including	
		Truncal	Caudal
Atlantic salmon (<i>Salmo salar</i>)	66-68	35-36	30-32
Brown trout (<i>Salmo trutta</i>)	65-67	35-37	28-30
Cherry salmon. <i>Oncorhynchus masu</i>	71-73	38-40	32-35
Sockeye salmon (<i>O. nerka</i>)	71-74	39-40	32-35
Chinook salmon (<i>O. Kisutch</i>)	72-73	40-41	31-33
Chum salmon (<i>O. Keta</i>)	74-76	39-41	32-36
Pink salmon (<i>O. gorbuscha</i>)	75-77	42-44	32-35

At the same time, all Pacific salmon complete somitogenesis by producing minimum 70 pairs of somites, and as a result they produce minimum 3-6 and maximum 7-9 more of these units than Atlantic salmon. Interestingly, that anus of Pacific salmon – which defines the division of somites into truncal and caudal ones – is moved caudally compared to its location for Atlantic salmon, especially pink salmon, although proportions of the body appear to remain the same due to increased number of caudal somites. We should note that some caudal somites are later reduced and the final number of metameres (segments, vertebrae etc.) is smaller than the number of somites produced.

4. SUB-PERIOD OF YOLK SACK VASCULARISATION

In the end of somitogenesis period, yolk vein is formed, which, in turn, forms an extensive capillary network on the surface of yolk sack. At the same time, in the eyecup, the synthesis of melanin starts, granules of which appear gradually first marginally and then spread over the whole sphere. Let us now present characteristics of the main features that mark the period of vascularisation for salmon of the two genera compared Table 4.

The whole sub-period of yolk vascularisation lasts about 60 τ_s . In Table 4, we give the description of only a part of outward features that develop in a similar way for all species, at the same time we are keen to demonstrate all differences that we succeeded to identify. Mainly these differences are concerned with secondary features and processes that do not play significant role in developing the embryo, such as differences in the speed of head releasing from yolk. Delay in laying fins D and A can be regarded to be of more importance for ontogenesis, as *Salmo* genus salmon start forming these fins in this period, whereas it happens in the next period for *Oncorhynchus* genus.

5. SUB-PERIOD OF DEVELOPING LEPIDOTRICHIA RAYS IN CAUDAL FINS

Soon after developing a cluster of mesenchymal cells in caudal fin, lepidotrichia rays start to appear, and they are laid with 7 τ_s intervals. A fan of 21-22 rays forms by the end of the period. The period is rather prolonged and lasts for 150-160 τ_s . Its beginning for Pacific salmon can be identified by laying of pelvic fin first and then dorsal fin, whereas Atlantic salmon lay both fins simultaneously and by 10-15 τ_s earlier. In Table 5 we present data on the age of laying not only of those two odd fins, but of both paired ones to vividly compare similarities and differences in developing these organs for all species compared.

From Table 5 we see, that laying all 4 types of fins for both species of *Salmo* genus occurs at the same stages. All species of *Oncorhynchus* genus lay both paired fins at the same or almost the same phase. Embryo development, which follows laying A, D and ventral fins, is usually the same for Pacific and Atlantic salmon. Differences occur before the beginning of hatching, and they are not connected with morphological structures but rather with the differences in functional condition of the embryo of the two genera. These differences become apparent in different reaction of Atlantic and Pacific salmon to incubation temperature before hatching and in the process of hatching from the shells. It turned out that at late phases of embryogenesis, the embryos of Pacific salmon are capable of slowing down their development in high temperatures. We discovered this phenomenon when measuring the age of embryo in relative units during hatching. It is well known that beginning of embryo hatching is not scheduled for a specific morphological phase and can move to other phases depending on various factors, especially temperature. For Atlantic salmon, just as for many other fishes, temperature increase brings hatching to earlier phases; i.e. stimulates the process (Table 6).

Table 4.

Age and characteristic of development phases of fish embryo for *Salmo* and *Oncorhynchus* genera during the sub-period of vascularisation of yolk sack

Phase	Age, τ_s	Main events during the phase
1/5-1/7 yolk sack vascularisation (YSV)	124-127	Melanin grain layer starts to develop on the upper edge of ocular vesicle. Maximum number of somites (segments) is established for <i>Salmo</i> (67-68), for <i>Oncorhynchus</i> the same number is not the final one. 4 branchial clefts developed on each side of the head. Embryo head remains fixed to the yolk sack from the eye level. Blood circulation in caudal artery reaches 14-15 caudal segments.
1/4-1/3 YSV	134-137	Total number of segments for <i>Oncorhynchus</i> species reaches 72-74, 75-76 for Siberian and pink salmon. Melanin pigmentation is seen over the whole radius of eyecups and starts spreading in the direction of lenses. The head starts freeing from yolk to the level of upper (chum salmon, pink salmon and sockeye salmon) or lower lips (chinook salmon, cherry salmon and <i>Salmo</i> species, although mouth remains locked with membrane. Blood circulation in caudal artery reaches 18-20 caudal segments.
2/5-1/2 YSV	142-145	Caudal end of the chord bends up. Cerebral artery reaches the level of olfactory organ, and caudal one – 23-25 caudal segments. Hb appears in erythroblasts, what is exposed by rose shade of blood.
1/2-3/4 YSV	154-156	Embryo of all species lay semicircular channels in hearing vesicle. Lower lip frees from yolk, and head becomes free. Mouth funnel opens. Two gills and front segment vessels start functioning.
4/5-6/7 YSV	165-170	Eye pigmentation becomes so intensive that black eyes are well seen through the shell. Mesenchymal cell clusters develop in fin folds in the zones of future dorsal (D), anal (A) and caudal fins. Blood circulates via 3 gill arches and most of segment vessels.
YSV completion	178-180	Yolk vein stabilizes in the form of a small loop right under the embryo head. <i>Salmo</i> genus species (and some <i>Oncorhynchus</i> species) develop muscular knots in myotomes in the area of future A and D, i.e. development of these fins start. Blood circulates via 4 gill arches and all segment vessels. Round embryo erythroblasts are replaced by definitive oval erythroblasts.

Table 5.

Relative duration of development of different types of fins for different species from *Salmo* and *Oncorhynchus* genera

Species	Relative time of development (in τ_s units) From fertilization to the beginning of fin laying:			
	Pectoral	Pelvic	Dorsal	Ventral
Atlantic salmon <i>Salmo salar</i>	111-113	177-180	177-180	212-215
Brown trout <i>S. trutta</i>	111-113	177-180	177-180	212-215
Chum salmon <i>Oncorhynchus keta</i>	115-120	190-192	195-200	212-215
Pink salmon <i>O. gorbuscha</i>	113-115	190-192	195-200	212-215
Sockeye salmon <i>O. nerka</i>	113-115	190-192	205-207	212-215
Chinook salmon <i>O. kisutch</i>	113-115	190-192	195-200	212-215
Cherry salmon <i>O. masu</i>	113-115	190-192	195-200	212-215

Table 6.
Age of embryo of Atlantic salmon *Salmo salar* (in τ_s) during hatching at different incubation temperatures

Hatching process	Incubation temperature, °C					
	1.0	2.7	4.8	7.0	8.0	10.0
Beginning (5 %)	315	305	285	285	281	278
Mass (50 %)	320	314	300	300	290	285
Completion (95 %)	330	318	320	313	305	300

It turned out that high temperature not only does not stimulate hatching of Pacific salmon but even slows it down, and the higher the temperature, the slower is the hatching. Pink salmon features it most vividly. Table 7 presents relative duration of the development of pink salmon from fertilization to the beginning, middle and end of hatching.

It is obvious that the higher the temperature in the incubation is, the later hatching takes place: minimum age of mass hatching for pink salmon is 330 τ_s (1°) and maximum — 600 τ_s (14.4°).

Table 7.
Age of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (in τ_s) during hatching at different incubation temperatures

Hatching process	Incubation temperature, °C							
	1.0	2.6	4.8	6.0	9.0	9.8	11.0	14.4
Beginning (5 %)	316	325	328	355	400	410	445	490
Mass (50 %)	330	340	345	395	460	435	460	600
Completion (95 %)	345	—	375	430	—	—	480	—

6. SUB-PERIOD OF ODD AND PAIRED FINS DEVELOPMENT

The whole development after formation of complete fan from lepidotrichia rays in tail fin (340–360 τ_s) up to dissolution of yolk sack was included into the sub-period. For Atlantic salmon we used to separate the sub-period of free embryo (from 340 to 450 τ_s) and larvae period (from 450 to 600 τ_s) (Gorodilov 1998). Here we decided to simplify the classification of this part of ontogenesis by identifying the process of forming fins as one of the sub-periods of the whole embryo-larva period.

For this period, the most notorious morphological processes are related to transformation of the fin fold around the body and separation of D, A and adipose fin. All these processes are more or less the same and have the same sequence. The difference between *Salmo* and *Oncorhynchus* is that they take place earlier for *Salmo*. There are also some differences in integument pigmentation, i.e. at different ages and in different parts of the body variegated (melanophore), silver (iridophore) or golden (xanthophyll) color might prevail.

Table 8.
Age and development phases of embryo and larvae of fishes from *Salmo* and *Oncorhynchus* genera during the sub-period of forming odd and paired fins

Phase	Age, τ_s	Main events of the phase
Lepidotrichia laying in paired fins	360-380	Fin fold (FF) before D reduces to a large extent. FF located between D and tail fin is also in the process of resorption. Lepidotrichia in the latter start dividing into segments due to the development of partitioning formations (segments).
	380-400	<i>Salmo</i> : 1 st segments that divide tail lepidotrichia rays into two: proximal and distal parts. Length of the trunk (l_s) of free embryo is 21-22 mm. <i>Oncorhynchus</i> : 1 st segments also develop in tail lepidotrichia. Trunk length (l_o) of free embryo of pink salmon, sockeye salmon, Chinook salmon and cherry salmon is 22-25 mm. chum salmon embryo trunk length (l_k) is 26-27 mm.

Phase	Age, τ_s	Main events of the phase
Complete reduction of FF between D and G fins	420-430	There is a complete resorption before D, and a bit later between D and G. The front line of G is formed, rectangular projection developed in the rear section of G. Salmo : Melanophores densely and evenly cover the whole surface of the embryo. Three lines of segments are formed on the rays of the caudal fin. $l_s = 23-24$ mm.
	430-450	Oncorhynchus : Silvering process starts on gill cover and part of abdominal cavity due to guanine pigment residual; the rest of the body is evenly covered with melanophores. 2 lines of segments form on the beams of the tail fin. $l_o = 23-25$ mm; $l_k = 28-29$ mm.
Separation of A from ventricle and caudal FF section	450-470	In nature, larvae leave riverbed loculus. G completely frees from the remainder of FF. Salmo : melanophores form several thickenings on the side surfaces of the body – beginning of the development of variegated “parr” color. On the beams of the tail fin the 4 th line of segments is formed. 1 line of segments is formed on rays D and A. $l_s = 25-27$ mm.
	480-500	Oncorhynchus : Silvering of the abdominal area of the body connected with the yolk sack. The beams of the tail fin are divided by 3 lines of segments, however only chum salmon develop the 1 st line on D and A. $l_o = 25-26$ mm; $l_k = 29-31$ mm.
Completion of fin formation	520-540	Salmo : Development of variegated color of the whole trunk. The 5 th line of segments is formed on the beams of the tail fin, the 2 nd – on the beams of D and A, 1 st on the beams of paired fins. The remainder of the yolk makes 7-10 %. $l_s = 27-28$ mm.
	600-620	Oncorhynchus : All lower part remains silver. In the upper part, densely covered with melanophores, several thickenings of pigment cells begin to develop. chum salmon has the same number of segments in all fin beams as <i>Salmo</i> species; the rest of the species have one line less. Outer yolk of pink salmon, Chinook salmon and sockeye salmon dissolves almost completely, and the one of cherry salmon and chum salmon retain only a small open remainder. $l_o = 28-31$ mm; $l_k = 35-37$ mm.

DISCUSSION

In the frame of the research a detailed comparison is made of the early development of salmonids of the two genera – *Salmo* and *Oncorhynchus*. Preliminary investigation of this kind had been done only for *Salmo* genus, when one of the authors (Gorodilov 1988) compared embryo and larvae development of different ecological and taxonomic forms of Atlantic salmon *S. salar*, brown trout *S. trutta*, and rainbow salmon, which used to belong to the same genus. Complete identity was revealed in the development of the two first species in terms of the early ontogenesis. And not a single feature was found which would distinguish them from each other in this ontogenesis period. As for the rainbow salmon, the only significant feature of taxonomic scale was revealed which distinguished it from other species of the genus, i.e. the total number of somites of rainbow salmon embryo formed in the process of somitogenesis was by 3-6 pairs more than that of brown trout and Atlantic salmon. This feature brought rainbow salmon closer rather to Pacific *Oncorhynchus* than to Atlantic *Salmo* (Gorodilov 1988). Taking into account all that, it was of interest to compare the periods of early ontogenesis of different species of these two genera. Our research aimed at describing early ontogenesis of five species from *Oncorhynchus* genus provided such an opportunity.

In consequence of thorough comparison of several stages of the whole embryo and larvae development of two species from *Salmo* genus and five species from *Oncorhynchus* genus, we come to the conclusion about a great resemblance of both separate features and groups of features for each phase, and time necessary for developing most of the features compared. The conclusion rests upon the description and comparison of not less than 40 phases but for the significant number of intermediary phases which were not intentionally described but traced in the process of their development. One could speak about the typical nature of development phases series and whole complexes of morphological and functional features at these stages, about their stability and chronological sequence and relative proportions between each other. This phenomenon is pertinent to the whole embryo and larvae development. At the same time, some differences between these genera were identified.

First of all we should note the differences between the genera in maximum number of pairs of somites that are formed as a result of somitogenesis. These data are summarized in Table 3. There one can see that the embryo of Atlantic salmon forms less of these metameres than different species of Pacific salmon by 3-6 – 7-9 units. This is the feature that makes rainbow salmon closer to the salmon from *Oncorhynchus* genus, and this fact can become one more argument in favor of including salmon into this genus. Another feature, related to the different number of somites for both groups of species, is connected with the increase of the number of trunk segments by means of moving the location of anus in *Oncorhynchus* embryo to the caudal section of the body mainly by 3-5 segments, and even 6-8 for pink salmon. Interestingly that Pacific species increase also the number of tail segments, but this feature is not stable as several utmost caudal segments degrade later.

Also the data proved interesting that were related to the process of epiboly, or yolk blastoderm biofouling. The biofouling itself is autonomous to a large extent and appears to be not correlated to the process of embryo formation. Duration and completion of epiboly depend on the size of yolk sack and are not simple for the specimen even from one population, but variations do not exceed 3-5 somites. At the same time, even within a species, phases of epiboly completion might differ so greatly that explanation of the difference only by the size of eggs would be sheer simplification. Differences between Sakhalin and Kamchatka chum salmon populations, as well as between Baltic and Kola populations of *Salmo salar* species in the end of epiboly reach 10-15 pairs of somites (Table 2). Even more differences for this feature are observed between different species of *Oncorhynchus* genus. Two species groups clearly emerged. One group includes coho salmon and sockeye salmon, epiboly of which ends at 25-30 pairs of somites, and the second comprise chinook salmon, cherry salmon, pink salmon and Sakhalin chum salmon that finish the process with 56-62 pairs.

Some authors used the differences in epiboly completion phases of embryo of related species for building up speculative phylogenetic schemes (Korovina 1978; Reshetnikov 1980). It would be tempting to try to construct some phylogenetic connections on the basis of the facts connected with epiboly speed. However, the material collected by the authors on many species of bony fish gives evidence of low value of such constructions. Therefore, we will prefer to refrain from theorization and assume that epiboly is so independent from the development of the embryo itself that it can easily change its speed and end slower or faster till a certain point making no impact on the development of the latter. Evidently the blastoderm starts playing its more important role with the beginning of the process of developing yolk blood circulation system, i.e. vascularisation of yolk sack. At the same time, in the future it would be interesting to find out why two groups of Pacific salmon have radically separated from each other in this respect.

When defining the phases of laying different types of fins we succeeded in exposing rather vivid heterochronies in the age of laying of anal and dorsal odd fins by Pacific salmon compared to Atlantic salmon (Table 5).

In compliance with the most popular views in modern evolutionism, the key reason for phylogenetic transformations are the heterochronies that occur in ontogenesis in the time of laying, speed of development etc., of different features (Gould 1977; Gilbert et al. 1996). We assume that minor changes in early ontogenesis might – by cascade changes – cause significant phenotype transformations in definitive features (Gould 1977, 1992). If we identified heterochrony – which is so rare, as this and previous research (Gorodilov 1988) have shown – in Salmonidae ontogenesis, one could expect some transformations or changes in fins of the representatives of the genera being compared. However, it is known that systematic experts never distinguish any special features in texture or form of the fins of these salmon, and, therefore, the heterochrony described do not influence their definitive condition.

The process of divergence in the direction and level of differentiation between *Salmo* and *Oncorhynchus* genera to some extent starts after embryo hatching from the egg shell during the fin formation phase (Table 8). This becomes apparent lagging the development of articulate structure of bearing beams – lepidotrichia for all fin types in similar size larvae of salmon from *Oncorhynchus* genus compared to the larvae of *Salmo* genus. Another difference is connected to the fact that larvae of *Salmo* genus salmon species start developing variegated color, whereas Pacific salmon reveal the feature of early smoltification – development of “silver” body color. The necessity or opportunity of Pacific salmon to migrate downstream into the sea in larvae period already determines this difference.

Thus, detailed comparison of embryo and larvae development of salmon from two closely related genera revealed high level of resemblance, and all divergences exposed are either connected with provisional organs or not considered in taxonomic works (as, for instance, the number of body segments). One could assume that real morphological and morphometrical differences at intra- and interspecies level evolve throughout post-larvae ontogenesis. However, the works dedicated to the evaluation of systematic status of *Salmonidae* demonstrate that anatomic and morphological features are the least clear and most disputable ones among geographical, seasonal, and karyotypic criteria for species differentiation. For instance, for distinguishing different species of *Salmo* genus and *Parasalmo* sub-species – which used to belong to this genus – they succeeded in identifying 4 osteological features in chondrocranium after long-lasting research. They are related to some details in the texture of vomer, Supraethmoideum and two more bones (Dorofeeva 1985). Familiarization with the illustrations of the samples makes an impression of small differences in the shape of these bones, although we do not attempt to doubt their presence.

We just want to highlight the astonishing conservatism which is observed in preserving even the details of chondrocranium texture and the whole skeleton within not only genera but, evidently, bigger taxons. Systematic

experts, who always deal with searching for differences, neglected the issue. We have only to link two series of facts: conservatism of anatomic texture of adult fish from various species and genera of *Salmonidae* logically originates in conservatism of individual development of all these species. In other words, we do not find significant differences in morphology of adult fish since they derive from the resemblance of their individual development.

The issue of taxonomy of *Salmonidae* has been actively elaborated for more than 100 years, and it has always been a difficult task, as many species have more or less wide interrelations of all plastic and meristic features. Such a lack of clear distinguishing boundaries may be explained as follows.

Early ancestral species of *Salmonidae* had already developed perfect body shape and allows them to remain in the process of biological progress (Gerbilsky 1967). Further improvement and evolution of species takes place in the direction of developing new adaptations and influence more functional systems of the organism than anatomic or morphological ones. Accordingly, taxonomic identity of forms can be realized not at the level of anatomic and morphological features, but at the level of adaptation complexes that evolve in isolated populations in their specific ecological and geographical habitat.

Such a speciation process can be presented in the form of a series of consecutive phases:

- 1) Identification of two or several isolated geographical populations, i.e. attribution of allopatric status, which is an indispensable condition for speciation (Mayr 1968).
- 2) Occupation of a new ecological and geographical zone, its food supply, adaptation to climatic conditions and rebuilding of life cycle.
- 3) Throughout such an occupation new adaptation complexes are developed that improve living conditions in new real environment.
- 4) Simultaneously, genetic developments could ensure transformation of karyotypes and secure species isolation between former populations of a single species at cytological level.
- 5) In cases, when genetic transformations reach such a level that they would be able to ensure genetic isolation between two of such new species, they can again get combined in the same ecological and geographical environment, i.e. become sympatric once again.
- 6) Co-existence of species in one area further supports selection in the direction of further strengthening genetic reproductive isolation.

The latter situation is clearly seen in some species pairs that are close in terms of their habitat, life cycle, food range, spawning places etc. Atlantic salmon and brown trout are definitely such a pair. Both these species have huge habitats considerable parts of which is the same. They co-exist in the same biocenoses being actually food rivals and rivals at spawning grounds. At the same time, their karyotypes are known to have the most significant differences among the *Salmonidae*. *S. trutta* has 100 – 102 chromosome arm (NF) in diploid set. *S. salar* has a special place in the hole sub-family and has NF of only 72-74. Respectively, brown trout modal number of chromosomes equals $2n = 80$, and 20 of them are of meta- and submetacentric (m/sm) nature, or two-armed, and 60 of telo- and subtelocentric (t/st) or single-armed; Atlantic salmon has the number of chromosomes $2n = 54-58$, where 14-18 m/sm and 38-46 t/st (Viktorovskiy 1978; Hartley & Horne 1984a, b; Phillips & Rab 2001).

Another similar pair are Pacific salmon species – chum salmon and pink salmon. These species really co-exist closer than any other out of 6 *Oncorhynchus* genus and their competition for spawning grounds is the most severe. Besides, the species are most specialized in terms of their life cycle starting from their early larvae age, downstream migration into the sea and lack of live forms. At the same time, these species have the biggest differences in karyotype structure among Pacific salmon. Despite that both species, as all other *Oncorhynchus*, have almost the same number of NF (100-104), their chromosome structure is rather divergent. It was identified that pink salmon has 52 chromosomes and they all are metacentric (Gorshkov, Gorshkova 1981; Phillips, Ihssen 1985). The number of chromosomes of chum salmon is $2n = 74$, out of which 26 m and 48 t/st (Phillips, Ihssen 1985; Phillips, Rab 2001). The rest 4 species in respect to meta- and telocentric chromosomes have middle position between Siberian and pink salmon. According to R.M. Viktorovskiy (1978), the evolution of karyotypes in *Oncorhynchus* took the way of centric merges, and the most advanced and very specialized pink salmon has already exhausted all possible karyotype transformations by means of centric merges, as all chromosomes have become metacentric. Chum salmon, which is close to pink salmon in terms of specialization level, occupies the other pole of this species group by karyotype structure; i.e. chum salmon has the least number of metacentrics.

There is an opinion that *Salmonidae* have a direct link between the number of chromosomes (given considerable stability of NF numbers) and diversity of strategies of life cycle: the species having big $2n$ values (i.e. they have a lot of t/st among their chromosomes) have wider geographical range and more scenarios of life strategy (lake, river, and anadromous) than the species with smaller $2n$ (they have mostly m chromosomes). The latter are considered strictly specialized anadromous species (Viktorovskiy 1978; Phillips, Rab 2001). Is the evolution of morphophysiological adaptations and the evolution of karyotypes connected to each other or they change independently from each other? In principle, independence of evolution of genetic material can rest upon the discovery of genetic and automatic processes made as early as 1930s by N.P. Dubinin and S. Wright. However, there hardly exists any full independence of karyotype development from the factors of natural selection. The factor supported by natural selection can be establishment of genetic isolation in allopathic populations first on the borders of their geographic range and then – in

line with combination of habitats – its subsequent strengthening. That, probably, was the case of the species we are considering, and selection determined the development of their genetic and automatic processes in opposite directions, viz: merge of telocentric chromosomes and increase of the number of metacentrics for pink salmon, and division of metacentrics and reduction of their numbers.

The fact that these most closely co-existing species have the biggest differences in karyotype structure, what ensures the greatest cytological isolation, allows to formulate the following rule: *the less geographical isolation of species is, the more they have to be isolated genetically due to karyotype structure transformation*. In other words: *the condition for renewal of co-existence of two geographically isolated species in one geographical zone should be reliable cytological or genetic incompatibility*.

Let us review some complexes of adaptation that distinguish Pacific salmon from Atlantic salmon and try to identify the reasons that led to their development in specific ecological and geographical environment of Pacific region. There is an opinion that *Oncorhynchus* genus originates from Pacific salmon of Parasalmo subgenus that dwell in the utmost northern areas of the Pacific (Neave 1958; Vladykov 1963). New geographical ranges were occupied on the way to the South. Populations of Parasalmo when moving south found very favorable conditions for increasing their numbers. This factor, mild climate, favorable conditions for feeding and abundant food, and care for the offsprings, pertinent to *Salmonidae*, ensured permanent increase of the populations, that became limited by the number of spawning grounds and low food capacity of the existing fresh water bodies. Ancestors of *Oncorhynchus* gradually occupied all rivers, streams and brooks along the Asian and American Pacific shorelines. At the same time, inexhaustible food stock in the ocean continues to increase the numbers of spawning schools that returned to the rivers. To resolve the contradiction, mechanisms of post-spawning degradation and dying of spawning fish began to develop. The fish after spawning mainly died in any case, as they could not find food in the river. Later these mechanisms turned into integral elements of the life cycle.

On the other hand, a huge number of laid eggs caused a problem when a lot of larvae appeared in the spring that could not subsist in the river. Only urgent downstream migration with abundant food supply could give chances for survival. This fact stimulated the development of the mechanisms of larvae smoltification. Such a reconstruction of development of the adaptation is confirmed by the fact that for the most numerous species – pink salmon and chum salmon – this mechanism became almost obligatory. And such species as sockeye salmon, chinook salmon, coho salmon and cherry salmon are smaller in numbers, and their mechanism of downstream migration is regulated in connection with the number of the population. For instance, more numerous chinook salmon of American shoreline migrates to the ocean in the first summer, whereas at the Asian shore it is few and remains in fresh water not less than a year (Levanidov 1976).

One more unusual adaptation of Pacific salmon that Atlantic salmon lack as many other fishes, is the capability of the embryo from *Oncorhynchus* genus to slow down the development in high temperatures. Phenomenon of slowing down relative rate of development in high temperature can be regarded as a specific biological adaptation to seasonal natural cycles developed in relation to special features of the environment and reproduction of the fishes. It is known that *Oncorhynchus* genus species mainly spawn in the end of the summer – first half of autumn, when the temperature of the water in rivers can be at the level of 15-18°C (Smirnov 1975). Under this temperature, development till the beginning of hatching, for pink salmon, for instance, which spawns in the end of August, would take 30-35 days and loss of almost half of yolk. If there was no mechanism for slowing down relative speed of development in place, the larvae of pink salmon would simply lack yolk to survive till spring. Possibly, by means of slowing down or decreasing metabolism larvae fall into the condition resembling anabiosis. Although in contrast to common anabiosis, it is caused not by the decrease of temperature but its increase. Due to this fact, the development is not forced during temperature seasonal anomalies, and there is yolk supply sufficient for the whole winter and spring period.

CONCLUSIONS

1. Comparison of embryo and larvae development of various species of *Salmonidae* from *Salmo* and *Oncorhynchus* genera (3 and 5 species respectively) revealed almost complete identity in realization of the program of early ontogenesis of all species from both genera.
2. Minor differences identified are determined either by the process of epiboly – indirect for the development of an embryo – or time changes for laying such secondary organs as fins. Apparently, these special features of ontogenesis do not transform into any divergences of taxonomic level.
3. Conservatism in realization of ontogenetic program at species and genus levels appear to be the basis for anatomic and morphological conservatism pertinent to adult *Salmonids*; it is known that this subfamily is distinguished by the lack of reliable morphological criteria for taxonomic identification.
4. The lack of perceptible morphological mutation in clearly differentiated *Salmonidae* species could mean that speciation of these species took place via the development of complexes of specific adaptations that considerably transformed the life cycle.

5. An attempt is being undertaken to reconstruct the development of the most important adaptations of Pacific salmon.

Publication supported by the grant of the Ministry of Education in the area of natural sciences, No 075-0602-281-21.

REFERENCES

- Dorofeeva E.A.** 1985. Some principles for the classification of salmonid fishes (Salmonidae) // In: "Morphology and classification of the salmonoid fishes". Leningrad. Publish. of Zool. Inst. of Acad. Sci. P. 4-12 (in Russian).
- Gerbil'sky N.L.** 1967. The study of functional principles of intraspecific evolution in the connection with the problem of population size and area in fisheries // Vestnic of Leningrad State University. № 15. Ser. Biol. V. 3. P. 5-21.
- Gilbert S.F., Opitz J.M., Raff R.A.** 1996. Resynthesizing evolutionary and developmental biology // Dev. Biol. V. 173. P. 357-372.
- Gorodilov Yu.N.** 1982. Stages of the embryonic development of the Atlantic salmon, *Salmo salar* L. 1. Principles of the distinguishing of stages // Trudy Gosud. Nauchno-Issled. Inst. Ozer. i Rechnogo Rybn. Khoz. V. 190. P. 62-69 (in Russian)
- Gorodilov Yu.N.** 1989. Comparative analysis of the dynamics of early ontogeny of species of the genus *Salmo* // J. Ichthyol. V. 29, P. 19-31.
- Gorodilov Yu.N.** 1992. Rhythmic processes in lower vertebrate embryogenesis and their role for developmental control // Zool. Sci. V. 9. P. 1101-1111.
- Gorodilov Yu.N.** 1995. The relation between the temperature and the duration of embryogenesis in vertebrates may be described by a logarithmic parabola of the second order // Anim. Biol. V. 4. P. 145-151.
- Gorodilov Y.N.** 1996. Description of the early ontogeny of the Atlantic salmon, *Salmo salar*, with a novel system of interval (state) identification // Env. Biol. Fish.. V. 47. P. 109-127.
- Gorodilov Yu.N.** 1998. Embryo and alevin development of Atlantic salmon // In: Atlantic Salmon (ed. R. V. Kazakov). S. Petersburg: Nauka, P. 142-158 (in Russian).
- Gorshkov S.A., Gorshkova G.V.** 1981. Chromosome polymorphism of the pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // Tsitologiya, V. 23. P. 954-960 (in Russian).
- Gould S.J.** 1977. Ontogeny and Phylogeny. Harvard University Press. Cambridge.
- Gould S.J.** 1992. Ontogeny and Phylogeny – revised and reunited // BioEssays. V. 14. P. 275-279.
- Hartley S.E., Horne M.T.** 1984a. Chromosome polymorphism and constitutive heterochromatin in Atlantic salmon, *Salmo salar* // Chromosoma. V. 89. P. 377-380.
- Hartley S.E., Horne M.T.** 1984b. Chromosome relationship in the genus *Salmo* // Chromosoma. V. 90. P. 229-237.
- Ignatieva G.M.** 1979. The early embryogenesis of fishes and amphibia. Moscow: Nauka. 175 p. (in Russian).
- Korovina V.M.** 1978. On the relationships among groups of the salmonid fishes (Salmonidae): the structure of eggs and several peculiarities of morphogenesis // In: "Morphology and Systematics of Fishes". Leningrad. Publ. of Zool. Inst. P. 40-52 (in Russian).
- Levanidov V.J.** 1976. Ecological parallels within the genus *Oncorhynchus* // In: " Ecology and Systematics of the Salmonoid Fishes". Leningrad. Publish. of Zool. Inst. of Acad. Sci. P. 69-72 (in Russian).
- Mayr E.** 1963. Animal species and evolution. Balknap Press, Cambridge, Mass. 797 p.
- Neave F.** 1958. The origin and speciation of *Oncorhynchus* // Trans. Roy. Soc. Canada, Ser. III, sect. V. V. 52, P. 25-40.
- Phillips R.B., Ihssen P.E.** 1985. Chromosome banding in salmonid fishes: nuclear organizers in *Salmo* and *Salvelinus* // Can. J. Genet. Cytol. V. 27, P. 433-440.
- Phillips R.B., Rab P.** 2001. Chromosome evolution in the Salmonidae (Pisces): an update // Biol. Rev. V. 76. P. 1-25.
- Reshetnikov Yu.S.** 1980. Ecology and Systematics of Coregonine Fishes. Moscow: Nauka. (in Russian).
- Smirnov A.I.** 1975. Biology, reproduction and development of Pacific salmonids. Moscow Univ. Publish. 333 p. (in Russian).
- Smith G.R., Stearley R.F.** 1989. The classification and scientific names of rainbow and cutthroat trouts // Fisheries. V. 14. P. 4-10.
- Viktorovsky R.M.** 1978. Mechanisms of speciation in Cronotsky lake's charr. Moscow: Nauka. 110 p. (in Russian).
- Vladykov V.D.** 1963. A review of salmonid genera and their broad geographical distribution // Trans. Roy. Soc. Canada. V. 1. P. 459-504.

DISTRIBUTION OF GROWTH HORMONE 1 GENE HAPLOTYPES AMONG ATLANTIC SALMON, *SALMO SALAR* L. POPULATIONS IN EUROPE

R. Gross¹, J. Nilsson², K. Kohlmann³, J. Lumme⁴, S. Titov⁵ & A. Veselov⁶

¹ Department of Fish Farming, Institute of Animal Science, Estonian Agricultural University, EE-51014 Tartu, Estonia

² Department of Aquaculture, Swedish University of Agricultural Sciences, S-90183 Umeå, Sweden

³ Department of Inland Fisheries, Institute of Freshwater Ecology and Inland Fisheries, D-12587 Berlin, Germany

⁴ Department of Biology, University of Oulu, POB 3000, FIN-90401 Oulu, Finland

⁵ State Inland Fisheries Research Institute, Makarova Embankment 26, 199053 S. Petersburg, Russia

⁶ Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, Pushkinskaya st. 11, 185610 Petrozavodsk, Russia

INTRODUCTION

Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) has a native range around the North Atlantic Ocean, inhabiting rivers from Virginia to Labrador in North America and from Portugal to Russia in Europe, including Iceland and rivers flowing into the Baltic Sea. Genetic studies of allozymes (Ståhl 1987), mitochondrial DNA markers (Bermingham et al. 1991; Birt et al. 1991; King et al. 2000), nuclear rRNA genes (Cutler et al. 1991), minisatellite (Taggart et al. 1995) and microsatellite (McConnell et al. 1995; King et al. 2001) loci have revealed that North American and European populations form two distinctive breeding units. Within Europe, the Baltic salmon populations are significantly differentiated from the other Eastern Atlantic populations and possess generally lower genetic variability than the Atlantic stocks (Ståhl, 1987; Kazakov & Titov 1991; Kazakov, Titov, 1993; Bourke et al. 1997; Koljonen et al. 1999; Nilsson et al. 1997; Verspoor et al. 1999; Nilsson et al. 2001). In addition, the southern and southeastern Baltic salmon populations (from the Main Basin and the Gulf of Finland) are significantly differentiated from those in the Gulf of Bothnia (Koljonen et al. 1999; Nilsson et al. 2001) and some differentiation exists also within these two regions (Koljonen et al. 1999).

The northern Europe, including the Baltic Sea area was ice covered during the last (Weichselian) glaciation and current salmon populations have existed here only since post-glacial times, i.e. not more than 12000 years (Donner 1995; Sohlenius 1996). The extent of overall genetic differentiation resulting from gene drift and selection during this rather short period would be small and it is obvious that larger differences between current populations must have arisen due to post-glacial colonisation of already differentiated lineages from different glacial refugia. However, there is still a lack of consensus among scientists concerning possible post-glacial colonisation scenarios and this can be partly explained by differences in data sets available to researchers but also by limitations inherent in the genetic markers used. Major limitations of the allozyme markers are the small number of polymorphic loci (only 5 among Baltic salmon populations using a 5% criterion), much variation remains undetected and the neutrality of variation cannot always be assumed. Analysis of mitochondrial DNA, thanks to many of its unique attributes (uniparental and non-recombining mode of inheritance, relatively high mutation rates) has been the most widely used method in phylogeographic studies of animals, including fish. However, mtDNA analysis provides phylogenetic information of a single gene tree which may not accurately reflect a population tree (Avice 1994) and its usefulness in inferring population relationships may be limited when the temporal scale of divergence has not been sufficient to lead to reciprocal monophyly of mtDNA haplotypes. In these conditions, much of the geographic variation may comprise the sorting of more ancient divergence among mtDNA haplotypes and where a severely bottlenecked population has recently colonized an area there may be little or no phylogenetic signal from the mtDNA sequences (Hewitt 1999). Single-copy nuclear DNA is free from most of these limitations and may provide important information for phylogenetic and population genetic studies. Several studies have demonstrated that growth hormone (*GH*) genes are highly variable in salmonid fishes. Forbes et al. (1994) examined genetic variation in the third intron of *GHI* and *GH2* genes in coho salmon, *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) and found length polymorphism in amplification products of both genes. Gross & Nilsson (1995) studied variation within *GH2* in brown trout, *Salmo trutta* (L.) using heteroduplex analysis and detected polymorphism within a 550 bp fragment that includes part of exons 1 and 2 together with the complete intron 1 between them. Park et al. (1995) reported restriction fragment length polymorphism in the fourth intron of the chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum) *GH2* gene. Gross & Nilsson (1999) detected two polymorphisms within a 1825 bp PCR-amplified segment of the *GHI* gene in a hatchery

stock of Atlantic salmon and in this study, we describe the distribution of the *GHI* gene variants among salmon populations in Europe.

MATERIAL AND METHODS

A total of 579 samples from 22 salmon populations were analysed for variation at the *GHI* gene. The geographic location of the sampled populations is given in Fig. In Table, sample size and the wild or hatchery status are given for each population. A wild origin is used here only to indicate that the fish were from field sampling in rivers.

DNA was prepared according to Laird *et al.* (1991) from fin clips or muscle tissue. A pair of oligonucleotide primers was designed based on the Atlantic salmon *GHI* gene sequence (Male *et al.* 1992; locus *SSGGH* under accession number X61938 in GenBank) to amplify a 1825 bp segment of the *GHI* gene encompassing the sequence from the first to the fourth exon:

5'-ATGGGACAAGGTAAGCCT-3' (positions 691 to 708 according to GenBank)

5'-CTTGAGGTCGCTGAGCTTC-3' (positions 2496 to 2515, complementary strand).

Amplification reactions were performed in 25 μ l containing 10 mM Tris-HCl pH 8.3, 50 mM KCl, 2.3 mM MgCl₂, 0.01 % gelatin, 100 mM each of dATP, dCTP, dGTP and dTTP, 0.2 mM of each primer, 5-50 ng of genomic DNA template, and 0.625 units of Taq DNA polymerase (MBI Fermentas). After a denaturing step of 5 min at 95° C, samples were amplified for 35 cycles consisting of 30 sec at 95° C, 30 sec at 60° C and 1 min at 72° C. The last elongation step was lengthened to 10 min.

Aliquots of the amplification products were subjected to restriction endonuclease digestion (by *AluI*, *BsuRI*, *Eco47I*, *EcoRI*, *HinfI*, *Hin6I*, *HpaII*, *RsaI*, *TaqI* and *TruI*) and the resulting fragments were separated by polyacrylamide gel electrophoresis with 8 % acrylamide (29:1 ratio of acrylamide to bisacrylamide) in TBE buffer (100 mM Tris-HCl, 83 mM boric acid, 1 mM EDTA, pH 8.3). After electrophoresis, the DNA fragments were visualized by silver staining according to Klinkicht & Tautz (1992).

Intrapopulation gene diversity was estimated by computing observed (H_o) and unbiased expected (H_e) heterozygosity (Nei 1978). Accurate tests for conformity to Hardy-Weinberg expectations were performed by the complete enumeration method (Louis, Dempster 1987). All of the above calculations were performed using GENETPOP version 3.1a program package (Raymond, Rousset 1997). Genetic differentiation among populations was quantified by analysis of molecular variance (AMOVA) (Excoffier *et al.* 1992) within the Arlequin ver. 1.1 package (Schneider *et al.* 1997).

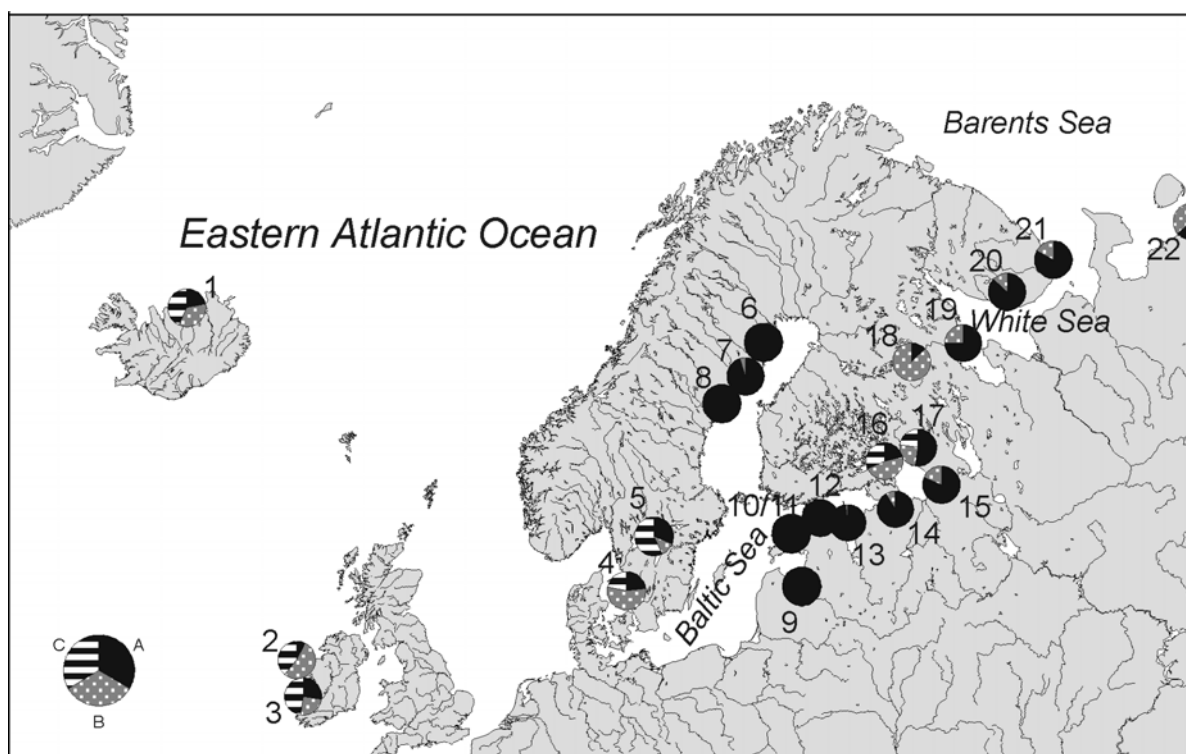


Fig. Sampling locations and frequency distribution of *GHI* haplotypes among studied salmon populations. Sample numbers follow those given in Table

Table.

Frequency of composite haplotypes and variability at the *GH-1* gene among salmon populations

№	Population	n	No. of haplotypes	Haplotype frequency			Heterozygosity		P_{HW}
				a	b	c	observed	expected	
<u>Atlantic Ocean basin</u>									
1.	R. Laxa i Adaldal	20	3	0.22	0.35	0.43	0.474	0.656	0.335
2.	R. Delphi*	36	3	0.07	0.54	0.39	0.829	0.559	0.000
3.	R. Shannon*	48	3	0.27	0.25	0.48	0.813	0.641	0.041
4.	R. Lagan*	48	3	0.21	0.57	0.22	0.521	0.651	0.052
<u>Landlocked</u>									
5.	R. Gullspang/L. Vänern*	47	3	0.31	0.12	0.57	0.524	0.528	0.962
<u>Baltic Sea basin</u>									
6.	R. Skellefteälven*	26	1	1.00	0.00	0.00	0.000	0.000	–
7.	R. Vindelälven	50	2	0.95	0.05	0.00	0.100	0.096	1.000
8.	R. Lögdeälven	18	1	1.00	0.00	0.00	0.000	0.000	–
9.	R. Daugava*	22	1	1.00	0.00	0.00	0.000	0.000	–
10.	R. Vasalemma	24	1	1.00	0.00	0.00	0.000	0.000	–
11.	R. Keila	24	1	1.00	0.00	0.00	0.000	0.000	–
12.	R. Kunda	17	1	1.00	0.00	0.00	0.000	0.000	–
13.	R. Narva*	30	2	0.98	0.02	0.00	0.033	0.033	–
14.	R. Neva*	23	2	0.91	0.09	0.00	0.174	0.162	1.000
<u>Landlocked</u>									
15.	R. Svir/L. Ladoga*	15	2	0.81	0.19	0.00	0.375	0.325	1.000
16.	R. Hiitola/L. Ladoga	19	3	0.21	0.47	0.32	0.684	0.633	0.220
17.	R. Syskynjoki/L. Ladoga	20	3	0.53	0.25	0.23	0.700	0.627	0.855
<u>White Sea basin</u>									
19.	R. Pongoma	18	2	0.75	0.25	0.00	0.250	0.400	0.385
20.	R. Varzuga	19	2	0.87	0.13	0.00	0.210	0.196	0.259
21.	R. Ponoï	18	2	0.83	0.17	0.00	0.333	0.282	1.000
<u>Landlocked</u>									
18.	L. Kamennoje	20	2	0.13	0.87	0.00	0.250	0.219	1.000
<u>Barents Sea basin</u>									
22.	R. Pechora/Pizhma	17	2	0.64	0.36	0.00	0.143	0.495	0.152

*hatchery stock

RESULTS

Digestion of the PCR amplified *GH-1* gene region by restriction enzymes revealed length polymorphism (insertion/deletion of at least several nucleotides) within one of the fragments. This polymorphic fragment was the largest for *RsaI* and the fourth largest for *TaqI* (see Fig. 2 in Gross, Nilsson 1999). In addition to the length polymorphism, *TaqI* and *HinfI* cutting detected restriction site polymorphism within the largest fragment. The *HinfI* restriction site polymorphism was strictly correlated with the above mentioned length polymorphism - the absence of the restriction site was always observed together with the larger size of the 1st and 4th fragment for *RsaI* and *TaqI*, respectively, while the presence of the restriction site co-occurred with the smaller fragment size, indicating that the *HinfI* cutting site is lost due to insertion of bases instead of substitution. *TaqI* restriction site polymorphism was independent of the length polymorphism. Given the relatively short distance between the two polymorphic sites, recombination is not a likely factor in generating the genotypes and thus, their linkage configuration along the gene can be considered as a haplotype of a single codominant locus. We deduced linkage configuration of specific haplotypes from homozygous individuals and the corresponding composite haplotypes were designated as *GH-1a* (*TaqI*⁽⁻⁾-*HinfI*⁽⁻⁾), *GH-1b* (*TaqI*⁽⁻⁾-*HinfI*⁽⁺⁾) and *GH-1c* (*TaqI*⁽⁺⁾-*HinfI*⁽⁻⁾), respectively.

Significant deviation of the observed genotype numbers from those expected under Hardy-Weinberg equilibrium was detected in R. Delphi and R. Shannon populations (Table 1) but after Bonferroni correction only R. Delphi population showed significant Hardy-Weinberg disequilibrium. Distribution of the *GH1* haplotype frequencies among the studied salmon populations was discontinuous (Table and Fig.). In Baltic salmon populations, haplotype *GH1-a* predominated with an average frequency of 0.98 and it was fixed in six populations out of nine studied. Haplotype *GH1-b* was detected at a low frequency only in R. Vindelälven, R. Narva and R. Neva, while haplotype *GH1-c* was

not detected in the Baltic Sea. However, among landlocked populations from L. Ladoga which also belongs to the Baltic Sea basin, haplotype *GHI-c* occurred in two populations out of three (Table). Predominance of *GHI-a* and absence of *GHI-c* was characteristic also of eastern populations from the White and Barents sea basins. Among populations of Atlantic origin (including the landlocked population of L. Vänern), haplotypes *GHI-b* and *GHI-c* occurred more frequently than haplotype *GHI-a* (average frequency 0.37, 0.42 and 0.22, respectively).

Of the total gene diversity, 45.9 % was found within populations, 45.5 % was due to differences between the Atlantic, Baltic and White/Barents sea population groups and only 8.7 % was due to differences among rivers within the three major groups. Populations from the Atlantic Ocean basin were significantly differentiated ($F_{ST}=0.12$, $P<0.01$) while within the Baltic Sea and White/Barents Sea (excluding landlocked populations), the differentiation was not significant ($F_{ST}=0.03$ and 0.02 , respectively). Landlocked populations of L. Ladoga and L. Kamennoje were significantly differentiated from the anadromous populations of the Baltic Sea and White Sea, respectively.

DISCUSSION

Distribution of the *GHI* haplotype frequencies among European salmon populations indicates distinct divergence between the Atlantic and Baltic salmon with Atlantic populations possessing three haplotypes and Baltic populations being fixed or nearly fixed for one of the haplotypes. Baltic salmon, however, are quite similar to eastern populations from the White Sea basin and also from R. Pechora — they all have high frequency of haplotype *GHI-a* and an important feature is the absence of haplotype *GHI-c*. The only exceptions are two landlocked populations from the northern part of L. Ladoga which have a quite high frequency of *GHI-c*.

The almost complete lack of variation at the *GHI* gene in Baltic salmon can have several explanations. One possibility is that genetic variation at the *GHI* gene is not selectively neutral and the near fixation for one haplotype represents adaptation to specific conditions in the Baltic Sea. This could occur by hitch-hiking effects or by direct involvement of the *GHI* gene since salmon growth hormone is important in physiological processes such as growth and sea-water adaptation (Chen et al. 1994). Gross & Nilsson (1999) showed that in a hatchery stock of the landlocked population from L. Vänern, significant heterogeneity of the *GHI* haplotype and genotype frequencies existed among different size groups of offspring, which may indicate some association between the *GH* gene polymorphisms and growth. On the other hand, existence of adaptive genetic differences between Atlantic and Baltic salmon has been demonstrated in experimental studies comparing resistance to the parasite *Gyrodactylus salaris* in Baltic and Atlantic salmon. Bakke et al. (1990) found the Baltic salmon to be resistant to the parasite while the Atlantic salmon populations tested were highly susceptible. However, considering the results of allozyme (Ståhl 1987; Koljonen et al. 1999) and mtDNA (Nilsson et al. 2001) studies, it is more probable that the lower level of variability and specific haplotype frequencies of the Baltic salmon at the *GHI* gene compared to the Atlantic salmon are due to population bottleneck and founder effects in association with the last glaciation event. Theoretically, the Baltic Sea could have been colonised by Atlantic populations from the west, by salmon from eastern glacial refugia, or even from both directions (Ståhl 1987; Kazakov, Titov 1991; Koljonen et al. 1999; Verspoor et al. 1999; Nilsson et al. 2001). Recent allozyme (Koljonen et al. 1999) and mtDNA (Nilsson et al. 2001) data support the hypothesis that at least the populations in the southern Baltic area have an eastern origin, while the origin of populations in the Gulf of Bothnia is still not clear. Koljonen et al. (1999) suggested a western colonisation route (via the Närke strait) for these populations based on allozyme data, but the distribution of mtDNA haplotypes makes it questionable (Nilsson et al. 2001). The distribution of *GHI* haplotypes provides additional support to the eastern colonisation hypothesis of the Baltic Sea — both the southern and northern Baltic populations are generally much more similar to the eastern populations from the White Sea drainage and R. Pechora than to the western populations from the Atlantic Ocean. However, the occurrence of the Atlantic haplotype *GHI-c* in two landlocked populations of L. Ladoga (Hiitola and Sysky) raises some confusion because there are no apparent source populations for this haplotype in the east. Moreover, both of these populations have a high frequency of the mitochondrial *NDI* gene haplotype AAAA which is fixed in the geographically close L. Saimaa (not included in our study) and occurs also in several populations in the Gulf of Bothnia and in Atlantic populations but not in the southern Baltic area nor in eastern populations of the White and Barents sea basins (Nilsson et al. 2001). Thus, the Atlantic origin (or component) for the northern Baltic populations (including Lake Saimaa which had its first outlet into the Gulf of Bothnia and the secondary outlet to Lake Ladoga) still cannot be excluded.

Another uncertainty is related to the landlocked salmon population of Lake Vänern. It has a composition of *GHI* haplotypes typical of the Atlantic salmon, which is in agreement with the western colonisation hypothesis via the Närke strait across central Sweden at the Yoldia Sea stage. However, it has the same mtDNA haplotype composition as the southern Baltic salmon. Earlier allozyme data (Ståhl 1987) clustered Gullspång salmon also among the Baltic Sea populations but more recent data (Henricson et al. 1995) indicate higher similarity to the Atlantic populations. Thus, L. Vänern most probably represents a hybrid zone between the Atlantic and eastern lineages of salmon.

The drastic difference between the Baltic and the Atlantic populations at the *GHI* gene can be useful for monitoring mixed populations. For example, the Baltic salmon has recently been used in attempts to enhance the

fishery in Denmark by delayed-release. There are fears that such salmon will enter rivers with salmon populations of Atlantic origin on the Swedish west coast. The haplotype and genotype frequencies of the *GHI* gene (in conjunction with other informative genetic markers, e.g. microsatellites and mtDNA) could be used to estimate the proportion of the Baltic salmon entering such rivers and the reproductive success of immigrant Baltic salmon.

Acknowledgments

Financial support to R. Gross was provided by scholarships from the Nordic Council of Ministers and from the Forschungsverbund Berlin e.V. The study was financed by research grants from the Estonian Science Foundation (No. 2615 and 4095), the Swedish Agricultural and Forestry Research Council, SJFR and the Forschungsverbund Berlin e.V.

Correspondence: Dr. Riho Gross. Department of Fish Farming. Institute of Animal Science. Estonian Agricultural University. 1 Kreutzwaldi St. EE-51014 Tartu. ESTONIA. E-mail: rgross@eau.ee

REFERENCES

- Avise J.C.** 1994. Molecular markers, natural history and evolution. New York, Chapman & Hall. 511 p.
- Bakke T.A., Jansen P.A., Hansen L.P.** 1990. Differences in the host resistance of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., stocks to the monogenean *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 // J. Fish Biol. V. 37. P. 577-587.
- Bermingham E., Forbes S.H., Friedland K., Pla C.** 1991. Discrimination between Atlantic salmon (*Salmo salar*) of North American and European origin using restriction analyses of mitochondrial DNA // Can. J. Fish. Aquatic Sci. V. 48. P. 884-893.
- Birt T.P., Green J.M., Davidson W.S.** 1991. Mitochondrial DNA variation reveals genetically distinct sympatric populations of anadromous and nonanadromous Atlantic salmon, *Salmo salar* // Can. J. Fish. Aquatic Sci. V. 48. P. 577-582.
- Bourke E.A., Coughlan J., Jansson H., Galvin P., Cross T.F.** 1997. Allozyme variation in populations of Atlantic salmon located throughout Europe: diversity that could be compromised by introductions of reared fish. // ICES J. Mar. Sci. V. 54. P. 974-985.
- Chen T.T., Marsh A., Shablott M., Chan K.-M., Tang Y.-L., Cheng C.M., Yang B.-Y.** 1994. Structure and evolution of fish growth hormone and insulinlike growth factor genes. In: Sherwood N.M., Hew C.L. (Eds.) Fish Physiology. V. XIII. Molecular Endocrinology of Fish. P. 179-209.
- Cutler M.G., Bartlett S.E., Hartley S.E., Davidson W.S.** 1991. A polymorphism in the ribosomal RNA genes distinguishes Atlantic salmon (*Salmo salar*) from North America and Europe // Can. J. Fish. Aquatic Sci. V. 48. P. 1655-1661.
- Donner J.** 1995. The Quaternary History of Scandinavia. Cambridge, Cambridge University Press.
- Excoffier L., Smouse P.E., Quattro J.M.** 1992. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data // Genetics. V. 131. P. 479-491.
- Forbes S.H., Knudsen K.L., North T.W., Allendorf, F.W.** 1994. One of two growth hormone genes in coho salmon is sex-linked // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. V. 91. P. 1628-1631.
- Gross R., Nilsson J.** 1995. Application of heteroduplex analysis for detecting variation within the growth hormone 2 gene in *Salmo trutta* L. (brown trout) // Heredity. V. 74. P. 286-295.
- Gross R., Nilsson J.** 1999. Restriction fragment length polymorphism at the growth hormone 1 gene in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and its association with weight among the offspring of a hatchery stock // Aquaculture. V. 173. P. 73-80.
- Henricson J., Jansson H., Ring O., Hedenskog M.** 1995. Rearing of a hatchery strain of the landlocked Gullspång salmon at Kälarne, Sweden: history, genetic characterization and establishment of a new broodline // Information från Sötvatenslaboratoriet Drottningholm, N. 1. P. 1-11 (in Swedish).
- Hewitt G.M.** 1999. Post-glacial re-colonization of European biota // Biol. J. Linnean Soc. V. 68. P. 87-112.
- Kazakov R.V., Titov S.F.** 1991. Geographical patterns in the population genetics of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., on U.S.S.R. territory, as evidence for colonisation routes // J. Fish Biol. V. 39. P. 1-6.
- Kazakov R.V., Titov S.F.** 1993. Population genetics of salmon, *Salmo salar* L., in northern Russia // Aquacult. Fish. Manag. V. 24. P. 495-506.
- King T.L., Spidle A.P., Eackles M.S., Lubinski B.A., Schill W.B.** 2000. Mitochondrial DNA diversity in North American and European Atlantic salmon with emphasis on the Downeast rivers of Maine // J. Fish Biol. V. 57. P. 614-630.
- King T.L., Kalinowski S.T., Schill W.B., Spidle, A.P., Lubinski B.A.,** 2001. Population structure of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.): a range-wide perspective from microsatellite DNA variation // Mol. Ecology. V. 10. P. 807-821.
- Klinkicht M., Tautz D.** 1992. Detection of simple sequence length polymorphisms by silver staining // Mol. Ecol. V. 1. P. 133-134.
- Koljonen M.-L., Jansson H., Paaver T., Vasin O., Koskiniemi J.** 1999. Phylogeographic lineages and differentiation pattern of Atlantic salmon in the Baltic Sea with management implications // Can. J. Fish. Aquatic Sci. V. 56. P. 1766-1780.
- Laird P.W., Zijderveld A., Linders K., Rudnicki M.A., Jaenisch R., Berns A.** 1991. Simplified mammalian DNA isolation procedure // Nucl. Acids Res. V. 19. P. 4293.

- Louis E.J.**, Dempster E.R. 1987. An exact test for Hardy-Weinberg and multiple alleles // *Biometrics*. V. 43. P. 805-811.
- Male R.**, Nerland A.H., Lorens J.B., Telle W., Lossius I., Totland G.K. 1992. The complete nucleotide sequence of Atlantic salmon growth hormone I gene // *Biochim. Biophys. Acta*, V. 1130. P. 345-348.
- McConnell S.K.**, O'Reilly P., Hamilton L., Wright J., Bentzen P. 1995. Polymorphic microsatellite loci from Atlantic salmon (*Salmo salar*): genetic differentiation of North American and European populations // *Can. J. Fish. Aquatic Sci.* V. 52. P. 1863-1872.
- Nei M.** 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // *Genetics*. V. 89. P. 583-590.
- Nilsson J.**, Gross R., Asplund T., Dove O., Jansson H., Kelloniemi J., Kohlmann K., Löytynoja A., Nielsen E.E., Paaver T., Primmer C.R., Titov S., Vasemägi A., Veselov A., Öst T., Lumme J. 2001. Matrilinial phylogeography of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in Europe and postglacial colonization of the Baltic Sea area. // *Mol. Ecol.* V. 10. P. 89-102.
- Park L.K.**, Moran P., Dightman D.A. 1995. A polymorphism in intron D of the chinook salmon growth hormone 2 gene // *Anim. Genetics*. V. 26. P. 285.
- Raymond M.**, Rousset F. 1997. GENEPOP version 3.1.a: population genetics software for exact tests and ecumenicism. FTP: ftp.cefe.cnrs-mop.fr.
- Schneider S.**, Kueffer J.-M., Roessli D., Excoffier L. 1997. Arlequin ver. 1.1: A software for population genetic data analysis. Genetics and Biometry Laboratory, University of Geneva, Switzerland.
- Sohlenius G.** 1996. The history of the Baltic proper since the Late Weichselian deglaciation as recorded in sediments // *Quaternaria*. Ser. A, N. 3. P. 1-34.
- Ståhl G.** 1987. Genetic population structure of Atlantic salmon. In: Ryman N., Utter F. (Eds.) *Population Genetics & Fishery Management*. P. 121-140.
- Taggart J.B.**, Verspoor E., Galvin P.T., Morán P., Ferguson A. 1995. A minisatellite DNA marker for discriminating between European and North American Atlantic salmon (*Salmo salar*) // *Can. J. Fish. Aquatic Sci.* V. 52. P. 2305-2311.
- Verspoor E.**, McCarthy E.M., Knox D., Bourke E.A., Cross T.F. 1999. The phylogeography of European Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) based on RFLP analysis of the ND1/16sRNA region of the mtDNA // *Biol. J. Linnean Soc.* V. 68. P. 129-146.

GYRODACTYLUS SALARIS IN NORWEGIAN RIVERS

B.O. Johnsen & A.J. Jensen

Norwegian Institute for Nature Research, Tungasletta 2, N-7485 Trondheim, Norway
Phone: +47 73801505, Fax +47 801400, E-mail: bjorn.o.johnsen@ninatrd.ninaniku.no

INTRODUCTION

Gyrodactylus is a genus of monogenean attacking several external parts of the fish. In the period 1975-1979, presmolt of Atlantic salmon were found to be infected by *Gyrodactylus* in an increasing number of Norwegian rivers. Such a mass infection in natural waters was unique, and investigations were initiated to find out the scale and causes of the problem. The purpose of this paper is to give a short review of events in Norwegian rivers.

THE FIRST OBSERVATIONS OF *G. SALARIS* IN NORWAY, 1975-1979

It all started in the River Lakselva, a rather small salmon river situated in the northern part of Norway. In August 1975, the population Atlantic salmon parr in this river was found to be infected by *Gyrodactylus* (Johnsen 1978). Biological investigations were initiated in this river in connection with plans for hydropower development. Pre-smolt of Atlantic salmon and brown trout were sampled quantitatively with an electrical fishing apparatus at five locations. *Gyrodactylus* infection was discovered on three Atlantic salmon specimens caught at one location.

One year later, in August 1976, *Gyrodactylus* was found parasitizing on 159 (95%) of the 168 salmon parr found at the five locations. Fish which were infected with *Gyrodactylus* and parasitic fungi, were found dying among stones close to the river bank. Dead fish were also found in the river. Gulls and terns were observed patrolling the river picking up dead and dying fish.

In August 1977, all five locations were sampled in the same way in previous years. The results showed a catastrophic decrease in the number of salmon. Only two parr were found and they were both infected with *Gyrodactylus*.

The dramatic reduction in the number of salmon parr was associated with the *Gyrodactylus* attack, as there was no such reduction among the brown trout parr, which were not attacked by *Gyrodactylus*. Initially, the heavy infection on parr was attributed to environmental pollution. Some agricultural and domestic pollutants were disposed of in the river, and high proportion of the river bed was overgrown by algae. This was presumed to have a debilitating effect on the parr and render them more sensitive to *Gyrodactylus*. This "pollution theory" was based on the assumption that *G. salaris* was naturally distributed in Norwegian rivers.

Biological investigations were also carried out in the River Skibotnelva each year starting 1977, in association with hydropower regulation. A decrease in the density of salmon parr was noticed in 1979, and it turned out that 96 % of the salmon were infected by *Gyrodactylus*. The hydropower regulation in Skibotnelva resulted in a reduction in the flow in the upper part of the river, and frequent changes in the flow in lower reaches. In addition, there was heavy transportation of mud and silt in Skibotnelva during the period when *Gyrodactylus* occurred (Heggberget, Johnsen 1982).

In 1979, *Gyrodactylus* was also discovered on Atlantic salmon parr from rivers Vefsna and Ranaelva. Ranaelva was regulated in 1964 and 1969, resulting in a reduction of the water flow in the upper part of the river, and frequent changes of the water flow in lower reaches.

At the end of 1979, *Gyrodactylus* had been found in four rivers. In two of the rivers, Ranaelv and Skibotnelv, there had been environmental changes because of hydropower development. In one river (Lakselv) there were environmental changes due to agricultural pollution, and in one river (Vefsna) there had been no environmental changes. As a result of these findings a "*Gyrodactylus* Committee", with representatives from the Directorate for Nature Management, the Veterinary Authorities, the fish farming industry and Zoological Museum, University of Oslo, was established in January 1980.

REGIONAL INVESTIGATIONS IN 1980-1985

The Committee initiated regional research on juvenile Atlantic salmon in hatcheries and natural waters and approximately 200 rivers were investigated within a few years.

By the end of 1980, *Gyrodactylus* sp. had been found in 19 rivers and 4 hatcheries. Based on the results from the investigations in 1980, the Veterinary authorities asked the infected hatcheries not to deliver fish for stocking in fresh water until the situation of concerning *Gyrodactylus* was clarified.

In 1981, 8 more rivers were found to be infected with *Gyrodactylus*, and in 1982 another 5 rivers were added to the infected list. In two rivers the parasite was identified as *G. arcuatus*, a species which usually occurs on sticklebacks. *G. arcuatus* is regarded as harmless for salmonids. In 6 rivers (situated in the south-eastern part of the country) the parasite was identified as *G. truttae* (later *G. derjavini*). *G. truttae* was carefully studied in the river Sandvikselva by Mo (1983).

In 23 rivers the parasite was identified as *G. salaris*.

The *Gyrodactylus* Committee completed its research in 1982. Briefly the conclusions made by the *Gyrodactylus* Committee can be summed up as follows:

- The production of Atlantic salmon in *G. salaris* — infected rivers is strongly threatened
- Few or no young salmon reach the smolt stage in rivers where the parasite has occurred for some time
- *G. salaris* is probably a new species in Norway spread via hatcheries and fish migrating in brackish water.

Based on these conclusions *G. salaris* was declared a notifiable disease in 1983.

EVIDENCE OF INTRODUCTION

Investigations continued on a smaller scale in 1983, 1984 and 1985, concentrating on infected rivers and their neighbouring watercourses. In 1984, *G. salaris* was found in two more rivers (Vikelva and Aureelva), and in 1985 another river (Måna) was added to the list of rivers infected with *G. salaris*. In a paper from 1986 (Johnsen, Jensen 1986) we grouped the 26 infected rivers into 14 regions according to their locations. Neighbouring rivers were placed in the same geographical region. This grouping was compared with known stockings from infected hatcheries in the period 1975–1979 that had been unraveled by the *Gyrodactylus* Committee. A statistically significant association between the distribution of *G. salaris* in Norwegian rivers and known deliveries of stock fish from infected hatcheries was shown. Deliveries of fish from infected hatcheries had taken place to at least one locality in all but two of these regions in the period 1975–1979. The two regions containing *G. salaris* which have not been stocked with fish from infected hatcheries are region 1 Skibotnelva and region 3 Beiarelva. The occurrence of *G. salaris* in Skibotnelva seems to have been brought about by dumping of smolts into the river from a Swedish smolt-transport in 1975 (*Gyrodactylus*prosjektet 1983). Beiarelva is the neighbouring river to Lakselva (region 2), but the distance between their outlets is so great (80 km) that spreading through brackish water is unlikely; spreading across land from Lakselva in one way or another is a more plausible explanation for the occurrence of *G. salaris* in Beiarelva.

Since 1985, 15 rivers have been added to the list of 40 infected rivers in total. In 37 rivers the occurrence of *G. salaris* can be connected to stocking of fish from infected hatcheries, to infected hatcheries situated by the river or to further spread via brackish water from infected rivers (Johnsen, Jensen 1999).

Regional investigations of about 50,000 salmon parr show that *G. salaris* is not naturally distributed in Norway. In 139 rivers investigated, more than 90 parasite-free salmon parr were found. If the parasite had occurred with a prevalence of 5 % or more in one of these rivers, there is a 99 % probability that it would have been discovered (Johnsen, Jensen 1999).

The introduction hypothesis is strongly supported by Bakke et al. (1990). They examined the susceptibility and resistance of salmon parr from two Norwegian rivers (Alta and Lone) and one Russian Baltic river (Neva) to *G. salaris* from Norway. In both Norwegian salmon stocks, *G. salaris* infrapopulations were steadily increasing during an experimental period of 5 weeks, in contrast to a decline in the Neva salmon stock. The Baltic Neva stock demonstrated both an innate and an acquired resistance to *G. salaris* in contrast to the highly susceptible, Norwegian Alta and Lone salmon stocks.

SPREAD WITHIN RIVERS

The findings of *G. salaris* in the River Vefsna and its tributaries indicate an upstream spread of the parasite (Johnsen, Jensen 1988). In 1978, the parasite was found on parr in the main river, and in the tributary Svenningdalselva. In 1979, the parasite was found in lower parts of the tributary Austervefsna. In 1980 it was found in upper parts of the Austervefsna, by which time it had spread throughout the entire watercourse (Fig. 1). In Vefsna there are many waterfalls in which salmon ladders had been constructed. The lengths and heights of the 14 salmon ladders in the watercourse indicate that there is only a small chance of upstream migration of presmolt salmon, suggesting therefore, that parasites were carried by adult salmon. Atlantic salmon have access to 126 km of the river. Within two years from the first finding of *G. salaris* (1978–1980), the parasite had colonized the entire watercourse. Data from other infected Norwegian rivers such as the Lakselva (Johnsen 1978), Beiarelva, Ranaelva, Steinkjervassdraget, Rauma (Johnsen, Jensen 1985) and Laerdalselva (Johnsen, Jensen 1997) present a similar picture of a very rapid colonization (1–3 years).

SPREAD BETWEEN NEIGHBOURING RIVERS

The rivers within each region are situated so close to each other that the occurrence of *G. salaris* in the neighbouring rivers may be explained as the result of spreading on fish moving through brackish water in the fjord area (Johnsen, Jensen 1986). For example, in the Romsdalsfjord stocking of fish from an infected hatchery in the River Henselva took place in 1978 (Gyrodactylusprosjektet 1982). The river was investigated in 1980 and parasites were found infecting most of the salmon parr. The same year the parasite was found in Rauma (Hvidsten 1981), which has its outlet 6 km from the outlet of Henselva (Fig. 2). In 1982, the small river Skorga which is situated 1.5 km across the fjord from Rauma, was found to be infected. In the River Måna, which has its outlet approximately 12 km from the outlet of Rauma, young salmon were checked both in 1981 and in 1983, but no *G. salaris* was found (Hvidsten 1981, Haukebø, Eide 1987). In September 1985, *G. salaris* was found for the first time (Haukebø, Eide 1987). In the River Innfjordelva, which is situated in the innermost part of the 4.5 km long Innfjord with its outlet 10 km from the outlet of Rauma, investigations of the young fish population commenced in 1983. Yearly investigations were conducted from 1985, but *G. salaris* was found for the first time in 1991 (Aspås, Bruun 1994).

These observations in neighbouring rivers in Romsdalsfjord indicate that the parasite may have spread from one river to another through brackish water.

Spread of the parasite on infected fish migrating through brackish water has probably taken place in the following areas: Vefsnfjord from the River Vefsna 7 km to Fusta and further 5 km to Drevja; in the inner part of the Beistadfjord from Figga 1.5 km to Steinkjervassdraget; the Sunndalsfjord where rivers Litledalselva and Driva have their outlets less than 500 m from each other and Øksendalselva is situated 10 km from the outlet of Driva; the Tafjord from Tafjordelva 12 km to Valldalselva, across the fjord 5 km to Norddalselva and further 3 km to Eidsdalselva.

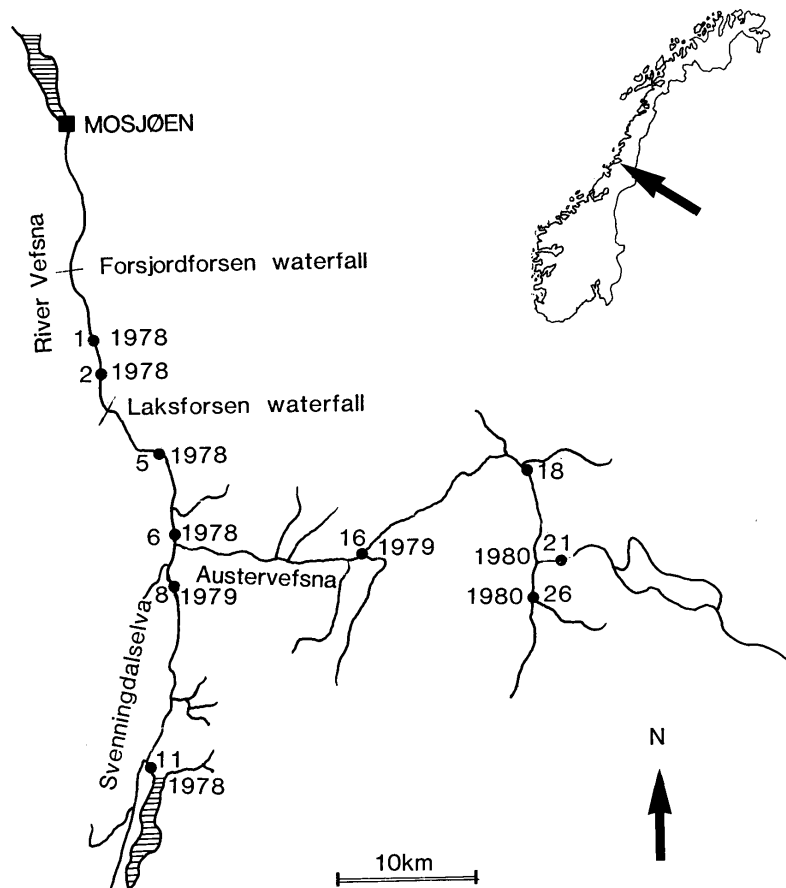


Fig. 1. First occurrence of *Gyrodactylus salaris* on salmon parr from different locations in the River Vefsna and tributaries

All these fjord systems have large concentrations of freshwater in springtime during the snow-melt period. In this period, salmon smolts migrate to the sea and may be very important spreading agents of *G. salaris*.

In connection with investigations of the *G. salaris* infected rivers Langsteinelva and Fættelva, Lund and Heggberget (1992) found that hatchery-reared Atlantic salmon parr had migrated a minimum distance of 2.7 km through fjord areas in a period when the salinity of the fjord was between 2.0 and 3.05 %. This is the first observation of parr migration between streams via a fjord area (Lund, Heggberget 1992).

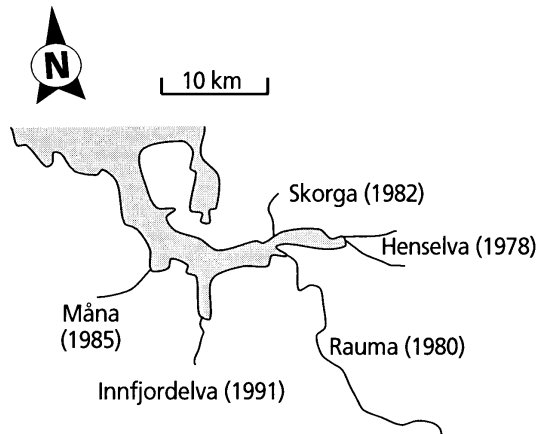


Fig. 2. Romsdalsfjord and the first finding of *Gyrodactylus salaris* on Atlantic salmon parr from different neighbouring rivers

Malmberg's (1989) observations in the Baltic that *G. salaris* can survive a salinity of 0.5% supports the idea that some of the Norwegian rivers may have been infected via the brackish water of their common fjord area.

DEVELOPMENT OF PRE-SMOLT POPULATIONS IN INFECTED RIVERS

In two of the infected rivers, Lakselva and Vefsna, densities of presmolt Atlantic salmon and brown trout have been estimated annually since 1975 (Fig. 3).

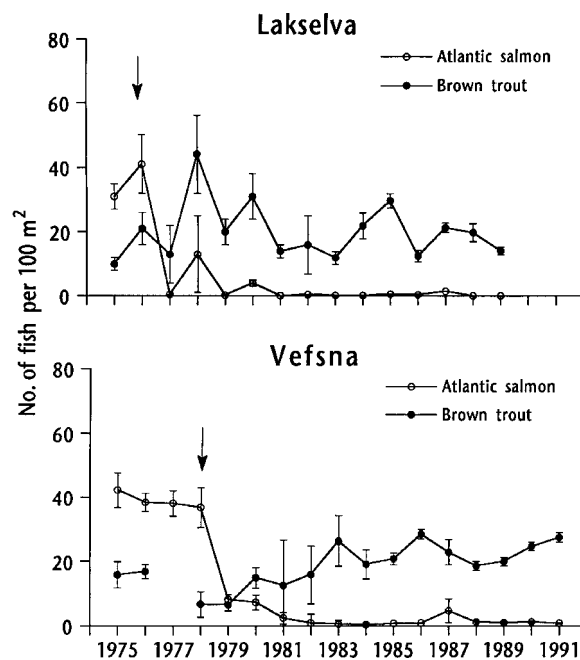


Fig. 3. Mean densities (fish/100 m² ± 95 % certainty limits) of presmolt Atlantic salmon and brown trout (except 0+) in the infected rivers Lakselva and Vefsna. The arrows indicate the year of the first observation of *Gyrodactylus salaris* in the river

In the River Vefsna electrofishing has been carried out annually at the same ten locations during early August in the period 1975-1991 (since 1991 there were no natural reproduction of salmon in 8 of the 10 locations). *G. salaris* was first discovered on salmon parr collected in 1978. A drastic decrease in the population of salmon parr was observed from 1978 to 1979; this decrease continued, and since 1982 specimens of salmon parr were only sporadically recorded.

In the River Lakselva, *Gyrodactylus* was found on three of eight salmon parr caught in the upper region of the river in 1975. In 1976 the parasite infected the majority (95%) of salmon parr, and by 1977 most salmon parr had disappeared. In the period 1980 – 89 (the river was treated with rotenone in 1990 to eliminate the parasite) the density of salmon parr was minimal.

These investigations in Lakselva and Vefsna indicate that infections of *G. salaris* cause great reductions and near extermination of populations of salmon parr.

In 14 of the infected rivers, the investigations of the salmon parr population are sufficient for evaluating the long-term effects of *G. salaris* on the salmon parr population. In these rivers the density of salmon parr has been reduced on average by 85.5% (Johnsen, Jensen 1999).

The *Gyrodactylus* infection in the rivers is characterized by a quick development into an epidemic state with increasing prevalence and intensity of infection. This is illustrated by the 1986 year-class of Atlantic salmon in the River Lakselva (Fig. 4). In August 1986, 57 fry (0+) were investigated and none were infected. In May 1987, 44 one-year-old salmon were found. The prevalence of infection was 84% and the average number of parasites per fish was 472. In July, the prevalence of infection was 100% (27 specimens were examined), and the average number of parasites per fish was 2273. In September, 13 salmon were found, the prevalence of infection was 100% and the average number of parasites per fish was 5636. One fish had a total of 10600 parasites (Johnsen, Jensen 1992).

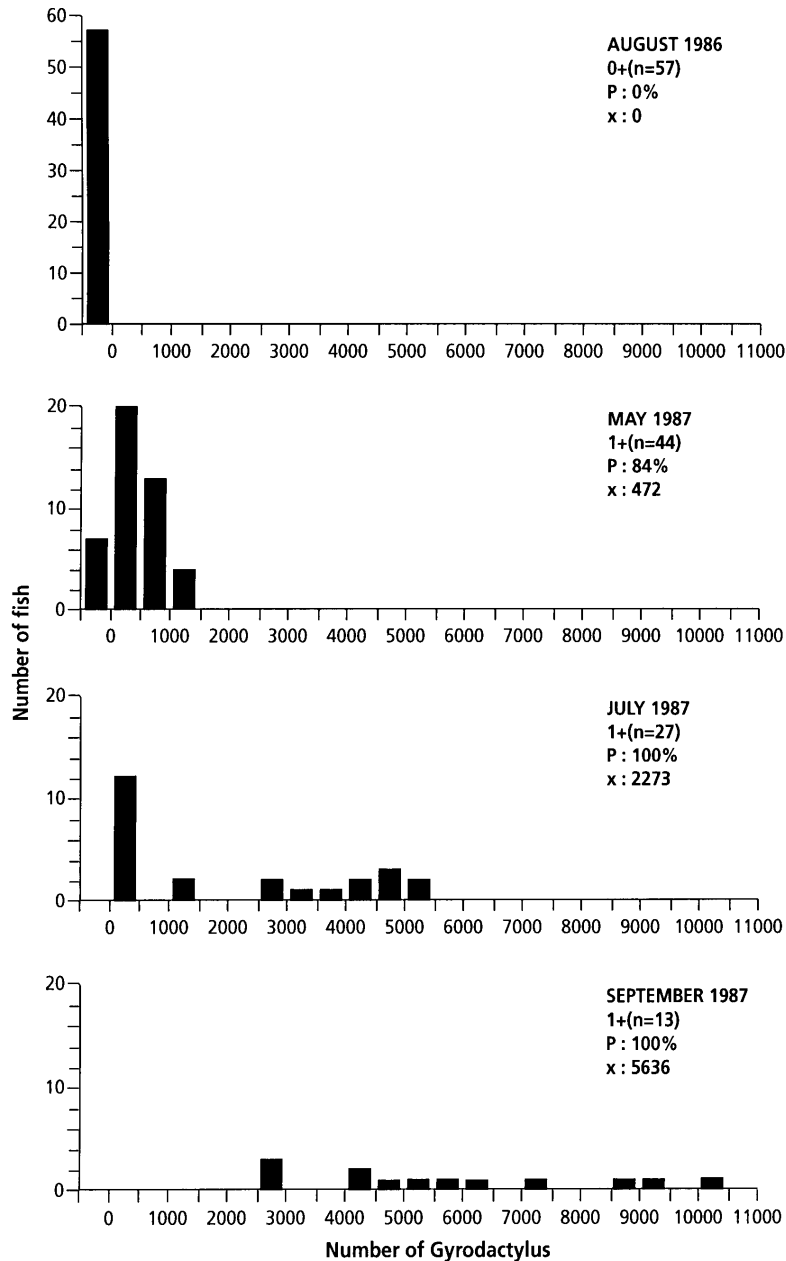


Fig. 4. Parasite development in the 1986 year-class in the River Lakselva. P: prevalence; x: mean intensity

Salmon parr mortality is probably associated with an increase in the parasite burden, and most heavily infected fish appear to survive for slightly more than 1 year. This time period is sufficient for transmission of the parasite to the next year class and in this way the infection is maintained.

DEVELOPMENT OF SALMON FISHERIES IN INFECTED RIVERS

Official statistics on salmon and trout fisheries in Norwegian rivers have separated the catch of salmon from the catch of sea trout and Arctic char since 1966. In Fig. 5, we compared the total catch of salmon in all Norwegian rivers (broken line) with the total salmon catch in infected rivers included in official statistics (solid line) in the period 1966-1990 to illustrate the immediate impact on the catch statistics in infected rivers. The two graphs followed each other until 1981, but after that, the total catch of salmon in infected rivers (solid line) showed a sharp decline.

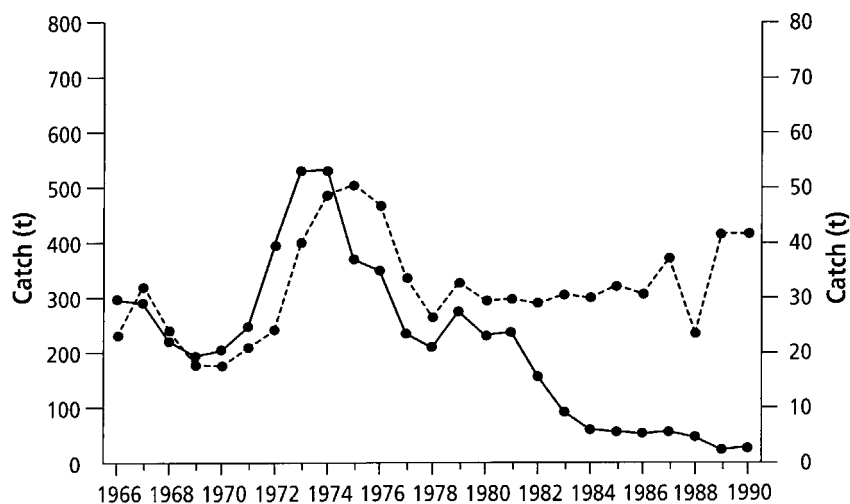


Fig. 5. Total river catches of Atlantic salmon in Norway (broken line, left-hand axis) compared with total catches of Atlantic salmon in infected rivers (solid line, right-hand axis), 1966-1991

For 12 of the infected rivers, we have satisfactory information to provide a good comparison of the catch of salmon before the *G. salaris* attack and the catch of salmon after the *G. salaris* attack. In these rivers the catch of salmon dropped on average by 87% (Johnsen, Jensen 1999).

Total yearly loss in the river fishery caused by *G. salaris* is estimated at about 45 tonn. Without any measures the *G. salaris* attacks would have reduced the Norwegian salmon fishery by a minimum of 15% (Johnsen, Jensen 1999).

REESTABLISHMENT OF SALMON IN RIVERS TREATED WITH ROTENONE

Rotenone treatment is a useful method for exterminating fish populations and thereby *G. salaris* from river populations of Atlantic salmon (Johnsen et al. 1989). A total of 25 of the infected rivers have so far been treated with rotenone in an attempt to exterminate *G. salaris*. We have monitored the re-establishment of the salmon population in some of these rivers. In general we can say that reestablishment of populations of young fish has been achieved quickly in rivers where part of the population was at sea at the time of the rotenone treatment (Batnfjordelva: 2 years), or in rivers where there have been large stockings of fish (Beiarelva: 4 years). Re-establishment of a population of young fish has taken a long time (about 10 years) in rivers where the salmon population was considered to have been exterminated prior to the rotenone treatment and no fish were released after the treatment (Lakselva), or the stockings that had been made were small or unsuccessful (Valldalselva).

The catch of salmon was at a normal level within 1-2 years in rivers where the rotenone treatment took place shortly after *G. salaris* had been discovered and part of the population was at sea (Korsbrekkeelva), or large amounts of smolts had been released (Vikja), but still low many years after the treatment in rivers where the salmon population was exterminated and there were no stockings.

REFERENCES

- Aspås, H. & Bruun, P. 1994. Gjennomførte tiltak mot lakseparasitten *Gyrodactylus salaris* i Møre og Romsdal pr. april 1994 // Fylkesmannen i Møre og Romsdal, Miljøvernavdelinga. V. 5. P. 1-31 (in Norwegian).
- Bakke, T.A., Jansen, P.A. & Hansen, L.P. 1990. Differences in the host resistance of Atlantic salmon, *Salmo salar* L. stocks to the monogenean *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 // J. Fish Biology. V. 37. P. 577-587.
- Gyrodactylusprosjektet 1982. Rapport fra Gyrodactylusutvalget over virksomheten i 1981 og program for virksomheten i 1982 // Direktoratet for vilt og ferskvannsfisk, Trondheim. P. 1-43 (in Norwegian).

- Gyrodactylusprosjektet** 1983. Rapport fra Gyrodactylusutvalget over virksomheten i 1982 // Direktoratet for vilt og ferskvannsfisk, Trondheim. P. 1-15 (in Norwegian).
- Haukebø, T. & Eide, O.** 1987. Undersøkelser vedrørende lakseparasitten *Gyrodactylus salaris* i Møre og Romsdal i 1983, 1984 og 1985 // Fylkesmannen i Møre og Romsdal. V. 2. P. 1-349 (in Norwegian).
- Heggberget, T.G. & B.O. Johnsen.** 1982. Infestations by *Gyrodactylus* sp. of Atlantic salmon in Norwegian rivers // J. Fish Biology. V. 21. P. 15-26.
- Hvidsten, N.A.** 1981. Ungfiskundersøkelser av laks og aure fra 34 vassdrag i Møre og Romsdal i tiden 1979. 81 // Rapport Fagsekretæren for ferskvannsfiske i Møre og Romsdal. P. 1-70 (in Norwegian).
- Johnsen, B.O.** 1978. The effect of an attack by the parasite *Gyrodactylus salaris* on the population of salmon parr in the river Lakselva, Misvær Northern Norway // Astarte. V. II. P. 7-9.
- Johnsen, B.O. & Jensen, A.J.** 1985. Parasitten *Gyrodactylus salaris* på laksunger i norske vassdrag, statusrapport // Direktoratet for vilt og ferskvannsfisk, Reguleringsundersøkelsene. V. 12. V. 85. P. 1-145 (in Norwegian).
- Johnsen, B.O. & A.J. Jensen** 1986. Infestations of Atlantic salmon (*Salmo salar*) by *Gyrodactylus salaris*, in Norwegian rivers // J. Fish Biol. V. 29. P. 233-241.
- Johnsen, B.O. & Jensen, A.J.** 1988. Introduction and establishment of *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957, on Atlantic salmon, *Salmo salar* L., fry and parr in the River Vefsna, northern Norway // J. Fish Diseases. V. 11. P. 35-45.
- Johnsen, B.O. & Jensen, A.J.** 1991. The *Gyrodactylus* story in Norway // Aquaculture. V. 98. P. 289-302.
- Johnsen, B.O. & Jensen, A.J.**, 1992. Infection of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., by *Gyrodactylus salaris*, Malmberg 1957, in the River Lakselva, Misvær in northern Norway // J. Fish Biol. V. 40. P. 433-444.
- Johnsen, B.O. & Jensen, A.J.** 1997. Tetthet av laksunger og forekomst av *Gyrodactylus salaris* i Lærdalselva høsten 1996 // NINA Oppdragsmelding. V. 459. P. 1-17 (in Norwegian, with English abstract).
- Johnsen, B.O. & Jensen, A.J.** 1999. Parasitten *Gyrodactylus salaris* på laks i norske vassdrag, statusrapport ved inngangen til år 2000 // NINA Oppdragsmelding. V. 617. P. 1-129 (in Norwegian, with English abstract).
- Johnsen, B.O., Jensen, A.J. & Sivertsen, B.** 1989. Extermination of *G. salaris* — infected Atlantic salmon *Salmo salar* by rotenone treatment in the river Vikja, Western Norway // Fauna norvegica, Ser. A. V. 10. P. 39-43.
- Lund, R. & Heggberget, T.G.** 1992. Migration of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., parr through a Norwegian fjord: potential infection path of *Gyrodactylus salaris* // Aquacult. and Fish. Manage. V. 23. P. 367-372.
- Malmberg, G.** 1989. Salmonid transports, culturing and *Gyrodactylus* infections in Scandinavia. In: O. Bauer (ed.) Parasites of Freshwater Fishes of North-West Europe. Int. symp. Sovjet-Finnish Cooperation, 10-14 January 1988, P. 88-104.
- Mo, T.A.** 1983. *Gyrodactylus truttae* Glaser, 1974 på ørret, *Salmo trutta* L og laks, *Salmo salar* L. i Sandviksvassdraget. Taksonomi og infeksjonsforhold // Hovedfagsoppgave i spesiell zoologi, parasittologi, Univ. Oslo, Norway, P. 1-79 (in Norwegian).

BALTIC SALMON (*SALMO SALAR* L.) IN LITHUANIA: DISTRIBUTION, ABUNDANCE AND STATE

V. Kesminas & T. Virbickas

Institute of Ecology, Akademijos 2, Vilnius 2600, Lithuania

Tel. +370 2 79 68 13; Fax. +370 2 729257

E-mail: kesminas@aiva.lt; virbickas@aiva.lt

INTRODUCTION

The Baltic Sea is a part of the Atlantic salmon distribution area. Throughout all four seasons of the year salmon is found in the sea on the Lithuanian coast. Mature fish come to spawn in inland water bodies. Until 1960, salmon was commercial fish in Lithuanian inland waters, the annual catch reaching 3-4 tons. As a result of drastic decimation, since 1981 salmon was included into the Red Data Book of Lithuania (Red Data Book of Lithuania, 1992). Fishery is allowed only in the Baltic Sea with certain restrictions following quotas and fishing terms. In 1990-1999, the annual catch of salmon in the Baltic Sea by Lithuanian fishing companies was 5-70 tons. The state of the stock in the Baltic Sea depends on the results of artificial rearing and effectiveness of natural reproduction in rivers. Therefore, measures for the restoration of salmon and sea trout address both aspects. The estimated potential of smolt production, based on the number of biotopes suitable for salmon spawning and rearing the young in Lithuanian rivers, reaches about 165 000 each year, while the current production of wild salmon is estimated to exceed 20 000 smolts each year.

In 1997, after several worrisome years with high mortality rates due to M74, the IBSFC took the initiative to set forth a "Salmon Action Plan" (ICES 1997). The main goal of this international plan is to restore wild salmon populations, the target being to increase production to a least 50% of the potential capacity of each river by year 2010 (Ranke et al. 1999). In accordance with international requirements, with the intention of salmon fishery, Lithuania must rear and protect salmon following international rules. Special emphasis rests on the preservation of wild salmon and their spawning grounds. Taking into account the importance of restoring the salmon population in the Baltic Sea, the program for the restoration of the salmon stock in Lithuania was developed for years 1997-2010. The main goals of the program are as follows: 1) investigations of the abundance and migration of salmon and sea trout smolts in reference rivers; 2) investigations of the density and monitoring of juvenile salmon and sea trout; 3) estimation of the spawning efficiency of salmon and sea trout in reference rivers; 4) restoration of salmon stocks in "potential" rivers by releasing hatchery-reared salmon; 5) estimation of the efficiency of newly constructed fish-ladders (Program for restoration and conservation of salmon stock in Lithuanian waters for 1997-2000).

This paper describes the present situation concerning the Baltic salmon stock (*Salmo salar* L.) in Lithuania and the biological background that can explain recent developments.

MATERIAL AND METHODS

Migration of salmon and sea trout smolts was studied in 1996-2000 in the lower reaches of the Mera River, a tributary of the main salmon river – Zheimena, situated in Eastern Lithuania. Mera is a typical salmon river — 60.2 km long, 6-8 m wide, flowing through forested landscape. Studies were conducted in April-May, when the water level was beginning to fall. Smolts were caught using a special trap, consisting of 2 wings of 12 mm mesh-size net, and 8 mm mesh-size hoop-net. The hoop-net was checked every morning at 6 o'clock. The following data were registered: number of fish species, density and biomass of different species, salmon and sea trout smolt identification features, water temperature and change in water level. Smolts were marked using special marks of the Karlin type. Since Mera is quite shallow, the smolt trap barred the whole of the river cross-section, therefore we assume that nearly all fish that were migrating downstream were caught.

For monitoring juvenile salmon and sea trout, fish were caught by electrofishing gear, with a power of 540 V, impulse frequency — 20-60 Hz, impulse duration 2-12 ms, supplied with a 12 V battery. In the 20-150 m long river stretches chosen for investigation, 2-3 successive electrofishings were done, following a standard technique (Junge, Libosvasky 1965; Bohlin & Sundstrom 1977). Investigations of the abundance of juvenile salmon and sea trout (0+, 1+, and 2+ age classes) were carried out in late summer and autumn — in August and September, when the water gets shallower and clearer. The fish caught were grouped by species; the density (N), lengths (L and l, cm) and weights (Q and q, g) of individuals were determined for each species. The density and biomass of the fish were recalculated to ind./100 m² and kg/100 m². Monitoring was carried out in 122 sites in salmon rivers of different length, flowing in southeastern and western parts of Lithuania.

The spawning of salmon and sea trout was studied in the reference rivers — Zheimena, Mera and Vilnia, when the water temperature dropped to 5-8° C (i.e. in November). In the relatively shallow and narrow Mera and Vilnia rivers spawning sites and rudds were counted walking along the side of the river. Spawning sites in the Zheimena River were counted from the boat. The location of spawning sites, total number of rudds, their size (m²) and density per 1 km of the river stretch were determined visually. The most productive river segments were identified.

RESULTS AND DISCUSSION

Of particular importance to many states around the Baltic Sea is the change of salmon resources related to human activities — destruction of salmon rivers and resultant loss of suitable habitats. In the beginning of the 20th century, the Baltic salmon spawned regularly in 80-120 rivers. A rough estimate of the natural reproduction was 8-10 million smolts annually. Recently, merely 20 of the formerly numerous salmon rivers have remained suitable for spawning (Bengtsson 1999). To compensate this reduction and the corresponding catch loss, salmon are being reared on a large scale in many countries. The term “reared” salmon is frequently used in the literature. In the Salmon Action Plan, reared salmon is defined as a salmon that has spent a part of its life in captivity and is released into rivers. Annually, over 5 million salmon smolts are released from hatcheries in the states around the Baltic Sea, which makes up 90% of the total salmon smolt production in the region (Karlsson, Karlstrom 1994).

In the 19th century, the Baltic salmon was quite abundant in Lithuanian rivers. Since the beginning of the 20th century, salmon abundance has been declining due to pollution, uncontrolled fishery and dam construction. The drastic decrease in abundance took place upon the impoundment of Nemunas — the largest Lithuanian river. Analysis of biodiversity in the rivers of Lithuania has revealed that the brown trout lives in 135, sea trout — 69 rivers, while 16 rivers used to be inhabited by salmon (Kesminas, Virbickas 1999; Program on salmon stock restoration and conservation in Lithuanian waters 1998). Salmon distribution is limited by several factors: river size, bottom structure, river gradient, water thermal regime, pollution, and presence of dams. Salmon rivers in Lithuania were categorized into 3 groups: rivers currently inhabited by salmon, i.e. rivers with a natural population; rivers which are currently lacking a salmon population but in which it can be restored — “potential” rivers; and rivers no longer inhabited by salmon — “lost” rivers. At present, natural salmon smolt production occurs in the Zheimena, Neris and Miniija rivers. Sometimes salmon is found in other rivers of the salmon type; however, populations are not abundant. The “potential” rivers are Jura, Dubysa, Shventoji, Venta, Bartuva (Luoba), Baltijos Shventoji. The estimated potential smolt production, based on the amount of biotopes suitable for salmon spawning and rearing the young in Lithuanian rivers, reaches about 165 000 each year, while current production of wild salmon is estimated to exceed 20 000 smolts each year (Table 1).

In spring, 2+ year old, rarely 1+ or 3+ years old smolts complete the river-living period and migrate downstream from the home rivers. As a number of authors have stated, significant biochemical and morphological changes in fish organisms, as well as behavioral changes take place at the time of smoltification. Referring to published data, the timing and intensity of migration are closely related to climatic, hydrological factors, and especially — to changes in the water level, temperature and the phase of the moon. Considering these factors, the timing and intensity of migration varies in different geographical latitudes and river basins. Seven years of investigations in the Salace River (Latvia) have shown that intensive smolt migration takes place from April 24 till May 5 (Mitans 1975). In Northern latitudes migration starts later: for instance, in Karelia (Russia) — in May, June (Smirnov 1971, Veselov et al. 2000), in the Kola Peninsula — in June, July (Jakovenko 1974). Usually migration continues for about a month, but according to published data, migration can continue from 2 to 5 weeks (Jakovenko 1974; Mitans 1975, Nils Arne Hvidsten et al. 1995). In Latvia and Lithuania, salmon young migrate from rivers at the stage of parr and, partly, at the smolt stage; final smoltification occurs when the fish reach the sea (Mitans 1968; Kesminas et al. 2000). Juvenile salmon that migrate to more saline waters (for instance, the White Sea), reach the latter after the smoltification process is completed (Kuzmin, Smirnov 1982).

Five-year investigations in Lithuanian rivers have revealed that migration usually starts early in April, when the water temperature exceeds 6° C, and continues till May, when the water temperature reaches 14° C (Fig. 1). Migration is the most intensive the water temperature being 9-13° C (Kesminas et al. 2000). The timing of migration in different years varies within 15 days, depending on climatic factors. For instance, in 1996, the spring was late, so migration started later (for about 10 days), i.e. in the end of April, when the water temperature reached 8° C, while in 1997, migration started earlier, the greatest intensity attained in the second ten days of April. In 1998-2000, smolts in the Mera River started to migrate on April 5-12 (when the water temperature reached 6.5° C), but the most intensive migration took place on April 20-23 (10° C).

Data on the age-length-weight structure of salmon smolts in the rivers of Lithuania are very scarce. Nevertheless, observations on salmon and sea trout migration allow some inference. As stated by a number of authors, the size, age and sexual structure of smolts may differ greatly both between rivers, and within the same river across years. Supposedly, the river ecological and hydrological conditions determine smolt migration. The migratory behavior and dynamics of the process are genetically predetermined and influenced by environmental factors, individually for

every population (Shustov 1983; Kazakov 1998). In Lithuanian rivers, migrating smolts are 1-3 years old, the age structure slightly varying across years. One-year-old smolts amount to 27.4%, 2 yr. — 60%, 3 yr. — 12.6% (Table 2).

In rivers of western Lithuania, Jura and Minija, migration seems to start still earlier, with the first flood wave, i. e. in the end of March. This hypothesis is confirmed by thus far sparse data on smolts trapped in the Curonian lagoon in April.

Table 1.
Present and potential salmon smolt production in Lithuanian rivers

River catchment	River	Salmon provenance	Smolt production, ind.		Negative factors	Remarks
			potential	present		
RESIDE						
Nemunas	Nemunas	Local	–	–	Mechanical obstacles, water pollution	Migrating adults and smolts
	Neris	Local	50000	14500	Water pollution, illegal fishing	
	Zheimena	Local	30000	3000	Illegal fishing	
	Shventoji	Local	15000	1500	Mechanical obstacles	
	Minija	Local	15000	1000	Mechanical obstacles, eutrophication, illegal fishing	
Total:	5		110000	20000		
MAY RESIDE						
Nemunas	Jura	Local	10000	–	Mechanical obstacles, illegal fishing	
	Dubysa	Local	10000	–	Mechanical obstacles	The reasons for disappearance are unknown
	Vilnia	Local	5000	–	Mechanical obstacles, water pollution, illegal fishing	
Venta	Venta	Local	20000	–	Mechanical obstacles, water pollution, eutrophication	
Bartuva	Bartuva	Local			Mechanical obstacles, eutrophication	Migrating adults and smolts
	Luoba	Local	5000	–	Illegal fishing	Only in the lower reaches
Total:	7		55000	–		
VANISHED						
Nemunas	Merkys	Local	–	–	Mechanical obstacles	
	Dubysa	Local	10000	–	Mechanical obstacles	
Venta	Venta	Local	20000	–	Mechanical obstacles	

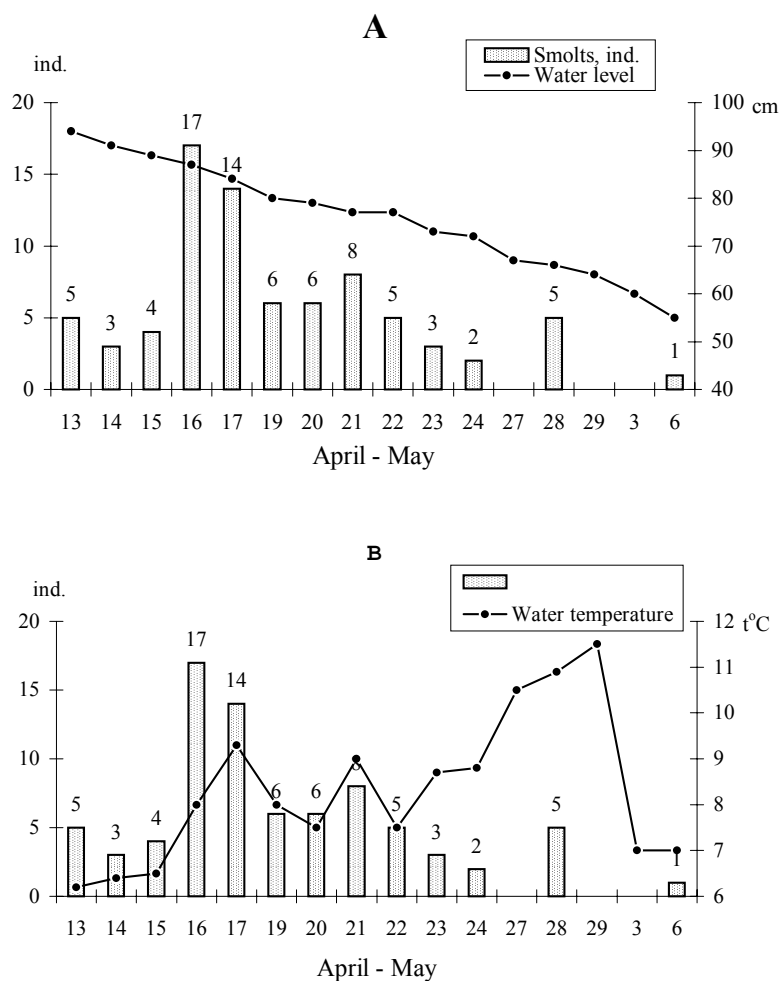


Fig. 1. Intensity of salmon and sea trout smolt migration (individuals per catch per night) and change of the water temperature (A) and water level (B)

Table 2.
Age-length-weight structure of migrating salmon smolts
in the Mera River, 1998-2000

Parameters	Age, yrs.		
	1	2	3
L _{average} , cm	11.7	16.8	20.6
L _{limits}	9.5-16.5	14.7-18.8	19.0-21.8
l _{average} , cm	10.2	15.0	18.4
l _{limits}	8.3-14.5	13.2-17.9	17.0-19.7
Q _{average} , g	15	41	73
Q _{limits}	7-39	25-55	56-83
%	27.4	60.0	12.6

Changes in the water temperature and level stimulate downstream migration of other fish species, too. Altogether, 26 fish and lamprey species were caught during investigations. An average of 8-10 fish species were caught per unit of effort, their abundance ranging from 5 to 97 individuals. The most abundant were typical riverine species – European grayling, riffle minnow, sea trout, stone loach (frequency of occurrence 73-91%) (Virbickas, Kesminas 1999). The dominant species in the catch per unit of effort was the riffle minnow — 20.4, somewhat less abundant were yearlings of grayling — 6.3 and sea trout smolts — 3.6, while the abundance of salmon smolts was only 1 individual in the catch per unit of effort (Fig. 2). The frequency of occurrence of sea trout smolts is higher than that of salmon, however, the total salmonid production is low. Salmon and sea trout smolt migration timing slightly differs.

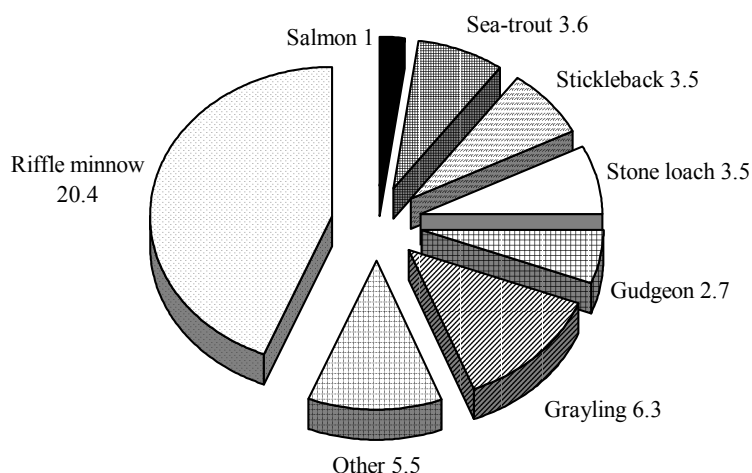


Fig. 2. Species composition and abundance (individuals in catch per unit of effort) of migrating fishes in 1998-2000

At present, salmonid parr in Lithuania are monitored at 122 sites (both salmon and sea trout — 50 sites, sea trout only — 72 sites), situated in rivers of all the groups listed in Table 1. According to recent research data, salmon is the most abundant in the Zheimena River basin, while sea trout — in the Minija River basin (Fig. 3). The average density of salmon parr is low — 1.4 ind./100 m². In the rapids, however, the density is higher, especially in the Zheimena River. In this river, salmon parr were caught at all monitoring sites in 1999-2000. Three most productive river segments were singled out, where salmon parr densities were the highest. Two of them are situated upstream and downstream of the town of Pabrade, and the third one is in the lower reaches of the river. Maximum density of parr in these river stretches amounted to 5.6-9.7 ind./100 m². Average salmon parr density in the whole of the Zheimena River was 4.56 ind./100 m². In the less favorable places, salmon parr density is much lower (0.1-0.7 ind./100 m² on average), and some river stretches were entirely unproductive. Besides Zheimena River, salmon parr were caught in the lower reaches of Saria — 2.5 ind./100 m², Mera — 0.13 ind./100 m², and Skerdyksna — 0.6 ind./100 m² streams, the Neris River — 0.17 ind./100 m².

Within the last 4 years (1997-2000), the share of 0⁺ salmon has varied quite insignificantly in the Zheimena River — 75.3-93.3%. Average parameters of 0⁺ salmon were: L — 10.7, l — 9.4 cm, Q — 11 g. 1⁺ salmon accounted for 6-10 %, with L — 16.3 cm, l — 14.2 cm, Q — 40 g (Table 3). According to these data, juvenile salmon migrate from the Zheimena River mostly being 1 year old, whereas in smaller streams (i.e. Mera River) most migrants are 2 years old. We may assume that age structure of migrating smolts depends on the river size, thermal regime and nutrition conditions.

The density of sea trout parr varies widely in the salmon rivers of Lithuania; it is higher in the western part of Lithuania (Jura and Minija basins) — 4.0-9.0 ind./100 m² (Fig. 3).

Table 3.

Salmon parr age structure in Zheimena and Mera rivers

River	Age, yrs.							
	0+				1+			
	L, cm	l, cm	Q, g	%	L, cm	l, cm	Q, g	%
Zheimena	10.7	9.4	11	92	16.3	14.2	40	8
Mera	9.9	8.4	8	66	16.3	14.1	38	34

Monitoring of salmon parr has revealed a correlation between their abundance and the distribution of spawning grounds and spawning efficiency. In 1999-2000, the average density of rudds in the Zheimena River was 2.3-3.7 per 1 km of the river. In most favorable places, rudds were situated 10-15 m away from each other, but there still were no more than 8-9 rudds per 1 km. The greatest concentrations of rudds were found in the same localities as the highest parr densities, i.e. upstream and downstream of the town of Pabrade and in the lower reaches. Rudds ranged from 0.25 to 4 m² in area, those sized 1.5-2 m² prevailing (~45%). Smaller rudds accounted for up to ~30%. The majority of the latter were probably built by the sea trout. The proportion of large 2-4 m² rudds was ~25 %, the proportions of 2-3 m² and 3-4 m² rudds were nearly the same. In smaller streams (i.e. the Mera, tributary of Zheimena), the average density of rudds was 1-1.3 per km. Their size ranged from 0.4 to 3 m², 1-2 m² rudds prevailing (56%). Rudds larger

than 2 m² contributed up to 19%. Rudds were usually built in places with similar characteristics: in the beginning or end of riffles, or along the perimeter of moderate rapids.

In Lithuania salmon fishery is permitted only in the Baltic Sea and the coastal zone. From 1982 to 1991, salmon fisheries were not intensive, compared with other Baltic States. The greatest catches did not exceed 70 tones, but they were still much bigger than lately (Fig. 4). That was due to fishing restrictions rather than the size of the salmon stock.

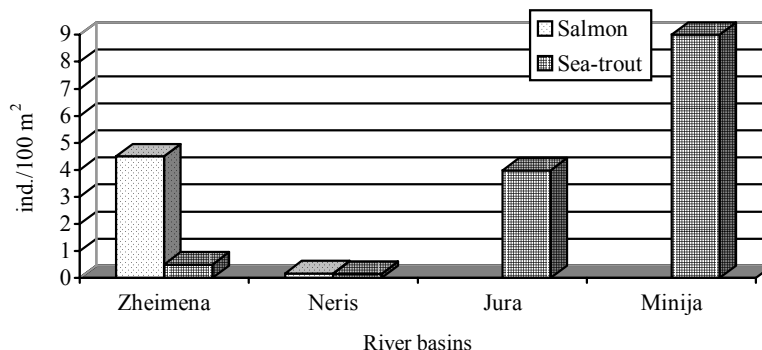


Fig. 3. Average density (ind./100 m²) of salmon and sea trout parr in the rapids of the main salmon rivers of Lithuania, 1999-2000

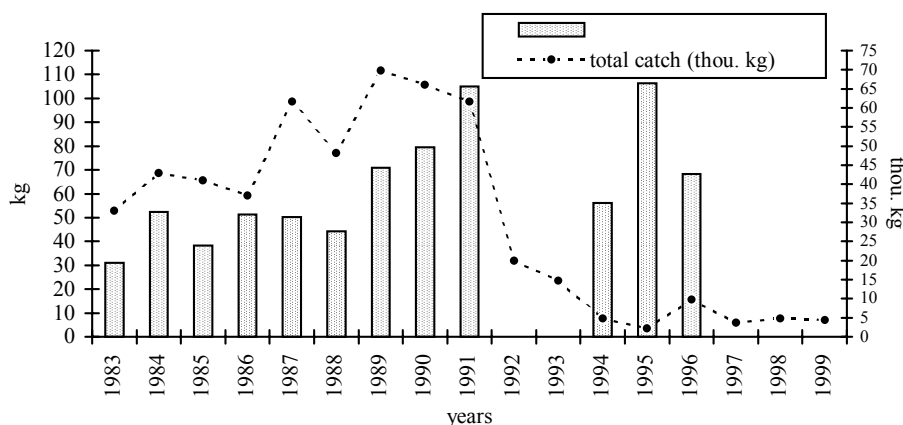


Fig. 4. Annual catch of salmon in the Baltic Sea by Lithuanian fishing companies in 1983-1999

In 1992, only 20 tones of salmon were harvested, and in 1993 — scarcely more than 14 t (2,299 individuals). Catches were still lower in 1994 — Lithuanian fishing companies harvested only 4.812 tones, 895 salmon individuals. In 1995, only 468 salmon individuals, weighting 2.149 t altogether, were caught, and only 11.6% of the fishing quota were utilized.

In January-October 1996, Lithuanian fishing companies harvested more salmon. A total of 3980 individuals were caught in the Lithuanian economic zone. European Union fishing companies caught 1646, Lithuanian companies — 2334 salmon individuals, amounting to 9.838 tones. Average weight of the salmon caught was 4.44 kg. Private companies, fishing mainly in the coastal zone caught 944 ind. (23.7% of the total). Catches varied widely between months. Lithuanian fishing companies utilized 46.7% of the fishing quota. In 1997, 18.792 tones, or 3851 salmon individuals were caught in Lithuanian waters. Fishing quota allotted by IBSFC (6232 individuals) was utilized by 61.8%. EU fishing companies caught 2972 individuals (14.86 t), Lithuanian companies — 879 individuals (3.932 t). The latter figure comprised 665 individuals (2.662 t) caught in coastal waters and 214 ind. (1.270 t) from in the open sea. In 1998-1999, annual harvests did not exceed 10 t. However, fisheries were less intensive due to a significant decrease in the number of specialized salmon fishing companies. Average weight of the salmon caught was 4.9 kg. In accordance with catchability data, and research data of the last few years, salmon stock biomass may reach 200 tones at the time of peak concentrations in the Lithuanian economic zone in the Baltic Sea (Repecka, Lozys 2000).

CONCLUSIONS

The change in salmon resources in Lithuania, like in other states around the Baltic Sea, is related to human activities — deterioration of salmon rivers and resulting loss of spawning grounds. Since 1981, salmon was included in Lithuanian Red Data Book, natural salmon reproduction sites are being protected. Fishing is allowed only in the

Baltic Sea. Annual commercial catches range from 5 to 70 tonnes; however, in the last 6 years they did not exceed 10 tonnes. In the last decade, approximately 4900 individuals of adult salmon migrate to the Nemunas River basin each year. At present, only 3 rivers — Zheimena, Neris and Minija possess natural salmon smolt production. Salmon restoration using hatchery-reared juveniles is going on in 3 more rivers — Shventoji, Baltijos Shventoji and Dubysa. Salmon sometimes occurs also in other salmon-type rivers, but the density is very low. Judging by the area of favorable habitats and juvenile salmon density, current natural production of salmon smolts exceeds 20 000 individuals, whereas potential production is estimated at 165 000 each year. Thus, current salmon production is as low as 12% of the potential. In Lithuanian rivers, salmon smolt migration starts early in April, when the water temperature exceeds 6° C, and continues until May, when the water temperature reaches 14°C. Salmon smolts migrate at an age of 1-3 years. One-year-old smolts account for 27.4%, 2 yr. — 60%, 3 yr. — 12.6%. The timing and duration of migration are determined by the river hydrology and climatic conditions. The dynamics of this process is determined genetically, wherefore it may slightly differ in various populations and in various years. Salmon parr density in the rivers of Lithuania is low — 1.4 ind./100 m² on average. However, salmon parr density in the rapids of the Zheimena River is higher — 5.6-9.7 ind./100 m². Average salmon parr density in the whole of the Zheimena River is 4.56 ind./100 m². The density of sea trout parr varies widely in salmon-type rivers of Lithuania and is higher in western Lithuania (Jura and Minija basins) — 4.0-9.0 ind./100 m².

Artificial salmon rearing has been started recently with the aim to enhance salmon abundance and distribution. In order to restore salmon population in a short run, artificially reared salmon young are first of all being released into “potential” rivers. In 1999-2000, more than 200 000 salmon juveniles were released into “potential” rivers.

REFERENCES

- Bengtsson B.E.** et al. 1999. Reproductive disturbance in Baltic Fish: A Synopsis of the FiRe Project. *Ambio*. V. 28. P. 2-8.
- Bohlin T.**, Sundstrom B. 1977. Influence of unequal catchability on population estimates using the Lincol Index and removal method applied to electrofishing // *Oikos*. V. 28. P. 123-129.
- Hvidsten N. A.**, Jensen A.J., Vivas H., Bakke, O., Heggerget T.G. 1995. Downstream Migration of Atlantic Salmon Smolts in Relation to Water Flow, Water Temperature, Moon Phase and Social Interaction // *Nordic J. Freshw. Res.* V. 70. P. 38-48.
- ICES.** 1997. Stocks in the Baltic Salmon and Sea Trout. Extract of the report of the advisory committee on fishery management. Denmark.
- ICES.** 1997. IBSFC Salmon Action Plan 1997–2010.
- Junge C.O.**, Libosvarsky J. 1965. Effects of size selectivity on population estimates based on successive removals with electrical fishing gear // *Zool. Listy*. V. 14. P. 171-178.
- Jakovenko M.J.** 1974. Skat i vyzhivaniye pokatnikov semgi reki Porja // *Tez. dokl. vsesoyuz. konf. Biologiya promisl. ryb. bespozvovochnykh na rannikh stadiyakh razvitiya v sviazi s voprosami dinamiki chislennosti*. Murmansk. P. 236-238 (in Russian).
- Kesminas V.**, Virbickas T. 1999. Fish species diversity and productivity. Hydrobiological research in the Baltic Countries // Part I: Rivers and lakes. P. 66-102.
- Kesminas V.**, Virbickas T., Stakenas S. 2000. Lasisu rituoliu katadromine migracija // *Baltijos lasisa Lietuvoje*. Vilnius, 31. P. 36 (in Lithuanian).
- Kuzminas O.G.**, Smirnov J.A. 1982. Usloviya obitaniya i rost molodi semgi Salmo salar L. (Salmonidae) v malyx rekax Kolskogo poluostrova // *Vopr. Ichtiol.* V. 22. P. 773-781 (in Russian).
- Larsson L.**, Karlstrom O. 1994. The Baltic salmon (*Salmo salar L.*): its history, present situation and future // *Dana*. V. 10. P. 61-85.
- Lasisu** istekliu atkurimo ir apsaugos Lietuvos vandenyse programa 1997-2010 m. 1998. Vilnius, 77 p. (in Lithuanian).
- Lietuvos Raudonoji knyga.** 1992. Vilnius, 365 p. (in Lithuanian).
- Mitans A.** 1968. Nekotoriye charakteristiki rechnykh i zavodskikh pokatnikov latvijskogo lososia // *Ribokhoziajstvenniye issledovaniya v basejine Baltijskogo moria*. V. 4. P. 160-182 (in Russian).
- Mitans A.** 1975. Efektivnost yestestvennogo i iskustvennogo vosproizvodstva baltijskogo lososia kak rezultat osobennosti yego perioda zhyzni // *Rybokhoziajstvenniye issledovaniya v basejine Baltijskogo moria*. V. 2. P. 110-152 (in Russian).
- Ranke W.** et. al., 1999. Baltic Salmon Rivers — status in the late 1990s as reported by the countries in the Baltic region. Goeteborg. 69 p.
- Repecka R.**, Lozys L. 2000. Versline lasisu zvejyba Lietuvoje // *Baltijos lasisa Lietuvoje*. Vilnius. P. 391-399 (in Lithuanian).
- Smirnov J.A.** 1971. Losos Onezhskogo ozera. L.: Nauka, 143 p. (in Russian).
- Shustov J.A.** 1983. Ekologiya molodi Atlanticheskogo lososia. Petrozavodsk, 152 p. (in Russian).
- Veselov A. Je.**, Zubchenko A., Potutkin. A. G, Bakhmet I.N., Sysoyeva M.I. 2000. Catadromous migration of smolts of Atlantic Salmon in Trans-Polar-Area // *International conference on Atlantic salmon (Biology, conservation and reproduction)*. Petrozavodsk, P. 109.
- Virbickas T.**, Kesminas V. 1999. Fish spring migration in the Zheimena and Mera rivers // *Acta Zoologica Lituania*. V. 9. P. 164-173.

STATUS OF POPULATIONS AND REPRODUCTION OF ATLANTIC SALMON IN THE RUSSIAN PART OF THE BALTIC SEA

O.L. Khristoforov & I.G. Murza

St. Petersburg State University, 199034, St. Petersburg, Universitetskaya emb. 7/9,
e-mail: bigfish@OC4414.spb.edu

INTRODUCTION

On the shores of the Baltic Sea, which is a relatively small (386 thousand km²) semi-enclosed water body, there live about 80 mln. people in 9 countries. Industry, agriculture, fishing have been developing here since old times and by now the use of water resources and maintenance of stocks of such variable fishes as the Atlantic salmon are regulated by coordinated efforts of all coastline countries. For this purpose, a number of International organizations and expert groups have been established. These include ICES — International Council for the Exploration of the Sea and its working group WGBAST (The Baltic Salmon and Trout Assessment Working Group), IBSFC — International Baltic Sea Fishery Commission, HELKOM (Baltic Marine Environment Protection Commission — Helsinki Commission). In recent years, there have been attempts to unite the efforts of these organizations within the framework of the long-term Strategic Action Plan, meant to improve the overall status of the sea ecosystem, which is now assessed as “extreme stress”.

Salmon fisheries in the Baltic Sea are controlled by common fishing rules regarding the fishable size, timing, area and fishing gear. The programme to control fisheries was proposed back in 1902-1903 and was later developed at the International Fishing Congress in Vienna in 1905 and the 1st International Baltic Congress in Riga in 1910 (Henking 1913). At present, TAC — total allowable catches are annually set with regard to the recruitment dynamics. National quotas are calculated from this parameter and the number of salmon smolts (hatchery and wild) coming to the sea from the rivers of each country. The intensity of international fisheries in marine foraging areas shared by populations from all countries as well as along their spawning migration pathways influences significantly the escapement rates. Therefore, the task of maintaining national salmon populations is inseparable from the general problem of the species preservation in the Baltic Sea basin.

SALMON FISHERIES AND REPRODUCTION IN THE BALTIC SEA

Salmon fisheries in the Baltic Sea have undergone significant changes in the past 100 years (Anon. 1979; 1999, 2000, 2001). By the early XX century, the harvest was less than 500 ton with a subsequent gradual increase until the end of World War II (Fig. 1).

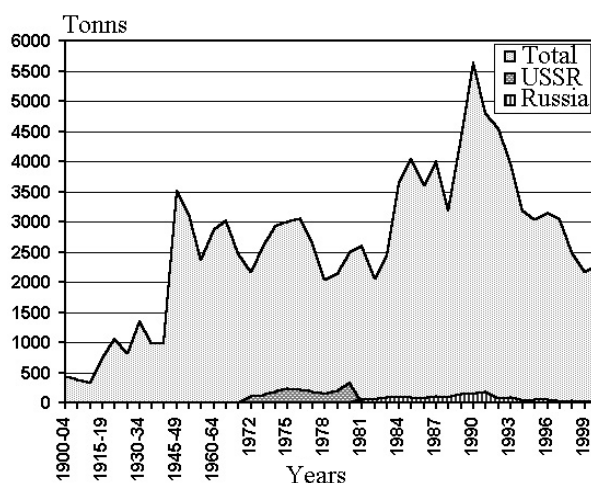


Fig. 1. Long-term dynamics of total and national salmon harvests in the Baltic Sea. From 1972 to 1980 – data on the USSR, later – on Russia.

After 1945, the harvests soared to never go below 2000 ton afterwards. The most significant growth started in 1984. Salmon harvests in the Baltic Sea peaked in 1990 (5636 ton), but in the following years decreased to levels comparable with those of 1945-1983. The main reason for the decrease is considered to have been the M74 syndrome, which caused the death of more than 50% of salmon larvae in the period from 1992 to 1996 and, consequently, a decrease in the number of spawners (Report... 1993; Report... 1995). Other reasons include deterioration of the sea ecosystem and overfishing. We cannot ignore the long-term fluctuations of the population, well known for the salmon foraging both in the Baltic Sea and outside it.

The TAC was reduced in the period from 1993 to 2000 from 770,000 to 540,000 individuals. The actual annual salmon catch in the whole of the Baltic Sea in the 1990s is estimated at 500,000-600,000 individuals. Catches are the biggest in the Baltic proper and in the Gulf of Bothnia. Catches in the Gulf of Finland in the last decade have been steadily decreasing: from 653 ton in 1991 to 164 ton in 2000 (Anon 2001).

Finland, Sweden and Denmark catch most of the Baltic salmon and these same countries play the leading role in maintaining its stocks. Significant river fisheries of salmon, along with marine fisheries, have been maintained up to now only by Sweden and Finland. Up to 29% of fish in the river catches of these two countries are naturally-spawned ("wild") individuals, whereas the proportion for the Baltic Sea at large is not more than 10%. According to the most optimistic estimates, natural reproduction of salmon occurs in no more than 40 rivers flowing to the Baltic Sea. Total number of annually migrating "wild" smolts of the species in the late 1980s – early 1990s is estimated at ca 600,000. Due to M74, it decreased to 350,000-460,000 individuals by 1997-1998, but an increase expected since 1999 was to result in the recovery of the former level. Total annual release of "hatchery" smolts from all countries into the Baltic Sea in 1998-1999 was 6.4-5.9 (average 5.27) mln. fish, including 824,000-891,000 individuals released into the Gulf of Finland (by Finland + Russia + Estonia). About 5% of the salmon harvested are annually used for artificial breeding purposes.

The so-called "delayed releases" of hatchery juveniles (Eriksson 1991; Report... 1994 et al.) made by Sweden and Denmark near islands Bornholm and Gotland and by Finland — near the Åland islands now provide for about 5-15% of the total salmon catch in the Baltic proper. Such releases increase the straying of migrants. Encounters of up to 500 salmon individuals of the Baltic provenance have been reported from outside the sea in some years. Up to 10% of the spawners entering some rivers may sometimes be "stray" individuals from "delayed releases".

In the 1990s, Russia annually caught 5,000 to 9,000 salmon in the Baltic Sea basin, i.e. 0.89-3.68% (average 1.79) of the total catch (fig. 1). Catching mostly took place in the 26th subregion. In the 32nd subregion (Gulf of Finland), in 1996-2000 the registered national coastal catch was 1485, 1023, 65, 96 and 79 individuals, and the river catch — 325, 401, 682, 964 and 666 individuals, respectively.

HISTORY AND MODERN STATE OF THE BALTIC SALMON POPULATION IN RIVERS OF RUSSIA

Salmon from the Baltic Sea regularly enters 3 large rivers of Northwest Russia – Neva, Narova and Luga. There are no commercial salmon fisheries in these rivers now. Spawners are caught only for artificial spawning purposes. Analysis of the data obtained by the authors during monitoring in the last decade as well as the study of archival materials on the operation of hatcheries and the state of populations in the preceding period allowed identification of long-term tendencies in the size of the population in each of the rivers and forecast of its potential preservation.

The Neva River, 74 km long. Early in the XIX century, about 10,000 salmon were harvested from the Porogi area only. By the 1860s, the same number of salmon was the total yield from the river at large. The catch further decreased by the beginning of the XX century. Nonetheless, until 1916, up to 100 individuals had been caught daily in the fishing ground by the Dubrovka village. In 1930-1934, maximal annual salmon catch in the river was 3,000 individuals (Persov 1935, 1937; Zhukovsky 1939). Salmon spawned in the Neva from the Porogi village to the river mouth near Schlisselburg and the Sheremetievka village.

Fish farming on this river started in 1881, when an exemplary branch of the Nikolsky hatchery was established in Petersburg. Sporadic releases of small numbers of juvenile salmon were made by the hatchery until 1915. In 1921, sites for egg collection and incubation were organized in Ostrovki and this year is considered the founding year of the Neva hatchery (until 1927 — 1st State Enterprise). In the 1920s - early 1930s, only larvae were released from the Neva hatchery, and since the mid-1930s young-of-the-year (YOY) were added (fig. 2A). In 1937, trial rearing of yearlings and tagging of the hatchery fish began. The hatchery operation after the war resumed in 1947, and rearing of yearlings – in 1960 (fig. 2B). In 1965-1967, nearly all fish released from the Neva hatchery were yearlings, with some releases of two-year-old fish. The share of "hatchery" (adipose fin clipped) fish among the spawners returning to the Neva rapidly increased in the period from 1960 to the 1970s from 22 to 89% (Persov 1971; Melnikova et al. 1980). The few unmarked fish could have also been hatchery-reared, because only part of the released juveniles was fin-clipped. According to the estimates of those years, natural reproduction then contributed no more than 10%. By the 1980s, salmon reproduction in the Neva River had for 5-6 generation already been exclusively due to the Neva hatchery efforts, natural spawning being extremely limited and unsuccessful (Kazakov 1982). This is corroborated also by our monitoring data: in 1990-1994, the proportion of individuals that could be identified as "wild" by the

structure of the river zone in scales did not exceed 1-2%, with no such specimens found later (Murza, Christoforov 1992; Christoforov, Murza 1998, 2000a, b). Cessation of effective natural reproduction of salmon in the Neva River could not have been caused by the harvest of all returning spawners, because over many years of monitoring, the Neva population preserved a significant number of individuals with the so-called “spawning marks” on the scales. The proportion of such fish in 1929-1936 was 9.2-15.7% (Pravdin 1939), in the 1960s – up to 15.1% (Khalturina, Shimanovskaya 1969), and in the 1990s – 4.2-28.0% among females and 21.0-38.5% among males (Christoforov, Murza 1998, 2000b). The formation of “spawning marks” reflects changes in the calcium exchange during maturation of spawners and is not connected with the process of spawning. That is why the presence of such structures in returning spawners cannot be an argument in favor of continuing natural spawning, but proves that the fish had not been harvested during the first entrance into the river in the preceding years and survived. The most probable reason for poor or no success in salmon spawning in the Neva today is the change in ecological conditions. In 1975-1978, Ivanovskiye rapids, which used to serve as the principal spawning grounds, were destroyed. By 1986, a significant part of the Neva Bay, which migrating Neva salmon juveniles and spawners pass through, was blocked by the St. Petersburg Flood Barrier – the “dam”. Furthermore, in the 1980s, there was growing shipping, water and bottom pollution both in the Neva and the Gulf of Finland (Kudersky 1997). In this context, we observed deterioration of the gamete quality in returning spawners and a decrease in the level of sex hormones, first of all testosterone, in their blood. It was only in the 1990s that the ecological situation in the Neva River and reproductive characteristics of salmon, which is a sensitive bioindicator of the ecosystem condition, started to improve again.

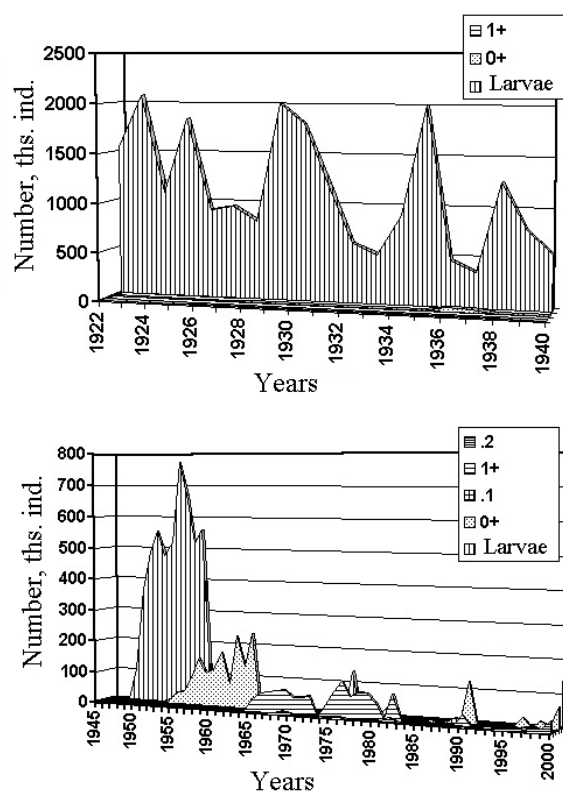


Fig. 2. Releases of juvenile salmon of different age by the Neva hatchery before (A) and after (B) the war

There is a clear correlation between the number of salmon spawners caught in the Neva after the war (Fig. 3) and the volumes and composition of juveniles releases by the Neva hatchery (Fig. 2B). Thus, regular composite releases of 35,900 to 110,600 yearlings and 1,400 to 11,900 two-year-old fish from the late 1960s to the early 1980s resulted in annual catches of over 1000 salmon in 1969-1975. A reduction in releases later on (from 1983 to the early 1990s) negatively affected both the size and the structure of the Neva population. The number of male and female age classes differing in the ratio of years spent in the river and at sea decreased notably. Thus, where in 1973-1985 there were 25 classes of males and 27 classes of females (Kazakov, Melnikova 1987), in 1986-1989 the number dropped to 15 and 12, and in 1990-1991 – to 7 and 5 (Murza, Christoforov 1992). In the last decade, as the volumes and composition of juvenile salmon releases re-approached those of the 1960s – 1970s, we observe an upward tendency in the number of spawners caught. Recommencement of releases of parr of various ages helped diversify the river period duration in the salmon: individuals migrating to the foraging grounds at an age of only 2, but also 3 and even 4 years became common again. The proportions of these age classes in the migrating stocks vary across years:

31.3-84.1, 10.0-64.9 and 0-11.0%, respectively. The size of smolts in 1924-1937, when salmon was naturally reproducing in the river, was 13.4-15.6 cm according to direct measurements, and 12.7-19.2 cm according to back-calculations by the scales of the spawners (Svetovidova 1941). In the pre-war years, the body length of “wild” and “hatchery” smolts captured in the Neva was 16.0-17.5 cm at an age of 2, and 17.5-20.0 cm – at an age of 3 years (Yandovskaya 1941). Our back-calculations of the size of modern smolts yielded similar figures: 13.5-19.7 cm. Smolts migrate in May – early June.

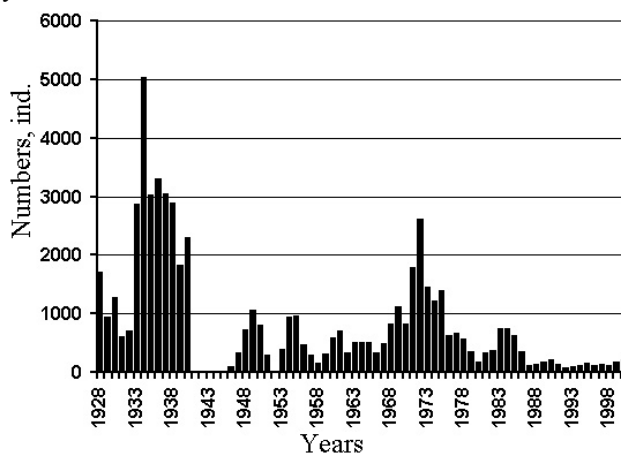


Fig. 3. Dynamics of the number of salmon spawners as reported by the 1928-2000 fishery statistics for the Neva

The return of marked hatchery salmon to the Neva recorded in the 1990s was only slightly lower than the 1960s-1970s estimates of the parameter (Persov et al. 1980), making up: 0.1% for fish released as 0+, 0.2-0.9% – for releases of 1 and 1+ fish (0.4% on average), 1.03.3% – for releases of two-year-old fish (1.9% on average) (Christoforov, Murza 2000a, b). These data and the results of control catches of hatchery parr in the Neva indicate that the river is suitable for the life of juvenile salmon.

Our estimates are that 200-400 salmon spawners now enter the Neva annually, but the escapement may grow in the nearest future. The seasonal dynamics of anadromous migration has remained the same as in the 1930s (Pravdin 1939; Svetovidova 1941). Some individuals migrate along the northern coast of the Gulf of Finland and enter the Neva in May-June, but the bulk of spawners migrate in August-September. During migration to foraging grounds, salmon from the Neva population mostly stay in the northern part of the Gulf of Finland (Toivonen 1973), but a considerable part of the population migrates also to the Baltic proper (Melnikova, Persov 1968; Kazakov et al. 1986).

In the period from 1988 to 1994, some “stray” Atlantic salmon individuals were caught in the Neva and later also in the Narova (to 0.5-1% of the total number of spawners). Some of these fish bore Swedish, Finnish, Latvian and Estonian dangling tags. The factors identified as the reasons for straying were “delayed releases” of juvenile salmon directly into the Baltic Sea or releases into small trout rivers.

The Narova River, 77 km long, is accessible to salmon only in the lower reaches. Its migration up the river has always been barred by the impassable waterfall with the spawning grounds in the rapids downstream of it (Privolnev 1962). Mass releases of juvenile salmon and brown trout into the Narova watershed (more specifically, into Lake Pskov-Chudskoye and its feeder river Velikaya) were performed by the Nikolsky hatchery and Pskov provincial self-government back in 1874-1975. The size of such releases was 16,000-30,000 fish (Skatkin 1962). Later fish breeding activities in the river was apparently carried out on a limited scale by Estonian hatcheries (Sakun 1950; Shidlovky 1950).

After World War II the conditions in the river changed due to hydropower engineering. In 1953, filling up of the Narva storage reservoir began and in 1954-1955 the Narova was regulated by the dam of the Narva hydro power plant erected 14.9 km from the river mouth. Salmon (and brown trout) catches in the river prior to the dam construction had been significant – for instance in 1948, it was 18 to 25.5 ton according to different sources. In 1952, fishermen of Russia caught 6.3 ton and those of Estonia – 17.2 ton (data on the Estonian catch cited after Arman 1967). Both the population size and the catches decreased rapidly afterwards (Fig. 4).

The Narva hatchery was put into operation in 1957, but it took the hatchery 6-8 more years to reach its full capacity (till 1965). By this time, Narova has totally lost its native populations of salmon and brown trout (Barannikova 1962). The new population was created with the eggs brought from other rivers: mostly Neva and to a smaller extent from Daugava, Gauya and Luga (Kazakov 1990; etc.). At first, juveniles were reared in earth ponds only, but in 1966-1979 the pool method was introduced as well. Juveniles aged 1, 1+ and 2 years (Fig. 5) were released into the river. In 1967 salmon spawners first reappeared in the Narova, and the hatchery has been regularly capturing more and more of them for breeding purposes since 1969 (Persov et al. 1980). In 1978, commercial salmon fishery was resumed in this river, the catches comprising only hatchery-reared fish. Effective natural spawning has not been detected in later years either. Of the tagged hatchery fish released into Narova at an age of two years an average of 0.9% were recovered in the river in 1970 to 1981, the recovery in some years reaching 3%.

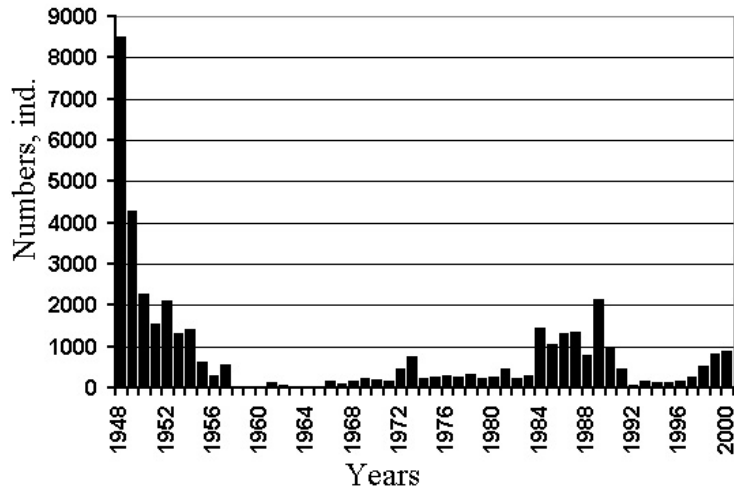


Fig. 4. Dynamics of the number of salmon spawners as reported by the 1948-2000 fishery statistics for the Narova River

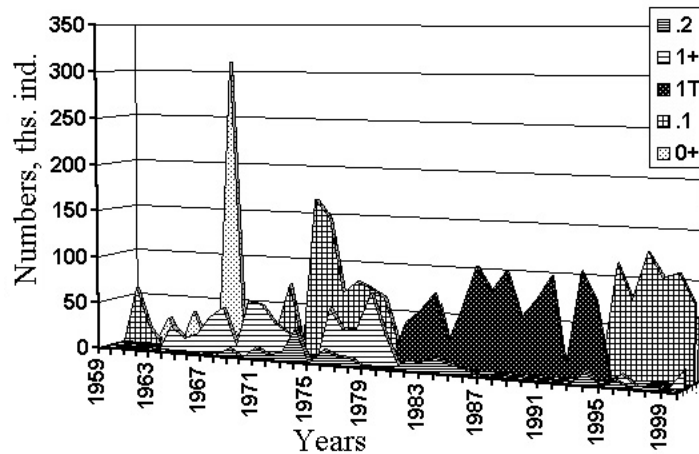


Fig. 5. Releases of juvenile salmon of different age by the Narva hatchery.
(1T – 1-year-old fish grown in warm water)

Application of intensive biotechnology of rearing juveniles in winter in the warm water from the outlet ditch of the Pribaltiyskaya hydropower plant in 1980-1994 allowed the Narva hatchery to release about 100,000 large salmon juveniles 1 year of age annually. From 70 to 90% of these fish smoltified and migrated to the sea in the year of release (Kazakov et al. 1988). Such releases promoted further growth of the Narova salmon population. In 1984-1990, 945 to 2200 spawners were captured in the river every year. After 1994, juvenile rearing in heated effluents ceased due to customs problems, and the Narva hatchery reverted to raising salmon mostly to an age of 1 and 1+ under the natural temperature regime. Monitoring allowed to trace the dynamics of increase in the per cent of individuals raised without using heated effluents in the terminal run to the Narova river (Christoforov, Murza 1998, 2000a). It was 1.4% in 1996, 42.0% – in 1997, 72.4% – in 1998 and 99.0% – in 1999. At present, no more than 2-3% of individuals smoltify at an age of 1 and migrate to the principal foraging grounds in the sea in the year of release. Let us mention for a comparison that the proportion of such fish in the 1970s did not exceed 4-12% either. A vast majority of the juveniles smoltify at an age of 2, but some, mostly males – at an age of 3 or 4. This indirectly proves that the Narova can offer suitable conditions for a prolonged stay of salmon parr, although sporadic discharges of effluents had a negative effect on the survival of eggs, larvae and juveniles reared at the hatchery. The smolt size determined both by direct measurements of the fish captured in the Narva Bay and by the back-calculation using spawner scales is 13.0-18.0, and for some specimens – up to 25.6 cm.

A part of the released salmon parr also migrate in the period from late April to late May to the estuary areas of the Narva Bay. A band corresponding to the period of juvenile growth in the estuary can also be seen on the scales of many spawners. The Narova salmon is known to perform foraging migrations in the Gulf of Finland, Baltic proper and occasionally in the Gulf of Bothnia (Kazakov et al. 1991). The spawning migration pathways to rivers of the southern Gulf of Finland run south of the Laven-Saari, Pepi-Saari and Seskar islands (Kuchina 1939) and, as reported long ago by O.A. Grimm (Proceedings... 1908), salmon mass entrance into the Narova always happens earlier than into the Luga River.

In spite of the fact that the present salmon population was established using donor material from various rivers, the seasonal dynamics of the spawners' entrance into the Narova remained similar to that of the 1930s (Rannak et al. 1983) and 1950s (Barannikova 1962): it begins in May and peaks in August-October. The structure of the spawning salmon population in the Narova is noted for a very low proportion of repeat spawners (with "spawning marks" on the scales): 1.4-3.0% (2.2% on average). This is probably due to intensive harvests of the fish concentrating within a short river stretch downstream of the dam. Note for a comparison that the proportions of fish with "spawning marks" in the Narova population reached 52.7% among males and 26.2% among females in 1950 (Khalturin 1964), but reduced to 3.6% by the time the Narva hatchery was put into operation (Barannikova 1962). The registered return of the fish released into the Narova in 1981-1984 as one-year-old juveniles was 0.97-4.4% (2.95% on average) (Kazakov et al. 1991), gradually decreasing for the fish released in 1986-1989 from 1.8-1.9% to 0.1-0.7% and now remaining at a level of 0.2-0.6% (0.5% on average) (Christoforov, Murza 1998, 2000a, b). The reduction in the return is believed to have been caused by changes in the parameters of fisheries along the pathways of migration to the rivers of Russia. Thus, in the 1990s, coastal fisheries in Estonia have intensified. Salmon catches in coastal waters of this country in the period of 1992-2000 increased from 5-7 to 21 ton, including 1 to 14 ton harvested from the Gulf of Finland (Anon. 1999, 2000, 2001). According to our estimates, total run up the Narova at present is 1,000-1,300 individuals. Spawners have lately been collected both by the Russian and by Estonian enterprises. Since 1998, the "Põlula" fish breeding centre has also been stocking some of its juveniles into the Narova. With the current annual releases of about 100,000 one-year-old salmon from the Narva hatchery and the existing return rates, the hatchery is capable of further supporting a stable salmon population in the Narova, but the best effect can certainly be achieved by concerted efforts of the two countries sharing the river.

The Luga River, 363 km long, by the late XIX century provided for an annual catch of 2,000 to 5,000 salmon and trout (mixed fishery). Salmon used to spawn in October in 7 rapids of the mainstream, first of all Yamburgskiye, Storonskiye, Sabskiye, as well as in large tributaries – Oredezha, Saba and others (Grimm 1899). Catches decreased as timber floating and industrial effluents deteriorated the conditions for fish reproduction. Milldams were built on practically all the tributaries. Considering this fact, the Emperor's Fish Farming and Fishing Society in 1889 resolved that the river channel should be cleaned out, and the salmon fishable size and harvest limitations introduced for the Luga River (Proceedings... 1890). Water leaseholders were obliged to release at least 200,000 salmon fry a year with the assistance of Nikolsky hatchery. Such releases went on for 3-4 years, and then, in 1897, the Luga branch of the hatchery was organised (Grimm 1905; Borodin 1909). Annual releases of salmon fry (including those of the Ladoga and Onego origin) averaging 600,000-650,000 individuals were performed by the branch until 1912. These measures raised the catch of salmon spawners in the river from 2,000-5,000 in 1889-1897 to 10,000 by 1901, but after the hatchery had been shut down, the Luga population started to decline again. To amend the situation, a test holding of spawners collected late in August and spawned by mid-October was undertaken in 1933 at the experimental site of Lenrybovodrest.

The Luga salmon population had been negatively affected by the dam of the leather-board factory near Kingisepp that had for many years barred the access to most spawning grounds. Discussions concerning the construction of the by-pass facility in the dam continued from the 1930s to early 1950s (Shidlovsky 1950). Total annual catch of salmon and sea trout in the Luga Bay and Luga River at that time was still 30 – 40 ton (Mikhin, Antipova 1932; Kuchina 1939). The catches comprised 3,000-3,500 salmon. Salmon harvests in the River Luga itself, at the fish rearing station near the Fedorovka village (35 km from Ust-Luga) were 10.55 ton in 1933, 9.37 ton – in 1934, 5 ton – in 1951 and 3.33 ton – in 1952. Later attempts to collect brood fish from this river for the Narva and Neva hatcheries were nearly ineffectual, or only sea trout was caught. The last mature individuals of the Luga salmon were registered at the Kingisepp station in 1964 (6 sp.) and 1969 (2 sp.).

By the time the Luga hatchery was put into operation in 1989, the native population of salmon in the Luga River had been lost and the sea trout population had lost its commercial value. In the first years of operation, the hatchery used the eggs and fry brought from rivers Daugava, Narova and Neva. Later, fish released into the river as hatchery-reared juveniles began to return to the river to spawn (Fig. 6). Test fishing with nets in the summer and autumn of 1993 and 1994 yielded 12 and 3 salmon spawners and more than 30 sea trout. Later, when the spawners were caught by blocking their way near the Strupovo village, returning salmon was registered in the catches every year, and its numbers and age composition showed a clear correlation with the dynamics of preceding releases of juveniles (fig. 7). All salmon and 54 to 70% of trout registered in the 1990s were identified as hatchery-reared fish by the pattern of the river-growth band on the scales. The greatest number of age classes of salmon males and females with a different ratio of years spent in the river and at sea within a single year run was 12 and 10. As the new Luga population of the species was forming, the proportion of fish with "spawning marks" increased from 4.0 to 16.0-38.5%. For a comparison, the proportion of repeat spawners in the Luga River in 1934, when there still existed river fisheries, was 3.9% (Kuchina 1939).

Our estimate of the current spawning return of the salmon released into the river as one-year-old juveniles reared without the use of warm water is 0.2-0.3%. According to monitoring data, less than 10% of the fish released from the hatchery at an age of one migrate to the sea for foraging the same year, whereas the rest stay in the river until 2 or even 3 years of age. An average size of smolts back-calculated by the scales of the Luga salmon returning to the river to spawn in the 1990s ranged from 15.0 to 19.4 cm. We know that back in the 1930s, when the salmon spawned naturally, 93.9% of juveniles also descended the river at an age of 2, and 6.3% — at an age of 3. The peak of smolt

migration then occurred in the second half of May, part of the fish staying in the Gulf of Finland for quite a while. Back-calculations of the size of juveniles in that period yielded a length of 12.9 cm by the end of the 2nd year in the river and 15.3-17.3 cm – by the end of the 3rd year, the “transition” zone formed at a length of 20.2-23.8 cm (Kuchina 1939). A similar size of salmon smolts from the Luga estuary was reported also by Grimm (1905) — 17.8-22.2 cm.

The total calculated number of spawners annually entering the Luga River in the late 1990s was 50-100 salmon and 200-300 sea trout individuals (Christoforov, Murza 1998, 2000a, b). Just like in the 1930s, the upstream migration begins in May, halts during the water temperature maximum in summer and resumes in August-September. Test catches of the parr released from the hatchery indicated favorable conditions for juvenile salmon in the river. Increased stocking of hatchery-reared fish would induce further growth of the Luga salmon population, but it is unclear how it would be influenced by the construction of the port terminal in the Luga Bay.

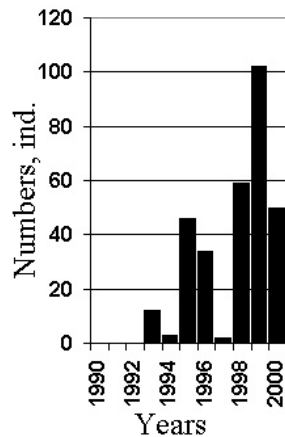


Fig. 6. Dynamics of the number of salmon spawners according to the 1990-2000 fishery statistics for the Luga River

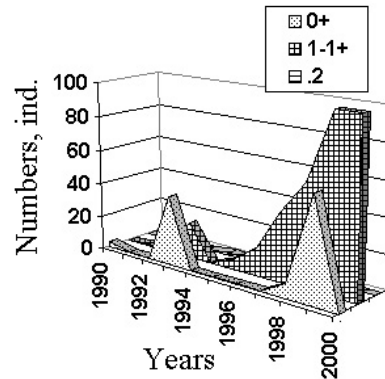


Fig. 7. Releases of juvenile salmon of different age by the Luga hatchery

PERSPECTIVES

The data given above show that the size of Atlantic salmon populations in the rivers of Northwest Russia flowing to the Baltic Sea has decreased over the 20th century. Total salmon run into rivers Neva, Narova and Luga is currently estimated at 1,250-2,000 spawners, according to monitoring data. Natural reproduction of salmon in these rivers has long ceased. Virtually 100% of the spawners registered there in the last 10 years were of hatchery origin. The rivers have preserved the conditions suitable for the released salmon juveniles, but since the ecosystems have been altered, one cannot so far expect effective natural reproduction of salmon to be resumed. A similar situation is observed in many rivers of Western Europe and North America. Therefore, the “IBSFC Salmon Action Plan 1997-2010” and HELKOM recommendations 19/2 of March 1998 on the “Protection and improvement of the Wild salmon population in the Baltic Sea Area” are hardly so applicable to rivers Neva, Narova and Luga as they are to rivers of Scandinavia, where there still exists natural reproduction of salmon. Within this Plan, IBSFC in 1998 included rivers Neva and Luga in the list of “Wild Salmon rivers”, i.e. rivers, where there is successful natural reproduction of wild salmon populations; and in 1999 they were together with the River Sista classified as rivers with natural and mixed types of reproduction of the species. The Plan stipulates that all releases of hatchery-reared juveniles into rivers of this category are discontinued by 2003-2005 with the purpose of increasing the share of “wild” salmon by 2010 (Baltic Salmon Rivers... 1999). We argue that this measure will not promote salmon preservation in rivers of the Russian Baltic region and we should count on artificial propagation only. The production facilities of hatcheries in Northwest Russia have been notably updated and still are improving, which creates objective preconditions for enlarging stocking and, thus, the size of populations. It is essential to choose an optimal national salmon farming strategy. A priority at the current stage is releases of varying-age parr in addition to smolt releases. Given the unstable water temperature regime in spring and autumn, it would be expedient to equip all hatcheries with temperature control systems to be used in rearing eggs and larvae. Until Russian enterprises producing fish feeds are built, we should continue purchasing high quality imported feeds. The efficiency of hatchery activities will also depend on how the trapping and holding of spawners is organised. The optimal timing for their trapping from each river may differ, but one should aim to reduce the holding period. It is seldom possible to hold the fish caught in holding tanks and pools for more than 1-1.5 months, and even 1-2 weeks in captivity may negatively impact the ovulation of females and milt quality of males. It is desirable that the popular, although often biologically and economically unjustified rearing of several generations of brood fish in hatcheries is done so as not to prejudice the growth of tens of thousands smolts in the same premises. We suggest that the standard size of salmon smolts to be released from hatcheries in Russia is a length (after Smitt) of 14 cm and more, which corresponds to the standard

accepted in a number of countries around the Baltic. A topical task is to create a new manual of biotechnology in Atlantic salmon farming, which would take the advancements in this sphere both in Russia and abroad into account. The main indicator of the efficiency of hatchery operation should still be the state of the populations they are supporting. In the future, the volumes of salmon propagation need to be raised 5-10 times in order to reestablish commercial fisheries in our rivers.

REFERENCES

- Anon.** 1979. Cooperative Research Report of the Baltic Salmon Working Group ICES, N 89 (O. Christensen and P. -O. Larsson eds.). 124 p.
- Anon.** 1994. Report of Ad Hoc Working Group on Delayed Release of Salmon. Knivsta, Sweden. 1994. 77 p.
- Anon.** 1999. Report of the Baltic Salmon and Trout Assessment Working Group. ICES CM 1999/ACFM: 1b
- Anon.** 2000. Report of the Baltic Salmon and Trout Assessment Working Group. ICES CM 2000/CFM:12
- Anon.** 2001. Report of the Baltic Salmon and Trout Assessment Working Group. ICES CM 2001/ACFM:14.
- Arman J.** 1967. Lõhe ja meriforell Eesti NSV vetes // Abiks Kalurile. N 2 (43). P. 21-24.
- Baltic Salmon Rivers** — status in the late 1990s as reported by the countries in the Baltic Region. 1999. (W. Ranke and C. Rappe eds.). Göteborg, Sweden. 69 p.
- Barannikova I.A.** 1962. Analysis of the impact of the Narva power plant on the fish fauna of the Narova river // Uch. zap. LSU, Biol series. № 311. Issue 48. P. 109-125.
- Borodin H.** 1909. Release of juveniles salmon into the Luga river // Vestnik rybopromyshlennosti. V. 24. P. 368.
- Christoforov O.L., Murza I.G.** 1999. Smolt production and life histories of salmon in Russia // Report of the Second Baltic Salmon Scale Reading Workshop. Helsinki, Finland. 1998. ICES C.M. 1999/H:6. P. 11-14.
- Christoforov O.L., Murza I.G.** 1998. State of populations of salmon in Northwest Russia // Fish industry. № 4. P. 43-44.
- Christoforov O.L., Murza I.G.** 2000 b. Structure of populations and efficiency of artificial propagation of Atlantic salmon in northwest Russia // Extracts from the International Conference: "Atlantic Salmon" (biology, protection and reproduction). Petrozavodsk. P. 60-61.
- Christoforov O.L., Murza I.G.** 2000a. Modern state of populations of Atlantic salmon and trout in northwest Russia and efficiency of fish rearing activity aimed at its preservation (monitoring data) // Material of the conference: "Reproduction of fish reserves". Rostov-on-Don. 1998. M. P. 126-133.
- Eriksson T.** Sea releases of Baltic salmon: increased survival with a delayed-release technique // Amer. Fish. Soc. Symp. 1991. № 10. P. 562-556.
- Grimm O.A.** 1889. Fish and fish rearing in the Luga river // Agriculture and forestry. N 10. P. 121-139.
- Grimm O.A.** 1905. The fate of the Luga salmon // Vestnik rybopromyshlennosti. N 4. P. 211-212.
- Henking H.** 1913. Die Lachsfrage in Ostseegebiet // Rapp. proc.-verb. du Conseil Intern. pour L'exploration de la mer. Copenhague. V. 16. 66 p.
- Kazakov R.V.** 1982. Biological basics of Atlantic salmon breeding. // Light and Food industry. 144 p.
- Kazakov R.V.** 1990. Artificial establishment of anadromous salmon populations. M.: Agropromizdat. 239 p.
- Kazakov R.V., Christoforov O.L., Murza I.G., Ilyenkova S.A., Titov S.F.** 1988. Results of accelerated rearing of Atlantic salmon, *Salmo salar*, smolts by use of warm waste water // J. Fish Biol. V. 32. P. 869-880.
- Kazakov R.V., Ilyenkova S.A., Kozlov V.V., Melnikova M.N.** 1986. Condition of the stocks and migration patterns of Atlantic salmon *Salmo salar* L. (Salmonidae) from the rivers of USSR of the Baltic Sea basin // Voprosy ikhtiologii, V. 26, Issue 2. P. 221-231.
- Kazakov R.V., Konovalov E.S., Ilyenkova S.A.** 1991. Returns and migration of Atlantic salmon *Salmo salar* L from the Narova river to the Baltic Sea // Collected works. GosNIORH. Issue 297. P. 57-66.
- Kazakov R.V., Melnikova M.N.** 1987. Monitoring in salmon rearing. 1. Control over the condition of Atlantic salmon population *Salmo salar* L. of the Neva river by the size of spawners and eggs // Collected works. GosNIORH. Issue. 261. P. 95-105.
- Khalturina M.I., Shimanovskaya L.N.** 1969. Biological characteristics of modern stock of the Neva salmon // Fish industry. № 8. P. 27-29.
- Kuchina E.S.** 1939. Materials on fishing and biology of the Luga river salmon // Izvestiya VNIORH. V. 21. P. 157-173.
- Kudersky L.A.** 1997. Changes of the fish crop in the eastern part of the Gulf of Finland as a result of natural and man-induced factors impact // Proc. of the Final Seminar of the Gulf of Finland Year 1996. Helsinki, Finland. P. 261-277.
- Melnikova M.N., Persov P.M.** 1968. On marking young salmon of the Varzuga river and salmon on the Neva // Tr. Karel. otd. GosNIORH. V. 5. Issue. 2. P. 81-83.
- Mikhin V.S., Antipova O.P.** 1932. Essay on the fish industry in the Gulf of Finland // Izvestiya VNIORH. V. 15. 109 p.
- Persov P.M.** 1935. Neva fishing // For the fish industry of the North. № 10. P. 38-41.
- Persov P.M.** 1937. Fishing and propagation of the Neva salmon // For the fish industry of the North. N 1. P. 34-40.
- Persov P.M., Zubenko E.V., Yandovskaya N.I.** 1980. Efficiency of operations of the Neva and Narva hatcheries // In: Salmonids. L.: Nauka. P. 217-221.
- Pravdin I.F.** 1939. Food fish of the Neva river // Izvestiya VNIORH. 22. Issue 1. P. 23-49.

- Privolnev T.I.** 1962. Nature of salmon spawning sites in the Narova river // Science-tech. bulletin GosNIORH. № 15. P. 25-26.
- Proceedings** of General Meetings of Members of Royal Russian Society of Fishing and Fish Breeding May 21, 1907 r. 1908 // Vestnik rybopromyshlennosti. N 5-6. P. 293.
- Proceedings** of the Meeting of the Russian Society of Fishing and Fish Breeding October 30, 1889. 1890 // Vestnik rybopromyshlennosti. V. 5. P. 166-169.
- Rannak L.**, Arman J., Kangur M. Lõhe ja meriforell. Tln. Valgus. 1983. 152 lk.
- Report** from the Second Workshop on Reproduction Disturbances in Fish. 1995. Högberga Gård, Lidingö, Stockholm Sweden (B.-E. Bengtsson, C. Hill, S. Nellbring eds.). 102 p.
- Report** from the Uppsala workshop on Reproduction Disturbances in Fish. 1993. Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala, Sweden. (Ed. L. Norrgren). 102 p.
- Sakun S.A.** 1950. State and perspectives of fish breeding in Estonian SSR// Vestnik of LSU. № 8. P. 57-62.
- Salmon** Action Plan Surveillance Group. International Baltic Sea Fishery Commission. Stockholm, Sweden. 1996. 15 p.
- Shidlovsky A.L.** 1950. Fisheries control, fishing and acclimatization in the Sevzaprybvod operation area // Vestnik LSU. N 8. P. 31-41.
- Skatkin P.N.** 1962. Biological basics of artificial fish rearing (Historical essay). M.: AS USSR. 244 p.
- Svetovidova A.A.** 1941. Materials on the biology of the Neva salmon // J.of Zool. V. 20. Issue 3. P. 470-481.
- Toivonen J.** 1973. The stock of salmon in the Gulf of Finland. ICES C.M 1973/ M:17. ACFC. 5 p.
- Yandovskaya N.I.** 1941. Experience of rearing one-year-old salmon in riverine under-ice nurseries // Izv. VNIORH. V. 24. P. 113-122.
- Zhukovsky N.D.** 1939. Artificial breeding of the Neva salmon // Izvestiya VNIORH. V.21. P. 175-192.

CLIMATE CHANGE AND LONG-TERM FLUCTUATIONS OF ATLANTIC SALMON STOCK

L.B. Klyashtorin

Federal Institute for Fisheries and Oceanography, Moscow, Russia
E-mail: klyashtorin@mtu-net.ru

INTRODUCTION

The climate of the ocean and adjacent terrestrial areas impact Atlantic salmon at all life stages via feeding conditions, temperature, rainfall, hydrological and wind regimes, etc. (Friedland 1998). Recruitment of Atlantic salmon populations is controlled primarily by the natural conditions during their first year in the sea, which translate directly into commercial and recreational fisheries and into spawning escapement. Long-term variations of the Atlantic salmon catch are believed to be a reliable indicator of the corresponding changes in its population (Friedland et al. 1993, 1998).

The purpose of this work is (i) to reveal a correlation between the climate dynamics and Atlantic salmon population and (ii) to show a possibility to predict long-term trends in salmon population for the coming 10-20 years.

MATERIAL AND METHODS

The time series of Atlantic salmon catches since the 1950s were presented by Friedland et al. (1993, 1998). The most detailed statistical data on Atlantic salmon catches for 1960-1999 are available in ICES Publications (Anonymous 2000) and salmon catches in the Russian North are summarised in the monograph by Kazakov and Veselov (1998). Long-term trends of commercial fish stocks were taken from FAO official statistics by Klyashtorin (1997, 1998).

The time series of the global temperature anomaly (dT) for 1861-1999 are available in Bell et al. (2000). The Wangenheim-Geers Atmospheric Circulation Index (ACI) (Geers 1973) is a reliable characteristic of the large-scale atmospheric transfer. Movements of the air masses are grouped into the so-called "meridional" (North-to-South and back) and latitudinal or "zonal" (West-to-East) components, according to the predominant direction of the air mass transfer. Integral curves of "zonal" and "meridional" ACI for 1891-1999 are presented in Fig. 4 (Klyashtorin 1998). It is obvious that the "meridional" ACI is the reciprocal of the "zonal" ACI. The integral time series of ACI for 1891-2000 were kindly granted by the Laboratory of Long-term Meteorological Forecasting, Institute of the Arctic and Antarctic, St. Petersburg.

RESULTS AND DISCUSSION

The total catch dynamics of epy Atlantic salmon for the last 50 years is shown in Fig. 1.

It is easy to see that salmon catches in the North Atlantic and two main regions of salmon reproduction (European and North American) had been synchronously increasing since the 1950s, reached a maximum in the 1970s, and have been decreasing since then. Salmon catches in the Russian North constitute less than 10 % of the total catch and have exhibited a general downward trend since the early 1960s. It is natural to assume that the concurring long-term catch trends in the remote salmon-producing regions are likely to be caused by some common natural factor(s) governing the salmon population over the North Atlantic.

Atlantic salmon represents only a small portion of the total North Atlantic fish production. The question is how closely the catch dynamics of Atlantic salmon is correlated with the catch dynamics of main North Atlantic commercial species?

Fig. 2 compares the long-term variation of (1) the salmon catch and (2) herring and cod catches (the latter two are known to be the main commercial species in the North Atlantic). The dynamics of all the three species is rather similar, and the catch maximums fall on the late 1960s-early 1970s.

The maximum total catch of cod and herring reaches 8 million ton, which is about 600 times that of the maximum Atlantic salmon catch. The similarity in the long-term dynamics of all the three species confirms the existence of some natural (climatic) factors similarly affecting the fish stocks.

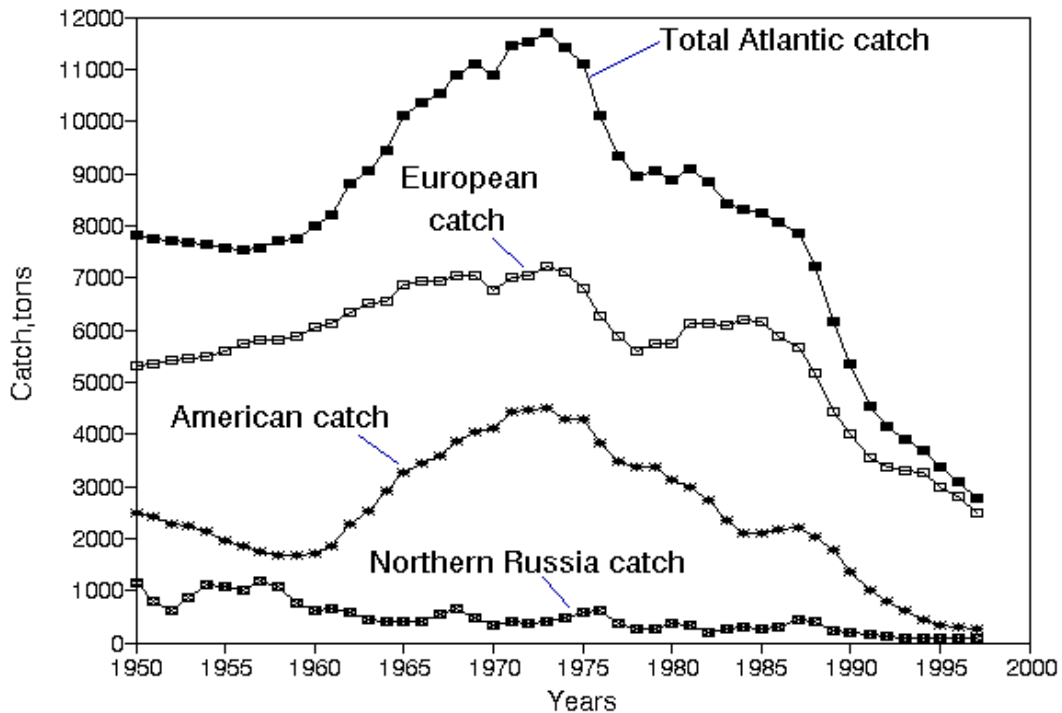


Fig. 1. Atlantic salmon catch in main North Atlantic regions (4-year smoothing)

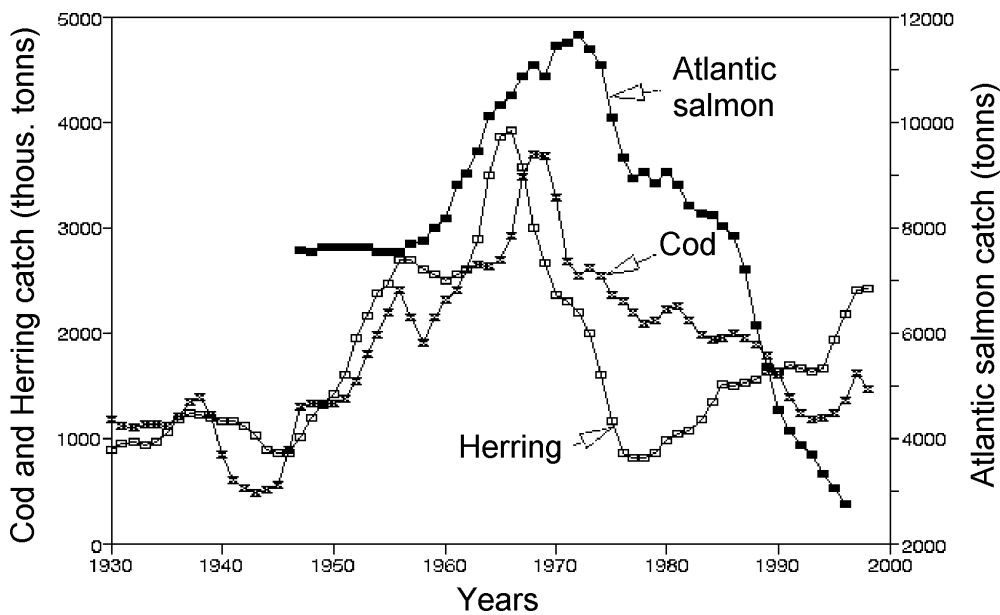


Fig. 2. The dynamics of total Atlantic salmon, Atlantic herring and Atlantic cod catch in 1930-1998 (4-year smoothing)

The next question is: which climatic indices are most closely correlated with commercial catches of salmon, cod, and herring in the North Atlantic?

The global surface-air temperature anomaly (dT) is known to be a basic index of global climatic changes. It has been measured instrumentally for 140 years (Fig.3 A, B). The inter-annual variation of dT is very high, and the time series of this index has to be considerably smoothed for a reliable trend to be obtained. It is easy to see that the smoothed dT curve shows regular multidecadal fluctuations against a background of the centurial linear upward trend (Sonechkin et al. 1997; Sonechkin 1998).

After the centurial linear trend is removed (using a standard procedure of the Statgraphics package 1988), the dynamics of dT exhibits clear roughly 60-year regular fluctuations with maximums around the 1870s, 1930s and 1990s (Fig. 3B).

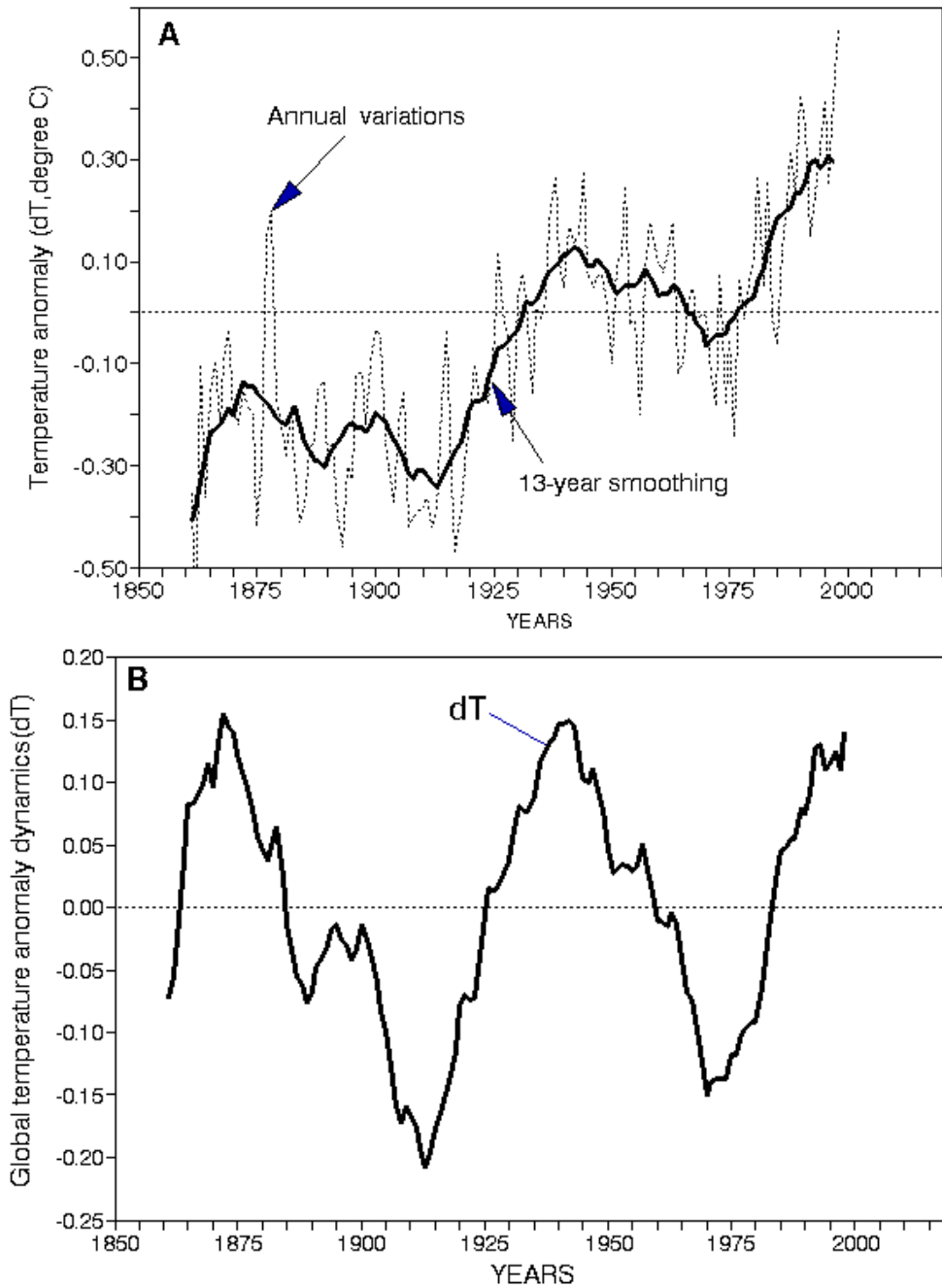


Fig. 3. Dynamics of the global surface air temperature anomaly (dT), 1861-1998
 A — Annual variations and 13-year smoothed dT trend.
 B — 13-year smoothed curve of dT after centennial trend removal

Another important index of long-term climatic changes is the Atmospheric Circulation Index (ACI), which characterises the predominance of either meridional or latitudinal (zonal) air mass transfer (Klyashtorin 1998).

Fig. 4 shows long-term trends of meridional and zonal ACI for 1891–1999.

Comparison of the basic climatic indices dT and ACI shows that the dT dynamics is practically in phase with the “zonal” ACI and out of phase with the “meridional” ACI (Fig. 5 A, B).

In other words, “meridional” ACI maximums coincide with periods of global cooling (decrease in the global dT), and “zonal” ACI maximums coincide with the periods of global warming.

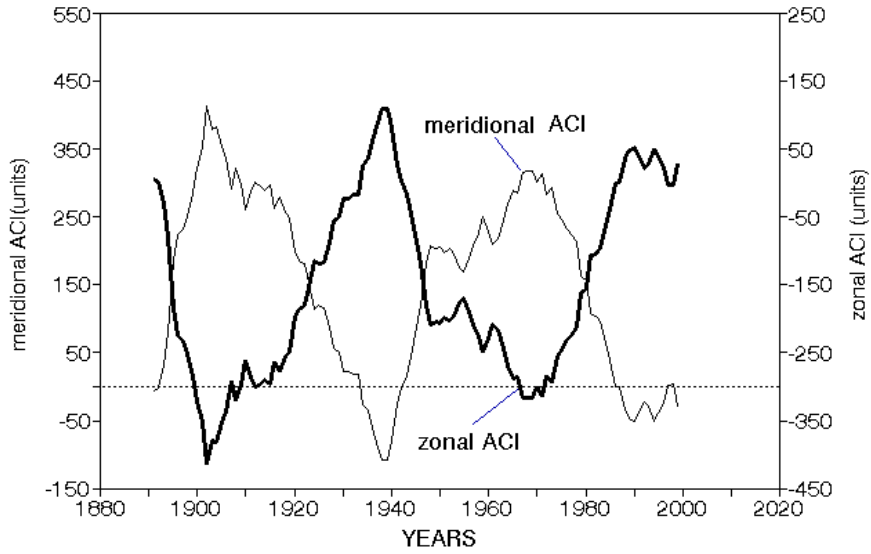


Fig. 4. Dynamics of the “zonal” and “meridional” Atmospheric Circulation Index (ACI)

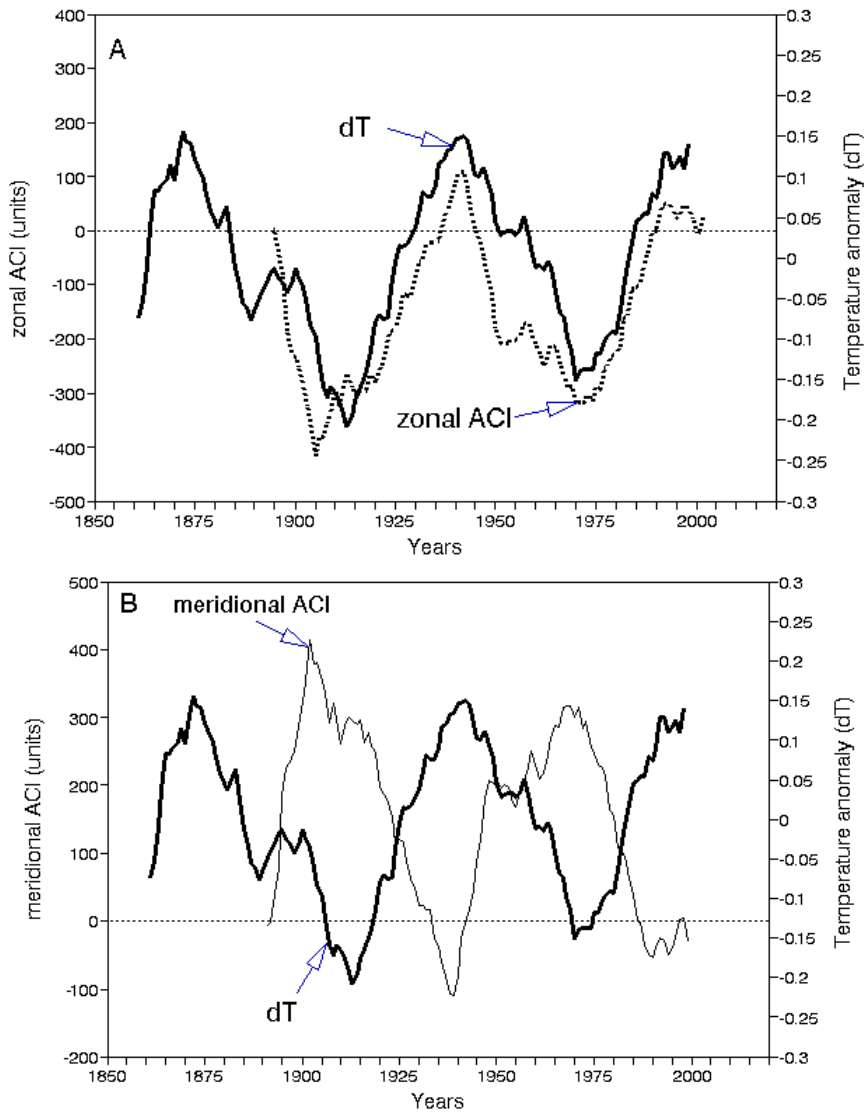


Fig. 5. Dynamics of the Atmospheric Circulation Index (ACI) and detrended dT 1861-1998
 A — Dynamics of the “zonal” ACI and dT; B — Dynamics of the “meridional” ACI and dT

We write in our earlier publications (Klyashtorin 1998) that the catches of the main commercial species in the North Atlantic (cod and herring) are in a good correlation with the dynamics of the “meridional” ACI ($r = 0.72$ and 0.62 for cod and herring, respectively), i.e., the catch maximums falls on the cooling periods. The Atlantic salmon catch (Fig. 6) also correlates well with the dynamics of the “meridional” ACI ($r = 0.72$) and is in agreement with the dynamics of the total North Pacific fish production.

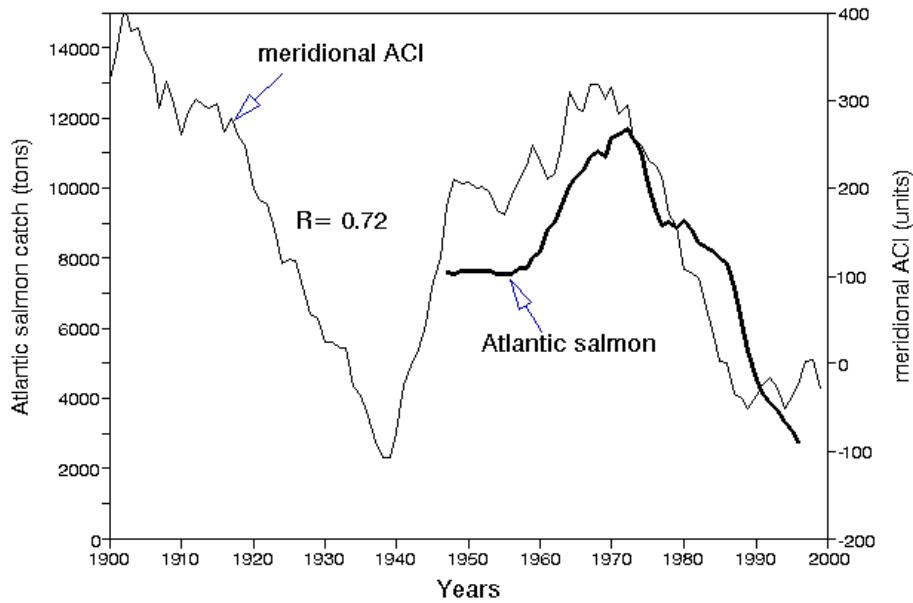


Fig. 6. Dynamics of Atlantic salmon catch and the “meridional” ACI trend (4-year smoothing)

The total catch of Pacific salmon exceeds 1 million ton, i.e. 100 times higher than that of Atlantic salmon. It is of interest that the long-term trends of North Atlantic and North Pacific salmon catches are rather well agreed with different ACI components. The 80-year time series (Klyashtorin 1997, 1998) suggest that the catch dynamics of Pacific Salmon is in close correlation with the “zonal” ACI. On the contrary, the catch dynamics of Atlantic salmon is correlated with the “meridional” ACI, i.e. the catches of Atlantic and Pacific salmon are out of phase ($r = -0.8$) (Fig. 7). The maximums of the Pacific and the Atlantic salmon populations coincide with the warming and cooling periods, respectively.

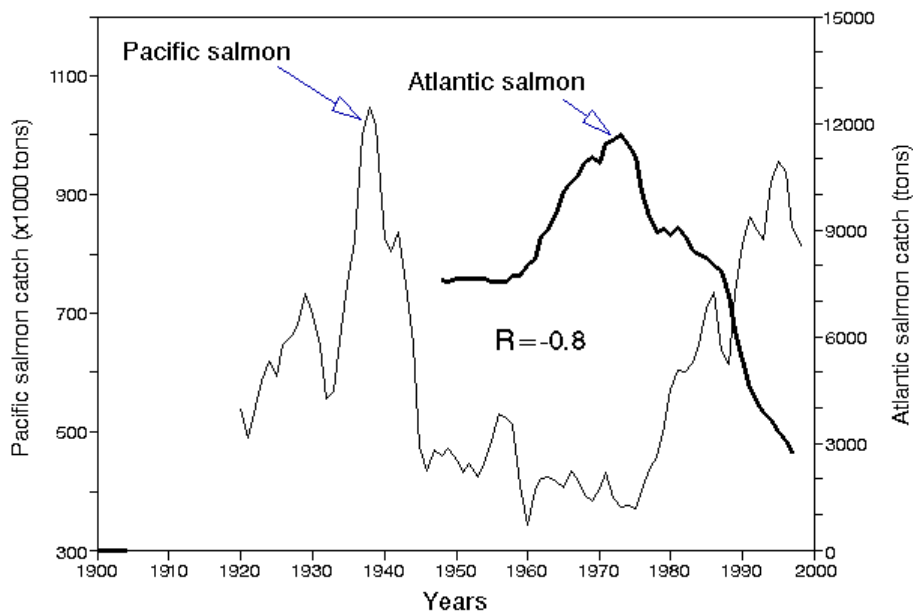


Fig. 7. A comparison of the catch dynamics of the Atlantic and Pacific salmon (4-year smoothing)

Are we able to predict the potential change in the Atlantic salmon population for the coming 10-20 years?

Long-term trends of the future catches can be estimated relying on the above-discussed cyclic fluctuations of the climate and the corresponding changes in the salmon population. The existence of 60-70 year cycles in the global climate change is confirmed by a number of well-known climatologists (Schlesinger, Ramankutti 1994; Minobe 1998, 1999). Similar (about 60-years) periodicity in changes in the climate and fish production in the Atlantic and Pacific is reported by Klyashtorin & Sidorenkov (1996, 1998). The Pacific salmon population was shown to have been fluctuating regularly, with a roughly 60-year cycle, for the last 140 years (Beamish, Bouillon 1993; Klyashtorin, Smirnov 1995; Klyashtorin 1997). The populations of other abundant species (sardine and anchovy) have fluctuated with a period of about 50-70 years for the last 1500 years, as evidenced by scale depositions in bottom sediments sampled from the Californian and Peruvian upwelling zones (Baumgartner et al. 1992; Baumgartner et al., in prep.).

The surface air temperatures for the last 1500 years (reconstructed from O^{18} distribution in the Greenland ice columns) also exhibited oscillations with a 60-70-year cycle (Dansgaard et al. 1975). Tree rings of long-lived trees from the Arctic indicate a 70-100-year cycle in the fluctuations of summer temperatures in the last 1700 years (Briffa et al. 1990; Klyashtorin 2001).

Fig. 8 compares the reconstructed and instrumentally measured temperatures. It is easy to see that the 60-70-year-period fluctuations of dT for the last 400 years reconstructed from the Greenland ice columns are in a good agreement with the instrumentally measured global temperature dynamics (Klyashtorin 2001).

Proceeding from the roughly 60-year periodicity in the climate variation, we may assume that the maximum of the current cycle of the temperature increase that started in the 1970s will be reached in the early 2000s and followed by a decrease in the 2020s-2030s. Taking into account the 60-year periodicity of meridional ACI, the current period of increase in meridional air mass transfer that started in the late 1990s can be expected to reach a maximum in the 2020-2030s (Klyashtorin 1998.)

The maximum of the previous "meridional" ACI epoch (1950s-1970s) coincided with the maximum of fish production in the North Atlantic (and the corresponding maximum of Atlantic salmon catches). The first signs of the forthcoming new "meridional" ACI epoch are already noticeable in the increasing catches of the Atlantic herring (Klyashtorin 1998).

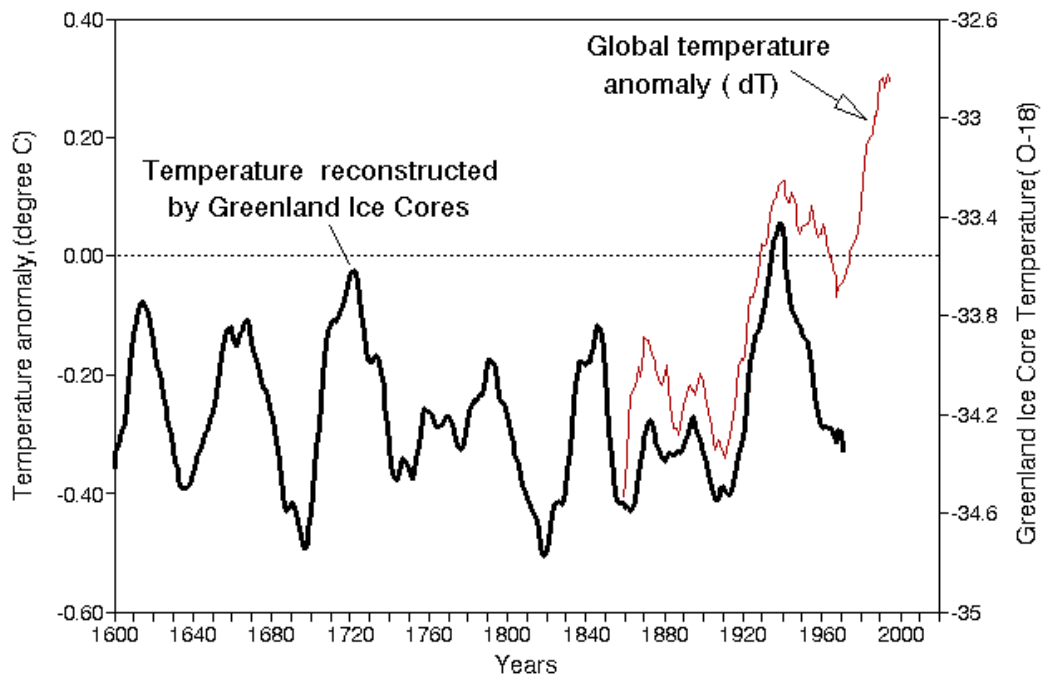


Fig. 8. Cyclic fluctuations of the air-surface temperature reconstructed by the O^{18} isotope content in Greenland Ice Core for the past 400 years, and instrumentally measured temperature anomaly (dT) for the last 140 years

Since the Atlantic salmon population is closely correlated with the "meridional" ACI, the former is expected to be increasing gradually in the near 10-20 years. A probable future dynamics of the Atlantic salmon population is shown in Fig. 9.

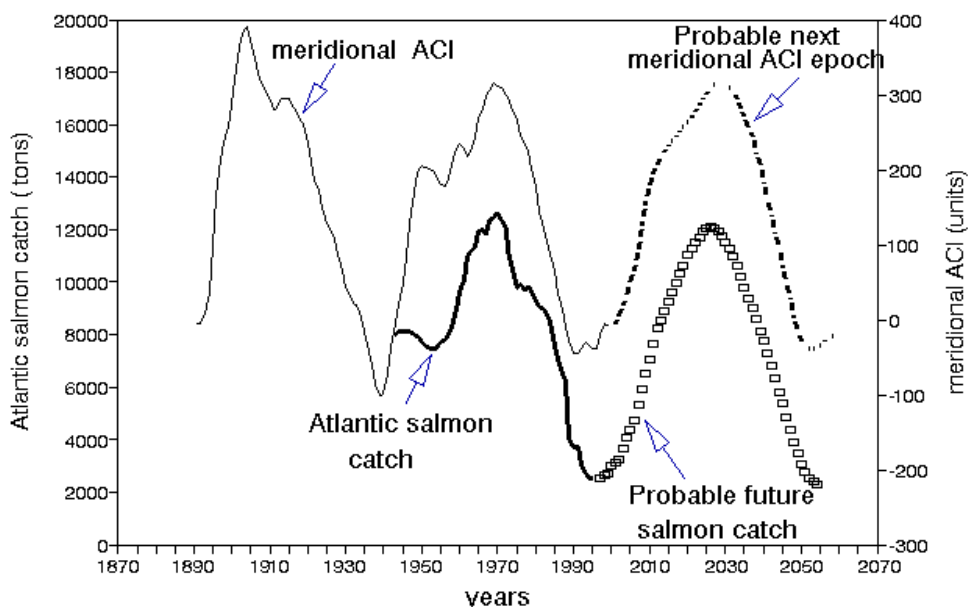


Fig.9. Dynamics of the “meridional” ACI in comparison with actual and probable future Atlantic salmon catches

CONCLUSIONS

The Atlantic salmon population varies in phase with the population of the main commercial fish species in the North Atlantic: cod and herring.

The Atlantic salmon population dynamics is in close positive correlation with the Atmospheric Circulation Index (ACI) and in negative correlation with the dynamics of the global temperature index (dT).

Taking into account the 60-year periodicity of the meridional ACI, it may be inferred that the current period of increase in the “meridional” air mass transfer that started in the late 1990s, will reach its maximum in the 2020-2030s. The inferred future dynamics of the main climatic indices (dT and ACI) makes it possible to believe that the Atlantic salmon population will be increasing in the next 10-20 years.

REFERENCES

- Anonimous.** 2000. ICES, Extract of the Report of Advisory Committee on Fishery Management (North Atlantic Salmon) to NASCO, CNL(00) 12. 62p.
- Baumgartner T.R.,** Soutar A., Ferreira-Bartrina V. 2000 (in preparation). Comparative history of sardine and anchovy populations in the California and Peru-Chile ecosystems from fish scale deposition records.
- Baumgartner T.R.,** Soutar A., Ferreira-Bartrina V. 1992. Reconstruction of the history of Pacific sardine and Northern Pacific anchovy populations over the past two millennia from sediments of the Santa Barbara basin // CalCOFI Report. V. 33. P. 24-40.
- Beamish R.J.,** Bouillon D.R. 1993. Pacific salmon production trends in relation to climate // Canad. J. Fish. and Aquatic Sci. V. 50. P. 1002-1016.
- Bell G.D.,** Halpert M.S., Cosky V.E., Gelman M.E., Roplewski Ch.E., Douglas A.V., Shnell R.C. 2000. Climate assessment for 1998 // Bull. Am. Meteorol. Soc. V. 80. № 5. P. 1040-1140.
- Briffa K.R.,** Bartholin T.S., Eckstein D., Jones P.D., Karlen W., Schweingruber F.W., Zetterberg P. 1990. A 1400 year tree-ring record of summer temperatures in Fennoscandia // Nature. V. 346. P. 434-439.
- Dansgaard W.,** Johnsen S.J., Reeh N., Gundestrup N., Clausen H.B., Hammer C.U. 1975. Climatic changes, Norsemen and modern man // Nature. V. 255. P. 24-28.
- Friedland K.D.** 1998. Ocean climate influences on critical Atlantic salmon (*Salmo salar*) life history events. // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 55 (Suppl. 1). P. 119-130.
- Friedland K.D.,** Hansenet L.R., Dunkley D.A. 1998. Marine temperatures experienced by postsmolts and the survival of Atlantic salmon in the North Sea area // Fish. Oceanogr. V. 7. № 1. P. 22-34.
- Friedland K.D.,** Reddin D.G., Kocik. J.F. 1993. Marine survival of North American and European Atlantic salmon: effects of growth and environment // ICES J. Mar. Sci. V. 50. P. 481-492.
- Girs A.A.** 1971. Macrocirculation method for long-term meteorological prognosis. Leningrad, Hydrometizdat Publ. 480 p. (in Russian).

- Kazakov R.V.**, Veselov A.E. 1998. Population's fund of Atlantic Salmon in Russia // In book: Atlantic salmon (ed.: R.V. Kazakov). Nauka publ, S. Peterburg, P. 383-395. (in Russian).
- Klyashtorin L.B.** 1998. Long-term climate change and main commercial fish production in the Atlantic and Pacific // Fisheries Res. V. 37. P. 115-125.
- Klyashtorin L.B.** 1997. Pacific salmon: climate-linked long-term stock fluctuations // PICES Press (Newsletter of North Pacific Science Organization). V. 5. P. 2-34.
- Klyashtorin L.**, Sidorenkov N. 1996. Long-term climatic change and pelagic fish stock fluctuations in the Pacific // Reports of Pacific Research Institute of Fisheries and Oceanography, Vladivostok. V. 119. P. 33-54 (in Russian).
- Klyashtorin L.**, Smirnov B. 1995. Climate-dependent salmon and sardine stock fluctuations In the North Pacific // In: Beamish R. [ed.]. Climate change and northern fish fluctuations. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. V. 121. P. 687-689.
- Klyashtorin L.** 2001. Climate change and long term fluctuations of commercial catches: the possibility of forecasting // FAO Fisheries Technical Paper. No 410 (in press). FAO, Rome. 90pp.
- Minobe S.** 1997. A 50-70 year climatic oscillation over the North Pacific and North America // Geophys. Res. Lett. V. 24. P. 683-686.
- Minobe S.** 1999. Resonance in bidecadal and pentadecadal climate oscillations over the North Pacific: Role in climatic regime shifts // Geophys. Res. Lett. V. 26. P. 855-858.
- Schlesinger M.E.**, Ramankutty N. 1994. An oscillation in the global climate system of period 65-70 years // Nature. V. 367. P. 723-726.
- Sonechkin D.M.**, Datsenko H.M, Ivaschenko N.N. 1997. Estimation of the Global Warming Trend by Wavelet Analysis // Proceedings of the Russian Acad. of Sci. Physics of Atmosph. And Ocean. V. 133. No 2. P. 184-194 (in Russian).
- Sonechkin D.M.** 1998. Climate dynamics as a nonlinear Brownian motion. International // J. Bifurcation and Chaos. V. 8, No 4. P. 799-803.
- Statgraphics** 1988. Statistic Graphic System by Statistical Graphic Corporation. Users Guide System. STSK Inc. Publ. 440 p.

THE LINES OF RANGE EVOLUTION IN THE EUROPEAN SUBSPECIES OF ATLANTIC SALMON

L.A. Kudersky* & S.F. Titov**

*Institute of Limnology, RAS, St. Petersburg, Russia**

*State Science Research Institute of Lake and River Fisheries, St. Petersburg, Russia***

INTRODUCTION

The European subspecies of the Atlantic Salmon, *Salmo salar salar* Linnaeus, 1758, is represented by three races that differ in the kind of environment specific for the foraging parts of their ranges. One of the forms might be called North-Atlantic. It comprises the numerous populations spawning in the rivers of Western and Northern Europe from Portugal to the Kara River in the East, and foraging in the North Atlantic and outlying seas (Barents Sea, Norwegian Sea etc.). Some of the sea areas of the region (White Sea, South-East of the Barents Sea etc.) serve as the pathway of the spawning and foraging migrations of the salmon. During the foraging migration, part of the salmon of the European subspecies leaves the European shores moving westwards as far as Greenland. Water salinity in the foraging part of the range of the North-Atlantic populations of salmon is equivalent or close to that in the ocean.

The next race is the Baltic one. Its constituent populations forage in the brackish-water Baltic Sea (salinity is no more than 8.5 ‰ — in the area adjacent to the Denmark Straits: Soskin 1963) and spawn in the inflowing rivers, staying within the Sea basin. Records of the Baltic salmon outside the Baltic Sea basin are few (Kazakov 1992) and cannot be in conflict with the general conclusion that the populations comprising this race are highly isolated.

Fish of the last race – the landlocked salmon – forage in a number of great lakes of Karelia, Leningrad Region, Finland, and Sweden. Populations of this form spawn in the rivers of the respective lake basin.

In the North-Atlantic race, fish from different populations may forage together in the oceanic areas of its range. In the Baltic form, they may migrate widely round the Baltic Sea area, also coming together during the foraging season. In contrast to them, populations of the landlocked race appear to be truly isolated, each within its discrete lake and the inflowing spawning rivers. The populations of the lakes as a rule have no contacts either with each other or with the neighboring sea populations. Lake Ladoga is the only place where evidence of the access of solitary Baltic salmon individuals into it has been found, but the migration of salmon from the Lake to the sea has not been recorded. Thus, despite some data on possible contacts between salmon of the Baltic and North-Atlantic forms, or between those from the Baltic Sea and Lake Ladoga, all the three races can be considered to have distinct ranges, i.e. exhibit pronounced specificity both ecologically and geographically.

Besides being different in the ecology and geographic distribution, each of the salmon forms has gained some phenetic peculiarities, but this aspect is still poorly studied. It was considered with the lake form taken as the example on the one hand, and both sea forms on the other (Zelinskiy 1985; Dorofeeva 1998). Yet, the described phenetic peculiarities are not distinct and do not allow confident assignment to one or another race. Nevertheless, ichthyologic publications often provide descriptions of different forms of the Atlantic salmon, and it is not uncommon that they specify them with some Latin names. In the presented report we will hold to the viewpoint that the three races do exist without going into further specifying details. Such an approach is in line with the field data.

DISCUSSION

As far as the European subspecies of the Atlantic salmon is represented by three forms (described above) peculiar enough both ecologically and geographically, it seems reasonable to settle the problem of their origin. Leaving aside the spectrum of opinions on this question as a whole, we will dwell on two main possible hypotheses. The first one starts with the recognition that the species in question, considered within the European part of its range, is capable of adapting to a wide range of environments and of migrating from oceanic foraging areas to brackish-water and freshwater regions and *vice versa*. This viewpoint has been expressed in the literature a few times, for instance as far as it concerned the origin of landlocked salmon populations in Lake Ladoga, Lakes Segozero, Kuito etc. An argument in support of this view is the lack of distinct morphotypes specific to each of the races. No matter what foraging area they are from, they are all considered indistinguishable by the phenetic features commonly used in fish taxonomy. That is why to trace the origin of discrete specimens reliably one should use specific extra characteristics. For example, unlike local salmon, those coming to Lake Ladoga from the Baltic Sea bear marine parasites (Barysheva,

Bauer 1957). Thus, the first viewpoint on the origin of the races of salmon recognizes the North-Atlantic group of populations as initial, and the Baltic and landlocked forms as emanating from it in the course of migrations and assimilation of new spawning rivers. In that case, all populations of the European subspecies are subdivided into primary (North-Atlantic ones) and derivative (Baltic and landlocked ones), while some of the landlocked populations (e.g. from Ladoga, Onego, Saimaa) are derived from the oceanic ones not directly, but with the Baltic populations serving as the intermediary. Consequently, North-Atlantic populations are considered to be older, while the Baltic and landlocked ones are viewed as younger, having emerged in the late Pleistocene and Holocene after Northern Europe was fully deglaciated.

The second possible hypothesis concerning the origin of the Atlantic salmon races rests on the assumption that either the North-Atlantic or the Baltic and landlocked populations are relatively independent and so is their origin which, in turn, was more or less concurrent. This opinion was discussed repeatedly in a series of our publications on the evolution of the fish fauna (salmon included) in water-bodies of the Northwest Russia (Kudersky 1969, 1971, 1977, 1989, 1990, 1998; Kudersky et al. 1993; Kazakov, Titov 1991; Kudersky 1997; Kudersky, Titov 2000). We are now going to review and summarize the material and arguments presented in earlier papers, allowing some amendments based on recent data, where necessary. We look upon the origin of the races of Atlantic salmon in the context of the overall development of the fish fauna in glaciated regions of Northern Europe, focusing on the late Pleistocene and Holocene time spans.

Geological materials evidence that in the late Kainozoic, Northern Europe started falling into climatic zones different from those that has existed earlier. The zonal development had mainly completed by the Late Miocene/Early Pliocene, when the first ice sheets appeared. At that very time, groups of cold-water and temperate fishes, inhabiting corresponding latitudinal zones, emerged. With the extremely poor palaeontologic material available, it is rather difficult to describe the species composition of the groups. We may only presume that in this period, the cold-water group already comprised specimens of the genera *Salmo*, *Salvelinus*, *Coregonus*, *Thymallus*, *Osmerus* etc. (Kudersky 1998). The subsequent Pliocene/Pleistocene time was characterized by unstable climate and alternating glacial and inter-glacial periods (Izmeneniya klimata... 1999), which was of major importance for the evolution of the fish fauna in North-European water-bodies.

Among all the listed genera of cold-water fishes, we will enlarge on *Salmo* species, and mainly on the Atlantic salmon. Specific characteristics of the *Salmo* species that have survived in some water-bodies in Southern Europe, suggest that far back in the Pliocene, there already existed a species similar to modern trout *Salmo trutta* Linnaeus, 1758, represented by the landlocked (river and brook) and diadromous forms. The diadromous form prefers to live in coastal areas exposed to continental outflow, and thus does need to undertake long sea, and especially oceanic migrations. Trout and its subspecies are abundant in brackish-water seas, i.e. the Baltic, Black, and Caspian Seas. Other species of the genus *Salmo*, but for Atlantic salmon, have survived in limited relict ranges.

Unlike trout, Atlantic salmon is viewed by fish taxonomists as a young species. It may be assumed to have emerged from the trout in the early Pleistocene. Though its species status is well defined, the dissimilarity between the Atlantic salmon and trout is so little that the fact in itself might point to close relation between these species. This conclusion is supported by records of successful hybridisation within the pair of species, with their hybrids being more like trout (progenitor) in either exterior or osteological traits (Dorofeeva 1998). The high similarity of the Atlantic salmon and trout is sometimes attributed to the younger age of the former. It is more likely, however, that the reason is similar environmental conditions, first of all during the river stage of their life cycle. The 'vector' of natural selection in the rivers is directed towards juveniles in both salmon and trout, and keeps the phenetic exterior of juveniles (until they migrate to foraging sites) similar in both the species.

In the foraging part of the species range, i.e. in really saline water and vast North-Atlantic areas, relatively large Baltic Sea and large lakes, the ranges of environmental conditions and distances of salmon migration are much wider than those for juveniles in rivers. It is these environmental ranges acting *via* the fish adaptive mechanisms that appear to be responsible for the relative stability of the existing races (three of them). At the same time, these ranges are responsible for the small, yet existing, peculiarities in the phenetic exterior of the forms.

It is noteworthy that in the foraging parts of both the salmon and the trout species ranges, one may find instances of either difference or parallelism in the environmental conditions. When comparing the foraging grounds of trout and the North-Atlantic form of salmon, we see that the conditions are different, but for trout and two other races of salmon they appear to be similar (or even of the same type). Thus, the phenotypes of the landlocked and Baltic forms of salmon bear some trout-like features. The phenomenon was best studied in landlocked salmon (Zelinskiy 1985). There are different interpretations of the observed relative similarity of the phenotypes in trout and landlocked salmon. We hold to the viewpoint put forward earlier (Kudersky 1977), according to which the trout-like features in landlocked salmon are not a new development caused by a similar environment, but have been inherited from the progenitor, and the commonly recognised progenitor is trout. The question then arises why and when the North-Atlantic salmon race lost the trout-like features, and these aspects will be considered below.

The development of races in Atlantic salmon after it has emerged as a species was closely allied to such large-scale events taking place in Northern Europe as recurring continental glaciation, producing strong effect on water-bodies and aquatic life. We will not detail the events and their effect on the fish fauna over the whole of the

Pleistocene, but only over the last stage of these events, i.e. the last inter-glacial and last glacial, and late- and post-glacial periods. Geological events and palaeogeographical situations in these periods are studied in most detail compared with other time spans of the Pleistocene, so that the development of the fish community in North-European water-bodies and among them the races of Atlantic salmon can be traced with confidence.

During the last (Eemian) inter-glacial period, climatic conditions were similar to those of the present (Razvitiye landshaftov... 1993; Izmeneniya klimata... 1999). We may therefore assume that the group of cold-water species (salmon among them) inhabiting North-European water-bodies was the same as that in the region nowadays. But the land/sea ratio was different. To understand how the races of salmon had originated, it is important to keep in mind that in that period vast territories of Northern Europe were flooded by the boreal sea transgression. The sea covered vast areas of the Arkhangelsk Region, Bolshezemelskaya Tundra (mainland tundra), Kola Peninsula, and Karelia, included the areas of the present-day Lakes Ladoga and Onego and had extensive connections with the synchronous Eemian Sea, lying in the basin of the modern Baltic Sea and extending to Western Europe. At this time, Fennoscandia was just an island. There were no large lakes like Ladoga, Onego, Saimaa, Vänern. Along the southern coast of the sea, there were large bays extending far into the mainland and lying in the Pechora, Mezen, Northern Dvina, Onego river valleys, and in the basin of Pskov-Chudskoye Lake. In contrast to the present, diadromous fishes, salmon included, could freely migrate within these aquatic areas. In this connection, there is reason to believe that at the time, Atlantic salmon populations were uniform throughout the paleorange and did not branch into races. Furthermore, the species populations within the paleorange had pronounced trout-like features, like modern landlocked populations do.

The last (Weichselian) glaciation that followed the Eemian interglacial, involved a vast area of Europe from Ireland to the Urals. During its maximum, the ice shield covered Iceland, most of Ireland, Britain, Jutland, and the Northern Sea, the Scandinavian and Kola Peninsulas, Finland, Karelia, and most of the Arkhangelsk Region; it filled the basins of Lakes Ladoga, Onego, Beloye Ozero, Ilmen and Pskov-Chudskoye, the basins of the Baltic, White, and Barents Seas; it extended far southwards along the Northern Dvina River as far as the upper reaches of the Volga and Dnieper Rivers; it reached much further south than the modern Baltic coastline, covering the territories of the present-day Leningrad and Pskov Regions, Baltic States, Northern Poland etc. Fish communities, including cold-water species, from the water-bodies lying within this area either perished or moved to ice-free sea areas, or into the mainland, to new freshwater systems. Fish found refuge in areas of the Eastern Atlantic adjacent to Western Europe and in periglacial water-bodies lying along the southern edge of the ice sheet from the western boundary of the Baltic Sea basin to the Pechora River basin. The former group of refugia sheltered marine species and those diadromous species that were capable of living at oceanic salinity, and the latter – freshwater species, and those brackish-water and diadromous species that possessed osmoregulation mechanisms allowing them to spend their whole live in freshwater.

Within our subject, we will be more concerned with periglacial water-bodies serving as refugia. There are no water-bodies of quite the same type at present. They could have possibly appeared under the conditions specific of the glacial epoch: during the last glacial period, the southern edge of the ice sheet could by no means reach the Main Watershed Divide between Central and Eastern Europe, separating the basins of the Baltic, White, and Barents Seas on the one hand from the basins of the Caspian Sea, Sea of Azov, and Black Sea on the other. The high-relief lowlands lying between the glacier edge and the watershed divide were filled with glacial melt water. According to geological data, periglacial water-bodies had the following characteristics: 1) they existed uninterrupted for a long time owing to the relief-directed movement of the water masses as the boundaries of glacial lobes changed; 2) their water surface area was dependent on the degree of the backwater effect and the size of the water-receiving basins; 3) individual water-body systems were relatively isolated, since they discharged their waters from different parts of the glacial margin into the sea through valleys of their own. At different stages of glaciation and subsequent deglaciation, some of the periglacial water-body systems were drained southwards (into the basins of the Caspian and Black Seas), westwards (into the Northern Sea), or northwards (into the Barents and White Seas) (Kvasov 1975; Paleolimnologia... 1976; Istoriya Ladozhskogo... 1990; Istoriya ozior... 1992; Razvitiye landshaftov... 1993).

Looking at the modern life of lakes in glaciated regions, we may surmise that periglacial water-bodies served as refuges for freshwater, brackish-water, and (in what concerns fishes) diadromous species. Freshwater species found themselves in the refugia as the lake-river systems of the pre-glacial period merged with periglacial water-bodies moving along the relief. As to brackish-water and diadromous species, they had got into the refugia due to the boreal Eemian Sea and its brackish-water bays cutting far into the mainland (sometimes for hundreds of kilometres). The glacier sealed such bays from the side of the sea, and the resultant periglacial water-bodies subsequently moved (together with their fauna) long distances southwards as the ice sheet grew. The extent to which the periglacial water-bodies had spread by the glacial maximum is clearly seen from published cartographic materials (Kvasov 1975; Razvitiye landshaftov... 1993, etc.).

Periglacial water-bodies served as refuges not only for some fishes of the Eemian interglacial stage, but for other aquatic organisms as well. There were some brackish-water invertebrates among them, thus they entered the communities of modern lakes, making up a group of glacial/marine relict crustaceans, oxyphilous and stenothermous. Those are most abundant in lakes of Karelia, Finland, Sweden. The sculpin *Triglopsis quadricornis* (Linnaeus 1758) (lives in a number of water-bodies) comes from among brackish-water species inhabiting periglacial water-bodies, so

does the mammalian Ladoga seal, etc. (Kudersky 1971; 1972). As to the Atlantic salmon, it managed to survive as part of the North-European fish fauna by migrating for refuge to non-glaciated regions with, firstly, river basins favourable for reproduction and breeding of juveniles and, secondly, with the aquatic foraging grounds featuring abiotic conditions allowing the species to live and forage. The ice-free part of the Atlantic Ocean was one of such regions. The salmon populations having arrived in these regions were able to spawn in the rivers of France and the Iberian Peninsula flowing to the Atlantic (Fig. 1). All through the foraging areas of the new species range, environmental conditions were about the same, and there were no obstacles to large-scale migration of the fish. Therefore, the 'vector' of natural selection during the foraging stage was uniform, and this favoured the development of a relatively uniform set of populations, constituting the modern North-Atlantic race of salmon.

The second region serving as the refuge for salmon during glaciation was the one with periglacial water-bodies located at the southern edge of the ice sheet (Fig. 1). The salmon and other brackish-water invertebrates and fishes (trout, char, whitefishes, vendace, smelt etc.) were forced to move to the water-bodies. The largest of the water-bodies emerged in place of the vast bays of the inter-glacial sea, that extended far into the mainland, thus promoting fish migration into them. It is noteworthy that the periglacial water-bodies scattered around the area from Central Europe to the Urals were not connected latitudinally by a common drainage system, but fell into a number of clusters remaining isolated throughout the period of deglaciation or becoming connected for short periods of time. This peculiar hydrological pattern has affected the fish fauna and composition in the water-bodies. For instance, the differences between salmon populations in different groups of periglacial water-bodies took shape in the glacial period, as has been demonstrated by recent biochemical genetic studies. Yet, this intriguing problem is beyond the scope of our paper.

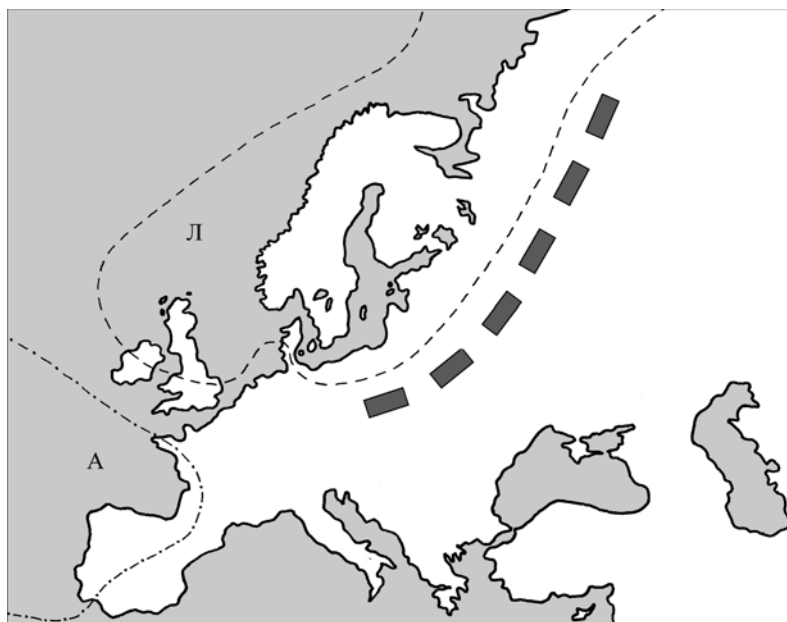


Fig. 1. The ancient range of European subspecies of Atlantic salmon during the Last Glacial Maximum. A – North-Atlantic part of the ancient range of Atlantic salmon. JI – ice sheets; shaded rectangles – hypothetical position of periglacial water bodies

Thus, at the Last Glacial Maximum, the species range of the Atlantic salmon, that back in the Eemian interglacial time used to be continuous and lie in the sea area (which was partly brackish-water in the interglacial period) broke into two ecologically different parts. One of them was intrinsic to Eastern Atlantic. Due to the environmental specificity, these populations evolved shifting from the progenitor trout-like features into the oceanic phenotype characteristic of the present-day North-Atlantic race.

The other part of the salmon range had a mosaic character. It was constituted by several large periglacial water-bodies profoundly different in their environment from the oceanic area. In the populations of the periglacial water-bodies, the 'vector' of natural selection was directed differently than the one in Eastern Atlantic. For instance, the selection favored conservation of the trout-like features originally inherent in salmon.

As the glacier recessed and aquatic areas freed of ice, fishes colonized them. The Atlantic populations of salmon moved northwards and assimilated the spawning rivers of Ireland, Britain, Norway, Kola Peninsula and their part of the species range in Northern Atlantic acquired the present-day outline. Fishes of periglacial water-bodies, salmon included, moved northwards following the movement of the water-bodies along the relief, with the water-body systems often not connected with each other. This is how the modern Ladoga and Onego Lakes, for example, were colonized by fishes coming from different systems of water-bodies (Kudersky 1990); furthermore, Lake Ladoga had been colonized by fishes (salmon among them) coming from the Baltic Glacial Lake etc. Thus, the history of the landlocked race

of salmon included the following stages: Eemian Sea – periglacial water-bodies – modern lakes. Re-establishment of the fish fauna in the deglaciated regions of the southern part of the White Sea and Barents Sea basins had its own peculiarities, but this is a subject for a special discussion and will not be discussed in this paper.

Like it happened with large lakes, the Baltic Sea gained a group of cold-water fish species, salmon included, from the periglacial water-bodies lying to the south of its modern coastline. The initial phase of consolidation of the Baltic populations and emergence of Baltic race of salmon proceeded at the time of the freshwater Baltic Glacial Lake; which at its latest stages occupied all of the central part of the modern sea. Through the time-span from the Baltic Glacial Lake emergence to the present day, the local race has lived alternately in the freshwater (Baltic Glacial Lake and Ancylus Lake) and in brackish-water (Yoldia, Littorinae Seas and modern Baltic Sea) environments (Kvasov 1975; Berglund et al. 2001). As a result, the Baltic race of salmon has gone a complicated way of evolution: Eemian Sea – periglacial water-bodies – lakes and seas occupying the Baltic Sea basin in turns – modern brackish-water sea. During the sea transgressions occurring at different stages of the Baltic Sea formation, this form penetrated (partly) into Ladoga Lake, and into Lakes Saimaa, Vänern etc.

According to the described reconstructions based on data on the geological history of northern regions, palaeolimnology, fish ecology and geographical distribution, the development of all the three races of the European subspecies of Atlantic salmon proceeded independently over long time spans, their ranges moving closer together and settling within the modern boundaries after the last ice sheet had melted.

The evolutionary scheme described above is supported by the materials of biochemical genetics. According to the data, the European subspecies of Atlantic salmon falls into two wide groups of populations, one of them corresponding to the North-Atlantic race, the other one – to the Baltic and landlocked forms (Kazakov, Titov 1995; 1998; Ståhl 1987; Koljonen et al. 1999 etc.). We may further add our data on genetic peculiarities of salmon from different rivers of Russia presented in Fig. 2 & 3. Fig. 3 shows that the salmon can be pooled to form two main clusters, one of which combines the populations spawning in rivers of the Kola Peninsula, the other one – those spawning in rivers of the Baltic Sea basin. Moreover, the salmon populations living in lakes and spawning in the rivers flowing into the lakes are distinguished from the Baltic Sea populations (see also: Kazakov, Titov 1991; 1993), as is quite evident from a comparison of the data on rivers Neva, Narva, Gauya, Salace and Daugava on the one hand, and rivers Shuya, Lizhma, Burnaya and Svir on the other.

The isolation of the Baltic and landlocked forms from the North-Atlantic one is strongly supported by data yielded by the restriction analysis of the mitochondrial DNA (Nilsson et al. 2001).

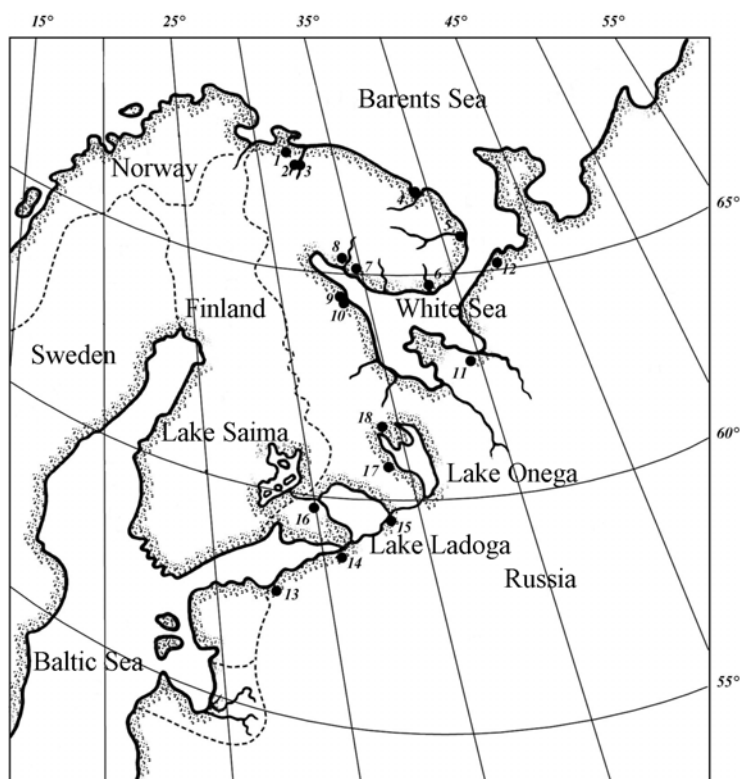


Fig. 2. The map of sampling locations.

Rivers of the Barents Sea basin: 1. Zapadnaja Litsa. 2. Tuloma. 3. Kola. 4. Yokanga.
 Rivers of the White Sea basin: 5. Ponyo. 6. Pyalitsa. 7. Khlebnaja. 8. Umba. 9. Pulonga. 10. Keret. 11. Solza. 12. Megra.
 Rivers of the Baltic Sea basin: 13. Narva. 14. Neva. 15. Svir. 16. Burnaja. 17. Shuya. 18. Lizhma

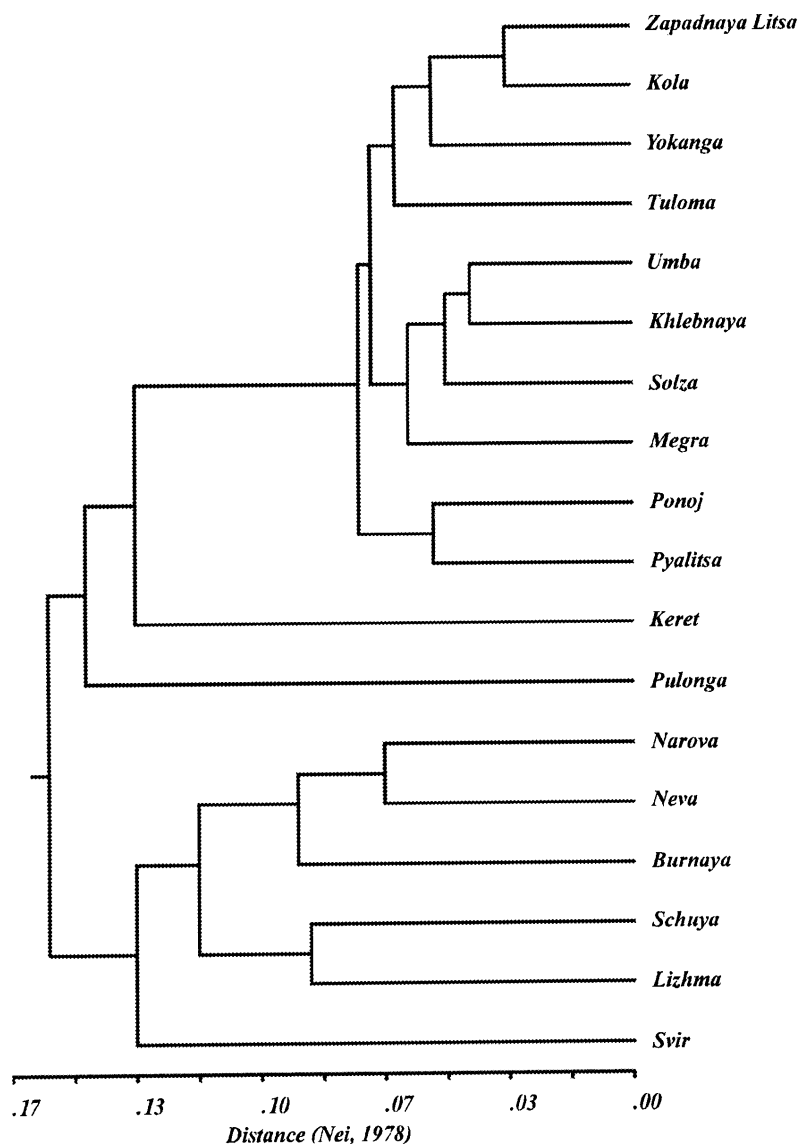


Fig. 3. Dendrogram of genetic differences of the populations of Atlantic salmon studied

CONCLUSION

The analysis given above supports and renders concrete the point of view offered earlier concerning the role of periglacial water-bodies in the evolution of the fish fauna in North-European water-bodies in the late Pleistocene – Holocene, and their role in the development of different races of the European subspecies of Atlantic salmon. As a part of the analysis, the dynamics of the studied subspecies range was revealed. During the last Weichselian glaciation, the formerly continuous range of Atlantic salmon was cut into two parts, with one of them in the North Atlantic Ocean and rivers of the non-glaciated regions of Western Europe, and the other one – in the vast systems of periglacial water-bodies lying along the southern edge of the ice sheet from Central Europe to the Urals. It was during the subsequent glacier recession and deglaciation that the modern species range had developed, united geographically, but non-uniform ecologically. The modern range of the European subspecies of salmon consists of three ‘blocks’ – North-Atlantic, Baltic, and landlocked ones, inhabited by their respective races of the species. The ‘blocks’ come in contact in the spawning areas, but diverge far apart in the foraging areas. The North-Atlantic ‘block’, with the largest water surface area, is occupied with the youngest, evolutionarily, race that has lost the progenitor’s features when evolving. The area of the Baltic and landlocked ‘blocks’ is smaller. They are inhabited by the Baltic and landlocked races coming from different systems of periglacial water-bodies and bearing some trout-like (progenitor’s) features. Thus, the temporal dynamics of the range of the European subspecies of Atlantic salmon looks roughly as follows: the species range during the last (Eemian) interglacial period was continuous geographically and uniform ecologically

– the range during the last (Weichselian) glacial period broke into several parts - the modern range is connected geographically but non-uniform ecologically.

The analysis presented above is based on integrated data on the geological history of the regions, palaeolimnology, ecology, geographical distribution, and biochemical genetics of the fish. Its results evidence that such a general approach to the problem of tracing the evolution of the fish fauna and species ranges appears to be effective.

We hold that an essential task for future studies of the range structure in the European subspecies of Atlantic salmon is to find out the whys and wherefores of the qualitative specificity of salmon spawning in the Pechora River, and rivers of the White Sea basin and Kola Peninsula.

REFERENCES

- Barysheva, A.F.**, Bauer, O.N. 1957 Parazity ryb Ladozhskogo ozera. // Izvestiya Vsesoyuznogo nauchno-issledovatel'skogo instituta oziornogo i rechnogo rybnogo khoziaystva. Leningrad. T. 42. P. 175-226 (In Russian).
- Berglund B.E.**, Sandgren P., Yu Sh., Barnekow L, Hannon G., Jiang H., Skog G. 2001. Early Holocene development of the southern Baltic Sea // Climate and Environment during the Last Deglaciation and Holocene in NW Russia and around the Baltic, abstract volume. St.Petersburg-Znamenka. P. 10-11.
- Dorofeeva E.A.** 1998. Taksonomicheskiy status, morfologiya i rasprostraneniye atlanticheskogo lososia // In: Atlanticheskiy losos. St. Petersburg: Nauka. P. 11-31 (In Russian).
- Istoriya Ladozhskogo, Onezhskogo, Pskovsko-Chudskogo ozior, Baikala i Khanki.** 1990. Leningrad. Nauka. 280 p. (In Russian).
- Istoriya ozior Vostochno-Evropeyskoy ravniny.** 1992. St. Petersburg: Nauka. 262 p. (In Russian).
- Izmeneniya klimata i landshaftov za posledniye 65 millionov let (kainozoy: ot paleotsena do golotsena).** 1999. Moscow: GEOS. 260 p. (In Russian).
- Kazakov R.V.** 1992. Atlanticheskiy losos' *Salmo salar* L. v presnovodnykh vodoyomakh Evropy: terminologiya i taksonomicheskiy status // Sbornik nauchnykh trudov Gosudarstvennogo nauchno-issledovatel'skogo instituta oziornogo i rechnogo rybnogo khoziaystva. Vyp. 304. P. 125-145 (In Russian).
- Kazakov R.V.**, Titov S.F. 1991. Geographical patterns in the population genetics of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., on U.S.S.R. territory, as evidence for colonization routes // J. Fish Biology. V. 39. P. 1-6.
- Kazakov R.V.**, Titov S.F. 1993. Population genetics of salmon, *Salmo salar* L., in Northern Russia // Aquacult. Fish. Manage. V. 24. P. 495-506.
- Kazakov R.V.**, Titov S.F. 1995. Populatsionno-geneticheskaya struktura atlanticheskogo lososia. St. Peterburg. GosNIORKh. 45 p. (In Russian).
- Kazakov R.V.**, Titov S.F. 1998. Populatsionno-geneticheskaya organizatsiya vida *Salmo salar* L. // In: Atlanticheskiy losos. St. Petersburg: Nauka. P. 43-72 (In Russian).
- Koljonen M.-L.**, Jansson H., Paaver T., Vasin O., Koskiniemi J. 1999. Phylogeographic lineages and differentiation pattern of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the Baltic Sea with management implications // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 56. P. 1766-1780.
- Kuderskiy L.A.** 1969. Rol' prilednikovyykh vodoyomov v formirovaniy presnovodnoy ikhtiofauny Severo-Zapada Evropeyskoy chasti SSSR // VIII sessiya uchenogo soveta po probleme "Biologicheskkiye resursy Belogo moria i vnutrennikh vodoyomov Evropeyskogo Severa", tezisy dokladov. Petrozavodsk. 3. 93-94 (In Russian).
- Kuderskiy L.A.** 1971. O proiskhozhdenii reliktovoy fauny v oziorakh Severo-Zapada Evropeyskoy chasti SSSR // Izvestiya Gosudarstvennogo nauchno-issledovatel'skogo instituta oziornogo i rechnogo rybnogo khoziaystva. Leningrad. T. 76. P. 113-124 (In Russian).
- Kuderskiy L.A.** 1972. O putiakh proniknoveniya reliktovoy fauny v oziora Baltiysko-Belomorskogo basseyna // Izvestiya Gosudarstvennogo nauchno-issledovatel'skogo instituta oziornogo i rechnogo rybnogo khoziaystva. Leningrad. T. 82. P. 111-115 (In Russian).
- Kuderskiy L.A.** 1977. O proiskhozhdenii oziornogo lososia // Rybokhoziaystvennoye izucheniye vnutrennikh vodoyomov. Vyp. 19. P. 34-39 (In Russian).
- Kuderskiy L.A.** 1989. Puti proiskhozhdeniya fauny ryb vodoyomov Severo-Zapada Evropeyskoy chasti SSSR v svyazi s chetvertichnoy istoriey territoriy // VIII Vsesoyuzniy simpozium "Istoriya ozior. Ratsional'noye ispol'zovaniye i okhrana oziornykh vodoyomov", tezisy dokladov. Minsk. P. 78-79. (In Russian).
- Kuderskiy L.A.** 1990. Istoriya [Ladozhskogo ozera] po dannym ob ikhtiofaune. Istoriya [Onezhskogo ozera] po dannym ob ikhtiofaune // Istoriya Ladozhskogo, Onezhskogo, Pskovsko-Chudskogo ozior, Baikala i Khanki. Leningrad. Nauka. P. 63-65, 106-108 (In Russian).
- Kuderskiy L.A.** 1997. History of fish fauna in Lake Ladoga // Proceedings of the second international Lake Ladoga symposium 1996. University of Joensuu. Publications of Karelia Institute. N 117. P. 284-288.
- Kuderskiy L.A.** 1998. Pleystotsenoviy etap formirovaniya ikhtiofauny Ladozhskogo ozera // Istoriya pleystotsenovyykh ozior Vostochno-Evropeyskoy ravniny. St. Petersburg: Nauka. P. 140-147 (In Russian).
- Kuderskiy L.A.**, Kazakov R.V., Titov S.F. 1993. Puti formirovaniya evropeyskoy chasti areala atlanticheskogo lososia *Salmo salar* L. // Materialy VI soveshaniya "Vid i ego produktivnost' v areale". St. Petersburg. P. 180-182 (In Russian).

- Kudersky L.A.**, Titov S.F. 2000. Ob istoricheskoy obuslovlennosti skhodstva po biokhimicheskim markeram populiatsiy atlanticheskogo lososia basseyna Baltiyskogo moria // Mezhdunarodnaya konferentsiya "Atlanticheskij losos' (biologiya, okhrana i vosproizvodstvo)". Petrozavodsk: Karelskiy nauchniy tsentr. P. 30-31 (In Russian).
- Kvasov D.D.** 1975. Pozdnechetvertichnaya istoriya krupnykh ozior i vnutrennikh morey Vostochnoy Evropy. Leningrad: Nauka. 278 p. (In Russian).
- Nilsson J.**, Gross R., Asplund T., Dove O., Jansson H., Kelloniemi J., Kohlmann K., Löytynoja A., Nielsen E.E., Paaver T., Primmer C.R., Titov S., Vasemägi A., Veselov A., Öst T., Lumme J. 2001. Matrilinial phylogeography of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in Europe and postglacial colonization of the Baltic Sea area // Molecular Ecology. V. 10. P. 89-102.
- Paleolimnologia Onezhskogo ozera** (po kolonkam donnykh otlozheniy). 1976;Leningrad: Nauka. 202 p. (In Russian).
- Razvitiye landshaftov i klimata Severnoy Evrazii, pozdnyy pleystotzen-golotsen, elementy prognoza.** Vyp. 1. Regional'naya paleogeografiya. 1993. Moskow: Nauka. 102 p. (In Russian).
- Soskin I.M.** 1963. Mnogoletniye izmeneniya gidrologicheskikh kharakteristik Baltiyskogo moria. Leningrad: Gidrometeoizdat. 160 p. (In Russian).
- Ståhl G.** 1987. Genetic population structure of Atlantic salmon// In: Populatin genetics and fishery management. (Edit. Ryman N. and Utter F.). University of Washington Press, Seattle. P. 121-141.
- Zelinskiy Yu. P.** 1985. Structura i differentsiatsiya populiatsiy i form atlanticheskogo lososia. Leningrad: Nauka. 128 p. (In Russian).

DISTRIBUTION RANGE FORMATION HISTORY OF THE MONOGENEAN *GYRODACTYLUS SALARIS* MALMBERG, 1957 — A PARASITE OF JUVENILE ATLANTIC SALMON *SALMO SALAR* LINNAEUS, 1758

L.A. Kudersky*, E. Ieshko** & B. Schulman**

* Institute of Limnology, RAS, St. Petersburg, Russia

** Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, Pushkinskaya st. 11, 185610, Petrozavodsk, Russia

INTRODUCTION

In several last decades unintentional introductions of aquatic organisms directly or indirectly induced by economic activities grew into a large-scale phenomenon (Kudersky 1975, 1999). Finding themselves in new habitats, incidental invaders often form abundant populations and negatively affect aboriginal fish species due to competition for food, predation, parasitism, etc. (Invasive species... 2000). An incidental invasion of such kind was the sudden emergence in Norwegian rivers of the monogenean *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957, that infects the skin and fins of juvenile Atlantic salmon *Salmo salar* Linnaeus, 1758.

The first *G. salaris* epizootic was reported from Norway in 1975. Later on, the parasite spread widely along many Norwegian rivers and was discovered in salmon hatcheries (Heggberget, Johnsen 1982; Johnsen, Jensen 1986; Bakke et al. 1990 etc.). By the early 1990's, *G. salaris* was found in as many as 34 rivers and 35 fish farms. The infected rivers lost all their wild salmon parr. The dramatic consequences of *G. salaris* invasion alarmed both the specialists and the general public, as it was a threat to the survival of wild populations of a most valuable commercial species — Atlantic salmon. Active discussion arose around the possible methods of fighting the perilous parasite, mentioning even the full treatment of the infected rivers with ichthyocides. Attempts to eradicate *G. salaris* using rotenone proved this method to be quite effective (Johnsen, Jensen 1991).

Among the salmon rivers belonging to the White Sea drainage basin the parasite was first discovered in 1992 in the Keret river (Ieshko, Schulman 1994). Here as well, Atlantic salmon parr nearly died out, and there was a threat of *G. salaris* spread to other rivers flowing to the White Sea (Schulman et al. 1998). The pathways through which *G. salaris* reaches the rivers of Norway and the White Sea have not been elucidated. Probability is the highest that the parasite was introduced during routine fish farming practices (transport of salmon parr, farm equipment, etc.) (Malmberg 1989; Schulman et al. 1998).

Research into the fish parasite fauna has indicated that *G. salaris* naturally occurs in the part of the Atlantic salmon range that lies within the Baltic Sea drainage area. Simultaneously, a great part of the salmon range in the rivers flowing to the White, Barents, Norwegian Seas and the Eastern Atlantic was free of the parasite. The question of whether *G. salaris* is present in the Lake Ladoga basin still has no definite answer. Having received from E. Rumyantsev some samples from the North-Ladoga fish farm, R. Ergens revised the species and erroneously "placed" it in Lake Ladoga (Identification guide... 1985). Our recent investigations of salmon parr in rivers flowing to the lake have not confirmed the presence of *G. salaris*. The paper below discusses the reasons for this peculiar pattern of *G. salaris* distribution with regard to the formation history of the Atlantic salmon range at large.

DISTRIBUTION

The species *G. salaris* was first described in 1957 using samples from a Swedish fish farm (Malmberg 1957). Later on, it was found in some natural watercourses and other fish farms of the country. In addition to Sweden, *G. salaris* has been reported from Finland (Bakke et al. 1990). There are data in the literature about its presence in rivers and fish farms of the Czech Republic and Slovakia, and the Seret river (Dniester tributary) (Johnsen, Jensen 1986; Bakke et al. 1990). Later surveys, however, did not provide evidence to confirm *G. salaris* occurrence outside the Baltic drainage area (Johnsen, Jensen 1986).

Among Russian watercourses *G. salaris* was reported from the Pechora river (Yekimova 1976), but further revision invalidated the report (Dorovskikh 2000). *G. salaris* has been reliably identified from the Lake Onego basin

(Permyakov, Rumyantsev 1984; Ieshko et al. 1995, 1998; Rumyantsev 1996; Rumyantsev et al. 1999). For example, 73 % of salmon parr in the Pyalma river were infected (Permyakov, Rumyantsev 1984). The parasite prevalence in the rivers Kumsa and Lizhma was 25 % with no infestation-induced pathologies whatsoever (Ieshko et al. 1998; Schulman et al. 2000).

Thus, all watercourses reliably known to be infected with *G. salaris* fall within the Baltic Sea drainage area. There is, therefore, every reason to share the opinion of those researchers who believe the parasite to be endemic to the Baltic drainage area (Bakke et al. 1990). The limited range, close connection of the parasite to just two races of salmon (Baltic and land-locked) and its absence until lately from the third — North Atlantic race, suggest that *G. salaris* is a young species that has relatively recently differentiated from the closest representatives of the genus *Gyrodactylus*.

Outside its natural range, *G. salaris* was first discovered in Norway in 1975. Further on, it spread widely along Norwegian watercourses from the south-west to the north of the country, and now dwells both on wild salmon parr and in fish hatcheries. Whenever *G. salaris* infected a Norwegian river, wild salmon parr there was wiped out. This is not only detrimental to fisheries, but also jeopardizes the fish fauna diversity in the region in general. The parasite may further spread to many other rivers of Norway, as well as other European countries.

Unlike Norwegian rivers, the spawning rivers of the Baltic drainage basin emptying either to the sea or to large lakes (Onego, Vänern, etc.) did not experience mass deaths of salmon parr, despite the presence of *G. salaris*. The host (salmon parr) and parasite populations there coexist in eco-balance. The literature has not suggested any convincing hypothesis to explain the absence of *G. salaris* from the parr of the North Atlantic salmon populations and its simultaneous presence in the Baltic and land-locked races. A possible explanation for the phenomenon is discussed below.

In Russian watercourses outside its natural range, *G. salaris* was first reliably identified in 1992 on Atlantic salmon parr from a rapid on the Keret river, that flows to the White Sea (Ieshko, Schulman 1994; Schulman et al. 1998). Later on, the parasite spread virtually throughout the river, including its upper reaches, and showing also in the Keret river tributary — river Louksa. The fact that *G. salaris* arrived in Keret quite recently is confirmed by previous surveys. The 1961-1962 survey of salmon parr parasites in Keret did not reveal the presence of the species, in spite of the extensive amount of samples examined (100 specimens of 8.7-18.0 cm long parr) (Malakhova 1972).

The dynamics of Atlantic salmon parr infestation by *G. salaris* in the Keret river is shown in tab. 1. Data in the table indicate that the catastrophic consequences of the parasite arrival for previously uninfected rivers are due, namely, to the dramatic increase in parr infestation indices. In a natural range, parr infestation prevalence and intensity are normally quite low. Finding itself in a new location (r. Keret) *G. salaris* often infects up to 100% of salmon parr, with nearly 400 parasite individuals attacking each fish. Such an outbreak of *G. salaris* prevalence and abundance is a common enough phenomenon for invasive species, since native organisms prove to be unfit to oppose new competitors, whether predators or parasites. A noteworthy fact is that the intensity of salmon parr infestation in Keret drastically increases as the water grows cooler. Thus, by September already (Table 1) mean intensity reaches over 1000 worms per fish. Data from 1998 suggest that the autumn outbreak of infection is the decisive factor responsible for the catastrophic decrease in the parr survival through the ice-covered period.

Table 1.

Atlantic salmon parr infestation with *G. salaris* in the Keret River

Rapid	Years					
	1992	1993	1994	1995	1996	1998
Morskoi	0 (0)	—	—	—	100.0 (75.0)	100.0 (1157.1)
Varatskii	100.0 (225.9)	56.5 (13.2)	100.0 (398.5)	—	100.0 (313.6)	
Sukhoi	—	—	93.3 (6.4)	100.0 (312.7)	100.0 (65.6)	33.3 (26.0)
Verkhonii	—	—	—	0 (0)	80.0 (7.2)	

Note: number — infection prevalence (%); number in brackets — abundance index (ind.); dash — no survey done.

The parasite “pressure” on salmon parr shown in Table 1 would inevitably produce a negative effect. Like in Norwegian rivers, *G. salaris* invasion in Keret dramatically reduced salmon parr abundance in its typical habitats (Table 2) (Schulman et al. 1998).

Table 2.

Atlantic salmon young-of-the-year (YOY) density (ind./100m³) in the Keret river

Rapid	Year					
	1990	1991	1992	1993	1995	1996
Varatskii	62.0	42.0	6.0*	0.37*	0.8*	0.21*
Sukhoi	72.0	—	—	1.8*	6.0*	0.92*

Note: * — infected parr; dash — no data available.

In 1996, the entire host population in Keret being heavily infected, the density of YOY salmon decreased by nearly 300 times in the Varatskii, and by 78 times in the Sukhoi rapid as compared with 1990 (see Table 1, 2). Average salmon parr density (ind./100 m³) in Keret was: 1990 — 97.0; 1996 — 2.3; 1997 — 0.04 (Schulman et al. 2001). Infestation with *G. salaris* markedly modified the salmon parr age structure. In 1990, prior to the parasite emergence, the ratio of various juvenile age groups was quite common (%), i.e. 0+ — 64.2; 1+ — 28.2; 2+ — 4.9; 3+ — 2.7. By 1996, the age structure of juvenile salmon has undergone considerable transformations acquiring the following appearance (%): 0+ — 97.5; 1+ — 1.0; 2+ — 1.0; 3+ — 0.5 (Shchurov 1998). Thus, the parasite made older juvenile age groups nearly go extinct.

Observations conducted in 1997 and 1998 showed salmon parr density in Keret to remain very low. In contrast to the previous years, salmon parr disappeared from upstream rapids so that none was to be found further upstream of the Sukhoi rapid. The latter, too, was inhabited by YOY fish only. In July, 60% of them were infected with an abundance index of 5.0, in September — 46.4%, with an abundance index of 35.0. Morskoi rapid harboured both YOY and yearlings, infestation indices for which are shown in Table 3. Infection being so heavy, it is quite natural that most salmon parr died.

Table 3.
Atlantic salmon parr infestation with *G. salaris* in the Morskoi rapid, Keret river in 1998

Age group	July		September	
	Prevalence, %	Abundance index	Prevalence, %	Abundance index
0+	100.0	(1-139) 32.8	100.0	(15-2531) 800.6
1+	100.0	(144-340) 242.0	100.0	(3037-5895) 4710.0

The drastic decrease in salmon parr abundance in the river and the nearly total lack of older juvenile age groups condition the reduction in the number of spawners ascending the river to breed. The brood stock is reduced also by intensive poaching, which grew immensely in the 1990's and cannot be accurately measured. Comparing the status of Atlantic salmon populations in various rivers of the White Sea drainage area that are not infected with *G. salaris* with the Keret river one can state, however, that the steep decrease in the brood stock size in the latter is predominantly the result of the infection. The decrease in Atlantic salmon abundance in Keret is vividly illustrated by Table 4 (Shchurov 1998), compiled using data from spawner counts at the counting fence installed by the river mouth. Prior to the *G. salaris* invasion, the number of wild salmon spawners recorded at the counting fence 1.2 km away from the Keret mouth was sometimes over 2,000 individuals a year, never until 1990 descending below 1341. In 1994, only 50 individuals were recorded. A sharp decrease was demonstrated also by the number of recorded spawners from among former hatchery-reared parr, which was still quite actively released in 1985-1995.

The combination of data on salmon parr infestation with the parasite (Table 1 & 3), steep decrease in the parr density in the river (Table 2) and decrease in the number of spawners ascending the river (Table 4) graphically reflects the catastrophic consequences of *G. salaris* invasion in the Keret river. Simultaneously, the offered data indicate the gravity of the risk to Atlantic salmon populations breeding in other rivers of the White Sea drainage basin and adjacent areas. We should, therefore, take measures to eradicate *G. salaris* in Keret and prevent its spread to other spawning rivers of the Kola Peninsula, Karelia and Archangelsk region.

Table 4.
Atlantic salmon brood stock size in the Keret river

Years	Recorded spawners		Release of hatchery-reared parr, 1000 ind.
	Wild	Hatchery-reared	
1985	2161	1779	164.1
1986	1781	1449	160.8
1987	1341	1086	161.4
1988	1998	1296	155.4
1989	1728	1803	98.5
1990	864	1653	82.4
1991	374	316	80.2
1992	121	415	99.1
1993	231	456	131.3
1994	50	703	145.3
1995	411	655	70.2
1996	171	220	157
1997	62	118	80.9
1998	196	411	111.9

DISCUSSION

In order to understand the relationship between *G. salaris* and *S. salar* the following two characteristic features of the latter should be taken into account. First, the fish life cycle falls into two principal stages. One is spent in the stream and consists in breeding and several years of life in the stream until smoltification. The stream occasionally contains also some precocious males. The second stage begins when the smolts migrate to feeding grounds and ends when sexually mature fish return to the spawning river. Second, the species *S. salar* is represented by three races with considerably different rearing conditions. They all breed in streams within a relatively geographically uniform reproductive part of the range. The races have, however, different feeding grounds located a long way from each other. Representatives of the North Atlantic race migrate to feed in a typically marine (oceanic) environment of the North Atlantic and the marginal seas, some schools reaching as far as Greenland. This race breeds in West and North European rivers from Portugal in the west to the Kara river in the east (Berg 1948). The Baltic race migrates to feeding grounds in the Baltic and returns to breed to the rivers flowing to the sea. Finally, the landlocked race matures in some large lakes in the Northwest Russia and Fennoscandia, and breeds in the rivers connected to them.

G. salaris parasitizes on *S. salar* parr during its life in the river. It, therefore, seems reasonable to expect *G. salaris* to be present throughout the reproductive part of the salmon species range. As shown in the previous section, however, the parasite occurs, in fact, in rivers of the Baltic drainage basin, and is closely connected only to the Baltic and landlocked races of *S. salar*. The North Atlantic salmon race had not been known to host *G. salaris* until recently, when it appeared in Norwegian rivers and Keret as a consequence of human activities. Although the reproductive ranges of all the three races are adjacent to each other in the Scandinavian peninsula and Karelia, *G. salaris* never managed to overcome the water divides between the Baltic, Norwegian, White and Barents Seas without human assistance.

We believe this peculiarity in the natural distribution of *G. salaris* to have been largely determined by the formation history of the modern range of the European subspecies of Atlantic salmon, which can be briefly recounted as follows.¹

S. salar range was shaped by large-scale geological events that occurred in the north of the European continent in the late Pliocene, Pleistocene and Holocene, the leading ones being multiple continental glaciations alternating with deglaciation of the territory. The most important period for the subject discussed in the paper is the one covering the last (Eemian) Interglacial, the last (Weichselian) continental glaciation, late- and post-glacial time. The climate in the Eemian Interglacial was similar to the modern conditions, but considerable areas were flooded with marine transgression water. Fennoscandia was then an island with large bays reaching deep into the mainland along the valleys of large rivers found on the southern margin of the sea basin. At that time, Atlantic salmon was free to migrate within these water areas, which is not possible today. It is, therefore, safe to assume that in the Eemian its populations had not yet broken up into allopatric races.

The ice sheet of the last (Weichselian) glaciation covered vast areas with bodies of water within them. Salmon inhabiting the waterbodies was forced to recede in two major directions: towards ice-free fragments of the East Atlantic adjoining Western Europe, and to periglacial waterbodies by the southern margin of the glacier, from the western border of the Baltic drainage basin to the Urals. Salmon survival in periglacial waterbodies was facilitated by the fact that they first emerged in place of the bays cutting far into the mainland, and then moved south along the terrain in front of the advancing glacier. The paleogeographic situation in the European continent by the moment of the last glacial maximum is schematically shown in the Figure.

As the glacier moved furthest south, the salmon distribution range that used to be continuous in the Eemian was broken into two distant parts. One was situated in the East Atlantic and rivers in those parts of Western Europe that remained free of the ice sheet. The other one was connected to the system of periglacial waterbodies. Both the East Atlantic and the periglacial waterbodies were not simply refugia where organisms previously inhabiting the waterbodies now covered by the ice sheet could survive. They were also the place for the formation of distinctive races induced by the differing habitat characteristics in these ecologically different aquatories. Thus, periglacial waterbodies enabled the origin of the brook lamprey, intensive microevolutionary transformations in whitefish, formation of various vendace and relict sculpin races, etc. (Kudersky 1969; 1990; 1998).

Owing to specific patterns of microevolution in periglacial waterbodies, salmon populations there have preserved a number of ancestral traits demonstrated by the fish in the Eemian and earlier. As the glacier retreated, these populations moved over to the Baltic and large lakes, where they further transformed into the modern Baltic and landlocked races. On the other hand, East Atlantic populations forced by the requirements of life in an oceanic environment to deviate from the Eemian ancestral form gave rise to the modern North Atlantic race. At present, distinctions between the Baltic and landlocked races on the one hand, and the North Atlantic race on the other hand, concern not only some features of the ecology (feeding grounds in fresh, brackish or salt water, etc.) and morphotype (preservation or loss of some trout-like traits, etc.), but also the parasite fauna. Thus, while living in the stream, the Baltic and landlocked races host *G. salaris*, which is not found on juvenile salmon from the North Atlantic race.

¹ The problem is discussed in detail in the paper (Kudersky, Titov 2001).

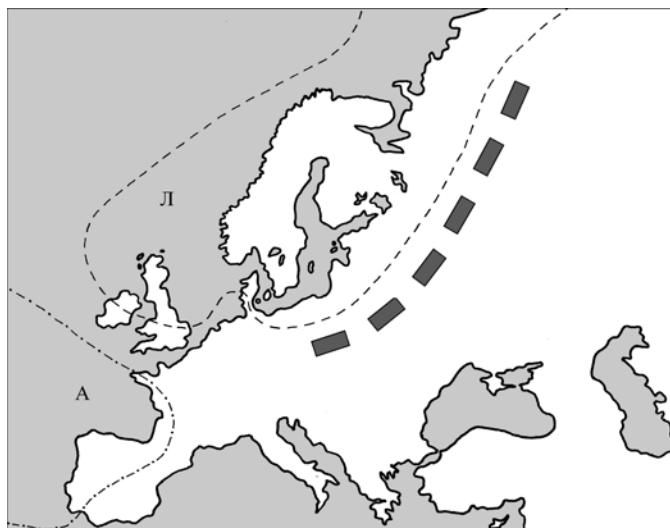


Fig. Putative paleorange of the monogenean *Gyrodactylus salaris* in the last (Weichselian) glacial period
 A — North Atlantic part of the salmon paleorange; Л — ice sheet; shaded rectangles — schematic representation of periglacial waterbodies; dash line — boundary of the *G. salaris* putative paleorange.

Differences in the parasite fauna between distinct salmon races were shaped back in the Weichselian glacial period, when the races lived in the East Atlantic and in periglacial waterbodies. Integrated analysis of zoogeographical materials, distinguishing ecological features of individual Atlantic salmon races and the formation history of different parts of the species distribution range suggests that *G. salaris* is a young species originating from evolutionarily active western groups of periglacial waterbodies belonging to the Baltic drainage basin. The putative paleorange of the parasite can be seen in the figure.

Thus, *G. salaris* and parr of the future Baltic and landlocked salmon races have gone through a long period of co-evolution resulting in co-adaptation in periglacial waterbodies. Juvenile salmon developed some instruments to neutralise *G. salaris* invasiveness, and the ecological balance normally observed in the nature and still preserved established between the host and the parasite populations.

Juvenile salmon of the East Atlantic populations lived in West European rivers far away from the *G. salaris* periglacial place of origin, and ended up being unprepared to withstand the parasite. Reproductive ranges of all the three salmon races became neighbours in the Scandinavian peninsula only after the ice sheet had completely melted. *G. salaris*, however, could not naturally overcome the water divide between the drainage basins of the Baltic and Norwegian Seas, and was introduced in Norwegian rivers only recently as a result of human activities.

CONCLUSIONS

The following conclusions can be made relying on current data on the relations between *G. salaris* and *S. salar*:

1. *G. salaris* is naturally found in part of the *S. salar* distribution range, although the possibility that the parasite may be discovered further east cannot be excluded.

2. The above specific pattern of *G. salaris* distribution has been conditioned by the range formation history of its host *S. salar* in the Late Pleistocene — Holocene, when part of salmon populations survived the last (Weichselian) glaciation in refugia represented by periglacial waterbodies located by the southern margin of the ice sheet. These refugia were, first, the place of origin for *G. salaris* and populations of *S. salar* that transformed into the Baltic and landlocked salmon races upon deglaciation; second — the ground for co-adaptation of the host and the parasite.

3. *G. salaris* was not present in the refugium covering the spawning rivers in the ice-free part of Western Europe and the feeding grounds in the East Atlantic, wherefore the North Atlantic salmon race originating from the area was not prepared to face the parasite, and a sudden human-induced introduction of *G. salaris* in Norwegian rivers resulted in mass mortalities among the salmon parr.

4. The relations between *G. salaris* and Atlantic salmon in Norwegian rivers and the Keret river are similar to the phenomenon demonstrated in the 1930's by the parasite *Nitzschia sturionis* and the Aral population of the ship sturgeon *Acipenser nudiiventris*. The two species live side by side in the Caspian Sea without any negative consequences for the fish. However, incidental transport of *N. sturionis* to the Aral Sea with the introduced stellate sturgeon provoked heavy infestation of the Aral ship sturgeon resulting in its mass deaths (Dogel', Lutta 1937; Lutta 1941). This incident has become an exemplar described in reviews and academic literature. It has now been complemented by a similar scenario of relations between *G. salaris* and *S. salar*.

5. *G. salaris* invasion in Norwegian rivers and the Keret river (White Sea) with the catastrophic consequences for Atlantic salmon parr is to be considered as yet another danger signal urging us to be more careful about the ecological consequences of human activities in waterbodies.

Acknowledgements

The authors are sincerely grateful to Igor Shchurov for the assistance in ichthyological sampling and treatment.

REFERENCES

- Bakke T.A.**, Jansen P.A., Hansen L.P. 1990. Differences in the host resistance of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., stocks to the monogenean *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 // J. Fish Biology. V. 37, N 4. P. 577-587.
- Berg L.** 1948. Freshwater fishes of the USSR and adjacent countries. Moscow-Leningrad: USSR Acad. of Science Publishers. 466 p.
- Dogel' V.**, Lutta A. 1937. On the mortalities of ship sturgeon in the Aral Sea in 1936 // Russian J. Fisheries. N. P.
- Dorovskikh G.** 2000. The parasite fauna of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in river basins in the North-East of European Russia. // International conference "Atlantic salmon" (biology, conservation and reproduction), abstracts. Petrozavodsk: Institute of Biology, Karelian Research Centre of RAS. P. 22-23.
- Identification guide** to freshwater fishes of the USSR. 1985. V. 2. Leningrad: Nauka Publishers. 425 p.
- Heggberget T.G.**, Johnsen B.O. 1982. Infestations by Gyrodactylus sp. of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in Norwegian rivers // J. Fish Biology. V. 21, N 1. P. 15-26.
- Ieshko E.**, Rumyantsev E., Schulman B., Shchurov I., Berland B., Bristow G., Kaukoranta M. 1995. Parasites of sea-run and landlocked salmon (*Salmo salar* L., *S. trutta* L.) in rivers of the North-West Europe // Biological resources of the White Sea and landlocked waters of the European North, abstracts. Petrozavodsk. P. 95-96.
- Ieshko E.**, Schulman B. 1994. Parasite fauna of juvenile Atlantic salmon in some rivers of the White Sea Karelian coast // Ecological Parasitology. Petrozavodsk. P. 45-53.
- Ieshko E.**, Shchurov I., Schulman B., Bristow G., Berland B. 1998. Parasites of juvenile landlocked Atlantic salmon (*Salmo salar morfa sebago* Girard) from rivers of the Onego Lake drainage basin // Challenges in the study, sane use and conservation of the White Sea natural resources. Proceedings of the VII Int. Conf. St. Petersburg. P. 250-251.
- Invasive species** in the seas of European Russia. Apatity. 2000. 312 p.
- Johnsen B.O.**, Jensen A.J. 1986. Infestations of Atlantic salmon, *Salmo salar*, by *Gyrodactylus salaris* in Norwegian rivers // J. Fish Biology. V. 29, N 2. P. 233-241.
- Johnsen B.O.**, Jensen A.J. 1991. The Gyrodactylus story in Norway // Aquaculture. V. 98, N 1-3. P. 289-302.
- Kudersky L.** 1969. The role of periglacial waterbodies in the formation of the freshwater fish fauna in the European North-West of the USSR // 8th Meeting of the Learned Council on "Biological resources of the White Sea and landlocked waters of the European North", abstracts. Petrozavodsk. P. 93-94.
- Kudersky L.** 1975. On the natural spread of fish in landlocked waterbodies // GosNIORKh Newsletter. V. 103. P. 58-64.
- Kudersky L.** 1990. [Lake Ladoga] history as regards data on the fish fauna. [Lake Onego] history as regards data on the fish fauna. // History of Lakes Ladoga, Onego, Chudskoye, Baikal and Hanki. Leningrad: Nauka Publishers. P. 63-65 & 106-108.
- Kudersky L.** 1998. The Pleistocene stage in the formation of the fish fauna in Lake Ladoga // History of Pleistocene lakes in the East-European plain. St. Petersburg: Nauka Publishers. P. 140-147.
- Kudersky L.** 1999. Natural spread of fish and its fisheries and bio-regional consequences // Modern developments in fish farming and fish resource reproduction. Book of abstracts of the Conference devoted to the 170th anniversary of V. Vraschkii, founder of fish farming in Russia. St. Petersburg. P. 21-23.
- Kudersky L.**, Titov S. 2001. Formation pathways of the modern distribution range of the European subspecies of Atlantic salmon // Atlantic salmon (biology, conservation and reproduction). Petrozavodsk. Institute of Biology, Karelian Research Centre of RAS (in press).
- Lutta A.** 1941. Gill inflammation in *Acipenser nudiiventris* caused by the fluke *Nitzschia sturionis* // Russian J. Zool. V. 20, N 4-5.
- Malakhova R.** 1972. Parasite fauna of Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L., pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) and humpback whitefish *Coregonus lavaretus pidschian n. pidschianoides* Pravdin in the White Sea drainage basin // Salmonidae in Karelia. No. 1. Ecology, parasite fauna, biochemistry. Petrozavodsk. P. 21-26.
- Malmberg G.** 1957. Om förekomsten av Gyrodactylus pa fiskar // Södra Sveriges Fiskerifor. Aarskr. 1956. 76 pp.
- Malmberg G.** 1989. Salmonid transports, culturing and Gyrodactylus infections in Scandinavia // O. Bauer (ed.). Parasites of Freshwater Fishes of North-West Europe. Int. Symp. Soviet-Finnish cooperation, 10-14 January 1988. P. 88-104.
- Permyakov E.**, Rumyantsev E. 1984. Parasite fauna of Salmonidae and Coregonidae in Lake Onego // GosNIORKh Transactions. No. 216. P. 112-116.
- Rumyantsev E.** 1996. Evolution of the fish parasite fauna in lakes. Petrozavodsk: Institute of Biology, Karelian Research Centre of RAS. 187 p.

- Rumyantsev E.**, Schulman B., Ieshko E. 1999. Modern epizootic in major landlocked waterbodies of Karelia // Biological resources of the White Sea and landlocked waters of the European North. Proceedings of the 2(25) Int. Conf. Petrozavodsk. P. 55-57.
- Schulman B.**, Ieshko E., Shchurov I. 1998. Infestation of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) with *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 in the Keret river (Northern Karelia) // Parasites and diseases of marine and freshwater fishes of the Arctic. Murmansk. PINRO. P. 97-102.
- Schulman B.**, Shchurov I., Ieshko E. 2000. Seasonal dynamics of juvenile landlocked salmon (*Salmo salar morfa sebago* Girard) infection with the parasite *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 // Atlantic salmon (biology, conservation and reproduction). Book of abstracts. Petrozavodsk. P. 62-63.
- Schulman B.**, Shchurov I., Ieshko E., Shirokov V. 2001. *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 — a real threat to the Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) population in the Keret river (Northern Karelia) // VIII Regional Conference “Challenges in the study, sane use and conservation of the White Sea natural resources”, abstracts. Archangelsk. P. 229-231.
- Shchurov I.** 1998. Atlantic salmon in the Keret river (natural and artificial reproduction) // Problems of salmonids in the European North. Petrozavodsk: Institute of Biology, Karelian Research Centre of RAS. P. 51-64.
- Yekimova I.** 1976. Eco-geographic analysis of fish parasites in the Pechora river // Fish diseases and parasites in the Arctic Seas province (within the USSR). Sverdlovsk. P. 50-68.

LOCALIZATION OF ATLANTIC SALMON (*SALMO SALAR* L.) GLACIAL REFUGE BY MEANS OF ALLOZYME MARKERS

A.A. Makhrov, E.A. Salmenkova & Yu.P. Altukhov

Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences
e-mail: makhrov@vigg.ru

INTRODUCTION

Atlantic salmon has an extensive species range. It spawns in many rivers of the European Atlantic coast, basins of the Baltic, White and Barents seas, in some rivers of Iceland, Greenland and North America. Many of these territories were affected by the last Pleistocene glaciation (Weichselian), with the maximum at about 17-24 ka BP. The process of glaciation and subsequent deglaciation caused a rearrangement of water systems and concomitant biogeographic changes. During glaciation, Atlantic salmon populations survived in periglacial waterbodies which were favourable climatically, i.e. refuges. After deglaciation, Atlantic salmon dispersed from there to new territories, where new populations arose, younger relative to more ancient ones.

There are different opinions as to the glacier borders and the structure of water systems during the glaciation period (Benn & Evans 1998; Chuvardinsky 1998; Grosvald 1999), hence it is difficult to determine a possible Atlantic salmon refuge localization. The analysis of paleo- and zoogeographic data permitted to suggest that one of such refuges may be proglacial lakes in southeastern part of the Baltic drainage (Kudersky 1977). This hypothesis is supported by allozyme and mtDNA studies showing genetic differentiation within the Baltic basin between the populations of its northwest and southeast (Koljonen et al. 1999; Nilsson et al. 2001) and on the whole, between the complexes of Baltic and Atlantic populations (Stahl 1987; Verspoor 1988, 1999).

In this paper, we attempted to localise possible refuge through connecting them, in the context of paleogeographic data, with the location of more ancient populations. Evidently, the gene pool of such populations is more similar to the ancestral one, which served as the source of genetic variation of modern populations. For this purpose, we used the approach inferred from the idea of genetic processes in subdivided populations or population systems (Altukhov, Rychkov 1970).

Population systems possess homeostasis, showing also both genetic stability, i.e. the propensity to maintain inherent structure, and own genetic variation in time. Therefore more ancient populations, which survived in refuges, are genetically more similar to an ancestral population — “prapopulation” than more recent populations, which inevitably experienced period(s) of low numbers. Because gene frequencies alter discordantly during the formation of new populations, the total species preserves the gene frequencies of the “prapopulation” (Altukhov, Rychkov 1970; Rychkov 1973). Thus, it is possible to reconstruct the latter frequencies through averaging gene frequencies of modern populations. Such an approach has been applied earlier for other salmonid species — chum salmon, *Oncorhynchus keta* Walbaum. It was shown that the gene frequencies of the populations that were not affected or slightly affected by glaciation, are similar to averaged frequencies of this species (Salmenkova et al. 1992).

MATERIALS AND METHODS

In this paper, we used own and published data (Bourke et al. 1997; Skaala et al. 1998) on allele frequencies at nine polymorphic loci coding some isozymes of aspartate aminotransferase (*sAAT-4**), esterase-D (*ESTD**), fructose-biphosphate aldolase (*FBALD-3**), L-idoitol dehydrogenase (*IDDH-1**, *IDDH-2**), isocitrate dehydrogenase (*IDHP-3**), malate dehydrogenase (*sMDH-3**), malic enzyme (*mMEP-2**), triose-phosphate isomerase (*TPI-3**) — in 19 populations of *S. salar* from different parts of its range (Fig. 1). Interpopulation homology of the alleles of these loci was examined in studies indicated.

Gene frequencies in the ancestral population were calculated through averaging correspondent frequencies of modern populations. Similarity degree of the gene pools of modern and ancestral populations was estimated by means of Nei's (1978) unbiased genetic distances. All calculations were conducted using the BIOSYS software package (Swofford, Selander 1981).

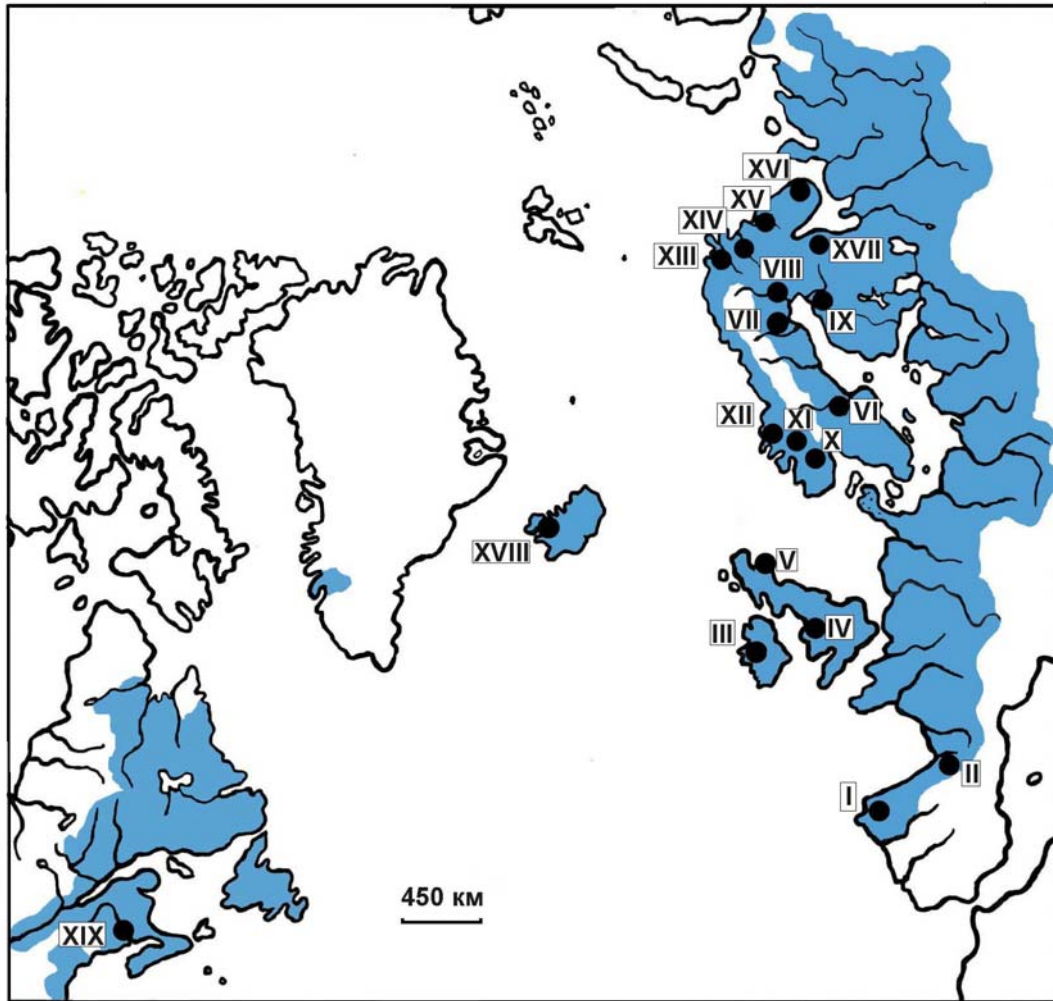


Fig. 1. Atlantic salmon range (shaded). 1 — Narcea, 2 — Nive, 3 — Spaddagh, 4 — Dee, 5 — N. Esk, 6 — Dalalven, 7 — Lulealven, 8 — Tornionjoki, 9 — Simojoki, 10 — Numedalslagen, 11 — Hop, 12 — Oyre, 13 — Neiden, 14 — Tana, 15 — Pecha, 16 — Kachkovka, 17 — Nilma, 18 — Laxa i Dolum, 19 — St John

RESULTS AND DISCUSSION

The results of the analysis are given in Fig. 2. The gene pool of populations of the British Isles (III-V in Fig. 2) and two Norwegian populations (X and XIII) proved to be the most similar to the reconstructed gene pool of the putative ancestral population. The populations of other Norwegian rivers (XI, XII, XIV), Baltic (VI-IX) and the Kola peninsula (XV, XVI) proved to be slightly less similar to the ancestral population. The populations of Iceland and Biscay Bay diverged more essentially; the populations of the White Sea River Nilma (very small and unstable) and the Canadian River St-John are most genetically distant.

The maximal similarity of the gene pools of the “prapopulation” and British populations may suggest, as it has been said above, an ancestral nature of the latter and, hence, the refuge location in this region. Indeed, the southern part of the British Isles was not affected by Weichselian glaciation (Benn & Evans 1998; Grosvald 1999). Moreover, a large area between the British Isles and the continent dried up due to a drop in the sea level during glaciation. Water systems in this area were possibly inhabited by large populations or population systems of *S. salar*; they could be the pool from which salmon spread to new territories that freed of ice. Genetic variation or gene diversity of such a system formed the basis of the total genetic variation of many modern Atlantic salmon populations.

Remarkably, the quantitative estimate of the total gene diversity for a group of populations is calculated, after M. Nei (1978), on the basis of averaging gene frequencies in this group. The populations most similar to the ancestral one do have rather high values of the gene diversity: mean heterozygosity value in British populations is 0.248 with a range in this group 0.086 to 0.302. Moreover, populations of the British Isles differ from other European populations in the highest value of the mtDNA haplotype diversity (Verspoor et al. 1999).

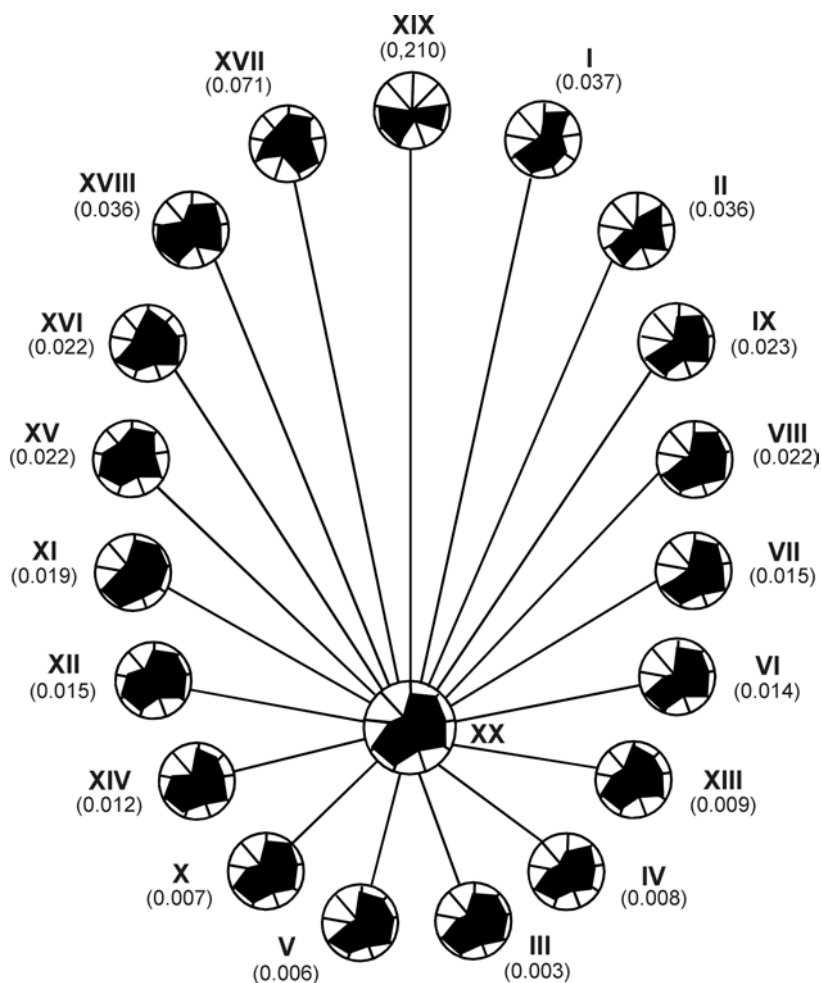


Fig. 2. Schematic representation of the reconstructed 'prapopulation' (ancestral population) and several contemporary populations of Atlantic salmon. At radii are the frequencies of the following *100 alleles (from top): sAAT-4*, ESTD*, FBALD-3*, IDDH-1*, IDDH-2*, IDHP-3*, sMDH-3*, mMEP-2*, TPI-3*. Allele frequencies 0-1 are shown in the centre. Population designations (Roman numerals) are as in Fig. 1. Arabic numerals denote the values of Nei's genetic distance (Nei 1978)

It is thought that the degree of genetic similarity to the putative ancestral population depends upon the relative contribution of spreading refuge population(s) to the formation of one or another new population. Ancient populations inhabiting the area of the British Isles and neighbouring continental areas are likely to have contributed mainly to the formation of many modern (post-glacial) populations of northern Europe.

All information gathered suggests that this refuge was not the only one, and we have noticed signs of possible refuge existence in proglacial lakes located in the eastern part of the Baltic basin. Presumably, it is from here that Atlantic salmon spread into the southeastern part of the Baltic basin and the southern part of the White Sea basin (Zelinsky 1975; Kudersky 1977; Semeonova 1988; Kazakov, Titov 1991). The populations of these areas differ from the ones of adjacent regions in the frequencies of several allozyme genes and the composition of mtDNA haplotypes (Kazakov, Titov 1991; Koljonen et al. 1999; Nilsson et al. 2001).

Interestingly, a similar picture of refuge localisation in northern Europe was proposed also for a close species – the brown trout, *Salmo trutta* L., on the basis of genogeographic data. One of the refuges was likely to have been located along the eastern coast of the Atlantic Ocean. The southern part of the White Sea basin and eastern part of the Baltic basin were colonised by *S. trutta* from the refuge adjacent to the eastern region of the Baltic basin (Makhrov et al. 2002).

The allele *ESTD**92 occurs in a significant concentration in salmon of the Kola peninsula rivers, is absent from other European populations, but is close to fixation in North American populations (Bourke et al., 1997; Makhrov et al., 1998, 2001). Besides that, the mtDNA haplotypes typical for North American populations were revealed in two of the northern Kola Peninsula rivers (Verspoor et al. 1999; Makhrov et al. 2001). Thus, migrants from the American part of the range play a role in the gene pool formation of some European populations of Atlantic salmon.

Therefore, the above analysis suggests that post-glacial distribution of Atlantic salmon throughout Europe may have originated in refuges located in the British Isles area, in the eastern part of the Baltic basin, and in North America.

The authors are grateful to E.P. Ieshko and L. A. Kudersky for useful comments during the paper preparation, to E. Verspoor and M.-L. Koljonen for sending us reprints. Financial support was given by the Russian Foundation for Basic Research (grs. No. 99-04-48591, 02-04-06260), the Science Support Foundation and The Supporting Program of Leading Scientific Schools (gr. No. 00-15-97914).

REFERENCES

- Altukhov Yu. P.**, Rychkov Yu.G. 1970. Population systems and their structural components: genetic stability and variability // J. General Biol. (Russia). V. 31. P. 507-526 (in Russian).
- Altukhov Yu. P.**, Salmenkova E. A., Omelchenko V.T. 2000. Salmonid fishes. Population biology, genetics and management. (Edited by G.R. Garvalho & J.E. Thorpe). Blackwell Science. Oxford. 354 p.
- Benn D.I.**, Evans D.J.A. 1998. Glaciers and glaciation. London New York Sydney Auckland: Arnold. 734 p.
- Bourke E.A.**, Coughlan J., Jansson H., Galvin P., Cross T.F. 1997. Allozyme variation in populations of Atlantic salmon located throughout Europe: diversity that could be compromised by introductions of reared fish // ICES J. Marine Sci. V. 54. N. 6. P. 974-985.
- Chuvarbinsky V.G.** 1998. On glaciation theory. Anaitu, Kola Scientific Centre. 302 p. (in Russian).
- Dorofeyeva E.A.** 1998. Taxonomic status, morphology and distribution of Atlantic salmon // Atlantic salmon. St.-Peterburg, Nauka. P. 11-31 (in Russian).
- Grosswald M.G.** 1999. Cataclysmic megafloods in Eurasia and the polar ice sheets. Moscow: Scientific World. 120 p. (in Russian).
- Kazakov R.V.**, Titov S.F. 1991. Geographical patterns in the population genetics of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., on U.S.S.R. territory, as evidence for colonization routes // J. Fish Biology. V. 39. P. 1-6.
- Koljonen M.-L.**, Jansson H., Paaver T., Vasin O., Koskiniemi J. 1999. Phylogeographic lineages and differentiation pattern of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the Baltic Sea with management implications // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 56. N 10. P. 1766-1780.
- Kudersky L.A.** 1977. On the origin of landlocked salmon // A study of inland waterbodies for fish management. N 19. Leningrad. P. 34-39 (In Russian).
- Makhrov A.A.**, Skaala O., Altukhov Yu.P. 2002. Alleles of *sAAT-1,2** isoloci in brown trout (*Salmo trutta* L.): potential diagnostic marker for tracking routes of post-glacial colonization in northern Europe // J. Fish Biology. V. 60. (in press).
- Makhrov A.A.**, Skaala O., Altukhov Yu. P., Saunders R.L. 1998. The Allozyme *ESTD** Locus as a Marker of Genetic Differentiation between European and North American Populations of the Atlantic Salmon (*Salmo salar* L.) // Doklady Biological Sciences. V. 360. P. 281-283.
- Makhrov A.A.**, Verspoor E., Artamonova V.S., O'Sullivan M. 2001. Gene flow from North American Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) populations to the Atlantic salmon populations of northern Europe // Biodiversity of the European North. International conference. The Book of Abstracts. Russia, Petrozavodsk, September 3-7, 2001. P. 273-274.
- Nei M.** 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // Genetics. V. 89. N 3. P. 583-590.
- Nilsson J.**, Gross R., Asplund T., Dove O., Jansson H., Kelloniemi J., Kohlmann K., Loytynoja A., Nielsen E.E., Paaver T., Primmer C.R., Titov S., Vasemagi A., Veselov A., Ost T., Lumme J. 2001. Matrilinial phylogeography of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in Europe and postglacial colonization of the Baltic Sea area // Molecular Ecology. V. 10. N 1. P. 89-102.
- Rychkov Yu.G.** 1973. A system of ancient human isolates in Northern Asia in view of the stability and evolution of the population // J. Anthropology (Russia). V. 44. P. 3-22 (in Russian).
- Salmenkova E.A.**, Omelchenko V.T., Altukhov Yu. P. 1992. Genogeographic investigation of chum salmon, *Oncorhynchus keta* (Walbaum) populations of the Asian part of the species range // Genetika (Russia). V. 28. N 1. P. 76-92 (in Russian with English Abstract).
- Semeonova S.K.** 1988. Genetic differentiation of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) populations into the north-western part of the USSR. PhD Thesis. Moscow (In Russian).
- Skaala O.**, Makhrov A.A., Karlsen T., Jorstad K.E., Altukhov Y. P., Politov D.V., Kuzishin K.V., Novikov G.G. 1998. Genetic comparison of salmon from the White Sea and northwestern Atlantic Ocean // J. Fish Biology. V. 53. N 3. P. 569-580.
- Stahl G.** 1987. Genetic population structure of Atlantic salmon // Population genetics and Fishery Management. N. Ryman and F. Utter (eds.), University of Washington Press, Seattle and London. P. 121-140.
- Swofford D.L.**, Selander R.B. 1981. BIOSYS-1: a FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics // The Journal of Heredity. V. 72. P. 281-283.
- Verspoor E.** 1988. Identification of stocks in the Atlantic salmon // Present and future Atlantic salmon management. (R.H. Stroud, editor). Atlantic Salmon Federation, Ipswich, Massachusetts and National Coalition for Marine Conservation, Inc., Savannah, Georgia. P. 37-46.
- Verspoor E.**, McCarthy E.M., Knox D., Bourke E.A., Cross T.F. 1999. The phylogeography of European Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) based on RFLP analysis of the ND1/16sRNA region of the mtDNA // Biological Journal of the Linnean Society. V. 68. Iss. 1-2. P. 129-146.
- Zelinsky Yu.P.** 1975. Cranial characters data on landlocked salmon of the Baltic origin in the White Sea drainage basin // Bioproduction of Baltic inland waterbodies. (I. Manukas, editor). Institute of Zoology and Parasitology. Vilnius. P. 214-215 (in Russian).

THE EFFECT OF STOCKING ON WEAK AND ENDANGERED SALMON POPULATIONS IN ESTONIA

T. Paaver¹, P. Kupper¹ & M. Kangur²

¹*Institute of Animal Science, Estonian Agricultural University, Kreutzwaldi 1, EE51014, Tartu, Estonia*

²*Estonian Marine Institute, Viljandi mnt. 18B, EE11216, Tallinn, Estonia*

INTRODUCTION

The Baltic salmon *Salmo salar* L. is an endangered species in Estonia. By the beginning of the 1990s, six out of the former 11 populations became practically extinct. Small native self-sustaining populations of salmon still exist in four North-Estonian rivers discharging into the Gulf of Finland (Vasalemma, Keila, Loobu, Kunda) and in the River Pärnu in the Gulf of Riga basin (Fig. 1). Native stocks of the rivers Purtse and Narva have been lost; in the River Narva it has been replaced with a reared population. Salmon stocks of the rest four rivers (Pirita, Jägala, Valgejõgi, Selja) were considered to be either very weak or lost. Two of these, rivers Jägala and Selja, had been strongly polluted until 1990s, but later the water quality improved. Since 1997, the Põlula Fish Rearing Centre started regular stocking of these rivers with the aim to re-establish the salmon populations there. Eggs of salmon from the River Neva stock were imported from the Laukaa hatchery in Finland. Tagged young salmon were released into the rivers. In the River Narva (Narova), conventional enhancement releases were carried out. For this purpose, eggs were collected from ascending spawners.

In this paper, the status of salmon populations in stocked Estonian salmon rivers before and after stocking is reviewed and data about recaptures of tagged salmon are analysed.

MATERIAL AND METHODS

The parr were caught by electrofishing in four relatively small (Fig. 1, Table 1) North-Estonian rivers (Pirita, Jägala, Valgejõgi, Selja) in the early autumn of 1992-2000. The area of test-fishing sites was measured and the density of salmon juveniles of every year class (by year of hatching) per 100 m² was calculated. Data about the recovery of tagged fish were collected. All the fish released by the Põlula hatchery were fin-clipped (except the year 1999 when fin-clipping was incomplete) and some of the fish were also marked with external (Carlin) tags. The Carlin tagged smolts and parr have been released into the River Selja since 1997, into Valgejõgi and Jägala since 1998, into the Pirita and Narva since 1999 (Table 2). Prior to the activities of the Põlula hatchery, small parties of untagged parr were released to the River Valgejõgi in 1996-1997. Data about recaptures of individually tagged fish in the Baltic Sea were provided by fishermen. Fin-clipped fish have only been recaptured as spawners in the River Narva and in the mouth of the River Selja.

To estimate the growth rate of the stocked salmon, the total length (TL) of individually tagged fish (n=26) which had spent two summers in the sea (caught from June to November) was compared with the size of salmon of similar age caught from the River Narva. River Narva salmon were caught and measured by fishermen in autumn (from October to November) of 1998-1999 (n=171). The age of the Narva salmon was determined by scale reading. Differences in the growth rate were estimated by the Student's t-test.

RESULTS

There was no regular spawning of salmon in the four studied rivers before the stocking (Table 3). A few parr were caught from the River Pirita in 1992. Only in the River Selja, reproduction had evidently taken place in 1994, 1995 and 1998. In 1999, one-summer-old salmon was found in all stocked rivers. One-year-old parr were missing from Pirita and Jägala in 2000, but were present in Valgejõgi and Selja.

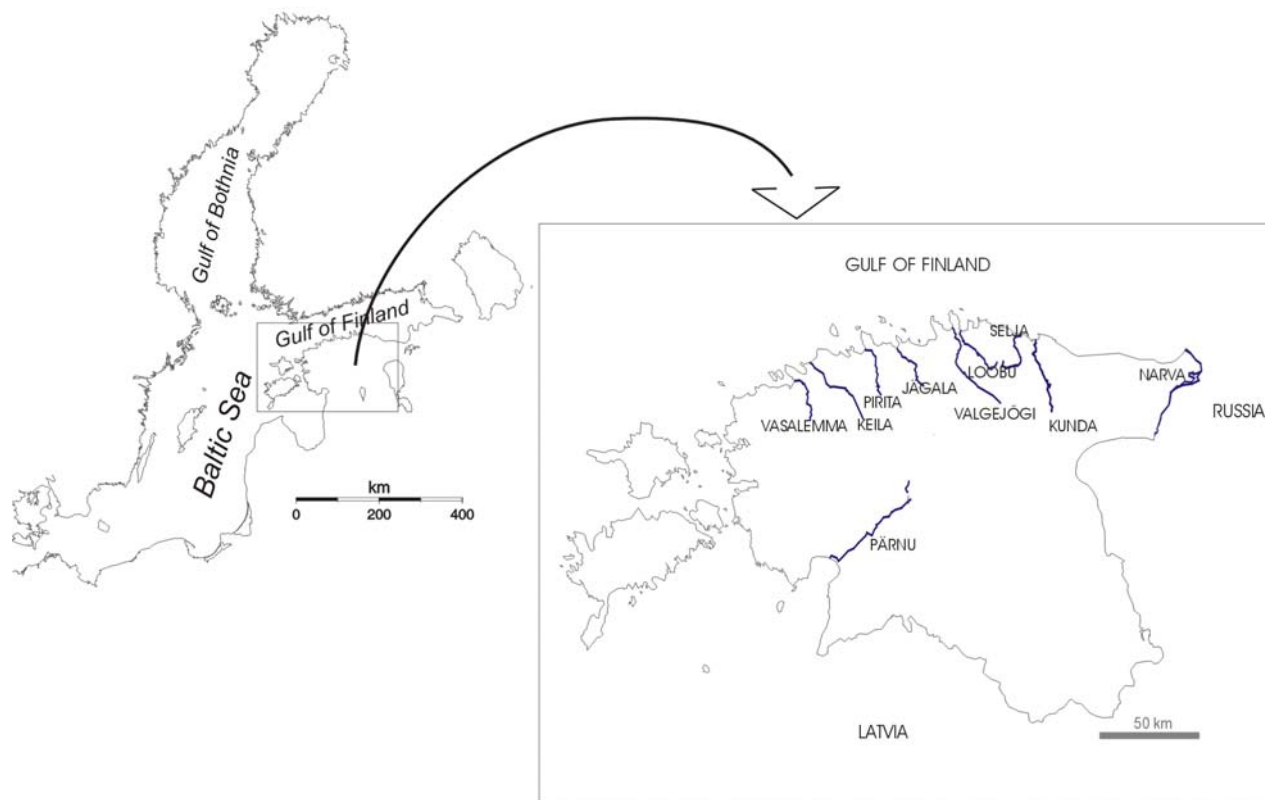


Fig. 1. Estonian salmon rivers

Table 1.

Parameters of stocked salmon rivers

River	Average flow (m ³ /s)	Lowest low water (m ³ /s)	Distance from the sea to the first obstacle (km)	Recent natural production of smolts (1000)	Present reproduction area (ha)
Pirita	6.7	1.0 ¹	24	<1	10
Jägala	7.2	0.2	2	0	<1
Valgejõgi	3.4	0.1	8	0	1.5
Selja	2.4	0.1	12	<1	9
Narva	410.0	70.0	15	–	–

¹ River Pirita belongs to the water supply system of Tallinn city. Minimum flow permitted by water licence is 1 m³; - no natural reproduction

117 individually tagged salmon were recaptured in 1997-2000. The recaptures were mostly from the Gulf of Finland (79%). Most fish recaptured to date were those released as big smolts into the River Valgejõgi. In the Baltic proper, tagged salmon were caught most often around Bornholm Island. The recapture rate of fish released into the rivers Selja and Valgejõgi in 1997 and 1998 as two-year-old smolts was 1.3 and 4.9 %, respectively. In the mouth of River Selja, both tagged and untagged spawners have been caught. In 1998, 9 out of 24 and in 1999 – 5 out of 7 spawners caught were fin-clipped. In Narva, the proportion of fin-clipped fish has risen. In 1998 two and in 1999 – 7 fin-clipped fish were caught.

Some strayers were found in the rivers not native to them. A tagged specimen stocked into the River Valgejõgi in spring 1998 was caught the same autumn in the River Selja. Two fin-clipped fish were caught from the Narva River in 1998, i.e. before any tagged salmon from the Põlula hatchery were released into this river. Also, it is improbable that an over 3 kg fin-clipped male caught in autumn 1999 could have grown to this size over 1 summer. A fin-clipped female (2.2+) caught in the River Narva in 2000 can also be classified as a strayer because the fish had been released in the spring of 1998.

Table 2.
Number (n) and average weight (w) of salmon stocked into the rivers
of the Gulf of Finland in years 1996-1999

River	Age	1996		1997		1998		1999		Number of individually tagged fish (th.)
		n (th.)	w (g)	n (th.)	w (g)	n (th.)	w (g)	n (th.)	w (g)	
Pirita	1	–	–	–	–	–	–	24.6	12.0	–
Pirita	1+	–	–	–	–	21.4	86.0	–	–	–
Pirita	2	–	–	–	–	–	–	10.2	65.0	0.9
Jägala	2	–	–	–	–	19.8	74.0	10.0	79.0	2.0
Valgejõgi	1	31.8	na	5.8	na	–	–	28.4	12.0	–
Valgejõgi	1+	–	–	–	–	14.3	66.0	–	–	–
Valgejõgi	2	–	–	–	–	30.5	119.0	18.2	64.0	2.0
Selja	1	–	–	–	–	–	–	34.5	14.0	–
Selja	1+	–	–	–	–	16.7	77.0	–	–	–
Selja	2	–	–	29.0	70.0	39.6	103.0	19.9	71.0	4.1
Narva ¹	0+	–	–	–	–	43.0	3.5	55.0	2.3	–
Narva ¹	1	81.0	20.0	129.0	25.0	80.0	23.0	109.5	22.0	–
Narva ¹	1+	11.7	23.0	–	–	24.0	23.0	–	–	–
Narva ¹	2	7.3	26.0	–	–	–	–	–	–	–
Narva ²	1	–	–	–	–	–	–	34.7	34.0	1.5

¹ released by the Narva hatchery (Russia); ² released by the Põlula Fish Rearing Centre (Estonia)
– no stocking; na - not available

Table 3.
Density of wild parr (n/100 m²) in stocked salmon rivers

Year class	River and age of parr								
	Pirita		Jägala		Valgejõgi		Selja		
	0+	1+	0+	1+	0+	1+	0+	1+	
1992	1.9	–	0	–	–	–	–	–	–
1993	–	0	–	0	–	–	–	–	–
1994	0	0	0	–	–	0	–	–	6.5
1995	0	+	–	–	0	0	1.3	0.4	–
1996	0	0	–	0	0	0	0	0	0
1997	–	0	0	0	0	0	0	0	0
1998	0	0	0	0	0	0	0	0	2.3
1999	15	1.7	0.5	0	2.2	1.0	0.1	0.5	–
2000	0	–	0	–	0.1	–	3.2	–	–

+ data unreliable because of extreme conditions; – no electrofishing;
Area under line - years of stocking

Mean length of the tagged fish caught during the first summer in the sea was 52 cm, during the second summer – 69 cm and during the third summer – 83 cm (Fig. 2), mean weight was 1.5, 3.8 and 7.5 kg respectively. However, some individuals reached 6.8 kg after one year and 12 kg after two years in the sea. Tagged A.1+ salmon from small Estonian rivers were significantly bigger than untagged salmon grilse from the River Narva of the same age (Fig. 3).

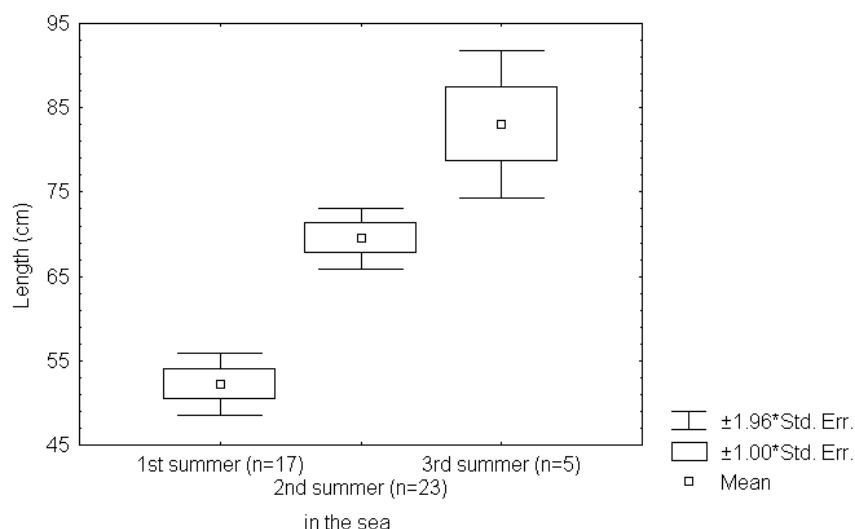


Fig. 2. Mean total length (TL) of recaptured tagged salmon of different sea age in 1997-2000

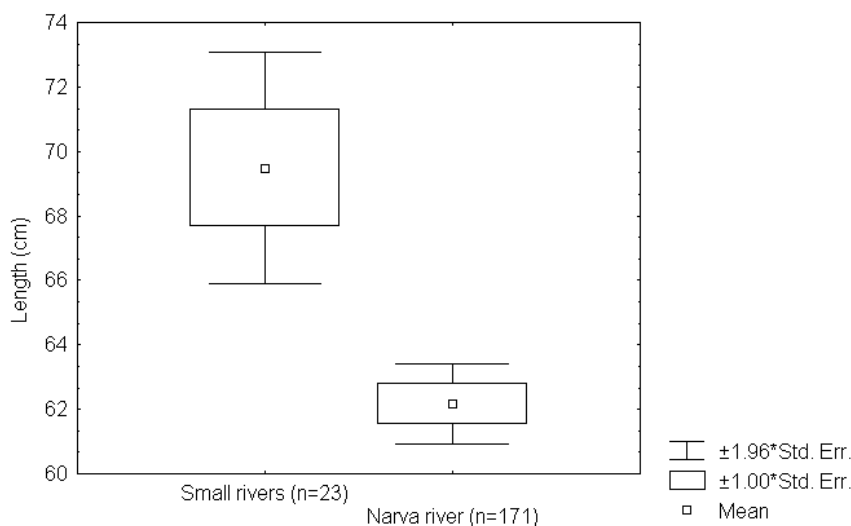


Fig. 3. Mean total length (TL) of A.1+ salmon released into small Estonian rivers and the River Narva (t-test; $p=0,0001$)

DISCUSSION

In native wild North-Estonian salmon populations, the densities of one-summer-old salmon have varied across years from 0 to 95 individuals/100 m², two-summer-old – 0-22 individuals /100 m² (Kangur and Viilmann 1999). In all the rivers, some year classes are weak or absent. Thus, fluctuations of the reproduction success of salmon in small Estonian rivers are evident, and the absence of one or two year classes does not indicate that the population has been exterminated. Currently, the main reason for the weak reproduction or total lack of some year classes is probably the small number of ascending spawners and may be also the M74 syndrome. The mortality of newly hatched larvae due to M74 was 20-80 percent among wild salmon in the Gulf of Bothnia rivers in 1988-1997 (Anon. 1999). The M74 syndrome has also been recorded among salmon of the Narva River since 1996 (Kivisilla et al. 1997). Native salmon rivers of Estonia are small (Table 1) and poor in water during the summer low water period. The area of spawning grounds is limited. The chances for successful spawning of salmon are strongly affected by the strength of the autumn high water. The low water level may decrease the reproduction success because it obstacles the ascent of spawners to the spawning grounds and favours poaching.

In 1999, the progeny from natural reproduction was detected in all stocked rivers, while in 2000 – only in rivers Valgejõgi and Selja. This means salmon had spawned in the stocked rivers in autumns 1998 and 1999. However, were the spawners the stocked fish? Most of the female Neva salmon return to spawn after three summers in the sea and most of the males return as grilse — after two summers in the sea (Kazakov 1990; Kupper 2000). In two of the stocked rivers, the spawning of hatchery fish is probable. Catches of fin-clipped salmon in the mouth of the River Selja indicate that the fish released in 1997-1998 had returned as spawners in 1998 and 1999. One-year-old parr

released into the River Valgejõgi in 1996-1997 probably descended next spring and could also first come to spawn in 1998-1999. But the vigorous cohort in the River Pirita in 1999 can not be explained by stocking activities. In Pirita, remnants of the native population may have persisted and recovered simultaneously with stocking. The latter is valid also for the River Jägala, also first stocked in spring 1998. Probably, some strayers from native populations spawned there in the autumn 1998. Straying of stocked salmon in Estonia is confirmed by catches of tagged fish in foreign rivers. The straying rate has possibly grown in connection with stocking activities in the late 1990s. The rivers are small and smolts were released within a short distance from the river mouth, which may decrease the precision of homing. Slackened homing can lead to colonisation of rivers where the salmon population is weak or lost. Thus, the successful reproduction in all the restocked salmon rivers in Estonia in 1998 is probably the result of both returns of stocked fish and good spawning conditions in the autumn of that year. However, the continuing reproduction seems to prove certain success of stocking.

Kallio-Nyberg and Ikonen (1992) noted that the feeding migration of the salmon of the Neva strain takes place mostly in the Gulf of Finland. However, some specimens were caught from the Baltic proper, too. Our results generally support this view; nevertheless, it must be noted that a significant proportion (ca 20%) of tagged fish was caught from the Baltic proper. Therefore, we may conclude that the Neva salmon may perform long-range migrations beyond the Gulf of Finland. The size of smolts may also affect the migration pattern of our salmon, like it was detected in the Gulf of Bothnia (Salminen et al. 1994).

The recapture per cent was not high, but the data are not complete yet. It takes several years before all the fish of one year class will be recovered from the sea. Releases of large smolts into the River Valgejõgi began one year later than into the River Selja, but their recapture rate was about three times higher. One of the reasons for the better recovery of the River Valgejõgi salmon may be the better retention of the tags, as a slightly different tagging technology was used.

The growth rate of individually tagged salmon was higher compared with salmon from other population of the Gulf of Finland (Kazakov 1990; Kupper 2000). It is probably related to the size of the released smolts (Pettersson et al. 1996). At the same sea age, the salmon which had been stocked into small North-Estonian rivers are significantly bigger than those that descended the River Narva as smolts in 1996-1998. The small-sized one-year-old hatchery parr (25 g on average) released by the Narva hatchery may stay in the river for one more year and descend to the sea as two-year-old smolts (Khristoforov & Murza 1998; Kupper 2000). Therefore, the salmon that descended the River Narva in 1996-1998 can be classified as semi-wild smolts compared to the almost 100% smoltified larger fish released by the Põlula Fish Rearing Centre since 1999. It is highly improbable that smolts from the Narva river had grown to the same size as e.g. the tagged hatchery smolts released to the River Valgejõgi (average weight 130 g). The weight of natural smolts usually does not exceed 70 gram on this latitude. Thus, the better growth of tagged fish compared with unmarked salmon caught from the River Narva is probably connected with their size differences at the smolt stage.

CONCLUSIONS

1. Wild salmon juveniles occurred in all the four stocked Estonian rivers in 1999 and in two rivers in 2000. Considering the short time interval between releases of hatchery fish and reoccurrence of the progeny, the natural reproduction seems to be a combined result of stocking and straying of wild spawners.
2. Recapture data of tagged salmon stocked into Estonian rivers (the Gulf of Finland basin) indicated their good growth in the sea and migration pattern which includes the Baltic proper, but also a certain rate of straying.

ACKNOWLEDGEMENTS

Current research project was carried out with support from the Estonian Fish Capital Fund and grants No. 4095 and 4826 of the Estonian Science Foundation. We thank the staff of the Põlula Fish Rearing Centre for co-operation.

Correspondence: Tiit Paaver, ¹Institute of Animal Science, Estonian Agricultural University, 1 Kreutzwaldi St., EE51014 Tartu, Estonia; Phone: +372 7 313 490; fax: +372 7 313 429.

REFERENCES

- Khristoforov O.L.**, Murza I.G. 1998. Sostoyanie populyatsii lososevykh ryb na Severo-Zapade Rossii. Condition of the salmon fish populations in Northwest Russia // *Rybnoje khozyajstvo*, V. 4. P. 43-44. (in Russian with English abstract).
- Anonymous** 1999. Report of the Baltic salmon and trout assessment working group. Advisory Committee on Fishery Management. ACFM, 16. 149 pp.

- Kallio-Nyberg L.**, Ikonen E. 1992. Migration pattern of two salmon stocks in the Baltic Sea // ICES J. Mar. Sci. V 49. P. 191-198.
- Kangur M.** 1996. The salmon stocks in Estonia: past, present and future // ICES, Anadromous and Catadromous Fish Committee. V. 25. P. 1-6.
- Kangur M.**, Viilmann M-L. 1999. Criteria for selection of rivers and the main results from the electrofishing surveys of their present salmon population. In: Present and potential production of wild salmon in Estonian rivers. Documentation from the seminar in Lohusalu, October 5-7, 1999. P 12.
- Kazakov R.V.** 1990. Iskustvennoje formirovanie populyatsii prokhodnykh lososevykh ryb. Moskva. 240 (in Russian).
- Kivisilla K.**, Kangur M., Kadakas V., Saadre E. 1997. The Baltic salmon and environmental disease M74 // Eesti Loodus, V. 3. P. 121-122. (In Estonian).
- Kupper P.** 2000. Age structure of salmon and sea trout spawning stock in the R. Narva and at coast of Hiiumaa. I. MSc. Thesis Tartu, 2000. 1-63 lk. (In Estonian, with English abstract).
- Petersson E.**, Järvi T., Steffner N.G., Ragnarsson B. 1996. The effect of domestication on some life history traits of sea trout and Atlantic salmon // J. of Fish Biol. V. 48. P. 776-791.
- Salminen M.**, Kuikka S., Erkamo E. 1994. Divergence in the feeding migration of Baltic salmon (*Salmo salar* L.): the significance of smolt size // Nordic J. of Freshw. Res. V 69. P. 32-42.

MORPHO-PHYSIOLOGICAL FEATURES OF LAKE-FEEDING SALMON FROM LAKE ONEGO

L.P. Ryzhkov & I.M. Krupen

Department of Zoology and Ecology, Ecology-Biological Faculty, Petrozavodsk State University,
185640 Petrozavodsk, Krasnoarmeiskaja st., 31, Russia
ph.(8142) 78-17-41,
E-mail: Ryzhkov@mainpgu.karelia.ru

INTRODUCTION

The landlocked salmon (*Salmo salar* L. morpha sebago Girard) is one of the most valuable representatives of the freshwater fish fauna. The salmon is both of high commercial value, and of significant scientific interest. The species has always been quite abundant in Republic of Karelia, especially in its large lakes – Onego and Ladoga. However, the growing anthropogenic pressure on the aquatic environment and detrimental impact of uncontrolled fisheries have resulted in a situation where the preservation of landlocked salmon stocks, especially in Lake Onego (the main salmon water body of Karelia), needs to be addressed closely. At present, total recorded landlocked salmon catch in Karelia is 2.5 ton/year at most, versus the 10-12 ton formerly caught from Lake Onego only.

Increased artificial rearing volumes and improved stocking material quality in combination with other measures would help restore the abundance of the landlocked salmon. These activities are now developing rather slowly because of the lack of adequate facilities for producing high-quality stocking material and the deficit of up-to-date scientific knowledge of the salmon biological features. For such facilities to be created, we need to scientifically substantiate the efficiency of hatchery rearing for the landlocked salmon and the preservation its high productive qualities. There now exists convincing evidence that quantitatively salmon rearing in hatcheries yields good results. About a half of the fish from recorded catches is the once released hatchery salmon. However, the quality of hatchery fish during the lake-feeding period has not been studied so far, and it is therefore difficult to evaluate the overall efficiency of hatchery rearing.

In view of the need to restore the commercial stocks of landlocked salmon and the expediency of expanding the volumes of its hatchery rearing, Republic of Karelia Fisheries Committee (“Karelybvod”) has ordered to investigate the biological features of lake-feeding salmon, find out its population structure, evaluate the dynamics of biometric parameters and morpho-physiological attributes, identify the similarities and distinctions between hatchery-reared and wild individuals in the investigated parameters. Simultaneously, a tentative assessment of the fish quality during the lake-feeding period was to be given and possible ways of raising the efficiency of hatchery rearing were to be considered.

MATERIAL AND METHODS

Lake-feeding salmon specimens were collected in July-August 1999 using trawl lines and trap nets installed in the Sheltozero-Brusno area (against the Lahtinskaya Bay entrance) of L. Onego. A total of 72 specimens were collected, of which 50 (25 hatchery-reared and 25 wild individuals) were used in the morphological and morpho-physiological analyses.

The material was treated following conventional methods (Pravdin 1966; Smirnov et al. 1972). The morpho-physiological analysis included a survey of 9 meristic and 36 plastic parameters, size-weight structure and weight indices of internal organs (heart, liver, gill, spleen, stomach, intestine).

The specimens were aged by examining the scales. No transition rings, spawning marks or epithelial erosion were found on the scales. Hatchery-reared two-year-old salmon released into rivers of Lake Onego (Shuja, Syapsya, Lososinka, Suna) are mostly marked by adipose fin clipping. This mark was used to distinguish between hatchery and wild fish. Furthermore, nearly all hatchery-reared fish had a curvature of the dorsal fin rays, caused by necrosis. This defect also helped identify hatchery-reared individuals.

All factual material was treated statistically, using standard variational statistical methods (Lakin 1980).

RESULTS AND DISCUSSION

The size (AC) of the lake-feeding salmon specimens examined in 1999 ranged from 38.0 up to 79.5 cm (Table 1). Fish sized 50-70 cm dominated, accounting for 73.6% of the sample. The body weight at all the fish examined ranged from 0.4 up to 5.1 kg. Fish weighing 1.0 to 3.5 kg were most frequent.

Table 1.

Size-weight structure of lake-feeding salmon from Lake Onego

Parameters										Limits	M±m	n
Length AC, cm												
40	45	50	55	60	65	70	75			38.5–79.5	60.35±0.23	72
2 ind.	5 ind.	3 ind.	9 ind.	13 ind.	15 ind.	16 ind.	5 ind.	4 ind.				
Weight, kg												
0.5	1.0	1.5	2.0	2.5	3.0	3.5	4.0	4.5	5.0	0.4–5.1	2.26±0.26	72
3 ind.	6 ind.	12 ind.	10 ind.	15 ind.	9 ind.	11 ind.	1 ind.	2 ind.	2 ind.			
Length AC, cm										Range	M±m	n
40 – 45 – 50 – 55 – 60 – 65 – 70 – 75												
2	5	3	9	13	15	16	5	4		38.5–79.5	60.35±0.23	72
Weight, kg										0.4–5.1	2.26±0.26	
0.5 - 1.0 - 1.5 - 2.0 - 2.5 - 3.0 - 3.5 - 4.0 - 4.5 - 5.0												
3	6	12	10	15	9	11	1	2	2	1		

The lake-feeding population of the Onego landlocked salmon contained fish aged from 3+ to 7+ years. Fish aged five (4+) to seven (6+) years usually predominated, and the modal age class was six-year-old salmon (Table 2). A.V. Valetov (1999) reported of a nearly identical age structure of the spawning salmon population in Lakes Ladoga and Janisjarvi. According to his data, the modal age of recruits in the Ladoga spawning population is 4+-5+. Summarising the data of different authors, D.K. Khalturin (1966) found that the dominant age in various populations of the Ladoga landlocked salmon was also 4+-5+. He also noted, however, that depending on the hydrological and ecological environmental factors, the modal age classes usually differ in migrating salmon populations in the northern and southern parts of Lake Ladoga.

Table 2.

Age structure of lake-feeding salmon

Number of specimens	Age (river and lake periods)					Total
	3+	4+	5+	6+	7+	
Hatchery-reared	5	13	20	–	–	38
Wild	1	5	10	12	6	34
Total	6	18	30	12	6	72
%%	8	25	42	17	8	100
% of hatchery-reared	83	72	66	0	0	53

The lake-feeding population of the Onego landlocked salmon in the Sheltosero area comprises both wild and hatchery-reared fish. However, the ratio of wild and hatchery-reared individuals differs across age classes. The greatest per cent of hatchery-reared individuals was recorded among 3+ fish (83%). The proportion in the following two age classes (4+ and 5+) decreased to 72% and 66%, respectively. No 6+ or 7+ hatchery-reared individuals were found in the catches (Table 2).

Hatchery-reared fish accounted for 53% of the total sample, proving that artificial rearing of salmon is essential to the formation of its lake-feeding population, and should therefore be further developed and improved.

The age structure of salmon depending on the duration of life in the river and lake is given in Table 3. Analysis of the data has shown that the salmon may spend 2 to 4 years in the river. This is in agreement with the data of Yu.A. Smirnov (1971) for the Onego landlocked salmon and of V.A. Valetov (1999) for the Ladoga landlocked salmon. Such duration of life in the river is typical of virtually all Atlantic salmon populations (Veselov 1998; Bartel 1998; Kazakov & Veselov 1998 etc.). On our survey, juveniles spending 2 and 3 years in the river each made up 47% in every juvenile age class, whereas those spending 4 years there – only 6%. This ratio for the ages of juveniles

migrating to the lake differs from the long-term data of Smirnov (1971) on the salmon spawning population in the Shuja river. According to his data, fish spending 2 years in the river accounted for 66% on average, 3 years – 33%, and 4 years – 1%. This discrepancy suggests that salmon from Shuja feed also in areas other than the southwestern shore (Sheltosero-Brusno) of L. Onego.

In contrast to wild fish, all hatchery-reared individuals in our survey descended to the lake at an age of 2 years. Only 2 of the 38 hatchery fish examined migrated to the lake at an age of 3 years. These were fish of the 1994 generation, when, as reported by Karel'byvod, a small batch of 3-year-old fish (17,600 individuals) was released into the river. We may assume that all hatchery-reared two- and three-year-old juveniles of landlocked salmon released into the river early in spring descend to the lake the same year.

Table 3.
Age structure of lake-feeding salmon with account of the river and lake period duration

Age	2.1+	2.2+	2.3+	2.4+	3.1+	3.2+	3.3+	3.4+	4.2+	4.3+	Total, ind
H	5	13	18	–	–	2	–	–	–	–	38
W	1	4	7	4	1	3	7	5	1	1	34
Total	6	17	25	4	1	5	7	5	1	1	72
% of fish with different river period duration	H	95			5			0		100	
	W	47			47			6		100	

Note: W — wild individuals, H — hatchery-reared individuals, n — no of specimens.

Comparison of the size-weight parameters of wild and hatchery-reared salmon revealed no clear distinctions in most age classes. The only exception was the fish aged 2.1+ and 3.2+. Here, wild individuals were somewhat larger than hatchery-reared fish (Table 4).

Table 4.
Size-weight parameters of salmon from Lake Onego

Age		2.1+	2.2+	2.3+	2.4+	3.1+	3.2+	3.3+	3.4+	4.2+
Weight, g	W	840±11	1400±214.5	2627.8±127.5	4213.8±404.7	590	1986.7±456.7	2732.9±264.9	4100.0±330.2	125.0
	H	585±66.9	1469.2±107.2	2582.7±107.6	–	–	1203.3±401.7	2540.0	–	–
Length AC, cm	W	45.5±7.5	52.8±2.7	65.6±1.3	74.3±2.9	40.5	57.6±3.9	65.4±1.5	73.7±1.2	49.0
	H	41.3±0.9	55.0±1.2	65.4±1.0	–	–	54.0±6.9	62.7	–	–

Note: W — wild individuals, H — hatchery-reared individuals.

Where the conditions of reproduction hardly produce any effect on growth, the duration of life in the river tells significantly on the size-weight parameters of fish of the same age (Table 4). Wild salmon aged 2.2+ had a greater length (52.8 cm) and weight (1400 g) than wild fish aged 3.1+ (length 40.5 cm, weight 590 g). Within the same age class (4+), fish spending less time in the river have an advantage of another season of foraging in the lake. This is true also for the fish aged 2.3+ and 3.2+ (total 5+); 2.4+, 3.3+ and 4.2+ (total 6+). Our data will be in conformity with the results of Smirnov (1971), Valetov (1999), etc.

Analysis of the sexual structure of the salmon population foraging in the Sheltozero area has shown the per cent of females in different age classes to range from 17 to 83%. Even though the sex ratio changes with age, females generally prevail, at least slightly. Thus, females accounted for 54% of the population at large (Table 5).

A similar sex ratio was found by Veselov et al. (1998) in juvenile Atlantic salmon migrating to foraging grounds. According to Smirnov (1971), females prevail in practically all spawning populations of landlocked salmon from Lake Onego. E.g., the proportion of females in the salmon population spawning in the Shuja River in 1931-1965 varied from 61 to 80%, with a mean of 70.4%. Valetov (1999) showed that the female/male ratio during the spawning migration of salmon from Lakes Ladoga and Janisjarvi was 2.4-3.4:1.

Table 5.
Sex ratio (%) of lake-feeding salmon

Sex	Age (river and lake periods)					Total
	3+	4+	5+	6+	7+	
Female	17	61	47	83	50	54
Male	83	39	53	17	50	46
n	6	18	30	12	6	72

On the other hand, Khalturin (1966) reported that salmon populations in rivers Pasha and Oyat' had equal proportions of the sexes, males occasionally being twice as numerous as females. These reports give us reason to believe that the male/female ratio changes in different age classes of the spawning, migrating to foraging grounds and foraging salmon.

Results concerning the meristic parameters of lake-feeding salmon are shown in Table 6.

Table 6.
Meristic characters of lake-feeding salmon from Lake Onego (2.1+ – 3.3+)

Character	M±m	Min	Max	CV	Td**
Lateral line scales	$\frac{118.4 \pm 0.5^*}{118.5 \pm 0.2}$	$\frac{113.0}{116.0}$	$\frac{125.0}{121.0}$	$\frac{2.2}{1.0}$	-0.1
Scales above lateral line	$\frac{21.6 \pm 0.3}{20.8 \pm 0.2}$	$\frac{19.0}{19.0}$	$\frac{24.0}{24.0}$	$\frac{6.9}{5.4}$	2.3
Scales below lateral line	$\frac{20.1 \pm 0.2}{20.0 \pm 0.2}$	$\frac{18.0}{18.0}$	$\frac{22.0}{22.0}$	$\frac{5.4}{5.1}$	0.4
Dorsal rays	$\frac{12.6 \pm 0.2}{10.7 \pm 0.2}$	$\frac{10.0}{9.0}$	$\frac{14.0}{12.0}$	$\frac{8.9}{9.4}$	6.1
Anal rays	$\frac{10.6 \pm 0.1}{10.2 \pm 0.1}$	$\frac{10.0}{9.0}$	$\frac{13.0}{11.0}$	$\frac{6.7}{5.8}$	1.7
Gill-rakers on 1st arch	$\frac{20.2 \pm 0.2}{20.4 \pm 0.2}$	$\frac{19.0}{18.0}$	$\frac{22.0}{23.0}$	$\frac{4.3}{5.3}$	-0.9
Pyloric caeca	$\frac{66.7 \pm 1.1}{73.2 \pm 1.6}$	$\frac{58.0}{62.0}$	$\frac{78.0}{92.0}$	$\frac{8.0}{11.0}$	-3.4
Trunk vertebrae	$\frac{33.4 \pm 0.4}{33.7 \pm 0.5}$	$\frac{31.0}{30.0}$	$\frac{38.0}{39.0}$	$\frac{5.8}{7.6}$	-0.3
Tail vertebrae	$\frac{20.2 \pm 0.2}{20.3 \pm 0.2}$	$\frac{19.0}{19.0}$	$\frac{23.0}{22.0}$	$\frac{5.9}{5.7}$	-0.3

* — in the numerator — data on wild salmon (n = 25), in the denominator — on hatchery-reared salmon (n = 25).

** — Student t-test for meristic parameters between hatchery-reared and wild salmon.

Nine parameters were investigated. The greatest variation was found in the number of rays in the dorsal fin and the number of pyloric caeca. The coefficients of variation of the parameters were 12.0 and 10.8, respectively. Wild and hatchery-reared individuals differed in 3 meristic parameters. Thus, wild salmon generally had more scales above the lateral line and more rays in the dorsal fin. Nonetheless, the mean number of scales above the lateral line being different in wild and hatchery-reared fish, the variation limits were the same (19-24). The number of rays in the dorsal fin ranged from 10 to 14 in wild salmon, and 9 to 12 – in hatchery-reared salmon. The number of pyloric caeca and range of its variation were greater in hatchery-reared salmon. This may be due to the use pelleted foods in hatcheries.

Data on plastic parameters are represented in Table 7. We investigated 36 plastic parameters, of which 24 were represented as % of the body length (AC), and 12 — as % of the head length. Wild and hatchery-reared individuals displayed differences in 4 of the relative morphometric parameters. Thus, the least body depth, length of dorsal base and max depth of the dorsal fin were greater, and the caudal peduncle length – smaller in wild than in hatchery-reared salmon. This is obviously due to a more elongated posterior part of the hatchery salmon body. As to the dorsal fin, its size in wild salmon might be influenced by more strenuous living conditions, while in hatchery-reared fish necrosis could have played a part.

Data on the weight indices of internal organs are summarised in Table 8. It follows from the data that the values of the organ indices do not differ in fish reared under different conditions. The only exception was the relative weight of the intestine. It was greater in hatchery-reared salmon. A possible reason for the greater number of pyloric caeca and relative weight of the intestine in hatchery-reared salmon was the use of dry pelleted foods in hatcheries. Such foods are known to contain more ballast substances than the live food items consumed by salmon in nature.

Table 7.
Plastic parameters of lake-feeding salmon (2.1+-3.1+) from Lake Onego

Parameters	Wild salmon	Hatchery-reared salmon	Td*
	% of body length		
Snout length	7.0±0.1	6.7±0.1	1.4
Eye diameter	2.4±0.1	2.4±0.1	-0.2
Postorbital length	11.3±0.1	11.6±0.1	-1.6
Length of an average part of head	15.9±0.1	15.6±0.2	1.1
Head length	20.9±0.2	20.9±0.1	0.0
Head depth at nape	14.0±0.2	13.6±0.1	1.7
Forehead width	8.0±0.1	7.9±0.1	0.2
Length of upper jaw	10.5±0.1	10.2±0.1	1.6
Length of lower jaw	11.9±0.2	11.7±0.1	0.9
Max body depth	21.7±0.3	21.1±0.4	1.1
Least body depth	7.0±0.1	6.8±0.0	3.1
Antedorsal length (Snout to dorsal insertion)	41.4±0.3	41.4±0.5	0.1
Postdorsal length	41.3±0.2	41.3±0.3	0.0
Anteventral length (Snout to ventral insertion)	51.3±0.3	50.9±0.2	1.5
Anteanal length (Snout to anal insertion)	69.8±0.3	70.0±0.2	-0.8
Caudal peduncle length	18.7±0.2	19.6±0.2	-3.4
Length of dorsal base	11.3±0.1	10.5±0.2	3.2
Max height of dorsal base	11.4±0.2	9.5±0.3	6.1
Length of anal base	10.6±2.7	7.3±0.1	1.2
Max height of anal base	10.0±0.2	9.8±0.1	1.1
Pectoral fin length	13.4±0.2	13.3±0.1	0.4
Ventral fin length	11.3±0.1	11.0±0.1	1.8
Distance between P and V	29.2±0.2	29.2±0.2	0.0
Distance between V and A	19.2±0.2	19.4±0.2	-0.7
	% of head length		
Snout length	33.4±0.4	32.2±0.6	1.6
Eye diameter	11.6±0.4	11.7±0.3	-0.3
Postorbital length	54.3±0.3	55.5±0.6	-1.8
Length of an average part of head	76.2±0.3	75.2±1.0	0.9
Head depth at nape	67.1±1.2	65.5±0.9	1.0
Forehead width	38.1±0.5	38.3±0.5	-0.2
Length of upper jaw	50.1±0.4	49.3±0.5	1.3
Upper jaw depth	8.2±0.2	7.8±0.2	1.4
Length of lower jaw	56.9±1.0	56.3±0.6	0.5
Height snout of a site	41.5±0.7	39.9±0.4	1.8
Breadth snout of a site	33.2±0.3	32.6±0.3	1.3
Least body depth	33.6±0.3	32.7±0.4	1.6

*— Student t-test for plastic parameters between wild and hatchery-reared salmon. (n = 25, Td_{crit} = 2.11).

Table 8.

Weight indices of internal organs of lake-feeding salmon (2.1+-3.3+) ($T_{d,crit.} = 2.105$)

Organ	M±m	Min	Max	σ	CV	T_d^{**}
Heart	<u>1.8±0.1*</u>	<u>1.4</u>	<u>2.8</u>	<u>0.4</u>	<u>20.3</u>	-1.4
	2.0±0.1	1.3	4.8	0.6	31.4	
Gills	<u>27.2±0.8</u>	<u>19.6</u>	<u>36.3</u>	<u>3.9</u>	<u>14.5</u>	-0.5
	28.0±1.4	11.7	48.7	7.1	25.5	
Liver	<u>13.3±0.9</u>	<u>8.8</u>	<u>30.3</u>	<u>4.6</u>	<u>34.4</u>	0.1
	13.2±0.7	1.3	20.6	3.7	28.2	
Spleen	<u>2.0±0.2</u>	<u>1.0</u>	<u>4.3</u>	<u>1.0</u>	<u>49.0</u>	-1.4
	2.9±0.6	1.2	16.4	2.9	101.5	
Stomach	<u>9.6±0.5</u>	<u>5.9</u>	<u>16.5</u>	<u>2.5</u>	<u>26.1</u>	1.0
	8.9±0.4	5.8	15.1	2.1	23.5	
Intestine	<u>36.4±2.6</u>	<u>4.6</u>	<u>70.6</u>	<u>12.9</u>	<u>35.4</u>	-2.7
	45.1±1.9	29.8	71.5	9.6	21.3	

* — in the numerator — data on wild salmon (n = 25), in the denominator — on hatchery-reared salmon (n = 25).

** — Student t-test for hatchery-reared and wild salmon.

The fact that most internal organ indices of salmon from different rearing conditions are similar indicates that the morpho-physiological parameters investigated can be used to evaluate the quality of the stocking material produced by hatcheries.

CONCLUSIONS

Today, the problem of preserving and enhancing the commercial stocks of the landlocked salmon (*Salmo salar* L. morpho sebago Girard) in Lake Onego is of particularly high significance, both economically and scientifically. One of the ways towards the solution of the problem is artificial rearing of the salmon. Realisation of the tasks is however virtually at a standstill due to the lack of specialised facilities necessary to produce quality stocking material and expand the volumes of hatchery rearing. The total number of landlocked salmon stocked mainly into the Shuja river basin is usually no more than 300,000 one- or two-year-old individuals. Furthermore, there is no morpho-physiological quality control of the released juveniles, and their role in the formation of the salmon commercial stocks is not investigated.

Keeping in mind the importance of creating specialised industrial facilities for salmon hatchery rearing it was necessary to determine the role hatchery parr in the formation of salmon commercial stocks and suggest criteria for evaluation of its quality. To this end, surveys ordered by Karelyrbvod were conducted where the biological features of lake-feeding salmon, its population structure, dynamics of biometric parameters and morpho-physiological characters of wild and hatchery fish were investigated.

Within this survey, 72 specimens of lake-feeding salmon from the Sheltosero-Brusno area of Lake Onego were investigated in 1999. The length of the fish (AC) ranged from 38.0 to 79.5 cm, body weight – from 0.4 to 5.1 kg. Fish with a length of 50-70 cm and a weight of 1.0-3.5 kg prevailed. These were chiefly individuals aged 4+ - 6+. The age of the fish in the sample ranged from 3+ to 7+. The modal age class was sixth-year fish (5+).

We found that the salmon spent 2 to 4 years in the river. The bulk of the lake-feeding population is individuals after 2 and 3 years in the river (47% contributed by each of the age classes). Juveniles released into rivers early in spring at an age of 2-3 years migrate to the lake the same year, whereas young-of the year and yearlings stay in the river for at least one more year.

The lake-feeding salmon population in the Sheltosero area of Lake Onego comprises both wild and hatchery-reared fish. Their ratio was determined. The proportions of hatchery-reared fish in different age classes ranged from 66 to 83%, with an average of 53%. This value testifies to high significance of hatchery rearing in the formation of the commercial stocks of the landlocked salmon in Lake Onego. It was found also that the length-weight parameters of wild and hatchery salmon are nearly the same. The only exception was fish aged 2.1+ and 3.2+. Thus, the rearing conditions produce virtually no effect on the growth of salmon.

The duration of life in the river tells on the length-weight parameters of fish of the same age. Comparison of average size of fish of the same age but differing in the period spent in the river shows that the longer the salmon lives in the river, the smaller it would be by the end of the lake-foraging period. Thus, salmon aged 2.2+ have an advantage of one foraging season over those aged 3.1+, wherefore the former are much larger the latter. Fish that have spend equal time periods foraging in the lake have nearly the same growth rates. This means that the growth of salmon during the lake-feeding period depends more on the feeding conditions in the lake rather than on the age at which the migration took place.

Analysis of the sex structure of the salmon population feeding in the Sheltozero area has shown that the proportion of females in different age classes ranges from 17 to 83%. As a rule, females prevail.

Wild and hatchery-reared individuals were found to differ slightly on a number of meristic (3 out of 9) and plastic (4 out of 36) characters, as well as on internal organ indices (1 out of 6).

Thus, the data reported prove that hatchery rearing of salmon is essential to the formation of its lake-feeding population and needs to be further developed and improved. The quality of hatchery-reared salmon can be evaluated using both the length-weight parameters, and some basic morpho-physiological parameters (heart, liver, gills and digestive system).

Further development of salmon farming in Republic of Karelia should proceed with account of the results of the present research and with view to improving the mechanism of regulating the utilisation of commercial stocks of the landlocked salmon in Lake Onego.

REFERENCES

- Bartel R.** 1998. The Atlantic salmon in Poland // The Atlantic salmon. R.V. Kasakov, ed. St. Petersburg, Nauka. P. 414-421.
- Dirin D.K.** 1983. Biological substantiation of the fishable size of the landlocked salmon *Salmo salar morpha Sebago* Girard (*Salmonidae*) // Problems of Ichthyology. V. 23, No 3. Moscow, Science. P. 396-409.
- Kasakov R.V.** 1982. Biological basics of Atlantic salmon farming. Moscow, Legkaja i pischevaja promyshlennost. 144 p.
- Kasakov R.V., Veselov A.E.** 1998 Patterns in the smoltification of the Atlantic salmon // The Atlantic salmon. R.V. Kasakov, ed., St. Petersburg, Nauka. P. 197.
- Khalturin D.K.** 1966. The salmon and trout of Lake Ladoga (biology, reproduction, stocks). PhD thesis. Leningrad. 195 p.
- Lakin G.F.** 1980. Biometrics. Moscow. 292 p.
- Pravdin I.F.** 1966. Manual on fish studies. Moscow. 276 p.
- Smirnov Yu.A.** 1971. The salmon of Lake Onego. Biology, reproduction, management. Leningrad, Nauka. 144 p.
- Smirnov V.S., Bozko A.M., Ryzhkov L.P., Dobrinskaja L.A.** 1972. Application of the method of morpho-physiological indicators in fish ecology // Tr. V. 7. Petrozavodsk. 167 p.
- Valetov V.A.** 1999. The salmon of Lake Ladoga (biology, reproduction). Petrozavodsk. 90 p.
- Veselov A.E.** 1998. Distribution and behavior of the young Atlantic salmon in the summer period // The Atlantic salmon. R.V. Kasakov, ed., St. Petersburg, Nauka. P. 159.
- Veselov A.E., Kasakov R.V., Sysoyeva M. I.** 1998. Patterns of catadromous migration of the Atlantic salmon smolts // The Atlantic salmon. R.V. Kasakov, ed., St. Petersburg, Nauka. P. 244.

CHARACTERISTIC FEATURES OF MORPHOLOGICAL AND PHYSIOLOGICAL PARAMETERS OF SALMONIDS REARED AT ZHEIMENA HATCHERY

J. Virbickas, N. Kazlauskiene, M.Z. Vosyliene, E. Leliuna*, P. Stasiunaite & D. Luksiene

Institute of Ecology, Akademijos 2, LT-2600, Vilnius, Lithuania, Tel: 370-2-796312,

E-mail: ekolfziol@aiva.lt; Fax: 370-2-729257

** Lithuanian State Pisciculture and Fishery Research Center, Juozapavičiaus 9, Vilnius, Lithuania,*

e-mail: aegida3@centras.lt

INTRODUCTION

Population of salmonids in the waters of Lithuania particularly decreased during 1960-1990. Therefore, scientific and commercial interests urged to enlarge their natural resources and to extend salmon population through artificial rearing. Artificial rearing of salmonids in Lithuania has so far been at a rather low level because of out-of-date technologies in fish farming. Thus, introduction of new salmon farming technological processes and improvement of existing ones are a topical task for Lithuania.

Effectiveness of artificial rearing of salmonids depends on proper application of technological processes, especially at early development stages. These processes demand the maintenance and strict control of all environmental conditions. A slight misbalance in the ambient parameters may disturb the development of physiological systems and organs, utilisation of essential nutrients, weakening of the immune system and the organism capacity to survive in the natural environment.

The main problem in artificial rearing of salmonids is to raise individuals of great vitality under artificial conditions. The peculiarities of morphological and morpho-physiological parameters of salmonids at all stages of their development under artificial conditions made us turn particular attention to the temperature regime and feeding conditions (Ryzhkov et al. 2000). Fish of the Baltic salmon population are believed to adapted their growth rate to faster changes of seasonal conditions in the native biotope in contrast to southern populations. We may thus generally speak of specific responses and adaptations of the population to some naturally acting and changing environmental factors (Kazakov 1998). These ideas require detailed investigations, though in this study, referring to above-mentioned statements, it is intended to propose a thermal regime for the incubation of salmonids in the closed water recirculation system. It would introduce some natural features to the artificial system, i.e. natural seasonal water temperature fluctuations. The water temperature determines the intensity of metabolic processes in the fish organism. The temperature regime is especially important to fish at early ontogenesis stages, when the organism is passing over to new developmental stages, as it has to maintain complex metabolic processes taking place in cells (Vysotskaya et al. 2000). Temperatures close to the top limit of preferences may induce negative changes in lipid metabolism and impede adaptation to temperature changes. A potential consequence is weakening of the physiological status and vitality of fish before they get into natural waters (Bogdan et al. 2000).

When fish enter the active period of life, the temperature factor, which controls the organism function, is joined by the equally important nutritional factor, i.e. the quality and amount of nutrients. Nutrition is so important factor as it determines successful growth and development of the young generation (Jandovskaja et al. 1979). Proteins, lipids, carbohydrates, minerals and vitamins should be present in extruded feed composition as they provide the developing organism with essential substances (Jandovskaja et al. 1979). Improper balance of these substances in extruded feed may cause disturbances in metabolic processes occurring during artificial rearing (Bogdan et al. 2000). Utilisation of poor extruded feeds, essential nutrient deficit and toxic compounds in feeds can induce nutritional diseases, such as enteritis, necrosis, cataracts and bone deformities (El-Mowafi et al. 1997; Sidorov et al. 2000a; Sidorov et al. 2000b; Chernyshova 2000), as well as liver and pancreas pathologies (Chernyshova 2000).

The status of fish is evaluated by various biological parameters, both integral, which characterise changes in the whole organism (mean body weight increment rate, somatic indices of tissues), and specific, which describe the function of individual systems such as respiratory and immune system, and organs. The haematological status of the organism is an important biological indicator and changes in haematological parameters are studied widely evaluating the effect of various environmental factors, microcontaminants and diseases on fish (Folmar 1993; Golovina 1996; Luskova 1997; Jiezerska

1988). Furthermore, haematological parameters enhance the possibilities for comprehensively evaluating the status of the fish reared using different technologies, tuning the growth conditions, identifying pathological processes and forecasting the survival of juveniles in the natural environment.

Histological studies revealed a wide variety of pathologies, e.g. degenerative changes in kidneys, gill hyperplasia, necrosis in spleen, liver and pancreas. Histological evaluation combined with external examination of the body can recognise pathological processes not only in the organ, but also viral etiology induced by poor nutritional status (Chernyshova 2000).

The aim of the present study was to evaluate the peculiarities in the morpho-physiological parameters of salmonid parr reared in the recirculation system with view to enhancing their survival in the hatchery, strengthening the immune system, improving the physiological status with ultimate purpose of augmenting their capacities to survive in the natural environment.

Additionally, we sought to determine proper thermal conditions for the growth of salmonids in the water recirculation system, so that to improve their capacity to adapt in natural waters. The new temperature regime shall be based on natural ambient temperature fluctuations.

MATERIAL AND METHODS

Studies were performed at the Zheimena salmon hatchery in 1999-2000. Fish were reared in the recirculation system. Physiological status of salmon and sea trout was evaluated using a complex of morphological (mean body weight, Q, g; mean body length, L, cm) and morpho-physiological (average daily weight increment, P, %; condition factor, CF; mean liver weight, Q, g; liver somatic index, LSI) parameters (Bukelskis, Kublickas 1988).

The status of internal organs was evaluated visually (colour, consistence) (Jandovskaja et al. 1979) and by histological examination of liver (Scherbakov 1979).

The physiological status of salmonid parr was evaluated using haematological parameters: erythrocyte count, Er (T/l), haemoglobin concentration, Hb (g/l), haematocrit level, (Hct) (l/l) and their derivative parameter — haemoglobin concentration in erythrocyte volume (MHC) (l/l), leucocyte concentration (Leu) (G/l) (Svobodova, Vykusova 1991).

Salmon and sea trout fry were fed extruded feeds manufactured in Denmark, chemical and physical characteristics of the hatchery water were continuously controlled (Table 1).

Table 1.
Chemical and physical characteristics of the hatchery water during the salmonid growing period

Parameters	1999			2000		
	04-05	06-07	08-09	04-05	06-07	08-09
Temperature	9.6-10.2	11.4-13.8	13.4-13.7	11.4-12.0	11.7-14.2	14.2-14.7
pH	7.5	7.2	7.2	7.5	7.2	7.5
O ₂ , mg/l	10.5	10.2	10.6	10.5	10.6	10.5
NO ₃ , mg/l	10	10	10	10	10	10
NO ₂ , mg/l	—	—	—	—	—	—

RESULTS AND DISCUSSION

1. MORPHO-PHYSIOLOGICAL ASSESSMENT OF SALMONID FRY

Morphological and morpho-physiological assessment of salmonid fry reared in the recirculation system was performed in 1999-2000 and the data obtained are presented in Table 2.

The mean body weight of salmon fry increased over the 1999 growing season 48.4 times reaching 33.9 g by early autumn (Table 2). The body length and weight during this period ranged insignificantly being 12.5-14.5 cm and 23.2-39.4 g, respectively. The average daily weight increment in May-July and July-August was 3.23 and 1.69%, respectively. The mean body weight of sea trout fry in 1999 increased 23.3 times reaching 10.29 g by early autumn (Table 2). The mean body weight and length of sea trout fry ranged quite significantly — 5.0-19.0 g and 6.0-11.2 cm, respectively. The average daily weight increment in May-July and July-August was 2.97 and 1.40%, respectively. The average water temperature during this period ranged from 9.6 to 13.8° C (Table 1).

In 2000, the growth rate of salmon and sea trout fry during the first months (March-April) was high (Table 2). The average daily weight increment of salmon fry was 3.7%, sea trout — 3.6%. The growth rate of both species slowed down in May-June (Table 2). The average daily weight increment was 2.1%. In July-August as September-October, the fry of both species were growing slowly (Table 2) and the average daily weight increment was 1.0-1.4%.

In November, when the fry were released into the wild, salmon fry mean body weight was 20.2 g, sea trout — 26.8 g (Table 2). The average water temperature during this period ranged from 11.4 to 14.7° C (Table 1).

Table 2.
Changes in mean body weight of salmonids over the growing season

Months	Mean body weight, Q, g			
	<i>Salmo salar</i>		<i>Salmo trutta trutta</i>	
	1999	2000	1999	2000
03 - 04	0.7±0.01	0.7±0.01	0.46±0.01	0.6±0.01
05 - 06	5.13±0.02	4.6±0.3	2.48±0.01	4.1±0.2
07 - 08	13.4±2.4	7.9±0.7	7.94±0.22	8.6±0.5
09 - 10	33.9±1.3	20.2±2.9	10.29±0.02	26.8±1.5

The mean body weight of wild salmon fry at the end of the first year reached 17.9 g (Kazakov 1998). According to Lishev and Rims (1961) the best-quality Baltic salmon offspring grew at an average summer water temperature of 14.6° C. The highest fry body weight increment in Baltic rivers was recorded at a water temperature of 16-18° C (Siginevic 1967). The optimum temperature regime for salmonids during the growing season is a gradual increase in the water temperature from 11-12 to 15-17° C (Jandovskaja et al. 1979).

According to Jandovskaja et al. (1979), every average summer day, salmon fry gained 3 to 5% of the weight. For larger fry this parameter was lower, although an average daily weight increment during the growing season should be at least 3-4%. A decrease in this parameter recorded in our studies in July – August can probably be explained either by a rapid body weight increment within a rather short period, or by use of poor-quality extruded feeds.

2. MORPHOLOGICAL AND HISTOLOGICAL ASSESSMENT OF SALMONID FRY LIVER

In 1999-2000, the liver of salmonids was examined using microscopic and histological methods. The normal liver of salmonid fry was dark brownish-red in colour, stiff. Stroma was distinct, liver lobules were composed of normal hepatocytes. Solitary erythrocytes were observed in liver capillaries.

In 1999 however, various changes in the liver (spots, sponginess, bright brownish colour) were found by visual examination in approximately 40% of salmon and 20% of sea trout fry. Histological analysis demonstrated fatty changes: fatty infiltration in the liver parenchyma, accumulation of lymphoid cells and multinuclear bodies of unknown genesis. Most probably, these degenerative changes resulted from the inhibition of lipid transport or metabolism, which induced dystrophic processes in the liver (Scerbakov 1979), whilst colour changes may have been induced either by increased accumulation of glycogen in the organ, or by the effect of oxidised lipids in extruded fish feeds (Archavskij 2000).

In 2000, visual examination of salmon fry liver revealed liver lesions: changes in colour, destroyed parenchyma. Obvious lipid dystrophy was observed in up to 30% of the fish studied. The colour of the liver in 30% of sea trout was also altered, lipid dystrophy (soft, fatty liver) was observed, and only 40% of the sea trout fry at most had dark brownish-red and stiff livers. Histological examination showed degenerative changes in the liver: destroyed parenchyma, translucent and ruined-structure stroma. Hepatotoxic lesions of fatty infiltration were observed as well: lipidosis and lysis of hepatocytes, approximately 70-80% of the cells were empty and destroyed. Meanwhile, 70% of salmon fry displayed no changes in the liver (Table 3).

The liver somatic index data confirmed negative processes taking place in the liver. In 1999-2000, this parameter for salmon fry was 1.3-1.5, for sea trout — 1.2-1.5. The liver somatic index of salmon from the natural environment was 0.85-1.0 (Kazakov 1998). When the liver function is disturbed, substances are not metabolised and remain there as ballast. Meanwhile, accumulation of substances, especially fat, in hepatocytes disturbs the liver function and is not auspicious for the organism (Everaats et al. 1993).

A higher condition factor, which in 1999 was 1.3 and 1.5, respectively, testified to disturbances in metabolic processes in salmonid fry. The condition factor of the hatchery salmonid fry was 0.85-1.0 on average (Kazakov 1998). According to Jandovskaja et al. (1979), a higher condition factor and increased amount of fat on visceral tissues and internal organs are consequences of feeding on unbalanced extruded foods.

Table 3.

Overall assessment of salmonid fry liver (N=21)

Parameters	<i>Salmo salar</i>	<i>Salmo trutta trutta</i>
June of 2000		
Mean liver weight, Q, g	0.08±0.01	0.07±0.01
Liver somatic index, LSI	1.8±0.11	1.9±0.12
Liver colour (N of fish, %)	30% pale, destroyed, lipid dystrophy, 70% dark brownish-red, stiff	30% pale, destroyed, lipid dystrophy, 30% bright brownish-yellow, soft, spongy, 40% dark brownish-red, stiff
August of 2000		
Mean liver weight, Q, g	0.19±0.02	0.18±0.01
Liver somatic index, LSI	2.35±0.08	2.1±0.04
Liver colour (N of fish, %)	90% bright brownish-yellow, spotted, soft 10% dark brownish-red, stiff	90% bright brownish-yellow, spotted, soft 10% dark brownish-red, stiff
November of 2000		
Mean liver weight, Q, g	0.26±0.02	0.29±0.02
Liver somatic index, LSI	1.29±0.07	1.08±0.04
Liver colour (N of fish, %)	100% dark brownish-red, stiff	10% slightly grey-red, stiff 90% dark brownish-red, stiff

3. HAEMATOLOGICAL PARAMETERS OF SALMONID FRY

Haematological parameters of salmonids were studied in 1999 and 2000. In August 1999, almost all haematological parameters of the salmon studied were close to those of adult fish. However, some peculiarities characteristic of juveniles were found: a higher per cent of basophilic and polychromatic erythrocytes and young lymphocytes. In 2000, assessment of haematological parameters started in June. Erythrocyte numbers in both the species studied were then high and close to the parameters of adult fish, as well. However, high erythrocyte numbers were found only in up to 40% of salmon. Erythrocytes were predominantly basophilic and polychromatic. The ranges of the parameter were very wide (Table 4). Sea trout erythrocytes were basophilic and anisochromatic also, only 3-4% of erythrocytes stained as mature cells. High haemoglobin concentration was found only in 40% of salmon and 30% of sea trout individuals. Meanwhile, a slightly higher concentration of haemoglobin was found in almost all fish surveyed in September and November, and the derivative parameter — MHC was quite high also. These data suggest sufficient oxygen supply to the fish organism in early autumn.

The per cent of young lymphocytes was decreasing over the growing period (Fig. 1).

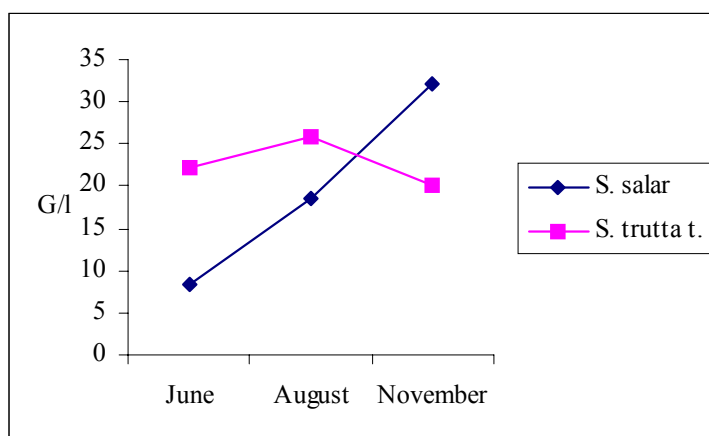


Fig. 1. Changes in young lymphocyte per cent in the blood of salmonid fry

Meanwhile, the low lymphocyte numbers determined in salmon blood in June 2000 increased almost twice two months later and continued to increase (Fig. 2). The 32.2 g/l concentration of leukocytes was found in November, this

level being close to the adult fish parameter (Table 4). Simultaneously, leukocyte numbers in sea trout blood did not change significantly over the study period (Fig. 2). It is probable that the immune system in sea trout starts forming earlier than in salmon. However, the percentage of young lymphocytes tended to change like in salmon fry (Fig. 1).

Comparison of haematological parameters of salmon from the Zheimena hatchery (1999 and 2000) and river salmon (Virtanen et al. 1991; Luskova 1997) (Table 5) revealed that our data did not significantly differ from data on salmon from rivers of the Czech Republic. Only the haemoglobin concentration in the river salmon blood was significantly lower as compared to the Zheimena salmon. Haematological parameters of salmon in November 2000 were close to those recorded in autumn 1999, and according to data of other authors, were close to healthy fish parameters (Luskova 1997).

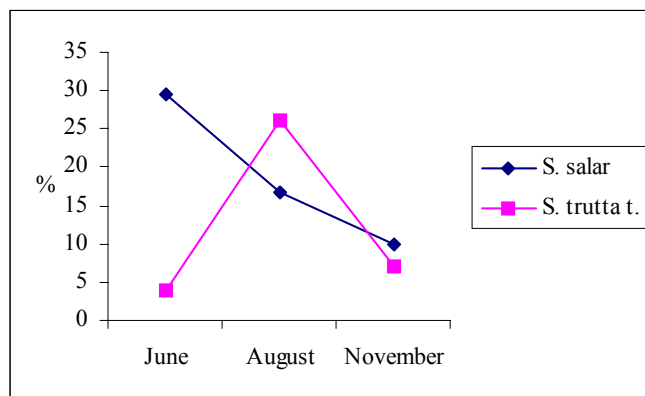


Fig. 2. Changes in leukocytes concentration in the blood of salmonid fry

Table 4.
Dynamics of salmonid blood parameters in 2000

Parameters	Mean value/ranges		
	06	08	11
	<i>Salmon salar</i>		
Erythrocytes, T/l	0.88±0.05 0.68-1.31	0.83±0.04 0.69-1.23	0.91±0.05 0.72-1.04
Haemoglobin, g/l	89.0±8.5 64-102	107.5±4.4 92-135	96.0±7.4 84-116
MHC, pq	– –	132.6±8.79 78.0-167.6	109.0±7.8 76.7-160.9
	<i>Salmo trutta trutta</i>		
Erythrocytes, T/l	0.90±0.06 0.68-1.31	0.70±0.02 0.63-0.75	0.97±0.06 0.76-1.28
Haemoglobin, g/l	109.0±8.5 96-125	92.0±7.6 75-109	117.0±2.1 84-116
MHC, pq	– –	133.4±11.25 86.1-182.9	123.8±7.8 87.5-157.1

Table 5.
Haematological parameters of salmon (Zheimena hatchery and literature data)

Parameters	Salmon from Zheimena hatchery		River salmon	
	1999	2000	Virtanen et al. 1991	Luskova 1997
Erythrocytes, T/l	1.07 (0.7-1.6)	0.9 (0.7-1.2)	–	1.09 (0.6-1.6)
Haemoglobin, g/l	106.0 (52-144)	96.0 (84-116)	97.9±1.6	76.6 (30-120)
Haematocrit, l/l	0.55 (0.43-0.53)	0.51 (0.40-0.55)	0.40±0.01	0.38 (0.25-0.55)
Leukocytes, G/l	37.2 (3-68)	32.2 (22-44)	–	27 (1-80)

NEW TEMPERATURE REGIME PROPOSAL FOR SALMONID FRY BREEDING IN THE RECIRCULATION SYSTEM

Annual water temperature fluctuations in the salmon river Zheimena were estimated for two years (1998-2000) with monthly averages derived (Fig. 3). The data obtained were compared with the temperature regime previously employed in the hatchery for salmon rearing as well as with other conditions, proposed by many fish farmers and other sources. Differences between natural and artificial thermal conditions were estimated for each month as shown in Fig. 4.

Natural water temperature fluctuations were modified, taking into consideration the maximal, minimal values and recirculation system properties, as well as the optimal conditions for salmon growth. Modified natural temperature conditions (Fig. 5) in the salmon river Zheimena were proposed for salmonid rearing in the Zheimena hatchery recirculation system.

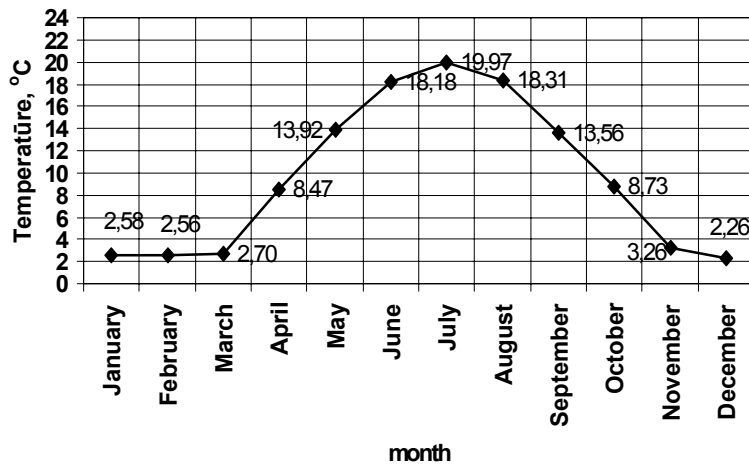


Fig. 3. Biennial water temperature fluctuations in River Zheimena (Svencioniai district, Lithuania)

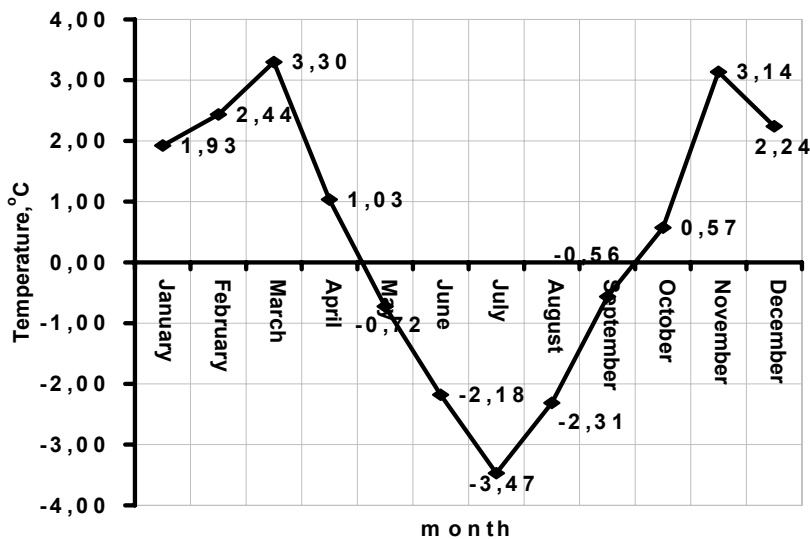


Fig. 4. Temperature differences scheme

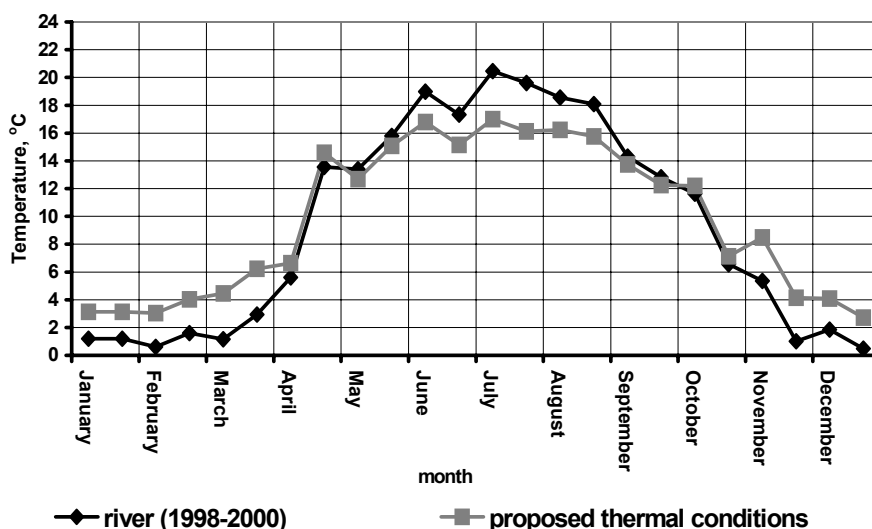


Fig. 5. Biennial modified water temperature fluctuations in River Zheimena (Svencioniai district, Lithuania)

Table 6.
Morphological and morpho-physiological parameters of salmonid fry from Zheimena hatchery and the Baltic Sea

Parameters	Zheimena hatchery				Baltic Sea basin
	Salmo salar		Salmo trutta trutta		Salmo salar
	1999	2000	1999	2000	1998
Mean body length, L, cm	13.7±0.26	12.2±0.22	8.82±0.21		13.1±0.4
Mean body weight, Q, g	33.9±1.4	20.2±2.9	10.29±0.02	26.8±1.5	17.9±1.8
Condition factor, CF	1.3±0.08	1.1±0.03	1.5±0.03	0.9±0.04	0.74±0.01
Haematocrit, %	0.55±0.03	0.51±0.02	–	0.45±0.02	0.35±0.01
Haemoglobin, g/l	1.06±0.09	0.96±0.07	–	1.17±0.02	0.84±0.7
Liver somatic index, LSI	1.52±0.08	1.29±0.07	1.2±0.05	1.08±0.04	1.07±0.07

*After Kazakov 1998.

CONCLUSIONS

In 1999-2000, morphological and physiological studies of salmonids reared under artificial conditions were initiated. Comparison of our data with data obtained by other authors demonstrated significant differences in some parameters. Salmonids reared at the Zheimena hatchery in the recirculation system differed in higher mean body weight, condition factor, liver somatic index. Haematological parameters, such as haemoglobin concentration and haematocrit were higher, too. At the same time, visual and histological examinations of the liver revealed changes in the colour and consistence of the liver, increased amount of fat on visceral tissues and internal organs, as well as fatty changes and lipid dystrophy. The higher condition factor and observed changes were probably consequences of utilising unbalanced extruded feeds.

In 1999 and 2000, lower haemoglobin concentrations and lymphocyte numbers were demonstrated by approximately 20-40% of the juveniles released. These data suggest that the fish immune resistance and capability to survive in the natural environment are lower. Analysing the data obtained, one may presume that during the growing season (06-09 months) biotechnical requirements for rearing salmonids were violated. Inadequate environmental conditions (water temperature was lower than the optimal average temperature), physiologically unbalanced feeds, vitamin deficit might have upset the metabolic processes, thus causing a break in the normal function of organs and physiological systems, inhibiting assimilation of energy-rich feeds, weakening the immune system and rendering the organism unprepared for living in the natural environment.

The advantages of the proposed temperature regime, compared to many artificial temperature regimes, are as follows: it imitates natural fluctuations – this may promote the fish adaptability to the environmental conditions after release; extreme temperature fluctuations are avoided, thus not disturbing severely the fish growth rate.

REFERENCES

- Archavskiy D.** 2000. Katalog kormov dlia ryb. P. 36 (In Russian)
- Bogdan V.V., Lizenko E.I.** 2000. Lipids of salmon fry at different breeding temperatures // Atlantic salmon (biology, conservation and reproduction): Abstracts, presented to the International conference (September 4-8, 2000, Petrozavodsk). Petrozavodsk, P. 70 (In Russian).
- Bukelskis E., Kublickas A.** 1988. Ichtiologijos laboratoriniai darbai. Vilnius. P. 75 (in Lithuania).
- Chernyshova N.B.** 2000. Pathology of salmon's (*Salmo Salar* L.) pancreas in fish farms of Russian North-West region // Atlantic salmon (biology, conservation and reproduction): Abstracts, presented to the International conference (September 4-8, 2000, Petrozavodsk). Petrozavodsk, P. 70.
- El-Mowafi A.F.A., Maage A., Lorentzen M., Hassanein E.I., Julshamn K.** 1997. Tissue indicators of element status in Atlantic salmon (*Salmo salar*) post-smolts: effect of fasting // Aquaculture Nutrition. V. 3. P. 73-80.
- Everaats J.M., Shugart L.K., Gustin M.K., Hawkins W.E. and Walker W.W.** 1993. Biological markers in fish: DNA integrity, hematological parameters and liver somatic index // Marine Environmental Research. V. 35. P. 101-107.
- Folmar J.S.** 1993. Effects of chemical contaminants on blood chemistry of teleost fish: a bibliography and synopsis of selected effects // Environ. Toxicol. Chem. V. 12. P. 337-375.
- Golovina N.E.** 1996. Morfofunkcionalnaja charakteristika krovi ryb – objektov akvakultury // Avtoreferat dokt. Biol. nauk. Moskva. (In Russian).
- Jandovskaja N.I., Kazakov R.V., Laizerovich Ch.A.** 1979. Instrukcija po razvedeniju atlanticheskogo lososia, P. 95 (In Russian).
- Jiezerska B.** 1988. Wplyw odchynu wody na stadia mlodociane karpia *Cyprinus carpio* L. Rozprawa Naukowa 25, WSRP Siedlce. P. 92 (In Polish).
- Kazakov R.V.** 1998. Atlantitseskiy losos. P. 575 (In Russian).
- Lishev M.N., Римш E.Я.** 1961. Nekotorii zakonomernosti dinamiki chislenosti baltiiskogo lososia // Tr. NIIRCHA Latv. SSR, V. 3. P. 5-103 (In Russian).
- Luskova V.** 1997. Annual cycles and normal values of hematological parameters in fishes // Acta Sc. Nat. Brno. V. 31, N 5. P. 70.
- Ryshkov L.P., Kutusov A.M., Krupen I.M., Kuvshinov A.D.** 2000. Morpho-physiological peculiarities of the Onego landlocked salmon // Atlantic salmon (biology, conservation and reproduction): Abstracts, presented to the International conference (September 4-8, 2000, Petrozavodsk). Petrozavodsk. P. 97-98 (In Russian).
- Scherbakov J.A.** 1979. Patomorfologicheskiye i histochemicheskiye isledovaniya pri otravlenijach ryb // Voprosy metodik v vodnoj toksikologii. P. 165 (In Russian).
- Sidorov V.S., Vysotskaya R.U., Nemova N.N., Bolgova O.M., Shustov Ju.A., Tretyakov A.V., Gruzdev A.I., Ripatti P.O.** 2000a. Fin necrosis in hatchery-reared parr of Atlantic salmon *Salmo Salar* // Atlantic salmon (biology, conservation and reproduction): Abstracts, presented to the International conference (September 4-8, 2000, Petrozavodsk). Petrozavodsk. P. 101.
- Sidorov V.S., Toivonen L.V., Rummyantsev E.A., Nefedova Z.A., Ruokolainen T.P., Nemova N.N., Kyaivyaryainen E.I., Gurijanov S.D., Vysotskaya P.U.** 2000b. Cataract of juvenile Atlantic salmon, grown at fish-breeding plants // Atlantic salmon (biology, conservation and reproduction): Abstracts, presented to the International conference (September 4-8, 2000, Petrozavodsk). Petrozavodsk. P. 100-101.
- Siginevich G.P.** 1967. O karaktere svyazi mezdu prirostopom molodi baltiiskogo lososia i temperaturoi vody // Hidrobiol. zurn. V. 3., N 2. P. 43-48 (In Russian)
- Svobodova Z., Vykusova B.** 1991. Diagnostics, prevention and therapy of fish diseases and intoxications. P. 270.
- Virtanen E., Forman L., Soivio A., Sederholm-Tana L.** 1991. Smoltifikacija lososia nevskogo proischozdenija i kriterii fiziologicheskogo kachestva zavodskih smoltov // Sbornik trudov Gos NIORCH. V. 297. P. 28-43 (In Russian).
- Vysotskaya R.U., Lomaeva T.A., Zalicheva I.N.** 2000. The effect of temperature on the lysosomal enzyme activity of salmonidae in early ontogenesis // Atlantic salmon (biology, conservation and reproduction): Abstracts, presented to the International conference (September 4-8, 2000, Petrozavodsk). Petrozavodsk. P. 113-114.

МИГРАЦИОННОЕ ПОВЕДЕНИЕ ЛОСОСЯ И КУМЖИ В СРЕДНЕМ ТЕЧЕНИИ Р. КЮМИЙОКИ, ЮЖНАЯ ФИНЛЯНДИЯ (ПО ДАННЫМ БИОТЕЛЕМЕТРИЧЕСКОГО ПРОСЛЕЖИВАНИЯ)

М.И. Базаров, В.К. Голованов

Борок, ИБВВ РАН, 152742, Борок, Ярославской области, Некоузского района,
(08547) 24042 E-mail bazarov@ibiw.yaroslavl.ru

Поскольку большинство нерестовых рек Финляндии зарегулировано, численность популяций анадромных рыб в последнее время поддерживается в основном за счет выпуска молоди искусственного воспроизводства в нижнем течении рек. В то же время на зарегулированных участках рек существуют потенциальные нерестилища лососевых рыб.

В историческом прошлом р. Кюмийоки служила местом размножения значительного числа анадромных видов (лосося, кумжи, а также сига). Природные популяции этих видов исчезли в результате зарегулирования стока и загрязнения воды в этой реке. Начиная с 80-х годов, интенсивное искусственное воспроизводство и выпуск молоди рыб в эстуарии реки создали основу успешного прибрежного рыболовства (Saura 1989; Saura, Mikkola 1990). Восстановления естественного воспроизводства анадромных рыб не произошло, так как плотины препятствуют нерестовой миграции производителей. Пересадка мигрирующих производителей ценных видов рыб, отловленных в нижних бьефах гидроузлов, по-видимому, может обеспечить естественный нерест на сохранившихся нерестилищах и получение жизнестойкой молоди рыб.

С целью выявления возможности использования производителями лосося *Salmo salar* L. и кумжи *Salmo trutta* L. сохранившихся нерестилищ в бассейне р. Кюмийоки проведены исследования поведения этих видов во время нерестовой миграции осенью 1992 и 1993 гг. Для изучения перемещений производителей лососевых применяли метод ультразвуковой биотелеметрии. Данная работа выполнена при поддержке финских коллег из НИИ охотничьего и рыбного хозяйства и Рыбохозяйственного отделения Кыми Финляндии: Ниemi А., Фриман Е., Пайваринта П., Вярянен П., а также при активном участии Л.К. Малинина и В.Д. Линника — сотрудников Института биологии внутренних вод РАН.

Мигрирующие производители лосося и кумжи, подошедшие в нижний бьеф плотины Ахвенкоски (1992 г.) и Койвокоски (1993 г.), были отловлены, а затем выпущены выше плотины на разном удалении от нее в местах с разным гидрологическим режимом (рис. 1). Всего было помечено ультразвуковыми передатчиками моделей АРМ-30-15-1 и АРМ-50-15-1 (Саранчов 1983) 41 особь, в том числе производителей атлантического лосося — 27 (в 1992 г. — 15, в 1993 — 12), производителей кумжи — 14 (в 1992 г. — 9, в 1993 г. — 5).

Ультразвуковые передатчики крепили наружно сбоку у основания спинного плавника по методике описанной Греем и Хайнесом (Gray, Haynes 1979). Перед мечением рыбу анестезировали раствором MS-222 (1992 г.). В 1993 г. в качестве анестетика для двух лососей применяли раствор бензокаина. Остальных рыб метили без анестезии, следуя рекомендациям Мохуса и Холланда (Mohus, Holland 1983). Мечение проводили в воде, постоянно насыщаемой кислородом воздуха. Рыб закрывали плотной тканью, прикрывая им глаза. Пеленгацию рыб осуществляли с помощью оригинальной отечественной аппаратуры двумя методами: триангуляции и наезда. Регистрацию местоположения меченых рыб проводили с мотолодок и с берега. На одной из лодок ежедневно объезжали места на участках последней регистрации особей. В отдельных случаях, когда меченые рыбы проявляли повышенную двигательную активность, за ними проводили более детальные наблюдения, регистрируя местоположение рыб каждые 10-20 минут. За период исследования температура воды в реке снизилась с 16.0° С до 12.6° С. Скорость течения воды (по результатам замеров гидрологической вертушкой) на различных участках района исследования изменялась в пределах 20-156 см/сек. Данные наносили на планшетные карты 1:10000, по которым, затем рассчитывали скорости и направление движения.

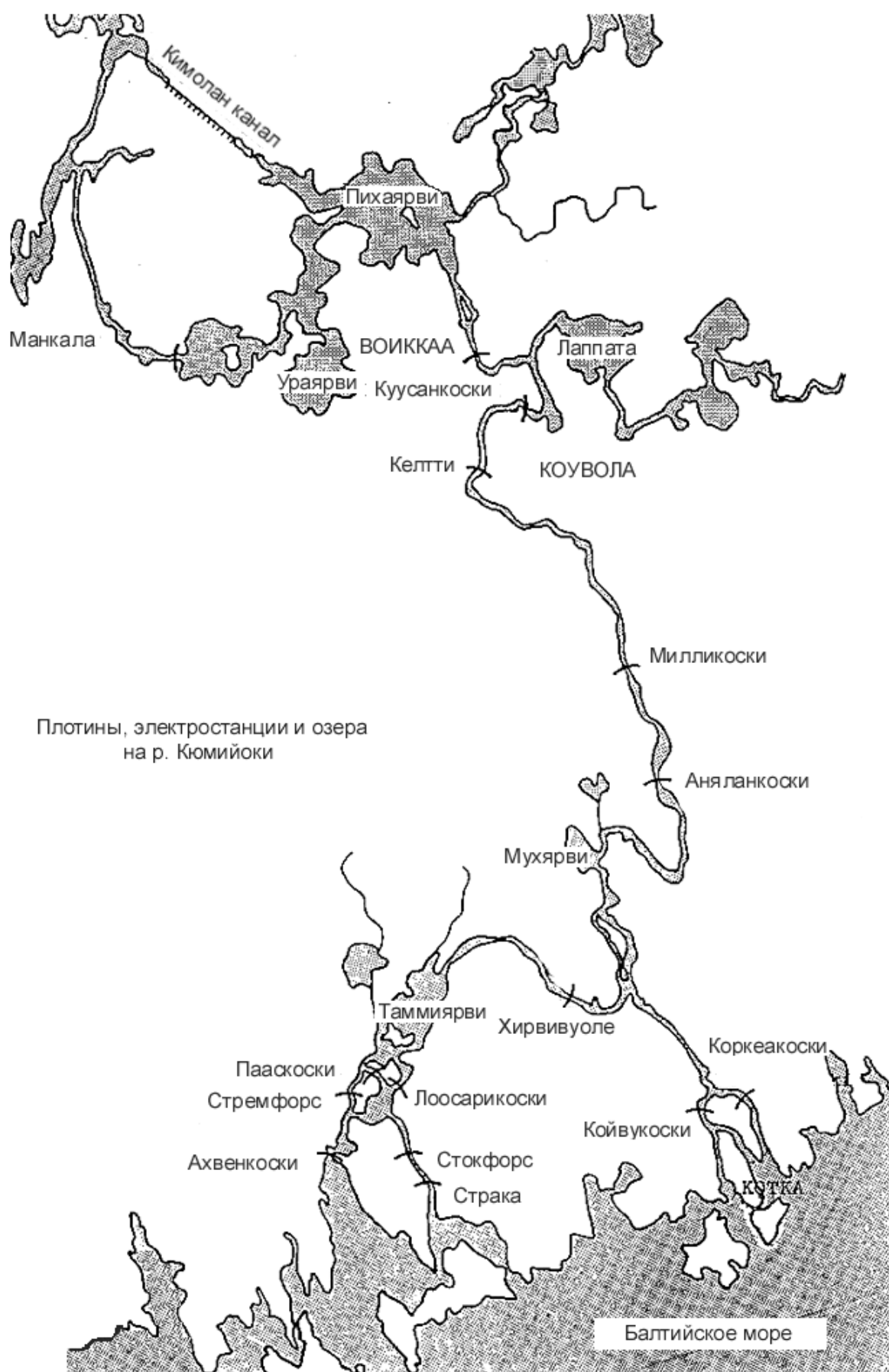


Рис. 1. Карта-схема реки Кюмийоки (Ю. Финляндия). Отмечены районы наблюдений

Зависимость скоростей и направления плавания меченых рыб от их пола, длины, длительности наблюдений, промежутки времени между точками наблюдений (elapsed time between observations) оценивали двумя способами. Во-первых, применяли Kruskal-Wallis тест, как непараметрический аналог одномерного анализа вариант. Ранжированный коэффициент корреляции Спирмена был подсчитан для вычисления отношения между скоростями движения, биологическими характеристиками меченых рыб и т.п. Из-за трудности оценки реальных скоростей плавания меченых рыб мы использовали в основном скорости плавания относительно ориентиров береговой линии. Естественно, что реальные скорости движения меченых рыб были более высокими, чем скорости движения относительно береговой линии, так как в дополнение к скорости движения самой рыбы добавляется скорость течения воды. Для расчета значительности различий скоростей плавания мы использовали тест Манн-Витни (Mann-Whitney, U test).

При анализе скоростей движения рыб в первую очередь выявляли статистический тип распределения исследуемых параметров. Исходя из него, выбирали статистические процедуры, оптимальные для анализа данных. Так, при статистически достоверных отличиях распределения варьирующих величин от закона нормального распределения, применяли непараметрические методы обработки. Например, для характеристики скоростей плавания использовали медиану, нижний и верхний квартили; для характеристики изменений скоростей плавания рыб в разные сутки наблюдений использовали multiple box-and-whisker (Tukey 1977), при этом для каждой подгруппы определяли медиану (горизонтальная черта в box), верхний и нижний квартили (границы box), range (vertical lines), flagged data (situated more than 1.5 interquartile intervals from median).

Сопоставление результатов выпуска рыб в трех разных участках (как в 1992, так и в 1993 гг.) показало, что наименее пригодна в качестве места выпуска верхняя камера рыбохода. Выпуск меченых рыб в нее приводил к большим затратам энергии меченых рыб на сопротивление потоку воды в рыбоходе. Это не позволяло рыбам восстановить силы после стресса, вызванного мечением и хэндлингом. В результате, из двух рыб (лосося и кумжи), высаженных в верхнюю камеру рыбохода, крупный самец лосося, после того, как скорость течения воды в рыбоходе была уменьшена, вышел из верхней камеры рыбохода в приплотинную зону верхнего бьефа регуляционной плотины, и уже через 20 минут скатился вниз по течению через плотину, а кумжа погибла. Таким образом, пример этих рыб показывает, что даже для таких рыб с высокой плавательной способностью, как лосось и кумжа, выпуск меченых особей в камеры рыбоходов с высокими скоростями течения не желателен.

Значительно более приемлемыми для обеспечения хороших условий для отдыха меченых особей сразу после их выпуска оказались два других места выпуска – в 50 м и 700 м выше регуляционной плотины ГЭС Койвокоски, где скорости течения не превышали 30 см/сек. Меченые особи, выпущенные на этих участках, продемонстрировали обычно наблюдавшееся нами поведение лососевых: сразу после выпуска – медленное перемещение вниз по течению с последующими поисковыми перемещениями, или остановка в районе выпуска на нескольких часов.

Характерные стереотипы поведения меченых рыб приведены на рис. 2. Среди исследованных рыб особи с разной реакцией были представлены в различных долях (табл. 1).

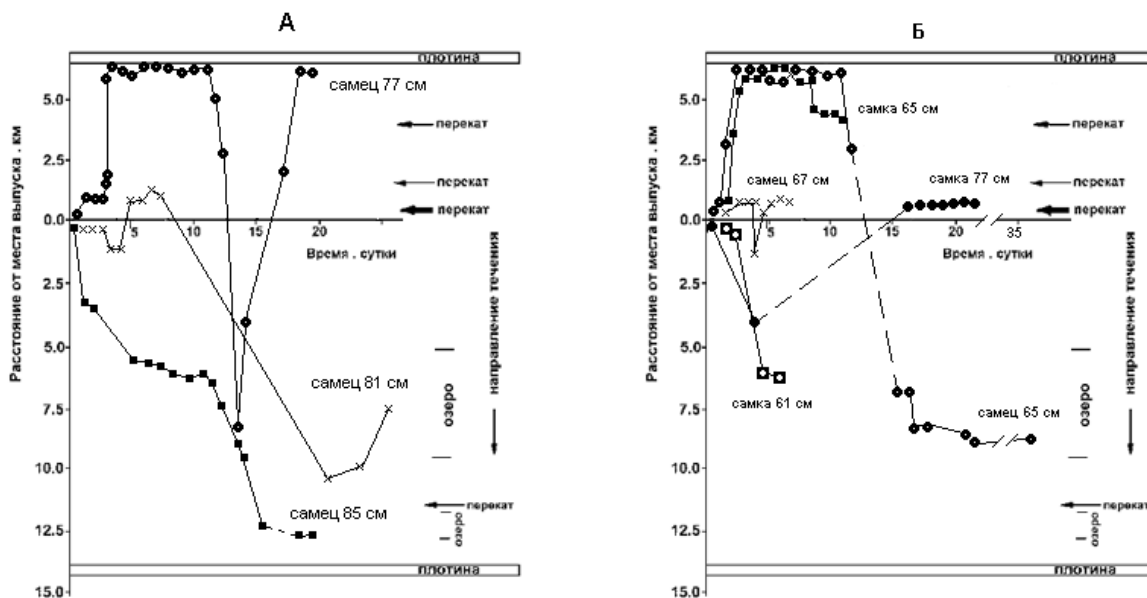


Рис. 2. Карта-схема перемещений меченых лососей (А) и кумжи (Б) в реке Кюмийоки после выпуска под плотинной Ахвенкоски в 1992 г.

Таблица 1.

Соотношение меченых рыб в группах за весь период наблюдения

Реореакция, Вид	Лосось		Кумжа	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки
Положительная	6	1	2	3
Неопределенная	7	3	4	3
Отрицательная	7	2	2	2
Все	20	6	8	8

Около 1/3 части лососей продемонстрировали положительный реотаксис. К этой группе рыб принадлежали 4 самца. После выпуска эти рыбы проявили кратковременный скат вниз по течению, затем в течение нескольких часов отстаивались на одном месте, после чего начинали подъем против течения либо в день выпуска, либо к концу вторых суток после выпуска. У лососей первой группы была выраженная тенденция к сумеречно-ночной двигательной активности.

В поведении второй группы лососей доминировали маломасштабные поисковые перемещения сравнительно недалеко от точки выпуска. Для этих рыб были характерны как довольно быстрый скат с последующей длительной остановкой в приплотинном участке верхнего бьефа, так и выраженные поисковые перемещения различного масштаба в районе выпуска с тенденцией к перемещению вниз по течению. Таким образом, и для лососей второй группы был характерен достаточно широкий спектр двигательных реакций.

Более стереотипным было поведение третьей группы лососей, скатывавшихся вниз по течению, первая особь скатилась через плотину вскоре после выхода из верхней камеры рыбохода у регулировочной плотины, а вторая скатилась вниз через плотину на третьи сутки после выпуска.

Меченые кумжи проявили положительный реотаксис. Подъем рыб вверх происходил в 1-2-ые сутки после выпуска. Для них были не характерны выраженные поисковые перемещения. Миграция кумж вверх происходила как в темное, так и в светлое время суток. Самка кумжи, относившаяся ко второй группе рыб по реореакции, в первые часы после выпуска скатилась вниз по течению к плотине ГЭС Койвокоски и находилась вблизи плотины 10 суток

Вариационные ряды скоростей плавания как лососевых первых двух групп, так и кумж первой группы имели четко выраженные асимметрию и эксцесс. Замечено, что лососи и кумжа, активно мигрирующие против течения, имели несколько различный характер варьирования скоростей плавания. У кумжи доля высоких скоростей плавания была больше, чем у лосося. Статистические показатели скоростей плавания меченых рыб приведены в табл. 2. Гистограммы скоростей плавания меченых лососевых, статистически достоверно отличаются от нормального распределения.

При сопоставлении скоростей плавания меченых рыб в 1992 и в 1993 гг. выявлено, что скорости плавания лососей первой группы достоверно не отличались ($U=1.67$, $P<0.1$), скорости плавания лососей второй группы в 1992 г. были статистически достоверно выше, чем в 1993 г. ($U=4.38$, $P<0.00001$), для кумжи первой группы скорости плавания в 1992 г. были достоверно ниже ($U=2.97$, $P<0.003$).

Приведенные выше значения скоростей плавания рассчитаны для всего периода наблюдений, т.е. сюда вошли данные наблюдений, когда рыбы не проявляли активных перемещений, отстаиваясь после преодоления порогов или находясь в приплотинной зоне нижнего бьефа ГЭС Ахвиооски. Чтобы избавиться от искажающего влияния указанных отсчетов (большое число наблюдений), мы сделали попытку оценить максимально возможные скорости миграции меченых нами рыб в начальной фазе движения вверх по течению (табл. 3).

Приведенные в табл. 3 значения скоростей плавания в начальный момент миграции значительно расходятся с таковыми для лососей естественной популяции из шотландской реки Дее. Лососи из этой популяции имели более высокую скорость движения вверх по реке (1.68-21.99 км/день, а у нас – 9.49 км/день) и более длительный период подъема по реке с высокой скоростью (0.84--17.11 дней, а у нас – 69 дней) (Hawkins & Smith 1986) по сравнению с нашими подопытными рыбами. По данным указанных авторов, практически все рыбы (10 лососей), меченые передатчиками, быстро преодолели эстуарий и нижнюю часть реки, а затем скорость их движения замедлялась. По сравнению с полученными в нашей работе данными схемы подъема рыб, приведенные Hawkins, Smith (1986) были значительно единообразнее.

По нашим наблюдениям (test Kruskal-Wallis) у лососей первой группы скорость плавания зависела от длительности прослеживания и от направления перемещения рыб; у лососей второй группы выявлена связь скоростей плавания с длиной рыб, временем определения местоположения и направлением их перемещений (табл. 4).

По данным корреляционного анализа видно, что скорость плавания рыб относительно берега у всех приведенных групп достоверно коррелирует со временем между регистрациями местоположения рыб и направлением движения (табл. 5).

Таблица 2.
Статистические характеристики движения меченых рыб в 1992-1993 гг.

Вид	Лосось						Кумжа
Статистические характеристики движения меченых рыб в 1992 г.							
Группы	1	2	3	1	2	3	
N	29	51	71	47	14	18	
Медиана							
Скорость, см/сек	0.77	1.11	0.87	0.74	0.49	0.04	
Асимметрия	2.44	2.81	5.09	1.93	2.26	3.75	
Стандартные							
Асимметрия	5.36	8.19	20.31	5.41	3.45	6.50	
Эксцесс	5.92	8.80	39.58	2.58	4.43	14.96	
Стандартные							
Эксцесс	6.50	12.82	68.09	3.61	3.39	12.95	
Статистические характеристики движения меченых рыб в 1993 г.							
Группы	1	2	1				
N	130	247	84				
Медиана							
Скорость, см/сек	0.61	0	10.47				
Асимметрия	2.57	10.61	2.24				
Стандартные							
Асимметрия	11.96	68.06	8.36				
Эксцесс	6.98	135.63	7.09				
Стандартные							
Эксцесс	16.26	435.11	13.27				

Таблица 3.
Скорости движения лососей и кумж первой группы во время начальной фазы движения вверх по течению

Вид	Количество	Дистанция вверх по течению, км	Время, дни	Скорость продвижения, км/день
Лосось	1	2.12	0.41	5.16
	3	15.85	3.07	5.16
	6	13.70	1.15	11.92
	12	1.55	0.60	2.56
Кумжа	1	7.00	0.71	9.88
	2	6.96	0.71	9.83
	3	10.30	0.75	13.73

Таблица 4.
Тест Kruskal-Wallis для скорости плавания рыб в зависимости от их биологических характеристик, длительности прослеживания, направления перемещения, длины и временем определения местоположения

Вид	Группа	Kruskal-Wallis тест				
		Пол	Длина	День отлова	Время между наблюдениями	Направление движения рыб
Лосось	1	-	3.63NS	23.43	65.78NS	90.94**
	2	0.35NS	25.47**	18.18NS	134.80**	190.41**
Кумжа	1	2.64NS	3.23NS	39.83**	63.05*	39.78**

NS — не существенная разница; * P<0.05; ** P<0.01

Таблица 5.

Spearman коэффициенты корреляции между направлением, скоростью плавания, биологическими характеристиками и временем между регистрациями местоположения рыб

Вид	Параметр	Пол	Длина	Дни наблюдения	Время между наблюдениями	Направление движения	Скорость плавания
Лосось 1 N=130	Направление	—	0.05NS	0.27**	0.13NS	1.00**	0.18*
	Скорость плавания		-0.10NS	-0.05NS	-0.22**	0.18*	1.00**
Лосось 2 N=247	Направление	0.02NS	-0.01NS	-0.00NS	0.01NS	1.00**	-0.28**
	Скорость плавания	0.04NS	0.01NS	-0.14*	-0.15*	-0.28**	1.00*
Кумжа 1 N=84	Направление	-0.04NS	-0.10NS	0.16NS	-0.23*	1.00**	0.56**
	Скорость плавания	-0.18NS	0.11NS	-0.21NS	-0.63**	0.56**	1.00**

Значимость коэффициентов корреляции Spearman приведена в табл. 4.

У группы особей, не проявивших положительного реотаксиса, скорость плавания также отрицательно коррелировала с длительностью наблюдений, т.е. по мере наблюдений за этими рыбами их скорости плавания падали. Следует отметить, что для обеих групп лососей и группы кумжи с положительной реореакцией была характерна отрицательная связь скорости плавания со временем между наблюдениями (т.е. наивысшие расчетные скорости плавания были отмечены при минимальных значениях времени между наблюдениями местоположения рыб). У групп лососей и кумж с выраженной положительной реореакцией был одинаков характер связи скоростей плавания с некоторыми параметрами: отрицательный со временем между наблюдениями и положительный с направлением движения (т.е. при движении рыб против течения их скорость плавания относительно берега была выше, чем при движении вниз по течению). У лососей обеих групп выявлена достоверная отрицательная связь скоростей плавания и длительности наблюдений. Аналогичная зависимость была обнаружена у лосося р. Пенобскот (Power, McCleave 1980). По-видимому, в этом проявляется общая закономерность снижения скоростей плавания мигрирующих производителей анадромных рыб по мере их приближения к нерестилищам.

Интересно сравнить направление движения рыб различных групп в течение всего периода прослеживания. У лососей и кумжи первой группы в начальный период наблюдений немного преобладали перемещения против течения и остановки, к концу периода наблюдений отсутствовали перемещения вниз-вверх по течению, рыбы предпочитали находиться на определенных участках. У лососей второй группы в течение всего периода наблюдений перемещения вверх-вниз по течению и остановки были равновероятными.

Скорее всего, значительное разнообразие трасс движения половозрелых особей лосося, полученных от искусственного воспроизводства, является следствием неадаптированности механизмов ориентации вселяемых рыб к конкретным условиям водоема. Подтверждение этому положению можно найти в работе Power, McCleave, (1980), исследовавших трассы перемещений половозрелых атлантических лососей, вселенных на стадии смолтов на различных участках реки Пенобскот (Maine, USA). Движение этих рыб происходило не только по реке вверх, но часто перемежалось продолжительными остановками и сплыванием вниз по течению. Часть рыб не проявила положительного реотаксиса. Для схем движения указанных рыб была характерна такая же высокая степень разнообразия, как и для лососей, прослеженных нами в р. Кюмийоки. О высокой степени изменчивости миграционного поведения производителей лосося, полученных от искусственного воспроизводства, свидетельствует тот факт, что при прослеживании перемещений лососей в р. Пенобскот 20 меченных радиопередатчиками особей прошли через рыболовные плотины в верхний бьеф, а затем скатились вниз по течению через плотины, и лишь 4 особи не скатились, пройдя этот путь (Power, McCleave 1980). Таким образом, стереотипы поведения производителей лососевых, полученных от искусственного воспроизводства, характеризуются высокой степенью неустойчивости и большой долей вероятностного компонента. Следует отметить, что меченные нами производители кумжи имели значительно более устойчивый стереотип миграционного поведения, чем лососи. Это тем более удивительно, что в системе р. Кюмийоки при зарыблении смолтов лосося выпускали как в средней, так и в нижней зонах речной системы, а смолтов кумжи выпускали в эстуарии.

Для мигрирующих анадромных производителей природных мигрирующих популяций (of nature spawning populations) более свойственны устойчивые стереотипы миграционного поведения — направленное движение к нерестилищам с отсутствием блужданий (Hawkins, Smith 1986; Heggberget 1988). Существенные отличия в поведении производителей атлантических лососей, выросших от диких и смолтифицирующихся в эстуарии farmed особей, отмечены и норвежскими исследователями. Для производителей от искусственного и естественного воспроизводства было характерно одновременное появление вблизи эстуария нерестовой реки, но wild fishes заходили в реку раньше и уходили позже, чем рыбы от искусственного воспроизводства. Последние имели более высокий уровень двигательной активности, сильнее травмировались в реке, и 13.5 %

самок и 36.7 % самцов уходили из реки в море не отнерестившись. Из диких производителей в реке нерестились все самки и 96.2 % самцов (Johnson et al. 1990).

Полученные данные выявили интересные стороны миграционного поведения рыб, полученных от искусственного воспроизводства, выпущенных в виде молоди в верхней части эстуария реки. После нагула в море созревшие рыбы вернулись в верхнюю часть эстуария. При пересадке производителей этих рыб в верхний бьеф плотины, фактически на незнакомый для них участок реки, рыбы демонстрировали достаточно разнообразное поведение.

У лососей и кумжи по стереотипам поведения среди меченых рыб можно выделить три группы особей. Во-первых, рыбы, активно реагирующие на поток и стремящиеся двигаться вверх против течения до непреодолимой преграды. Часть этих рыб продолжала оставаться вблизи препятствия, одна особь после ската вновь поднялась к плотине. Во-вторых, особи, совершающие поисковые перемещения вверх и вниз по течению. В-третьих, рыбы, отрицательно реагирующие на течение и, как правило, скатывающиеся вниз по течению. У лососей и кумжи, активно мигрировавших против течения, варьирование скоростей плавания имело различный характер — у лосося доля высоких скоростей плавания была меньше, чем у кумжи.

Таким образом, стереотипы поведения производителей лососевых, полученных от искусственного воспроизводства, характеризуются высокой степенью неустойчивости и большой долей вероятностного компонента. Следует отметить, что меченные нами производители кумжи имели значительно более устойчивый стереотип миграционного поведения, чем лосося. Как уже указывалось, это тем более удивительно, что в системе р. Кюмийоки при зарыблении смолтов лосося выпускали как в средней, так и в нижней зонах речной системы, а смолтов кумжи выпускали в эстуарии.

Таким образом, анализ полученных и литературных данных показал, что значения скоростей плавания в период миграции у производителей (искусственное воспроизводство) отличаются от таковых у особей из естественных популяций лососевых. Схемы подъема рыб из естественных популяций более единообразны, чем полученные в наших наблюдениях. Скорее всего, значительное разнообразие трасс движения половозрелых лососей, полученных от искусственного воспроизводства, является следствием неадаптированности механизмов ориентации вселяемых рыб к конкретным условиям водоема.

Полученные данные, несомненно, важны для рыбохозяйственных целей и представляют интерес для оценки адаптационных возможностей лососей искусственного и естественного воспроизводства. При попытках реинтродукции лососевых в водоемы, где эти рыбы ранее обитали, первые две группы рыб могут создать ядро нерестовой популяции. Возможно, увеличение доли производителей, активно разыскивающих нерестилища, за счет массовых выпусков молоди конспецифичных лососевых в реки, где проводится реинтродукция.

ЛИТЕРАТУРА

- Gray R.H.**, Haynes J.M. Spawning migration of adult chinó salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) carrying external and internal radio transmitters // J. Fish. Res. Bd. Can. 1979. V.36, N 9. P. 1060-1064.
- Hawkins A.D.**, Smith G.W.. Radio-tracking observations on Atlantic salmon ascending the Aberdeen shire Dee. Dept. of Agriculture and Fisheries for Scotland, Marine Laboratory, Aberdeen. 1986. Scottish Fish. Res. Report. N 36. 24 p.
- Heggberget T.G.**, Hansen L.P., Neesje T.F.. Within-river spawning migration of adult Atlantic salmon (*Salmo salar*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1988. V. 45. P. 1691-1698.
- Johnson B.**, Johnson N., Hansen L.P. Does juvenile experience affect migration and spawning of adult Atlantic salmon // Behav. Ecol. Sociobiol. 1990. V. 26, N 4. P. 225--230.
- Mohus I.**, Holand B.. Fish telemetry manual. SINTEF Rep. 1983. N 48. Trondheim, Norway. 107 p.
- Power J.H.**, McCleave J.D. Riverine movements of hatchery-reared Atlantic salmon (*Salmo salar*) upon return as adults // Env. Biol. Fish. 1980. V. 5, N 1. P. 3-13.
- Saranchov S.I.** Application of biotelemetry techniques in fisheries investigations // Summary inform. Fisheries (ZNIITEIRH). N 1. Moscow. 1984. 76 p.
- Saranchov S.I.** 1984. Application biotelemetry in fisheries investigations. Summary information Fisheries. N 1. 76 pp. (In Russian).
- Saura A.** Fry and parr releases of Neva salmon and parr biology in the Vantaanjoki and Kymijoki rivers. Manuscript, 1989. 8 p.
- Saura A.**, Mikkola Y. 1990. Iohen ja meritaimenent palavittamines Vantaanjokeen ja Kymijokeen // Suomen kalatalous. N 56. P.49-56.
- Tukey J.W.** 1977. Exploratory Data Analysis. Reading, Mass: Addison-Wesley.

ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ ЛОСОСЕВЫХ РЫБ, ВЫРАЩИВАЕМЫХ НА ЖЕЙМЕНСКОМ РЫБОЗАВОДЕ

Д. Вирбискас, Н. Казлаускене, М.З. Восилине, Е. Лелиуна*, П. Стасиунайте, Д. Луксиене

Institute of Ecology, Akademijos 2, LT-2600, Vilnius, Lithuania, Tel: 370-2-796312,

E-mail: ekolfziol@aiva.lt; Fax: 370-2-729257

* Lithuanian State Pisciculture and Fishery Research Center, Juozapavičiaus 9, Vilnius, Lithuania,

e-mail: aegida3@centras.lt

РЕЗЮМЕ

Влияние условий окружающей среды на рост атлантического лосося (*Salmo salar*) и кумжи (*Salmo trutta trutta*), выращиваемых в рециркуляционной системе оценивалось на основании морфологических и физиологических показателей. Кроме того, производился гистологический анализ печени, и оценивались гематологические параметры.

Сравнение наших данных с параметрами рыб из естественной среды выявило различия по некоторым показателям: средняя масса тела, упитанность (почти вдвое), концентрация гемоглобина (до 26%) были выше у «заводской» молоди. Тем не менее, визуально наблюдаемые изменения печени, гистологические исследования, повышенный соматический индекс печени и ослабление иммунной системы (обнаруженные у 20-40% обследованных рыб) свидетельствуют о несовершенстве биотехнологических процессов, применяемых при выращивании рыб, и о дисбалансе в условиях окружающей среды (температура воды не была оптимальной), вызвавшем нарушения процессов метаболизма в организме рыб и усвоения ценных питательных веществ. Обнаруженные изменения позволили предположить, что выживаемость «заводской» молоди после выпуска будет низкой.

Полученные данные по естественным колебаниям температуры воды в реке послужили основой для выработки предложений по введению нового температурного режима на Жейменском рыбозаводе.

Ключевые слова: лососевые, рост, морфологические, физиологические параметры

ХАРАКТЕРИСТИКА, ВЫЖИВАЕМОСТЬ И ПРОГНОЗИРОВАНИЕ ЧИСЛЕННОСТИ ПРЕСНОВОДНОГО АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ РЕКИ ШУЯ (БАССЕЙН ОНЕЖСКОГО ОЗЕРА)

Р.В. Гайда, И.Л. Щуров, В.А. Широков

СевНИИРХ ПетрГУ, наб. Варкауса, 3, Петрозаводск, Россия

ВВЕДЕНИЕ

В связи с повсеместным уменьшением численности стад пресноводного лосося в реках Карелии остро стоит вопрос о способах рационального управления запасами лосося в реках, сохранивших в настоящее время достаточную численность. Одной из таких рек на территории Карелии является река Шуя (с притоком реки Сяпся), впадающая в Онежское озеро.

Изучение причин, определяющих численность будущего поколения, имеет важное практическое значение. Численность будущего поколения (генерации) атлантического лосося в первую очередь зависит от условий жизни на ранних стадиях развития и факторов внешних условий среды, особенно в первый год жизни в реке. (Азбелов 1960; Валетов 1999; Лишев, Римш 1961; Митанс 1980; Шустов 1983; Яковенко 1976).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Молодь лосося отлавливали электроловом. Обловы осуществлялись в период с осени 1999 по осень 2000 года на нерестово-выростных участках реки Шуи. Станции на НВУ выбирались таким образом, чтобы получить данные по плотности заселения молодью всего порога, а не только для характерных мест обитания. Всего было обработано 200 экз. разновозрастной молоди. Промеры и взвешивание проводилось на живом материале по стандартной методике (Правдин 1966), после чего молодь лосося отпускали обратно в реку. Плотность заселения молодью НВУ рассчитывали по методу Зиппина (Zippin 1956).

Динамика уловов

Шуйский лосось являлся самым многочисленным стадом в Онежском озере, дававшим до 75 % уловов по озеру (Костылев 1974; Рыжков, Костылев 1984). Уловы были стабильны до 1960 года, после чего постоянно снижались (Смирнов 1971). В 1993 промысел был прекращен, для контроля численности в 1994 году установлено рыбоучетное заграждение (РУЗ), численность нерестового стада оценена в 2000-2500 производителей (Валетов и др. 1995). Уловы шуйского лосося за ряд лет приведены на рис. 1.

Видно, что количество нерестовых мигрантов далеко не стабильно, и имеет тенденцию постоянного снижения. Причины этого хорошо известны и характерны для практически всех популяций атлантического лосося Северо-запада России. По нашим оценкам (Гайда и др. 2000) в реке изымается не менее 70-80 % производителей от числа только учтенных на РУЗе. Необходимо отметить, что в 2000 году на рыбоучетном заграждении было учтено самое низкое за всю историю количество производителей — всего 9 (!) экз. Это может являться следствием двух наиболее вероятных причин. Первая - крайне низкая численность молоди на основных порогах в 1994 году (Валетов и др. 1995). Именно эта генерация должна была сформировать основу нерестового стада 2000 года. Другая возможная причина — резко возросший неучтенный вылов нагульного лосося в акватории Онежского озера, достигавший в 1999 г. около 100 т.

Характеристика молоди

Вопросы выживаемости организмов имеют не только важное практическое значение, но представляют и теоретический интерес, так как связаны с вопросами динамики численности, разнокачественности онтогенеза и механизмами естественной регуляции численности. Нашей рабочей группой впервые получены данные по размерно-возрастной изменчивости молоди лосося младших возрастных групп ряда рек-притоков Онежского

озера (Шуя с притоками, Водла с притоками, Пяльма). В нашей работе существенное внимание уделялось вопросам изменчивости основных признаков молоди (размер, масса, возраст), так как от этого в последствии зависит ее выживаемость. Данные по молоди реки Шуя представлены в таблице.

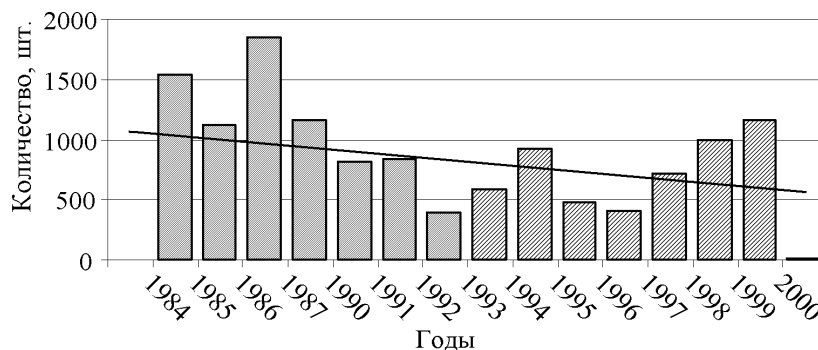


Рис. 1. Примечание: с 1994 количество производителей приводятся по данным работы РУЗ

Таблица.

Характеристика молоди основных порогов реки Шуя

1999					2000			
Виданы								
	AB, см	CV, %	Вес, г	CV, %	AB, см	CV, %	Вес, г	CV, %
0+	6,52±0,17	10	2,5±0,1	31	7,52±0,09	8	2,75±0,2	42
1+	11,43±0,58	7,35	12,75±1,0	22	11,06±0,8	21	11,44±2,67	66
Бесовец								
0+	6,78±0,48	10	2,86±0,3	29	8,02±0,12	3,5	3,5±0,34	24
1+	—	—	—	—	—	—	—	—
Нижний Бесовец								
0+	6,52±0,42	11	2,55±0,21	27	7,53±0,22	3,6	2,16±0,17	19
1+	11,2±1,36	14	12,21±1,93	35	—	—	—	—

Как видно из таблицы масса молоди характеризуется гораздо большим коэффициентом вариации (CV), чем размеры. Это характерно для лосося и из других рек (Казаков 1987; Лишев, Митанс 1974; Мельникова 1970; Студенов и др. 2000). Кроме того, молодь лосося 1999 года, по сравнению с молодь 2000 года характеризуется большими коэффициентами вариации признаков. Это объясняется крайне неблагоприятными речными гидрометеорологическими условиями 1999 года (очень низкий уровень воды и высокие летние температуры воды). Усиление вариабельности роста свидетельствует о том, что популяция находится в неблагоприятных условиях жизни (Лишев, Римш 1961), что должно сказаться на урожайности соответствующей генерации.

Анализ чешуи и размерно-весовых характеристик показал существенную задержку роста молоди всех возрастных групп, особенно сеголетков 1999 года. Замедленный рост отрицательно влияет на последующую выживаемость, особенно зимой (Кунжак 1998). По мнению некоторых авторов, ниже определенного размерного порога сеголетков атлантического лосося (70-72 мм длины по Смитту) значительно увеличивается смертность зимой (Muers et al. 1986). Примечательно, что двухлетки (1+) пробы 2000 года уступают по размерам двухлеткам 1999 года, вероятно, задержка роста в предыдущем году в значительной степени сказывается на весь последующий отрезок онтогенеза. По результатам осенних обловов контрольных станций мы рассчитали численность двухлеток (1+), что позволило оценить выживаемость от осенних сеголетков (0+) (рис. 2).

Наибольшая выживаемость молоди характерна для Виданского порога — около 25 %, что гораздо меньше, чем указывалось другими авторами для некоторых рек Прибалтики — 50 % за зиму (Митанс 1980), Сев. Приладожья — 60 % за зиму (Валетов 1999). Для других порогов выживаемость оказалась еще ниже: Бесовецкий порог — около 5 %, Нижнебесовецкий — около 10 %. Причину столь различающихся между собой данных необходимо, на наш взгляд, искать в характеристике самих порогов, как мест обитания молоди лосося. Виданский порог — наиболее глубокий из трех исследованных, вероятно, менее других подвержен зимнему замерзанию, и самый продолжительный (5,5 км), что дает молоди больше шансов на поиск оптимальных мест для зимовки, при недостатке которых (отсутствии валунов, крупной гальки и т.д.) мигрирует на ямы и плесы (Веселов, Шустов 1991), где становится добычей хищников (например, зимующего на ямах проходного шуйского налима). Кроме того, молодь атлантического лосося занимает в структуре ихтиоценоза далеко не ведущее положение (рис. 3).

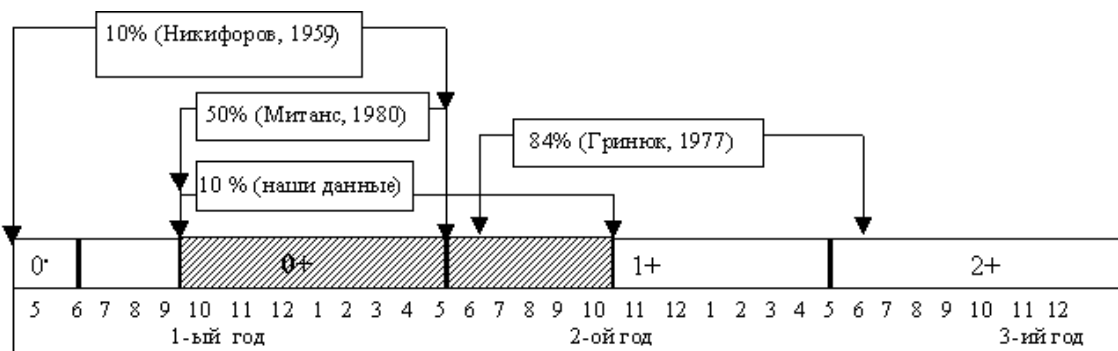


Рис. 2. Выживаемость атлантического лосося на различных этапах онтогенеза

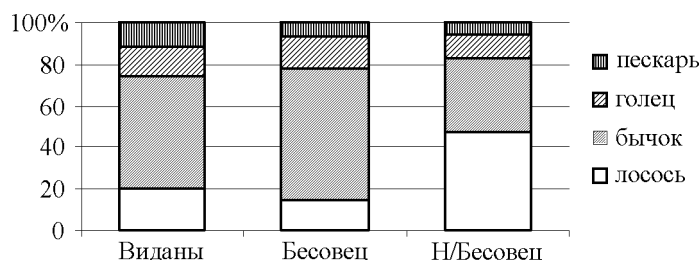


Рис. 3. Структура иктоценоза

Практически на всех порогах в пробах 1999 и 2000 годов по относительной и абсолютной численности лидирует бычок-подкаменщик. Особенно большая его численность на порогах была зафиксирована нами в 2000 году. Специальных исследований влияния на выживаемость молоди лосося других видов рыб нами не проводилось, однако существуют данные (Новоселов и др. 2000) о довольно значительной степени пищевого сходства (СП=82,2 %) молоди лосося и бычка-подкаменщика. Кроме того, во время зимовки молодь этих видов занимает сходные биотопы, что вполне может отразиться на выживаемости лосося за зиму, так как он предпочитает занимать укрытия под камнями в одиночку (Cunjak 1988). Таким образом, следует согласиться, что бычок-подкаменщик создает угрозу молоди атлантического лосося в речной период жизни (Студенов, Новоселов 2000).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ размерно-возрастной изменчивости молоди может служить хорошей характеристикой состояния популяции в реке, причем размеры молоди более показательно оценивают общее состояние. Вес молоди характеризуется большим варьированием и может служить для оценки только текущего состояния. При дальнейшем накоплении данных станет возможным оценка популяции с привлечением конкретных гидро-климатических данных и создание математической прогнозной модели.

По-видимому, если принять общий для всей реки процент выживших сеголетков около 10 %, то в целом эта цифра характерна для более северных популяций лосося. В рассмотренный нами отрезок онтогенеза не входит летний период. В это время смертность молоди может быть значительна, из-за перехода на экзогенное питание и повышенной конкуренции за территорию. С другой стороны, весенне-летний отрезок для перезимовавшей молоди характеризуется гораздо меньшим уровнем смертности, за весь годовой отрезок не более 15% (Гринюк 1977; Смирнов 1971). Таким образом, полученные нами значения смертности следует понимать фактически как смертность за период зимовки. Анализируя вариационный ряд размерной изменчивости годовиков (рис. 4) в 1999 и 2000 году следует отметить значительное повышение доли крупных особей в 2000 году по сравнению с 1999 годом.

Этот факт, по нашему мнению, подтверждает вывод о значительной элиминации неподготовленных к зимовке мелких сеголетков 1999 года, в результате чего выжили только крупные сеголетки, которые составили около 50 % крупных двухлеток 2000 года (12-14 см.). Аналогичная возрастная группа в 1999 году составила лишь около 12,5 %, и хорошо прослеживается модальная группа с размером порядка 11-11,5 см. Такая же ситуация хорошо описана для рек Прибалтики (Лишев, Римш 1961). Несмотря на то, что за период зимовки погибла большая часть сеголетков, в конечном итоге это не сильно отразится на общей репродуктивной функции всей популяции шуйского лосося. По нашим расчетам, выход взрослых рыб с

исследованных порогов составит не менее 15 экз. с 1 га НВУ. Тем не менее, этот показатель меньше обычных (Смирнов 1971), характерных для пресноводной популяции величин в среднем на 3-5 экз. с 1 га НВУ. В целом потери только из-за неблагоприятных климатических факторов составят в целом около 300-350 производителей. В целом, анализируя ситуацию, сложившуюся на реке Шуя, необходимо подчеркнуть следующее:

- В целом в настоящее время эффективный нерест происходит лишь на трех основных порогах. По нашим оценкам на Виданском пороге нерестится около 80 % всех заходящих в реку производителей. Оставшаяся часть нерестится на Бесовецком (около 10 %) и Нижнебесовецком (около 5 %). На оставшихся порогах: Киндасовском, Кутижемском, Юманишки, Толли нерестится лишь незначительная часть производителей, хотя они составляют довольно большую часть нерестово-вырастного фонда реки (Щуров и др. 2000). Хорошие плотности молоди отмечены нами в реке Сяпсе (2000 год), особенно на Кракульском пороге (около 50 экз/100 м²), однако из-за того, что Карелрыбвод периодически выпускает в Сяпсю немеченых двухлеток лосося на дорастивание с уверенностью определить происхождение молоди (заводская или дикая) не представляется возможным.

- Прекращение промыслового изъятия не привело к увеличению численности нерестового стада, фактически промысел в настоящий момент подменен браконьерским ловом, в относительных величинах он составляет около 80-90 %, в абсолютных — не менее 1500 производителей ежегодно.

- Благодаря сложной структуре стада нарушений в репродуктивной функции популяции пока не наблюдается. Коэффициент воспроизводства шуйского лосося довольно значителен и составляет около 1÷6, 1 ÷8, что значительно больше, чем для ряда северных популяций (Азбелев 1960), и приближается по этому показателю к лососю Прибалтийских рек (р. Салаца), где это соотношение составляет 1÷5, не считая изъятия морском промыслом (Митанс 1975). Причиной столь значительных величин, по нашему мнению, является комплекс благоприятных факторов и особенностей структуры стада, в частности: отсутствие естественных врагов в нагульный период (и в том числе и иностранный промысел). В реке Поной по данным Гринюка (1977), нерестовое стадо выедается морскими млекопитающими не менее чем на 15-20 %.

- Доминирование в нерестовом стаде самок (до 80 %), это в пересчете на одного производителя дает больший коэффициент воспроизводства. Существование озимой формы в популяции шуйского лосося не доказано.

- Отсутствие резкого перехода из пресной воды в соленую, вероятно обуславливает более плавную адаптацию к новому образу жизни, уже в течение первого лета смолты активно расселяются по всей акватории Онежского озера, и не задерживаются в эстуарии реки, как молодь атлантического лосося (семги). Отсюда, выживаемость за нагульный период, следовательно, и общая выживаемость и коэффициент воспроизводства пресноводного лосося должен быть намного выше, чем у морского. Известно, что зарыбление озера Веттерн (Швеция) двухгодовалыми покатниками пресноводного лосося дало возврат около 28-38 % (Смирнов 1979).

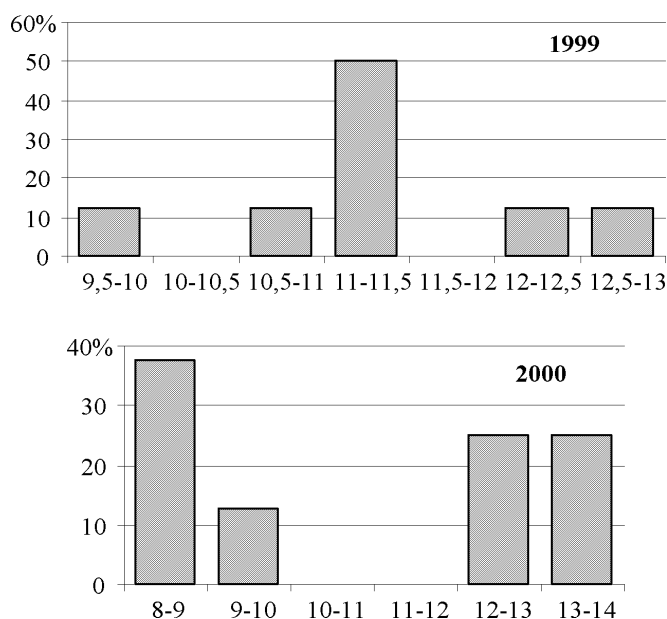


Рис. 4. Вариационный ряд размеров двухлеток шуйского лосося в 1999 и 2000 годах.

Примечание: По оси абсцисс — размеры молоди (АВ, см)
По оси ординат — процент в выборке.

Таким образом, выживаемость от “диких” смолтов пресноводного лосося должна быть еще выше. Тем не менее, большую роль в сохранении численности играет искусственное воспроизводство, но даже повышение объемов выпуска и качества молоди не в силах на сегодняшний момент улучшить ситуацию. Одна из основных причин этого – возросший бесконтрольный вылов неполовозрелого нагульного лосося в Онежском озере и нерестового в реке.

В общих чертах структура популяции шуйского лосося должна выглядеть следующим образом. Естественное воспроизводство обеспечивает не более 50 % общей численности стада, что составляет не более 800-1000 производителей. Эти данные основаны на результатах учета численности разновозрастной молоди. Если учесть, что нерестовое стадо на 50-60 % состоит из “заводской” рыбы, то нерестовое стадо в целом составит около 1500-2000 экз. (до 2500 в некоторые годы), что соответствует учтенному количеству производителей на РУЗе.

ВЫВОДЫ

1. Размерно-весовые признаки молоди пресноводного лосося варьируют в зависимости от условий, сложившихся в реке в первый-второй год жизни. Это можно оценить по достигнутым к осени показателям длины. Значительное варьирования признаков, особенно длины ($CV \geq 10\%$), может служить хорошим показателем того, что популяция находится под действием неблагоприятных факторов среды. Это необходимо учитывать в последующих расчетах численности будущей генерации.
2. Ежегодный учет численности и состояния молоди на основных порогах нерестовых рек может служить основой для прогнозирования численности будущей генерации, особенно в условиях значительного неконтролируемого изъятия производителей, и оценить примерную величину этого изъятия.
3. Важной составляющей прогнозирования численности является исследования выживаемости молоди, особенно в первый год жизни в реке. Именно в первый год закладывается численность будущей генерации, причем в пределах существующего количества нерестовых мигрантов количество производителей не определяет численность будущего поколения. Кроме этого необходимо продолжить работы по исследованию эффективности естественного нереста и выживаемости поклатников в озере, от этого зависит точность прогноза
4. Естественное воспроизводство пресноводного лосося в реке Шуя и остальных нерестовых притоках Онежского озера находится в депрессивном состоянии. В целях сохранения естественного фонда воспроизводства необходимы реальные рыбоохранные усилия и строительство нового рыбоводного завода, в противном случае под угрозой окажется и искусственное воспроизводство лосося, так как оно базируется на производителях, отловленных в реке.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Азбелев В.В. 1960. Материалы по биологии семги Кольского полуострова и ее выживаемости // Тр. ПИНРО. Вып. 12. С. 5-70.
- Валетов В.А. 1999. Лосось Ладожского озера (биология, воспроизводство). Петрозаводск. 90 с.
- Валетов В.А., Веденеев В.П., Михайленко В.Г., Щуров И.Л. 1995. Эффективность воспроизводства шуйского лосося // Тез. докл. междунар. конф. “Биологич. ресурсы Белого моря и вн. водоемов Евр. Севера”. Петрозаводск. С. 16-17.
- Гайда Р.В., Щуров И.Л., Широков В.А. 2000 К вопросу о методах прогнозирования нерестовой части популяции атлантического лосося на примере реки Шуи // Тез. докл. междунар. конф. “Атлантический лосось”. Петрозаводск. С. 16-17.
- Казаков Р.В. 1987. Сравнительная морфологическая характеристика смолтов кумжи (*Salmo trutta* L.) и семги (*Salmo salar* L.) из реки Пялицы (Белое море) // Сб. трудов ГосНИОРХ. Вып. 263. С. 68-79.
- Костылев Ю.В. 1984. Шуйский озерно-речной лосось как объект искусственного разведения // Биол. Основы рационального использования рыбных ресурсов Онежского озера и повышения его рыбопродуктивности. Вып. 216. Л., С. 41-48.
- Кунжак Р.А. 1998. Экология молоди атлантического лосося в зимний период // В кн.: Атлантический лосось. Спб. С. 181-194.
- Лишев М.Н., Римш Е.Я. 1961. Некоторые закономерности динамики численности балтийского лосося // Тр. НИИРХ СНХ Латв. ССР. N. 3. Рига. С. 1-103.
- Лишев М.Н., Митанс А.Р. 1974. Корреляционный и экологический анализ влияния разных факторов на рост пестряток балтийского лосося в реках // Рыбохоз. иссл. в басс. Балтийского моря. Вып. 10. Рига. С. 59-70.
- Мельникова М.Н. 1970. Некоторые особенности семги (*Salmo salar* L.) ряда рек бассейна Белого моря // Вопр. ихтиологии. Т. 10, Вып. 3 (62). С. 442-451.

- Митанс А.Р.** 1975. Эффективность естественного и искусственного воспроизводства балтийского лосося как результат особенностей его пресноводного периода жизни // Рыбохоз. иссл. в басс. Балтийского моря. Вып. 11. Рига. С. 110-152.
- Митанс А.Р.** 1980. О динамике численности балтийского лосося // В кн.: Лососевидные рыбы, Л. С. 106-111.
- Никифоров Н.Д.** 1959. Развитие, рост и выживаемость эмбрионов и молоди семги в естественных условиях // Изв. ВНИИОРХ. Т. 48. С. 65-79.
- Новоселов А.П., Студенова М.А., Студенов И.И.** 2000. Пищевые отношения рыб на НВУ реки Сотки в летний период 1997 года // Тез. докл. междунар. конф. "Атлантический лосось". Петрозаводск. С. 40-41.
- Правдин И.Ф.** 1966. Руководство по изучению рыб. М. 375 с.
- Рыжков Л.П., Костылев Ю.В.** 1984. Состояние запасов лосося в бассейне Онежского озера // Биол. Основы рационального использования рыбных ресурсов Онежского озера и повышения его рыбопродуктивности. Л. С. 36-40.
- Смирнов Ю.А.** 1971. Лосось Онежского озера. Л. 142 с.
- Смирнов Ю.А.** 1979. Пресноводный лосось. Л. 155 с.
- Студенов И.И., Новоселов А.П.** 2000. О роли бычка-подкаменщика (*Gottus gobio* Linnaeus, 1758) в экосистемах лососево-нерестовых рек Архангельской области // Тез. докл. междунар. конф. "Сохранение биологического разнообразия Фенноскандии". Петрозаводск. С. 90-91.
- Студенов И.И., Климов А.И., Антонов Л.Г., Студенова М.А.** 2000. Биологические характеристики пестряток семги (*Salmo salar* Linnaeus, 1758) на НВУ р. Мезенской пижмы в 1999 г. // Тез. докл. междунар. конф. "Атлантический лосось". Петрозаводск. С. 54.
- Шустов Ю.А.** 1983. Экология молоди атлантического лосося. Петрозаводск. 151 с.
- Щуров И.Л., Широков В.А., Гайда Р.В.** 2000. Условия воспроизводства атлантического лосося в реке Шуя (басс. Онежского озера) // Тез. докл. междунар. конф. "Сохранение биологического разнообразия Фенноскандии". Петрозаводск. С. 107-108.
- Яковенко М.Я.** 1976. Выживаемость атлантического лосося при естественном воспроизводстве // Тр. ВНИРО, Т. СХII. М. С. 43-45.
- Cunjak R.A.** 1988. Behavior and microhabitat of young Atlantic salmon (*Salmo salar*) during winter // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. V. 45 (12). P. 2156-2160.
- Myers R.A., Hutchings J.A., Gibson R.J.** 1986. Variation in male parr maturation within and among populations of Atlantic salmon, *Salmo salar* // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. V. 43. P. 1242-1248.
- Zippin C.** 1956 An evaluation of removal method of estimating animal populations // Biometrics. V. 12. P. 163-169.

СРАВНЕНИЕ РАННЕГО ОНТОГЕНЕЗА МЕЖДУ ЛОСОСЯМИ АТЛАНТИЧЕСКИХ (РОД *SALMO*) И ТИХООКЕАНСКИХ (РОД *ONCORHYNCHUS*) ВИДОВ

Ю.Н. Городилов, Е.Л. Мельникова

Биологический институт Санкт-Петербургского государственного университета

Резюме

Тщательное сопоставление стадий развития эмбрионально-личиночного периода между видами атлантических (род *Salmo*) и тихоокеанских (род *Oncorhynchus*) лососей показывает удивительную степень сходства в их осуществлении этого периода онтогенеза. Некоторые особенности в косвенном для зародышей процессе эпИБОЛИИ (обрастания желтка бластодермой) и в развитии таких второстепенных органов как плавники не приводят, по-видимому, к дивергенции по этим признакам. Создается впечатление, что консерватизм в реализации раннего онтогенеза разных видов и родов лежит в основе анатомо-морфологического консерватизма их взрослых форм, что проявляется в отсутствии надежных морфологических критериев для систематики лососевых рыб. По-видимому, видообразование последних происходит путем развития адаптивных комплексов в процессе освоения новых ареалов, а не за счет морфологической диверсификации. Обсуждается происхождение некоторых важных адаптаций, свойственных лососям рода *Oncorhynchus*, для иллюстрации подобного пути неморфологического видообразования.

ВВЕДЕНИЕ

Выполненное нами в достаточно давней уже работе тщательное сравнение эмбрионального и личиночного развития разных экологических и таксономических форм из 3-х хорошо обособленных видов лососей рода *Salmo* (*S. salar*, *S. trutta*, *S. gairdneri*¹) обнаружили почти полную тождественность процесса раннего онтогенеза всех этих форм: среди сотен рассмотренных признаков не было выявлено ни одного, который бы отличал их друг от друга (Городилов 1988)². Такой результат послужил основанием для вывода о тождественности программ развития видов в пределах одного рода. Можно было бы предположить, что морфологические и морфометрические различия внутри- и межвидового уровня возникают уже в постличиночном онтогенезе.

Поскольку в пределах одного рода не удалось выявить каких-либо различий в раннем онтогенетическом развитии разных видов ни по морфологическим признакам, ни по временным соотношениям в формировании признаков, то логически вытекает задача рассмотреть более удаленные по таксономическому статусу объекты. Очевидно, что следующей ступенью должно быть сопоставление на уровне родов, но в пределах одного семейства. Такая возможность появилась в связи с изучением и описанием нами раннего онтогенеза у пяти видов тихоокеанских лососей из рода *Oncorhynchus* (данные готовятся к публикации). Сопоставление раннего развития представителей двух родов лососевых рыб *Salmo* и *Oncorhynchus* оказалось возможным, потому что все данные были получены по единой методике, сопоставление велось на одних и тех же стадиях и в одинаковом временном масштабе.

Описание стадий развития видов рода *Salmo* представлено в ряде публикаций (Городилов 1988, 1998; Gorodilov 1996). Точно такие же описания раннего онтогенеза с использованием той же классификации этого периода, разделенного на серии стадий с обозначением каждой серии однотипных стадий подпериодом (в работе 1988 г. подпериоды обозначались еще периодами) с более подробной характеристикой примерно тех же стадий, что и у видов *Salmo*, были выполнены на пяти видах рода *Oncorhynchus* (*O. keta*, *O. gorbuscha*, *O. nerka*, *O. kisutch*, *O. masu*). Сопоставление этих описаний показало почти такую же стереотипность раннего онтогенеза всех видов этого рода, как это было показано нами раньше при сравнении развития видов рода *Salmo*. Небольшие внутривидовые различия между видами касались только некоторых провизорных и второстепенных органов.

¹ Недавно Международным Номенклатурным Комитетом по представлению американских систематиков (Smith, Stearly 1989) радужная форель *Salmo gairdneri* переклассифицирована в состав рода *Oncorhynchus* под названием *O. mikiss*.

² Некоторые отличия были выявлены только в онтогенезе радужной форели *S. gairdneri*, кстати, подтверждающие ее большую таксономическую близость к роду *Oncorhynchus*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Икру для исследования тихоокеанских лососей собирали в разных районах Сахалина и Камчатки и всегда доставляли сразу после оплодотворения икры в термоизолированных ящиках с охлаждением обычно за 1-2 суток от места сбора икры до лабораторных инкубаторов в Биологическом институте Санкт-Петербургского государственного университета в Старом Петергофе. Описание одной из моделей инкубатора приведено в нашей работе (Gorodilov 1996). Раньше в этих же инкубаторах были проведены все наблюдения за эмбрионально-личиночным развитием видов рода *Salmo*.

Сравнение морфологических стадий при развитии разных таксономических групп производили установлением степени сходства ведущего признака, по которому обозначается та или иная стадия, а также комплекса сопутствующих ему признаков. Измерения продолжительности развития выражали в тау-сомитах. Тау-сомит, или τ_s - время формирования одной пары сомитов в течение равномерного сомитогенеза.

Последний включает в себя у разных видов лососевых образование не менее 60-64 пар сомитов (считая с 1-й пары) с затратой одинакового времени (τ_s) (Городилов 1988, 1990). После вылупления личинок наблюдали при тех же условиях до полного рассасывания желтка. Относительную длительность стадий в эквивалентах τ_s рассчитывали как частное от деления τ_n/τ_s , где τ_n — время развития оцениваемых стадий. Относительно других деталей методических условий мы отсылаем к более ранним работам (Городилов 1988; Gorodilov 1996).

РЕЗУЛЬТАТЫ

1. СКОРОСТЬ СОМИТОГЕНЕЗА У РАЗНЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДОВ *SALMO* И *ONCORHYNCHUS*

Благодаря очень строгой ритмичности процесса сомитогенеза и его большой протяженности, включающей до 60-64 равновеликих по времени морфогенетических акций, удастся определить интервал τ_s с очень большой точностью. Выяснилось, что зависимость τ_s от температуры, а в более широком плане и всего эмбриогенеза, хорошо описывается уравнением квадратичной параболы (Городилов 1992). Для всех рассматриваемых видов были определены параметры данной формулы (для видов *Salmo* см.: Городилов 1992; для видов *Oncorhynchus* неопубл.). Благодаря этой формуле можно получить значения τ_s для каждого вида не только в пределах допустимых для зародышей температур, но и за пределами таковых, имеющих только теоретическое значение.

Мы решили сравнить скорости развития разных видов лососей по величине τ_s . Поскольку наклон графиков параболы для разных видов неодинаков, то такое сравнение лучше провести для нескольких температур. В табл. 1 приведены данные для трех разных температур: низкой (0.8°С), средней (6.0°С) и высокой (10.0°С). Мы приняли наибольшие значения τ_s для каждой температуры за 1, рассчитав какую долю по отношению к этому максимуму составляют соответствующие значения τ_s для каждого вида. Суммировав относительные доли τ_s для каждой температуры и затем разделив сумму на 3, мы получаем (третья строчка снизу в табл. 1) среднее значение долей τ_s для всех температур, которое является как бы показателем усредненного значения скорости эмбриогенеза для каждого вида. По этим данным видно, что нерка является видом, у которого наиболее медленно развивающиеся зародыши. Если принять продолжительность τ_s нерки за 100 % (предпоследняя строка в табл. 1), то усредненная продолжительность этого же интервала у всех остальных видов составляет от 76.5 до 98.4 %. Взяв в расчет, что длительность развития (τ_s) находится в обратной пропорциональной зависимости со скоростью развития (V), т.е. $V = 1/\tau_s \cdot 100$ %, и принимая скорость развития зародышей нерки за 1, мы можем оценить насколько быстрее нерки развиваются все другие сравниваемые виды. Атлантический лосось имеет более высокий показатель скорости развития, чем нерка, всего на 0.016 (1.6 %), а горбуша и кета на 7.8-8.0 %. Кижуч, сима и радужная форель развиваются быстрее нерки на 20-30 %.

2. ПОДПЕРИОДЫ ДРОБЛЕНИЯ, БЛАСТУЛЫ И ГАСТРУЛЫ

Имеются внутривидовые различия в размерах и в окраске икринок у тихоокеанских лососей, по которым можно приблизительно судить об их видовой принадлежности. Так, икринки у чавычи и кеты наиболее крупные по размерам, а у нерки и сима наиболее ярко окрашены в оранжевый цвет. В этом отношении икринки атлантических лососей рода *Salmo* не имеют даже такой видоспецифичности. Что же касается процессов развития, то все они, за исключением отмеченных выше различий в скорости развития, протекают совершенно одинаково у всех видов сравниваемых родов (кроме отмеченных раньше различий для радужной форели, см. Городилов 1988). Относительная продолжительность развития от осеменения до начала

гастрюляции у двух видов рода *Salmo* (атлантический лосось и кумжа) и у пяти исследованных видов рода *Oncorhynchus* составляет 34-36 эквивалентов τ_s , причем общая продолжительность подпериодов оплодотворения и дробления составляет, по-видимому, 12 (Городилов 1988), а продолжительность подпериода бластуляции 22-24 τ_s . Относительная продолжительность подпериода гастрюляции, заканчивающегося перед началом сомитогенеза, одинакова у всех сравниваемых видов и составляет примерно $20 \pm 1 \tau_s$.

Таблица 1.
Значения τ_s в мин (в числителе) и доля этих значений (в знаменателе) от максимальной величины τ_s при трех температурах для разных видов родов *Salmo* и *Oncorhynchus* с оценкой относительной скорости развития зародышей каждого вида

Температура, °C	Название видов						
	Горбуша	Кета	Кижуч	Нерка	Сима	Атл. лосось	Радужная форель
0.8	$\frac{1016}{0.904}$	$\frac{1005}{0.894}$	$\frac{893}{0.794}$	$\frac{1124}{1.000}$	$\frac{724}{0.644}$	$\frac{1050}{0.934}$	$\frac{825}{0.734}$
6.0	$\frac{370}{0.932}$	$\frac{369}{0.930}$	$\frac{340}{0.856}$	$\frac{394}{0.992}$	$\frac{326}{0.821}$	$\frac{397}{1.000}$	$\frac{307}{0.773}$
10.0	$\frac{201}{0.931}$	$\frac{202}{0.935}$	$\frac{183}{0.847}$	$\frac{214}{0.991}$	$\frac{191}{0.884}$	$\frac{216}{1.000}$	$\frac{167}{0.773}$
Среднее значение долей τ_s , сумма $\Sigma/3$	0.922	0.920	0.832	0.994	0.783	0.978	0.760
Значение τ_s , выраженное в % длительности	92.8	92.6	83.7	100	78.8	98.4	76.5
Скорость развития, $V=100/\tau_s\%$	1.078	1.080	1.195	1.000	1.269	1.016	1.307

3. ПОДПЕРИОД СОМИТОГЕНЕЗА

В течение этого подпериода происходит закладка и частичное развитие почти всех основных органов и функциональных систем. Начало закладок, как и некоторые моменты их последующего морфогенеза, удобно соотнести с числом сомитов, и наличие этого показателя позволяет сопоставить эти ключевые моменты в развитии разных органов между разными видами. Выяснилось, что у зародышей всех видов обоих сравниваемых родов появление закладок одинаковых органов или сходные морфологические преобразования всегда сочетаются с одним и тем же числом сомитов. Об этом списке признаков, появляющихся в течение сомитогенеза, можно справиться в более ранних наших работах (Городилов 1988, 1998). Каких-либо морфологических особенностей или гетерохроний развития представленного набора признаков установить не удалось: развитие всех видов происходит как бы по одной и той же программе, настолько постоянными оказываются не только комплексы признаков, но и последовательность их развития. Сходным оказывается и общий возраст зародышей, выраженный в τ_s , для стадий с одинаковым количеством сомитов. Однако имеются две особенности в развитии зародышей в течение этого подпериода, по которым можно различить хотя бы часть видов рода *Oncorhynchus* от видов рода *Salmo*.

Первой особенностью здесь оказались данные, связанные с процессом эпиболии или обрастания желточного мешка слоем бластодермы. Этот процесс начинается в конце бластуляции-начале гастрюляции после того как образуется зародышевое кольцо по краю бластодиска, которое постепенно распространяется от анимального полюса к вегетативному и тянет за собой клеточный слой бластодермы. Поскольку у лососевых процесс эпиболии обычно совпадает с сомитогенезом зародышей, то разные стадии эпиболии удобнее всего идентифицировать по числу пар сомитов. В табл. 2 мы приводим данные о стадиях развития собственно зародыша, выраженным числом сомитов, соотнесенным со стадией завершения процесса эпиболии у всех видов *Oncorhynchus* и некоторых представителей рода *Salmo*.

Таблица 2.

Количество сомитов у зародышей разных видов и популяций лососевых рыб из родов *Salmo* и *Oncorhynchus* к стадии завершения процесса эпиморфоза

Вид	Диаметр икринок, мм	Стадия 100%-й эпиморфоза (по числу пар сомитов)
Нерка <i>O. nerka</i>	5.6-6.5	25-27
Кижуч <i>O. kisutch</i>	5.8-7.5	27-30
Чавыча <i>O. tshawytscha</i>	7.0-9.0	60-62
Сима <i>O. masu</i>	6.1-8.0	60-62
Горбуша <i>O. gorbuscha</i>	5.6-7.9	56-58
Кета <i>O. keta</i> (Сахалин)	6.7-8.0	56-58
(Камчатка)	7.0-8.0	42-44
Атлантический лосось <i>S. salar</i> (река Нева)	6.7-7.1	27-30
<i>S. salar</i> (река Кола)	5.0-6.0	17-20
Озерный лосось <i>S. salar lacustris</i> (Ладожское озеро)	6.2-7.9	17-20
Кумжа озерная <i>S. trutta lacustris</i> (Ладожское озеро)	5.0-6.0	17-20
Каспийский лосось <i>S. trutta caspius</i>		25-27

Хотя некоторыми авторами отмечается, что стадия, на которой завершается процесс эпиморфоза, у зародышей из одной популяции или даже от одной самки зависит от диаметра желточного мешка (Коровина 1978; Игнатьева 1979; Городилов 1982), но обычное варьирование в пределах одной популяции достигает здесь величины всего нескольких сомитов. В то же время из данных таблицы ясно, что виды из рода *Oncorhynchus* по этому признаку разделяются на две четко обособленные группы: в одной находятся кижуч и нерка, у которых эпиморфоз завершается на стадиях 25-30 пар сомитов, а в другой чавыча, сима, горбуша и сахалинская кета, у которых окончание эпиморфоза приходится на стадии 56-62 пар. С другой стороны, различия наблюдаются и на внутривидовом уровне между сахалинской и камчатской кетой, а также внутри вида *Salmo salar* между балтийской и кольской популяциями, где различия в стадиях зародыша в конце эпиморфоза достигают 10-15 пар сомитов.

Другим существенным признаком, который отличает уже все виды рода *Oncorhynchus* от видов рода *Salmo*, являются максимальные числа пар сомитов, которые образуются в течение сомитогенеза у тех и других видов. В табл. 3 можно видеть, что у атлантических лососей (т.е. у *S. salar* и *S. trutta*) максимальное число сомитов 65-68 и никогда их не образуется 70 или больше.

Таблица 3.

Максимальное число пар сомитов, образующихся в процессе сомитогенеза у разных видов рыб из родов *Salmo* и *Oncorhynchus*

Вид	Максимальное число пар сомитов	В том числе	
		туловищных	хвостовых
Атлантический лосось <i>Salmo salar</i>	66-68	35-36	30-32
Кумжа <i>Salmo trutta</i>	65-67	35-37	28-30
Сима <i>Oncorhynchus masu</i>	71-73	38-40	32-35
Нерка <i>O. nerka</i>	71-74	39-40	32-35
Кижуч <i>O. kisutch</i>	72-73	40-41	31-33
Кета <i>O. keta</i>	74-76	39-41	32-36
Горбуша <i>O. gorbuscha</i>	75-77	42-44	32-35

В то же время у всех тихоокеанских лососей сомитогенез завершается образованием не менее 70 пар сомитов и в результате у них образуется этих структурных единиц минимум на 3-6 и максимум на 7-9 больше, чем у атлантических. Интересно, что у тихоокеанских лососей анус, относительно положения которого сомиты делятся на туловищные и хвостовые, сдвинут более каудально по сравнению с его положением у атлантических лососей, особенно у горбуши, хотя пропорции тела, по-видимому, сохраняются за счет увеличения числа хвостовых сомитов. Заметим, что часть хвостовых сомитов затем редуцируется и конечное число метамеров (сегментов, позвонков и пр.) меньше числа образуемых сомитов.

4. ПОДПЕРИОД ВАСКУЛЯРИЗАЦИИ ЖЕЛТОЧНОГО МЕШКА

В конце периода сомитогенеза происходит образование желточной вены, которая затем формирует на поверхности желточного мешка мощную капиллярную сеть. Наряду с этим в глазных бокалах начинается синтез меланина, гранулы которого постепенно появляются сначала по краям бокалов, а затем распространяются по их сфере. Приведем характеристику основных признаков, отмеченных в период васкуляризации у лососей двух сравниваемых родов (табл. 4).

Весь подпериод васкуляризации желтка длится около 60 τ_s . В табл. 4 мы приводим описание лишь части внешних признаков, которые развиваются сходным образом у всех видов, в то же время стремясь указать по возможности все различия, которые нам удалось выявить. В основном эти различия касаются второстепенных признаков и процессов, которые не играют существенной роли для развития зародыша, таких, например, как различия в скорости освобождения головы от желтка. Более существенной для онтогенеза можно считать задержку закладки плавников Д и А, поскольку эти плавники у лососей из рода *Salmo* начинают формироваться в этом подпериоде, тогда как у видов рода *Oncorhynchus* этот момент сдвинут на следующий подпериод.

5. ПОДПЕРИОД ОБРАЗОВАНИЯ ЛУЧЕЙ-ЛЕПИДОТРИХИЙ В ХВОСТОВОМ ПЛАВНИКЕ

Вскоре после образования скопления мезенхимных клеток в хвостовом плавнике, здесь начинают формироваться лучи-лепидотрихии, которые закладываются по одному с интервалом примерно равным 7 τ_s . Веер из 21-22 лучей образуется к концу подпериода. Весь этот подпериод является достаточно протяженным, продолжаясь около 150-160 τ_s . Его начало у тихоокеанских лососей можно идентифицировать по закладке сначала анального, а затем дорзального плавников, в то время как у атлантических лососей закладка этих же плавников происходит одновременно и раньше на 10-15 τ_s . В табл. 5 мы приводим данные по возрасту закладки не только этих двух непарных плавников, но и обоих парных, для того, чтобы наглядно сопоставить сходства и различия в развитии этих органов у всех сравниваемых видов.

Из табл. 5 мы видим, что закладки всех 4-х типов плавников у обоих видов рода *Salmo* происходят на одних и тех же стадиях. У всех видов рода *Oncorhynchus* оба парных плавника закладываются на той же или практически на той же стадии. Последующее после закладки А, Д и брюшных плавников развитие зародышей у тихоокеанских и атлантических лососей в основном совпадает. Расхождения начинаются перед началом вылупления и они не связаны с морфологическими структурами, а скорее с различиями в функциональном состоянии зародышей двух родов. Эти различия проявляются в различном отношении атлантических и тихоокеанских лососей к температуре инкубации перед вылуплением и в процессе вылупления зародышей из оболочек. Оказалось, что на поздних стадиях эмбриогенеза зародыши тихоокеанских лососей способны замедлять развитие при высоких температурах. Это явление было обнаружено нами при измерениях возраста зародышей в относительных единицах во время периода вылупления. Достаточно известно, что начало вылупления зародышей не приурочено к определенной морфологической стадии и может сдвигаться на другие стадии в зависимости от разных факторов и особенно от температуры. У атлантических лососей, как и у многих других рыб, повышение температуры сдвигает вылупление зародышей на более ранние стадии, т.е. стимулирует этот процесс (табл. 6).

Оказалось, что у тихоокеанских лососей высокая температура не только не стимулирует процесс вылупления зародышей, но даже замедляет его начало, причем в тем большей степени, чем выше температура. Наиболее ярко это замедление проявляется у горбуши. Приведем табл. 7 относительной продолжительности развития горбуши от оплодотворения до начала, середины и конца периода вылупления.

Очевидно, что чем выше температура в инкубаторе, тем в более позднем возрасте происходит вылупление: минимальный возраст массового вылупления у горбуши 330 τ_s (1°), максимальный 600 τ_s (14.4°).

Таблица 4.

Возраст и характеристика стадий развития зародышей рыб из родов *Salmo* и *Oncorhynchus*
в подпериоде васкуляризации желточного мешка

Стадия	Возраст, τ_s	Основные события на данной стадии
1/5-1/7 васкуляризации желточного мешка (ВЖМ)	124-127	Начинается образование слоя меланиновых зерен по верхнему краю глазных пузырей. У <i>Salmo</i> устанавливается максимальное (67-68) число сомитов (сегментов), у <i>Oncorhynchus</i> такое же число не является окончательным. По 4 жаберных щели образованы с каждой стороны головы. Голова зародыша остается прикрепленной к желточному мешку от уровня глаз. Кровообращение по каудальной артерии достигает 14-15 хвостовых сегментов.
1/4-1/3 ВЖМ	134-137	Общее число сегментов у видов <i>Oncorhynchus</i> достигает 72-74, у кеты и горбуши 75-76. Меланиновая пигментация видна по всей окружности глазных бокалов и начинает распространяться по направлению к линзам. Голова начинает освобождаться от связи с желтком до уровня верхней (кета, горбуша, нерка) или нижней (кижуч, сима и виды <i>Salmo</i>) губ, хотя рот остается закрыт мембраной. Кровообращение по каудальной артерии достигает 18-20 хвостовых сегментов.
2/5-1/2 ВЖМ	142-145	Каудальный конец хорды делает изгиб вверх. Церебральная артерия достигает уровня обонятельных органов, а каудальная 23-25 хвостовых сегментов. В эритроблестах появляется Hb, что проявляется в приобретении кровью розового оттенка.
1/2-3/4 ВЖМ	154-156	У зародышей всех видов происходит закладка полукружных каналов в слуховых пузырьках. Нижняя губа освобождается от желтка и голова становится свободной. Воронка рта становится открытой. Начинают функционировать два жаберных и передние сегментные сосуды.
4/5-6/7 ВЖМ	165-170	Пигментированность глаз становится настолько интенсивной, что черные глаза хорошо видны через оболочку. В плавниковой складке в зонах будущих дорзального (Д), анального (А) и каудального плавников появляются скопления мезенхимных клеток. Кровообращение осуществляется через 3 жаберных дуги и большую часть сегментных сосудов.
Завершение ВЖМ	178-180	Желточная вена стабилизируется в виде небольшой петли как раз под рылом зародыша. У видов рода <i>Salmo</i> (но не у видов <i>Oncorhynchus</i>) в миотомах в области будущих А и Д образуются мускульные почки – начинается развитие этих плавников. Кровь циркулирует через 4 жаберных дуги и через все сегментные сосуды. Округлые эмбриональные эритробласты сменяются дефинитивными эритроблестами, имеющими овальную форму.

Таблица 5.

Относительная продолжительность развития различных типов плавников у разных видов из родов *Salmo* и *Oncorhynchus*

Вид	Относительное время развития (в единицах τ_s) от оплодотворения до начала закладки плавников:			
	грудных	анального	дорзального	брюшных
Атлантический лосось <i>Salmo salar</i>	111-113	177-180	177-180	212-215
Кумжа <i>Salmo trutta</i>	111-113	177-180	177-180	212-215
Кета <i>Oncorhynchus keta</i>	115-120	190-192	195-200	212-215
Горбуша <i>O. gorbuscha</i>	113-115	190-192	195-200	212-215
Нерка <i>O. nerka</i>	113-115	190-192	205-207	212-215
Кижуч <i>O. kisutch</i>	113-115	190-192	195-200	212-215
Сима <i>O. masu</i>	113-115	190-192	195-200	212-215

Таблица 6.

Возраст зародышей атлантического лосося *Salmo salar* (в τ_s) в процессе вылупления при разных температурах инкубации

Ход вылупления из оболочек	Температура в период инкубации					
	1.0	2.7	4.8	7.0	8.0	10.0
Начало (5 %)	315	305	285	285	281	278
Массовое (50 %)	320	314	300	300	290	285
Завершение (95 %)	330	318	320	313	305	300

Таблица 7.

Возраст зародышей горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (в τ_s) в процессе вылупления при разных температурах инкубации

Ход вылупления из оболочек	Температура в период инкубации							
	1.0	2.6	4.8	6.0	9.0	9.8	11.0	14.4
Начало (5%)	316	325	328	355	400	410	445	490
Массовое (50%)	330	340	345	395	460	435	460	600
Завершение (95%)	345	-	375	430	—	—	480	—

6. ПОДПЕРИОД ОФОРМЛЕНИЯ НЕПАРНЫХ И ПАРНЫХ ПЛАВНИКОВ

В этот подпериод мы включили все развитие после образования полного веера из лучей-лепидотрихий в хвостовом плавнике (340-360 τ_s) до окончательного рассасывания желточного мешка. У атлантического лосося раньше мы выделяли подпериод свободных эмбрионов (от 340 до 450 τ_s) и личиночный период развития (от 450 до 600 τ_s) (Городилов 1998). Теперь мы решили упростить классификацию этой части онтогенеза, выделив процесс оформления плавников как один из подпериодов в составе всего эмбрионально-личиночного периода.

В этом подпериоде наиболее заметные морфологические процессы связаны с преобразованиями плавниковой складки вокруг тела и выделением из ее состава Д, А а также жирового (Ж) плавника. Все эти процессы происходят достаточно одинаково и в сходной последовательности. Различие между видами *Salmo* и *Oncorhynchus* заключается в основном лишь в том, что у первых они проходят в более раннем возрасте, чем у вторых. Различия также наблюдаются в процессах пигментации покровов тела и заключаются они в том, что в разном возрасте и в разных частях тела могут преобладать пестряточная (меланофоры), серебристая (иридофоры) или золотистая (ксантофиллы) окраски.

Таблица 8.
Возраст и характеристика стадий развития зародышей и личинок рыб из родов *Salmo* и *Oncorhynchus* в подпериоде оформления непарных и парных плавников

Стадия	Основные события на данной стадии	Возраст, τ_s
Закладка лепидотрихий в парных плавниках	Плавниковая складка (ПС) перед Д в значительной мере редуцируется. В процессе резорбции также находится ПС, расположенная между Д и хвостовым плавником. Лепидотрихии в последнем начинают делиться на сегменты благодаря развитию в них расчленяющих образований (члеников). Salmo : Развивается 1-й ряд члеников, делящие хвостовые лучи-лепидотрихии на две части: проксимальную и дистальную. Длина тела (l_s) свободных зародышей 21-22 мм. Oncorhynchus : В хвостовых лепидотрихиях также развивается 1-й ряд члеников. Длина тела (l_o) свободных зародышей горбуши, нерки, кижуча, симы 22-25 мм. Длина тела зародышей кеты (l_k) 26-27 мм.	360-380 380-400
Полная редукция ПС между Д и Ж плавниками	Происходит полная резорбция впереди Д и несколько позже между Д и Ж. Оформился передний край Ж, а в тыльной части Ж образовался прямоугольный уступ. Salmo : Меланофоры густо, но равномерно покрывают всю поверхность эмбрионов. На лучах хвостового плавника образуется три ряда члеников. $l_s = 23-24$ мм. Oncorhynchus : Начинается процесс серебрения жаберных крышек и части брюшной поверхности тела благодаря отложениям пигмента гуанина; остальное тело покрыто равномерно меланофорами. На лучах хвостового плавника образуется 2 ряда члеников. $l_o = 23-25$ мм; $l_k = 28-29$ мм.	420-430 430-450
Отделение А от вентрально-каудальной части ПС	В природе личинки покидают гнезда в речном дне. А, а также Ж полностью обособились от остатков ПС. Salmo : Меланофоры на боковых поверхностях тела образуют несколько сгущений – начало развития пестряточной окраски “ragg”. На лучах хвостового плавника образуется 4-й ряд члеников. По 1 ряду члеников образуется на лучах Д и А. $l_s = 25-27$ мм. Oncorhynchus : Серебрение брюшной части тела, связанной с желточным мешком. Лучи хвостового плавника разделяются 3-мя рядами члеников, а в Д и А образуется 1-й ряд только у кеты. $l_o = 25-26$ мм; $l_k = 29-31$ мм.	450-470 480-500
Завершение формирования плавников	Salmo : Развитие пестряточной окраски по всей поверхности тела. 5-й ряд члеников формируется на лучах хвостового плавника, 2-й на лучах Д и А, 1-й на лучах парных плавников. Остаток желтка составляет 7-10 %. $l_s = 27-28$ мм. Oncorhynchus : Вся нижняя часть тела остается серебристой, а в верхней, густо покрытой меланофорами, начинают формироваться несколько сгущений пигментных клеток. У кеты количество члеников во всех плавниковых лучах, как у видов <i>Salmo</i> , у остальных видов обычно на один ряд меньше. Внешний желток у горбуши, кижуча и нерки практически рассасывается, а у симы и кеты сохраняется только небольшой незамкнутый стенками брюшины остаток. $l_o = 28-31$ мм; $l_k = 35-37$ мм.	520-540 600-620

ОБСУЖДЕНИЕ

В данном исследовании произведено детальное сравнение раннего развития рыб семейства лососевых, принадлежащих к двум родам *Salmo* и *Oncorhynchus*. Предварительное исследование подобного плана было произведено только на видах рода *Salmo*, когда один из авторов (Городилов 1988) сравнивал эмбриональное и личиночное развитие разных экологических и таксономических форм атлантического лосося *S. salar*, кумжи

S. trutta, а также относимой в тот период к этому же роду радужной форели *S. gairdneri*. В развитии первых двух видов была обнаружена полная тождественность в процессах раннего онтогенеза, причем ни одного признака, который бы их отличал друг от друга в этот период онтогенеза, не было обнаружено. Что касается радужной форели, то в ее развитии был выявлен единственный существенный признак таксономического ранга, который отличал ее от других видов в этом роде, — общее число сомитов, формировавшихся в процессе сомитогенеза, у зародышей радужной форели было на 3-6 пар больше, чем у кумжи и атлантического лосося. Этот признак сближал радужную форель больше с тихоокеанскими *Oncorhynchus*, чем с атлантическими *Salmo* (Городилов 1988). С учетом всего этого представляло интерес сравнить периоды ранних онтогенезов у разных видов из двух этих родов. Наши исследования по описанию раннего онтогенеза у пяти видов лососей из рода *Oncorhynchus* предоставили такую возможность.

В результате тщательного сопоставления стадии за стадией всего эмбрионального и личиночного развития двух видов из рода *Salmo* и пяти видов из рода *Oncorhynchus* мы приходим к выводу о необычайно высоком уровне сходства как по отдельным признакам и комплексам признаков для каждой из стадий, так и по пропорциям времени, необходимого для образования большинства сопоставляемых признаков. Этот вывод основывается на описании и сравнении не менее 40 стадий, не считая значительного количества промежуточных стадий, описание которых специально не производили, но прослеживали в процессе развития. Можно говорить о типажности серий стадий развития и целых комплексов морфологических и функциональных признаков на этих стадиях, об их стабильности в хронологической очередности и в относительных пропорциях между собой, и это наблюдается почти на всем протяжении эмбрионально-личиночного развития. В то же время некоторые различия между этими родами были выявлены.

В первую очередь здесь нужно отметить различия между родами по максимальному числу пар сомитов, которые образуются в результате сомитогенеза. Эти данные сведены в табл. 3. Здесь можно видеть, что у зародышей атлантических лососей количество этих метамеров образуется меньше, чем у разных видов тихоокеанских лососей на величину от 3-6 до 7-9. Именно этот признак сближает радужную форель с лососями из рода *Oncorhynchus* и данный факт может стать еще одним аргументом в пользу включения форели в этот род. Другой признак, связанный с разным числом сомитов у тех и других видов, касается увеличения числа туловищных сегментов за счет сдвига положения ануса у зародышей *Oncorhynchus* в каудальную часть тела в основном на 3-5, а у горбуши даже на 6-8 сегментов. Интересно, что у тихоокеанских видов увеличивается также число хвостовых сегментов, но этот признак не является стабильным, поскольку несколько наиболее каудальных сегментов позднее деградируют.

Довольно интересными оказались также данные, связанные с процессом эпиболии или обрастания желточного мешка слоем бластодермы. Сам процесс обрастания в значительной мере протекает автономно и, по-видимому, не коррелирован с процессами формирования собственно зародыша. Продолжительность и окончание процесса эпиболии зависят от размеров желточного мешка и не являются однозначными у особей даже из одной популяции, но варьирование здесь обычно не превышает 3-5 сомитов. В то же время даже в пределах вида стадия, на которой может находиться собственно зародыш на момент окончания процесса эпиболии, оказывается настолько различающейся, что объяснение этих расхождений только размерами икринок было бы явным упрощением. Различия между сахалинской и камчатской популяциями кеты, а также внутри вида *Salmo salar* между балтийской и кольской популяциями в конце эпиболии достигают 10-15 пар сомитов (табл. 2). Еще большие различия по этому признаку достигаются между разными видами рода *Oncorhynchus*. В этом роде четко выделились две группы видов. В одной группе находятся кижуч и нерка, у которых эпиболия завершается на стадиях 25-30 пар сомитов, а в другой — чавыча, сима, горбуша и сахалинская кета, у которых этот процесс завершается на стадиях 56-62 пар.

Некоторые авторы использовали различия в стадиях зародышей родственных видов, на которых заканчивался процесс эпиболии, для построения спекулятивных филогенетических схем (Коровина 1978; Решетников 1980). Было бы заманчиво на основании полученных фактов, связанных со скоростью эпиболии, попытаться выстроить также некие филогенетические связи. Однако накопленный нами материал по многим видам костистых рыб свидетельствует о малой ценности таких построений. Поэтому мы предпочтем воздержаться от теоретизирования, предполагая, что процесс эпиболии настолько автономен от развития собственно зародыша, что он может легко изменять свою скорость и завершаться быстрее или медленнее, до определенного времени, не влияя на развитие последнего. Видимо бластодермальный слой начинает играть свою более важную роль с началом процесса развития желточной кровеносной системы, т.е. васкуляризации желточного мешка. В то же время было бы интересно в будущем выяснить, почему две группы тихоокеанских лососей очень резко отделились друг от друга по рассматриваемому признаку.

При определении стадий закладки разных типов плавников нам удалось выявить довольно четкие гетерохронии по возрасту закладки анального и дорзального непарных плавников у тихоокеанских лососей по сравнению с атлантическими (табл. 5).

Согласно наиболее популярным в современном эволюционизме взглядам считается, что основной причиной филогенетических преобразований являются возникающие в онтогенезе гетерохронии во времени закладки, в скорости развития и т.д., тех или иных признаков (Gould 1977; Gilbert et al. 1996). Предполагается,

что небольшие изменения в раннем онтогенезе могут, каскадно увеличиваясь, вызвать большие фенотипические перестройки в дефинитивных признаках (Gould 1977, 1992). Выявив столь редкие, как показали данное и предыдущее (Городилов 1988) наши исследования, в онтогенезе лососевых гетерохронии, можно было бы ожидать каких-либо перестроек или изменений в плавниках у представителей сравниваемых родов. Однако известно, что систематики никогда не выделяют каких-либо особенностей в строении или форме плавников у этих лососей, и, следовательно, описанные гетерохронии не влияют на их дефинитивное состояние.

Процесс расхождения в направленности и в уровне дифференцировки между видами *Salmo* и *Oncorhynchus* в какой-то мере начинается после вылупления зародышей из оболочки яйца в подпериоде формирования плавников (табл. 8). Это проявляется в некотором отставании развития членистой структуры опорных лучей-лепидотрихий во всех типах плавников у одноразмерных личинок лососей из рода *Oncorhynchus* по сравнению с личинками рода *Salmo*. Другое отличие связано с тем, что у личинок лососей из рода *Salmo* начинает развиваться пестряточная окраска, тогда как у тихоокеанских лососей проявляется признак ранней смолтификации — развитие “серебристой” окраски тела. Данное отличие связано с обязательностью или возможностью ската тихоокеанских лососей в море уже в личиночный период.

Итак, детальное сопоставление эмбрионального и личиночного развития лососей из двух близкородственных родов обнаружило высокий уровень сходства, а все выявленные различия связаны либо с провизорными органами, либо не учитываются в таксономических работах (как, например, число туловищных сегментов). Можно было бы предположить, что реальные морфологические и морфометрические различия внутри- и межвидового уровня возникают в постличиночном онтогенезе. Однако знакомство с работами, посвященными оценкам систематического статуса рыб семейства лососевых, показывает, что среди географических, сезонных, кариотипических критериев видовой обособленности наименее четкими и наиболее спорными являются анатомо-морфологические признаки. Например, для различения разных видов рода *Salmo* и подрода *Parasalmo*, который раньше входил в данный род, после долгих исследований удалось выделить 4 остеологических признака в хондрокраниуме. Это касается некоторых деталей строения сошника, *Supraethmoideum* и еще двух костей (Дорофеева 1985). Знакомство с представленными иллюстрациями образцов (с. 6) оставляет впечатление малости различий в форме этих костей, хотя мы не пытаемся ставить под сомнение их наличие. Мы просто хотим подчеркнуть удивительный уровень консервативности, который проявляется в сохранении даже деталей строения хондрокраниума и всего скелета в пределах не только родов, но и, видимо, более крупных таксонов. Систематики, которые всегда занимаются поисками различий, это свойство оставляли обычно без внимания. Нам же остается связать между собой две серии фактов: консервативность анатомического строения взрослых рыб из разных видов и родов лососевых логически вытекает из консервативности индивидуального развития всех этих видов. Иначе говоря, мы не находим существенных отличий в морфологии взрослых рыб, потому что они происходят из сходства их индивидуального развития.

Проблема таксономии лососевых рыб активно разрабатывается свыше 100 лет и всегда представляла трудную задачу, поскольку многие виды имеют более или менее широкую перекрываемость всех пластических и меристических признаков. Это отсутствие четких разделительных границ можно объяснить следующим образом.

Уже ранние предковые виды лососевых выработали достаточно совершенную форму тела, что позволяет им находиться до сих пор в состоянии биологического прогресса (Гербицкий 1967). Дальнейшее совершенствование и эволюция видов происходят на пути выработки новых адаптаций и затрагивают в большей мере не анатомо-морфологические, а функциональные системы организма. Соответственно, таксономическая обособленность форм может осуществляться не на уровне анатомо-морфологических признаков, а на уровне комплексов адаптаций, возникающих в изолированных популяциях в конкретной для них эколого-географической среде обитания.

Процесс такого видообразования можно представить в виде ряда последовательных этапов:

1) Выделение в пределах исходного вида двух или нескольких изолированных географически популяций, т.е. получение аллопатрического статуса, который является обязательным условием видообразования (Майр 1968).

2) Освоение новой эколого-географической зоны, ее пищевых ресурсов, приспособление к климатическим условиям, перестройка стратегии жизненного цикла.

3) По ходу этого освоения происходит выработка новых комплексов адаптаций, которые совершенствуют условия жизни в новой реальной среде.

4) Одновременно генетико-автоматические процессы могли обеспечить перестройку кариотипов и закрепить изоляцию вида между бывшими популяциями одного вида уже на цитологическом уровне.

5) В тех случаях, когда генетические перестройки достигнут такого уровня, что способны будут обеспечить генетическую изоляцию между двумя такими новыми видами, они могут вновь совместиться в одной и той же эколого-географической среде, т.е. опять стать симпатричными.

б) Сосуществование видов в одном ареале поддерживает и дальше отбор в сторону дальнейшего усиления генетической репродуктивной изоляции

Последняя ситуация хорошо прослеживается на некоторых парах видов, которые являются близкими по занимаемому ими ареалу, по жизненному циклу, спектру питания, местам нереста и т.д. Такой парой определенно являются атлантический лосось и кумжа. Эти оба вида имеют огромные ареалы, значительная часть которых совпадает. Они сосуществуют в одних и тех же биоценозах, по сути, являясь пищевыми конкурентами и конкурентами на нерестилищах. В то же время известно, что по кариотипам они имеют самые существенные среди лососевых различия. *S. trutta* имеет 100-102 хромосомных плеча (NF) в диплоидном наборе. *S. salar* занимает совершенно особое место во всем подсемействе, имея NF равным всего 72-74. Соответственно модальное число хромосом у кумжи $2n = 80$, причем из них 20 мета- и субметацентрических (m/sm), или двуплечих, и 60 тело- и субтелоцентрических (t/st), или одноплечих; у атлантического лосося число хромосом $2n = 54-58$, из них 14-18 m/sm и 38-46 t/st (Викторовский 1978; Hartley & Horne 1984a, b; Phillips, Rab 2001).

Другой подобной парой являются тихоокеанские лососи — кета и горбуша. Из 6 видов рода *Oncorhynchus* эти виды действительно наиболее близко сосуществуют и особенно жесточенно они конкурируют на нерестилищах. Кроме того, эти виды наиболее жестко специализированы по своему жизненному циклу, что проявляется в раннем, еще в личиночном возрасте, скате в море и в отсутствии жилых форм. В то же время эти виды имеют наибольшие среди тихоокеанских лососей отличия в структуре кариотипов. Несмотря на то, что оба вида, как и все остальные среди рода *Oncorhynchus*, имеют в кариотипе практически одинаковое число NF (100-104), структура их хромосом является весьма различной. Показано, что у горбуши число хромосом равно 52 и все они являются метацентриками (Горшков, Горшкова 1981; Phillips, Ihssen 1985). У кеты число хромосом $2n = 74$, из которых 26 m и 48 t/st (Phillips, Ihssen 1985; Phillips, Rab 2001). Остальные 4 вида по соотношению мета- и телоцентрических хромосом занимают промежуточное положение между кетой и горбушей. Согласно Р. М. Викторовскому (1978), эволюция кариотипов в роде *Oncorhynchus* шла в основном по пути центрических слияний и у наиболее продвинутой и крайне специализированной горбуши все возможные преобразования кариотипа путем центрических слияний уже исчерпаны, т.к. все хромосомы стали метацентриками. Стоящая рядом с горбушей по уровню специализации кета, в то же время стоит на другом полюсе этой группы видов по структуре кариотипов: кета имеет наименьшее число метацентриков.

Существует мнение, что у лососевых между количеством хромосом (при значительной стабильности чисел NF) и разнообразием стратегий жизненного цикла существует прямая связь: виды, имеющие большие числа $2n$ (т.е. в их хромосомном наборе имеется много t/st) имеют более обширный ареал и больше вариантов жизненной стратегии (озерные, речные, анадромные), чем виды с меньшими $2n$ (в их хромосомных наборах больше всего хромосом типа m). Эти последние считаются обычно жестко специализированными анадромными видами (Викторовский 1978; Phillips, Rab 2001). Связаны ли между собой эволюция морфофизиологических адаптаций и эволюция кариотипов или они изменяются независимо друг от друга? В принципе независимость эволюции генетического материала может базироваться на открытых еще в 1930-х годах Н. П. Дубининым и С. Райтом (S. Wright) генетико-автоматических процессах. Однако вряд ли существует полная независимость эволюции кариотипов от факторов естественного отбора. Таковым фактором, поддерживаемым естественным отбором, может быть создание генетической изоляции в аллопатрических популяциях вначале на границах их ареалов, а затем по мере совмещения мест обитания, ее последующее усиление. Так, видимо, происходило в случае рассматриваемых нами видов, у которых отбор определил развитие генетико-автоматических процессов в противоположных направлениях, а именно: у горбуши в сторону слияния телоцентрических хромосом и увеличения числа метацентриков, а у кеты в сторону разделения метацентриков и уменьшения их числа.

Тот факт, что у этих наиболее близко сосуществующих видов имеются наибольшие различия в структуре кариотипов, что обеспечивает наибольшую цитологическую изолированность, позволяет сформулировать следующее правило: *чем менее географически изолированы родственные виды, тем больше они должны быть изолированы генетически за счет перестройки структуры кариотипов.* Или, иначе говоря: *Условием, согласно которому два географически изолированных вида могут начать вновь сосуществовать в единой географической зоне, должна быть достаточно надежная цитологическая или генетическая несовместимость.*

Рассмотрим некоторые комплексы адаптаций, которые отличают тихоокеанских лососей от атлантических и попытаемся выяснить причины, которые привели к их возникновению в конкретной эколого-географической обстановке региона Пацифики. Как считают, род *Oncorhynchus* произошел от тихоокеанских лососей подрода *Parasalmo*, которые обитают в наиболее северных районах Пацифики (Neave 1958; Vladykov 1963). Завоевание новых ареалов происходило по пути продвижения на юг. Популяции *Parasalmo* по мере распространения на юг нашли здесь чрезвычайно благоприятные условия для увеличения численности. Это и мягкий климатический режим и чрезвычайно благоприятные условия для нагулов в океане с избытком корма. Эти условия, а также свойственная лососевым забота о потомстве, обеспечивали постоянное повышение численности популяций, которая стала лимитироваться ограниченным количеством нерестовых

площадей и низкой кормностью существующих здесь пресноводных водоемов. Предки онкоринхусов освоили постепенно все реки, речки и ручейки по азиатскому и американскому побережьям Тихого океана. В то же время неисчерпаемые запасы кормовых ресурсов в океане все более увеличивали численность нерестовых стад, возвращающихся в реки. Чтобы разрешить это противоречие, на этом пути стали вырабатываться механизмы посленерестовой деградации и гибели нерестующих рыб. Рыбы после нереста в большинстве гибли в любом случае, поскольку не могли найти корма в реке. Впоследствии эти механизмы возникли уже как обязательные элементы жизненного цикла.

С другой стороны, огромное количество отложенной икры создавало проблему, когда весной появлялась масса личинок, которые были не в состоянии прокормиться в реке. Только немедленный скат в море, где имеется богатая кормовая база, мог обеспечить шансы для выживания. Это стимулировало развитие механизмов личиночной смолтификации. Такая реконструкция развития данной адаптации подтверждается тем, что у наиболее многочисленных видов — горбуши и кеты — этот механизм, обеспечивающий скат личинок в море, является почти облигатным. Такие же виды как нерка, чавыча, кижуч, сима имеют меньшую численность, и у них механизм личиночного ската в море регулируется в зависимости от численности популяции. Например, более многочисленная чавыча американского побережья мигрирует в океан уже в первое лето жизни, тогда как на азиатском побережье она малочисленна и остается в пресной воде не менее года (Леванидов 1976).

Еще одной необычной адаптацией, возникшей у тихоокеанских лососей и отсутствующей у атлантических лососей и у многих других рыб, является способность зародышей из рода *Oncorhynchus* замедлять развитие при высоких температурах. Явление замедления относительных темпов развития при высокой температуре можно рассматривать как определенное биологическое приспособление к сезонным циклам природы, сложившееся в связи с особенностями обитания и размножения этих рыб. Как известно, рыбы видов рода *Oncorhynchus* в основной массе нерестятся в конце лета - в первой половине осени, когда температура воды в реках может быть на уровне 15-18° (Смирнов 1975). При такой температуре развитие до начала вылупления зародышей, скажем, у горбуши, нерестящейся в конце августа, занимало бы 30-35 суток с затратой почти половины запасов желтка. Если бы не было механизма замедления относительной скорости развития, то личинкам горбуши просто не хватило бы запасов желтка, чтобы дожить до весны. Возможно, что путем замедления или снижения метаболизма, зародыши впадают в состояние, в чем-то напоминающее анабиотическое, хотя в отличие от обычного анабиоза оно вызывается не понижением температуры, а ее повышением. Благодаря этому развитие не форсируется при тепловых сезонных аномалиях и запасов желтка хватает на весь зимне-весенний период.

ВЫВОДЫ

1. Сравнение эмбрионально-личиночного развития у разных видов лососевых из родов *Salmo* (3 вида) и *Oncorhynchus* (5 видов) обнаружило практически полную тождественность в реализации программы раннего онтогенеза у всех видов обоих родов.
2. Небольшие различия, которые были обнаружены, связаны либо с косвенным для развития самого зародыша процессом эпиболлии или сдвигом во времени закладок таких второстепенных органов как плавники. По-видимому, эти особенности онтогенеза не трансформируются в какие-либо дивергентные изменения таксономического ранга.
3. Консерватизм в осуществлении онтогенетических программ на видовом и родовом уровнях, по-видимому, лежит в основе анатомо-морфологического консерватизма, характерного для взрослых организмов у *Salmoninae*; как известно это подсемейство характеризуется отсутствием надежных морфологических критериев для таксономической идентификации.
4. Отсутствие заметной морфологической изменчивости у четко обособленных видов салмонид могло бы означать, что видообразование у этих видов происходило через развитие комплексов специфических адаптаций, которые существенно преобразовали жизненный цикл.
5. Делается попытка реконструкции в развитии наиболее важных адаптаций у тихоокеанских лососей.

Работа поддержана грантом Минобразования в области естественных наук, рег. №075-0602-281-21.

ЛИТЕРАТУРА

- Викторовский Р.М. 1978. Механизмы видообразования у гольцов. М.: Наука. 110 с.
- Гербельский Н.Л. 1967. Изучение функциональных основ внутривидовой эволюции в связи с проблемами численности и ареала в рыбном хозяйстве // Вест. ЛГУ. № 15. Сер. биол. Вып. 3. С. 5-21.

- Городилов Ю.Н.** 1982. Стадии эмбрионального развития атлантического лосося *Salmo salar* L. 1. Принципы стадирования // Сб. научных трудов ГосНИОРХ. Вып. 190. С. 62-69.
- Городилов Ю.Н.** 1988. Сравнительный анализ динамики раннего онтогенеза лососей рода *Salmo* // Вопр.ихтиол. Т. 28, № 2. С. 230-241.
- Городилов Ю.Н.** 1990. Значение фактора времени в регуляции эмбрионального развития (на примере низших позвоночных) // Онтогенез. Т. 21. № 3. С. 340-351.
- Городилов Ю.Н.** 1992. Анализ математической зависимости скорости эмбриогенеза от температуры у низших позвоночных // Журн.общ.биол. Т. 53. № 1. С. 118-128.
- Городилов Ю.Н.** 1998. Зародышевое и личиночное развитие атлантического лосося // В кн.: Атлантический Лосось (ред. Р. В. Казаков). СПб.: Наука. С. 142-158.
- Горшков С.А., Горшкова Г.В.** 1981. Хромосомный полиморфизм у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // Цитология. Т. 23. С. 954-960.
- Дорофеева Е.А.** 1985. Некоторые принципы классификации лососевых рыб (*Salmonidae*) // В кн.: Морфология и систематика лососевидных рыб. Л.: Изд. ЗИН АН СССР. С. 4-12.
- Игнатъева Г.М.** 1979. Ранний эмбриогенез рыб и амфибий. М.: Наука. 175 с.
- Коровина В.М.** 1978. О структуре семейства лососевых *Salmonidae*: материалы по строению икринок и некоторым особенностям морфогенеза // В кн.: Морфология и систематика рыб. Л.: Изд. ЗИН АН СССР. С. 40-52.
- Леванидов В.Я.** 1976. Экологические параллели внутри рода *Oncorhynchus* // В кн.: Экология и систематика лососевидных рыб. (Матер. 1-го Совещ. по лососевидным рыбам). Л.: Изд. ЗИН АН СССР. С. 69-72.
- Майр Э.** 1968. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир. 597 с.
- Решетников Ю.С.** 1980. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука.
- Смирнов А.И.** 1975. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М.: Изд. Моск. ун-та. 333 с.
- Gilbet S.F., Opitz J.M., Raff R.A.** 1996. Resynthesizing evolutionary and developmental biology // Dev. Biol. V. 173. P. 357-372.
- Gorodilov Y.N.** 1996. Description of the early ontogeny of the Atlantic salmon, *Salmo salar*, with a novel system of interval (state) identification // Env. Biol. Fish. V. 47. P. 109-127.
- Gould S.J.** 1977. Ontogeny and Phylogeny. Harvard University Press. Cambridge.
- Gould S.J.** 1992. Ontogeny and Phylogeny – revised and reunited // BioEssays. V. 14. P. 275-279.
- Hartley S.E., Horne M.T.** 1984a. Chromosome polymorphism and constitutive heterochromatin in Atlantic salmon, *Salmo salar* // Chromosoma. V. 89. P. 377-380.
- Hartley S.E., Horne M.T.** 1984b. Chromosome relationship in the genus *Salmo* // Chromosoma. V. 90. P. 229-237.
- Neave F.** 1958. The origin and speciation of *Oncorhynchus* // Trans. Roy. Soc. Canada. Ser. III, sect. V. V. 52. P. 25-40.
- Phillips R.B., Ihssen P.E.** 1985. Chromosome banding in salmonid fishes: nuclear organizers in *Salmo* and *Salvelinus* // Can. J. Genet. Cytol. V. 27. P. 433-440.
- Phillips R.B., Rab P.** 2001. Chromosome evolution in the *Salmonidae* (Pisces): an update // Biol. Rev. V. 76. P. 1-25.
- Smith G.R., Stearley R.F.** 1989. The classification and scientific names of rainbow and cutthroat trouts // Fisheries. V. 14. P. 4-10.
- Vladykov V.D.** 1963. A review of salmonid genera and their broad geographical distribution // Trans. Roy. Soc. Canada. Ser. IV, V. 1. Sect. 3. P. 459-504.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ГАЛОТИПА ГОРМОНА РОСТА 1 (GH1) СРЕДИ ЕВРОПЕЙСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ *SALMO SALAR* L.

Р. Гросс, Дж. Нильссон, К. Кохлман, Я. Лумме, С. Титов, А. Веселов

¹ Department of Fish Farming, Institute of Animal Science, Estonian Agricultural University, EE-51014 Tartu, Estonia

² Department of Aquaculture, Swedish University of Agricultural Sciences, S-90183 Umeå, Sweden

³ Department of Inland Fisheries, Institute of Freshwater Ecology and Inland Fisheries, D-12587 Berlin, Germany

⁴ Department of Biology, University of Oulu, POB 3000, FIN-90401 Oulu, Finland

⁵ State Inland Fisheries Research Institute, Makarova Embankment 26, 199053 S. Petersburg, Russia

⁶ Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, Pushkinskaya st. 11, 185610 Petrozavodsk, Russia

РЕЗЮМЕ

Частота распределения галотипа GH1 среди Европейских лососевых популяций показывает районы дивергенции между атлантическим и Балтийским лососем среди атлантических популяций, обладающих тремя галотипами и Балтийских популяций, у которых явно или неявно фиксируется один изгалотипов.

Однако Балтийский лосось сходен с восточными популяциями из бассейна белого моря, а также из р. Печоры – все они имеют высокую встречаемость галотипа GH1-а, и у них отсутствует галотип GH1-с. Это служит дополнительным подтверждением гипотезы о восточной колонизации Балтийского моря. Однако появление атлантического галотипа GH1-с в двух пресноводных популяциях Ладожского озера (Хийтола, Сюскуайоки) показывает, что все же нельзя исключать и атлантическую компоненту.

Ключевые слова: галотип, атлантический лосось, балтийский лосось

GYRODACTYLUS SALARIS В РЕКАХ НОРВЕГИИ

Б.О. Йонсен, А.Й. Йенсен

Norwegian Institute for Nature Research, Tungasletta 2, N-7485 Trondheim, Norway
Phone: +47 73801505, Fax +47 801400, E-mail: bjorn.o.johnsen@ninatrd.ninaniku.no

Резюме

Gyrodactylus – это род моногеней, поражающих несколько наружных частей тела рыб. В 1975-1979 было выявлено заражение пресмолтов атлантического лосося *Gyrodactylus* и его распространение во все большее число рек Норвегии. Было организовано исследование молоди атлантического лосося на рыбозаводах и в водоемах региона, в рамках которого за 1980-1985 гг. было обследовано примерно 200 рек. *G. salaris* был обнаружен в 25 реках. Была выявлена статистически значимая связь между распространением *G. salaris* в реках Норвегии и зарегистрированным ввозом посадочного материала с инфицированных рыбозаводов. С 1985 г. к общему списку из 40 зараженных рек добавились еще 15. В 37 реках появление *G. salaris* можно объяснить выпусками рыб с зараженных рыбозаводов, соседством с зараженными рыбозаводами или распространением из зараженных рек через распресненные водные участки.

Обследование 50 тыс. экземпляров молоди лосося из рек по всей территории страны показало, что *G. salaris* не населяет реки Норвегии естественным путем. В 139 обследованных реках обнаружено более 90 экземпляров молоди лосося, не зараженных этим паразитом. Если бы распространенность паразита в одной из этих рек была бы 5% или выше, то вероятность его обнаружения была бы 99%.

Обнаружение *G. salaris* в р. Вефсна и ее притоках указывает, что паразит распространился вверх по течению, и за два года после его первой находки *G. salaris* заселил весь водоток. Данные по другим зараженным рекам Норвегии дают схожую картину чрезвычайно быстрой колонизации.

Рек в каждом из регионов расположены настолько близко друг к другу, что находки *G. salaris* в соседних реках можно объяснить распространением с рыбой через распресненные воды фьордов. Например, в Ромсдальфьорде паразит за 13 лет распространился из реки, куда он был занесен первоначально, в четыре другие реки, впадающие во фьорд.

Исследования в реках Лаксельва и Вефсна показали, что заражение *G. salaris* вызывает существенное снижение численности до практически полного исчезновения популяций молоди лосося. Плотность молоди лосося в зараженных реках сократилась в среднем на 85.5%.

Заражение рек *Gyrodactylus* характеризуется быстрым переходом в состояние эпидемии, со все растущей частотой и prevalence and intensity.

Выловы лосося сократились в зараженных реках в среднем на 87%. Ежегодные потери речного улова в результате заражения *G. salaris* оцениваются в 45 тонн. Если бы не было принято никаких мер, инфекция сократила бы общий улов лосося в реках Норвегии минимум на 15%.

На сегодня, 25 из зараженных рек были обработаны ротеноном с целью уничтожения *G. salaris*. Популяции молоди лосося быстро восстановились в тех реках, где часть популяции находилась в море на момент обработки ротеноном или где производились значительные выпуски заводской рыбы. В реках, которые были обработаны ротеноном вскоре после обнаружения *G. salaris* и где часть популяции находилась в море, или где производились значительные выпуски смолтов, уловы лосося вновь достигли высокого уровня уже через 1-2 года. Там же, где популяция лосося вымерла, и выпусков не производилось, уловы оставались низкими и через много лет после обработки.

Ключевые слова: *Gyrodactylus salaris*, атлантический лосось, реки, Норвегия

БАЛТИЙСКИЙ ЛОСОСЬ (*SALMO SALAR* L.) В ЛИТВЕ: РАСПРЕДЕЛЕНИЕ, ЧИСЛЕННОСТЬ И СОСТОЯНИЕ

В. Кесминас, Т. Вирбискас

Institute of Ecology, Akademijos 2, Vilnius 2600, Lithuania

Tel. +370 2 79 68 13; Fax. +370 2 729257

E-mail: kesminas@aiva.lt; virbickas@aiva.lt

Резюме

Лосось занесен в Красную Книгу Литвы. Анализ биоразнообразия рек Литвы показал, что ручьевая форель обитает в 135, кумжа – в 69 реках, а лосось некогда обитал в 16 реках. Эти реки были разделены на 3 группы: реки, по-прежнему населенные лососем, т.е. реки с естественной популяцией; реки, где в данный момент популяции лосося нет, но ее восстановление возможно – «потенциальные» реки; и реки, где лосось больше не обитает – «утраченные» реки. В настоящее время, естественное воспроизводство смолтов лосося имеет место в реках Жеймена, Нерис и Минья; в других реках лосось разводится в заводских условиях.

По оценкам, воспроизводство естественных популяций составляет более 20 тыс. смолтов в год. Пятилетнее исследование рек Литвы показало, что миграция смолтов лосося обычно стартует в начале апреля и продолжается до начала мая. Миграция идет наиболее интенсивно при температуре воды 9-13° С. Смолты преимущественно мигрируют в возрасте 2 (1-3) лет. Численность лосося выше всего в бассейне р. Жеймена, а кумжи – в бассейне р. Минья. Средняя плотность молоди лосося в реках довольно низкая — 1,4 экз./100 м². Максимальная плотность молоди лосося в р. Жеймена достигает 5,6-9,7 экз./100 м², средняя плотность — 4,56 экз./100 м², с преобладанием возрастной группы 0⁺. Плотность молоди лосося в других реках значительно ниже. Лов лосося разрешен в Литве только в Балтийском море.

Ключевые слова: *балтийский лосось, численность, распределение, состояние*

ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА И ДОЛГОПЕРИОДНЫЕ ФЛУКТУАЦИИ ЧИСЛЕННОСТИ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ

Л.Б. Кляшторин

Всероссийский Институт Рыбного Хозяйства и Океанографии (ВНИРО), Москва
E-mail: klyashtorin@mtu-net.ru

Резюме

Численность Атлантического лосося за последние 50 лет изменялась синфазно динамике численности главных промысловых рыб Северной Атлантики: трески и сельди с максимумом в 1960-1970-х гг.

Динамика численности лосося тесно коррелирует с индексом “меридиональной” Атмосферной Циркуляции (АСИ) и противофазно долгопериодным изменениям глобальной температурной аномалии (dT).

В соответствии с динамикой климатических показателей (глобальной dT и “меридиональной” АСИ), можно предполагать, что общая численность Атлантического лосося будет постепенно возрастать с начала века приблизительно до 2020-2030-х гг.

ВВЕДЕНИЕ

Климат океана и климат прилегающей суши через кормовые условия, температуру, осадки, гидрологический и ветровой режим влияют на все этапы жизни Атлантического лосося. (Friedland 1998). Численность пополнения стада Атлантического лосося в значительной мере зависит от природных условий в первый год морского периода жизни смолтов, что непосредственно отражается на уловах лосося и численности его нерестовой популяции. Долгопериодные изменения уловов атлантического лосося рассматриваются как достоверный индикатор колебаний его общей численности (Friedland et al. 1993, 1998).

Целью этой работы было выявление связи динамики климатических показателей и численности атлантического лосося (1), а также возможности прогнозирования долгопериодных изменений популяции лосося на ближайшие 10-20 лет (2).

МАТЕРИАЛ И МЕТОД

Данные об уловах Атлантического лосося с 1950-х гг. приведены в работах Фридланда и соавт. (Friedland et al. 1993; Friedland 1998). Наиболее детальная статистика уловов атлантического лосося за период с 1960 по 1999 приведена в изданиях ICES (Anonymous 2000). Данные об уловах лосося на Европейском севере России содержатся в монографии (Казаков, Веселов 1998). Долгопериодные тренды промысловых рыб приводятся по официальной статистике ФАО из работ (Klyashtorin 1997, 1998).

Временной ряд глобальной температурной аномалии (dT) за 1861-1999 гг. взят из работы (Bell et al. 2000). Индекс Атмосферной Циркуляции (АСИ) Вангенгейма-Гирса (Гирс 1973) характеризует крупномасштабные процессы атмосферного переноса, подразделяемые по направлению движения воздушных масс на “меридиональную” включающую перенос воздушных масс с севера на юг и обратно, и “зональную”, включающую движение воздушных масс в западно-восточном (зональном) направлении (Klyashtorin 1998).

Интегральные кривые “зонального” и “меридионального” АСИ за 1891-1999 гг. представлены на рис 4. Временные ряды интегральной АСИ и с 1891-го по 2000-й гг. были любезно предоставлены Отделом долгосрочного метеорологического прогноза Института Арктики и Антарктики в С. Петербурге.

Удаление вековых трендов климатических временных рядов проведено с использованием статистической программы Statgraphics (1988).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Динамика общих уловов Атлантического лосося за последние 50 лет представлена на рис. 1.

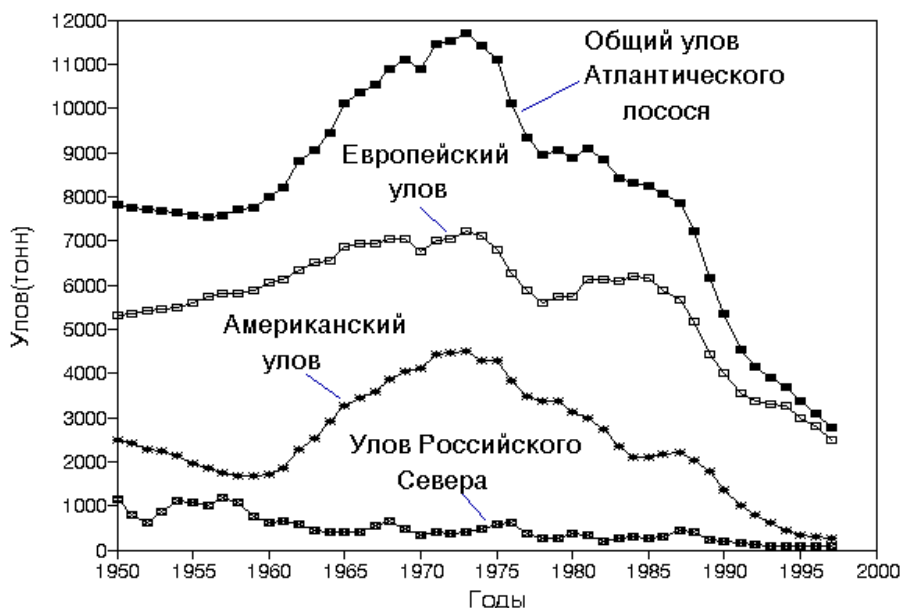


Рис. 1. Уловы Атлантического лосося в главных регионах Северной Атлантики (4- летнее сглаживание)

Хорошо видно, что уловы лосося в целом по Северной Атлантике и в главных регионах его воспроизводства (Европейском и Американском) возрастали с 1950-х гг., достигли максимума в 1970-х, после чего начали постепенно снижаться. Улов лососей российского Севера составляет менее 10 % от общих, не имеет выраженного максимума, но демонстрирует тенденцию к постепенному уменьшению с начала 1960-х.

Сходство трендов долгопериодных уловов атлантического лосося главных регионов дает возможность предполагать существование общих природных факторов, определяющих динамику популяций лосося Северной Атлантики.

Уловы Атлантического лосося составляют лишь небольшую часть общих уловов главных промысловых рыб Северной Атлантики. Представляет интерес, насколько динамика уловов Атлантического лосося соответствует динамике уловов главных промысловых видов Северной Атлантики

На рис. 2 представлены кривые долгопериодных изменений уловов лосося и главных промысловых видов Атлантики: сельди и трески. Динамика уловов всех трех видов достаточно близка и максимум уловов приходится на конец 1960-х — начало 1970-х гг.

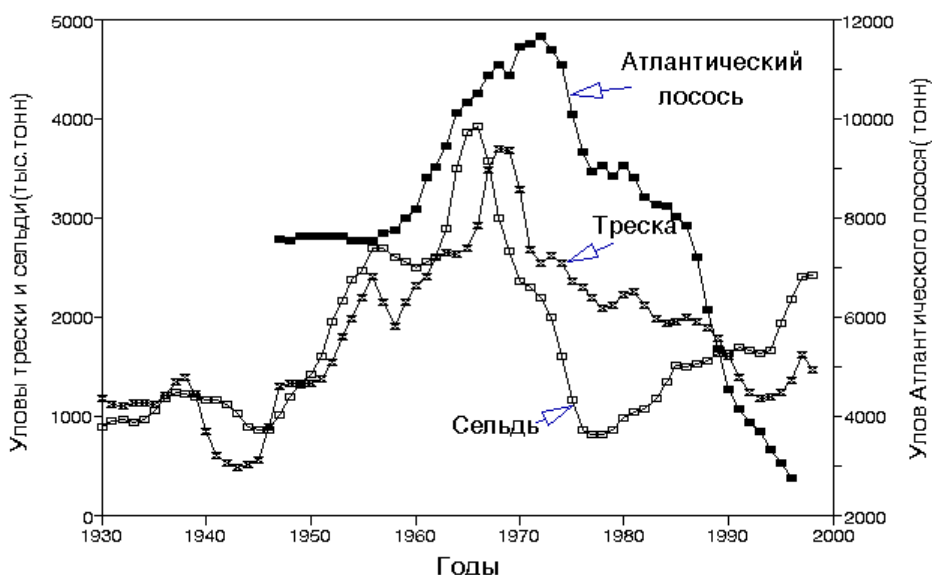


Рис. 2. Динамика уловов Атлантического лосося, Атлантической трески и сельди (4-летнее сглаживание)

Общий улов трески и сельди в максимуме достигает 8 млн. т и превышает улов атлантического лосося примерно в 600 раз. Сходство долгопериодных изменений численности всех трех видов, по-видимому, обусловлено влиянием общих природных (климатических) факторов.

С какими климатическими показателями могут коррелировать уловы лосося и главных промысловых видов Северной Атлантики?

Главный показатель климатических изменений в полушарном и глобальном масштабе — глобальная температурная аномалия приземного слоя воздуха (dT) инструментально измеряемая 140 лет (рис. 3 А, Б). Межгодовые вариации dT очень велики и для достоверной оценки хода климатического тренда необходимо их сглаживание скользящим осреднением. Из рис.3А хорошо видно, что сглаженная кривая dT испытывает мультидекадные флуктуации на фоне векового повышающегося температурного тренда (Сонечкин и др. 1997; Sonechkin 1998).

После удаления векового линейного тренда (Statgraphics 1988) динамика dT демонстрирует приблизительно 60-летние периодические флуктуации с максимумами около 1870-х, 1930-х и 1990-х гг. (рис.3 Б).

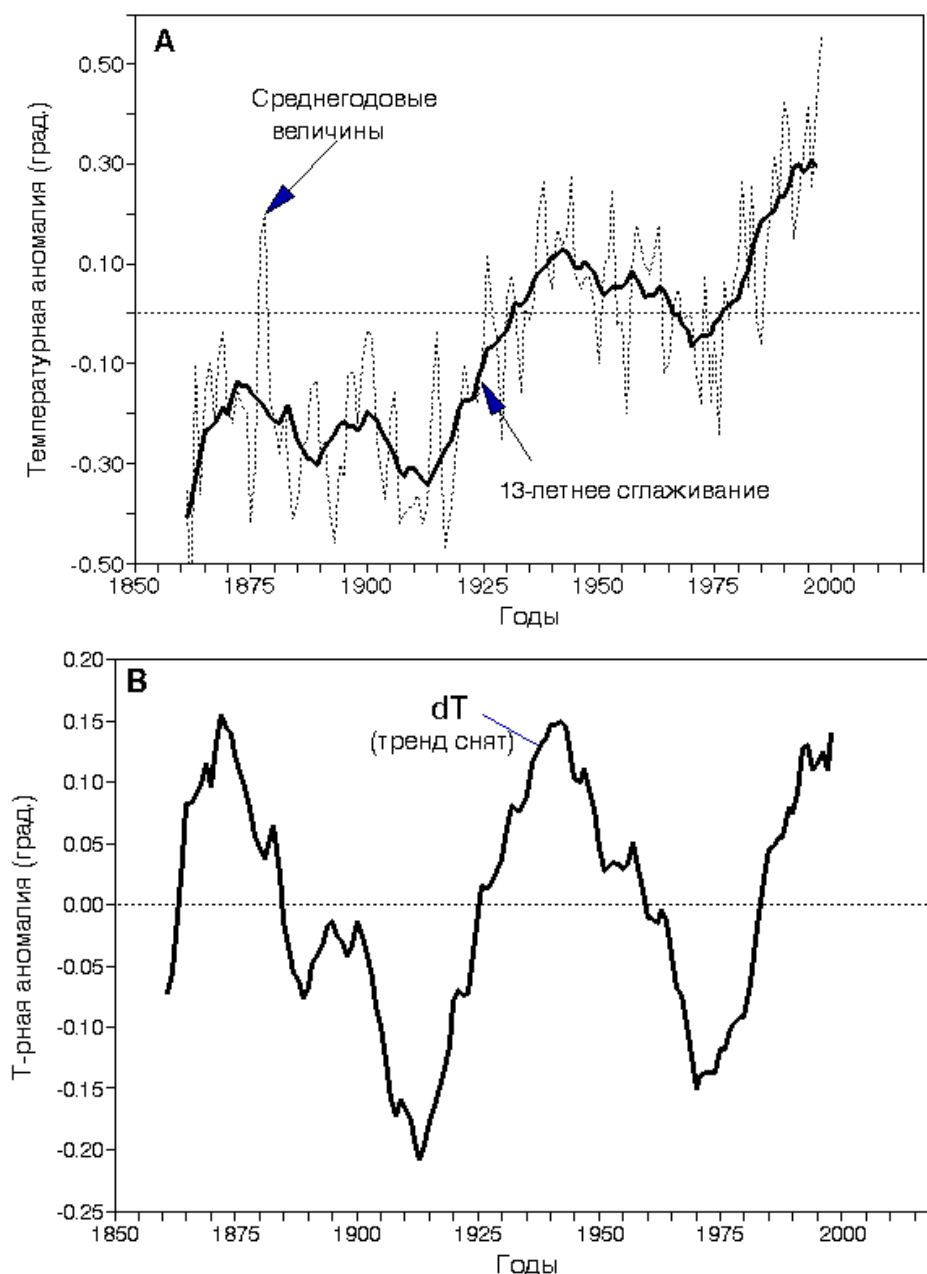


Рис. 3. Динамика глобальной аномалии приземной температуры воздуха (dT) 1861-1998

Другой важный показатель долгопериодных изменений климата — Индекс Атмосферной Циркуляции (АСИ), характеризует перенос воздушных масс в меридиональном или зональном направлениях (Klyashtorin 1998).

На рис. 4 представлены долгопериодные тренды “меридионального” и “зонального” АСИ за период с 1891 по 1999 гг., изменяющиеся в противофазе.



Рис. 4. Сравнение динамика “зональной” и “меридиональной” ACI 1891-1998

Сопоставление основных климатических показателей, dT и ACI, показывает, что ход кривых dT и “зональной” ACI практически совпадает (рис. 5А), тогда как изменения dT и “меридиональной” ACI (рис. 5Б) происходят в противофазе.

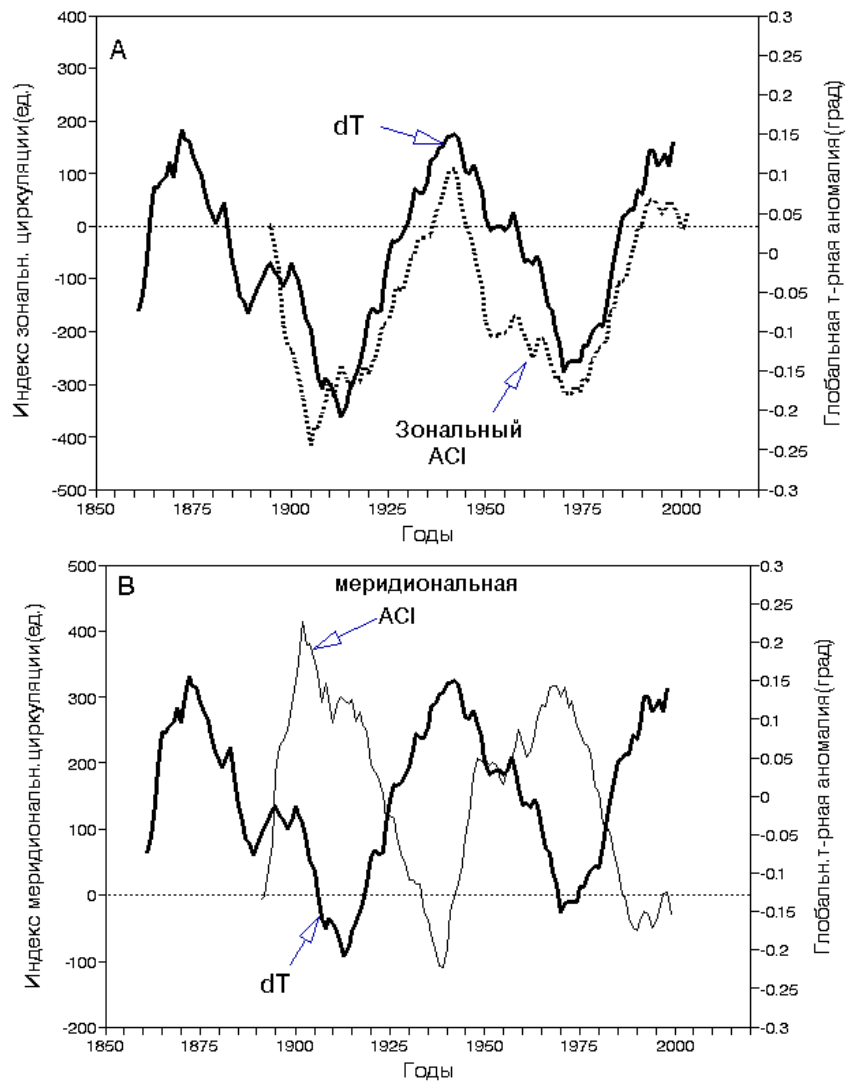


Рис. 5. Динамика “зональной” и “меридиональной” ACI и глобальной dT со снятым вековым трендом 1861-1998. А — динамика “зональной” ACI и dT; Б — динамика “меридиональной” ACI и dT

Это означает, что максимумы “меридиональной” АСИ соответствуют периодам похолоданий (снижению глобальной dT), а максимумы “зональной” АСИ периодам потеплений (увеличению глобальной dT).

Как было показано ранее (Klyashtorin 1998), динамика уловов главных промысловых видов Северной Атлантики: трески и сельди тесно коррелирует с ходом “меридиональной” АСИ, а максимумы уловов приходятся на периоды похолоданий. Динамика уловов Атлантического лосося (рис. 6) также хорошо коррелирует с ходом “меридиональной” АСИ (коэф. корреляции 0.72), и соответствует динамике общей рыбопродуктивности Северной Атлантики.

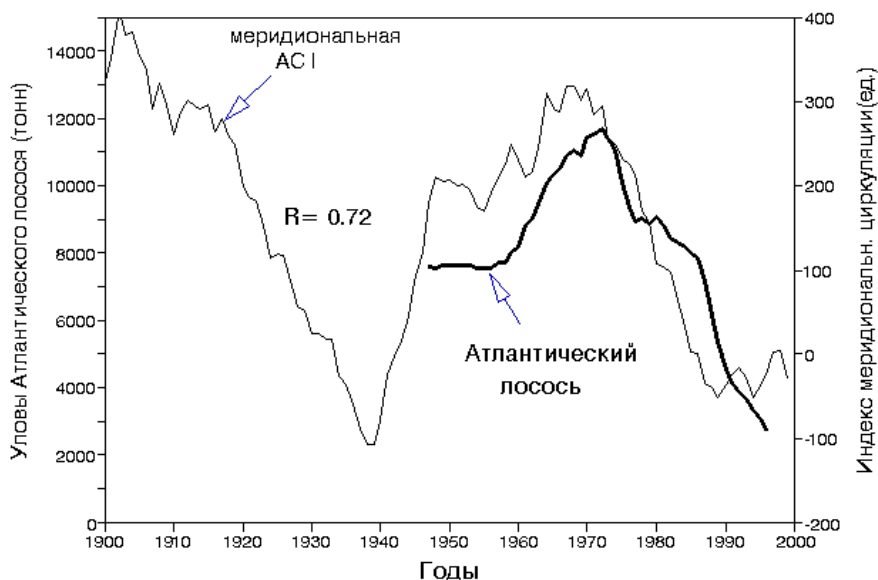


Рис. 6. Динамика уловов Атлантического лосося и “меридиональной” АСИ (4-летнее сглаживание)

Уловы тихоокеанских лососей достигают величины более 1 млн.т. и превышают улов Атлантического лосося почти в 100 раз. Представляет интерес, насколько согласуются долгопериодные тренды уловов лососей Северной Атлантики и Северной Пацифики. Ранее (Klyashtorin 1997, 1998) было показано, что 80-летний тренд уловов тихоокеанских лососей тесно коррелирует с ходом “зональной” АСИ. Динамика уловов атлантического лосося, напротив, коррелирует с ходом “меридиональной” АСИ, а уловы лососей Северной Атлантики и Северной Пацифики изменяются в противофазе (коэф.корреляции $r = -0.8$), (рис. 7). Максимумы численности тихоокеанских лососей совпадают с периодами потеплений, а максимум численности атлантического с периодом похолодания.

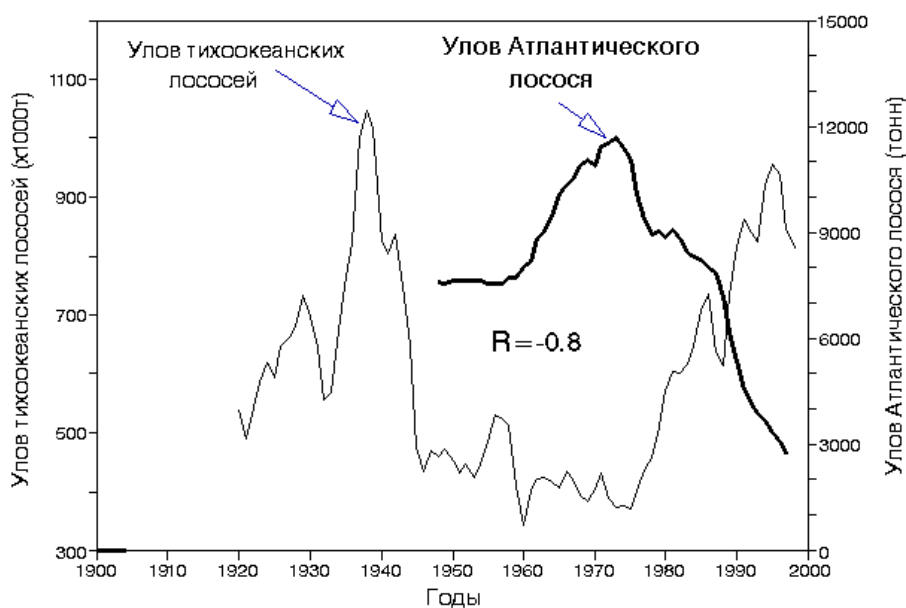


Рис. 7. Сравнение динамики уловов Атлантического и Тихоокеанских лососей (4-летнее сглаживание)

Можно ли представить возможные изменения численности Атлантического лосося на ближайшие 10-20 лет?

Долгопериодный тренд будущих уловов возможно оценить на основе представлений о циклическом характере флуктуаций климата и связанных с ним флуктуаций численности лососей.

60-70 летняя цикличность изменений климата Земли показана в ряде недавних работ известных климатологов (Schlesinger, Ramankutti 1994; Minobe 1998, 1999). Приблизительно 60-летняя цикличность изменений климата и рыбопродуктивности в Атлантике и Пацифике показана в работах (Кляшторин, Сидоренков 1996; Klyashtorin 1998). Приблизительно 60-летняя периодичность флуктуаций численности тихоокеанских лососей за последние 140 лет показана рядом авторов (Beamish, Bouillon 1993; Klyashtorin, Smirnov 1995; Klyashtorin 1997).

50-70 летняя периодичность колебаний численности наиболее массовых видов (сардин и анчоусов) за последние 1500 лет выявлена на основе реконструкции численности рыб по результатам послойного анализа колонок донных отложений для регионов Калифорнийского и Перуанского апвеллинга (Baumgartner et al. 1992; Baumgartner et al. in prep.).

По данным анализа O^{18} ледовых кернов гренландского ледового щита за последние 1500 лет выявлена 60-70 летняя цикличность колебаний температуры воздуха (Dansgaard et al. 1975).

Анализ колец роста долгоживущих деревьев в арктическом регионе за последние 2000 лет показал 70-100 летние флуктуации летних температур (Briffa et al. 1990).

Совпадение хода реконструированных и инструментально измеренных температур показано на рис. 8, где 60-70-летние циклические колебания dT за последние 400 лет реконструированные по ледовым кернам хорошо согласуются с ходом глобальной dT по инструментальным измерениям (Klyashtorin 2001).



Рис. 8. Циклические флуктуации температурной аномалии реконструированной по содержанию изотопа O^{18} в ледовых кернах Гренландского ледового щита за последние 400 лет в сравнении со сглаженным трендом инструментально измеренной dT за последние 140 лет

Исходя из приблизительно 60-летней цикличности изменений климата, можно предполагать, что текущий цикл подъема температуры, начавшийся в 1970-х должен пройти через максимум в начале 2000-х и завершиться в 2020-2030-х гг. очередным снижением глобальной dT .

В соответствии с 60-летней цикличностью изменений меридиональной АСИ можно предполагать, что следующий цикл ее увеличения, начавшийся в конце 1990-х, достигнет максимума в 2020-2030-х (Klyashtorin 1998).

Максимум прошлой “меридиональной” эпохи АСИ 1950-1970-х совпадал с максимумом общей рыбопродуктивности Северной Атлантики и максимумом уловов Атлантического лосося. Первые признаки наступления новой “меридиональной” эпохи АСИ уже наблюдаются по увеличению в настоящее время численности и уловов атлантической сельди (Klyashtorin 1998.). В соответствии с тесной корреляцией численности атлантического лосося и хода “меридиональной” АСИ, в ближайшие 10-20 лет вероятен постепенный рост общей численности атлантического лосося.

Вероятная будущая динамика численности Атлантического лосося представлена на рис. 9.

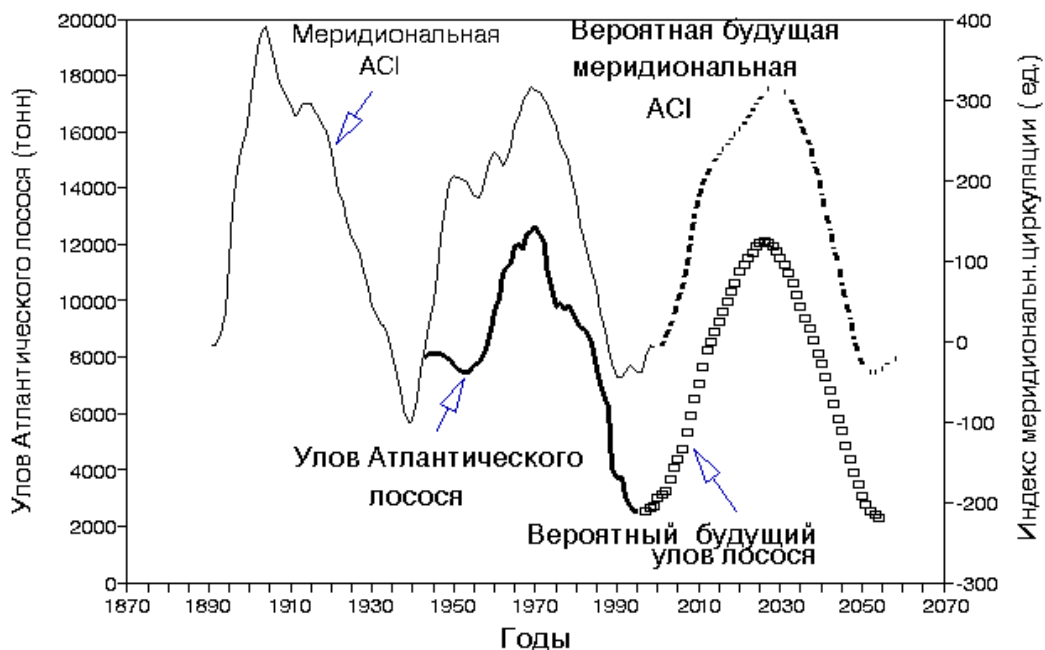


Рис. 9. Динамика “меридиональной” АСІ и будущих уловов Атлантического лосося

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Численность атлантического лосося изменяется синфазно с численностью главных промысловых рыб Северной Атлантики: треской и сельдью.

Динамика численности лосося тесно коррелирует с индексом “меридиональной” АСІ и противофазна флуктуациям глобальной dT.

В соответствии с динамикой климатических показателей (глобальной dT и “меридиональной” АСІ), можно предполагать, что общая численность Атлантического лосося в ближайшее десятилетие будет возрастать приблизительно до 2020-2030-х гг.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гирс А.А.** 1971, Многолетние колебания атмосферной циркуляции и долгосрочные метеорологические прогнозы. Ленинград: Гидрометиздат. 480 с.
- Казаков Р.В.,** Веселов А.Е. 1998. Популяционный фонд Атлантического лосося России // В кн.: Атлантический лосось (Казаков Р.В., ред.). Наука, СПб. С. 383-395.
- Кляшторин Л.Б.,** Сидоренков Н.С. 1996. Долгопериодные изменения климата и флуктуации численности пелагических рыб Пацифики // Известия ТИНРО. Т. 119. С. 33-54.
- Сонечкин Д.М.,** Даценко Н.М., Ивашенко 1997. Оценка тренда глобального потепления с помощью вейвлетного анализа // Известия АН. Физика Атм. Океана. Т. 133, № 2. С. 184-194.
- Anonymous** 2000. ICES, Extract of the Report of Advisory Committee on Fishery Management (North Atlantic Salmon) to NASCO, CNL (00) 12. 62 p.
- Baumgartner T.R.,** Soutar A., Ferreira-Bartrina V. 2000 (in preparation). Comparative history of sardine and anchovy populations in the California and Peru-Chile ecosystems from fish scale deposition records.
- Baumgartner T.R.,** Soutar A., Ferreira-Bartrina V. 1992. Reconstruction of the history of Pacific sardine and Northern Pacific anchovy populations over the past two millennia from sediments of the Santa Barbara basin // CalCOFI Report. V. 33. P. 24-40.
- Beamish R.J.,** Bouillon D.R. 1993. Pacific salmon production trends in relation to climate // Canad. J. Fish. and Aquatic Sci. V. 50. P. 1002-1016.
- Bell G.D.,** Halpert M.S., Cosky V.E., Gelman M.E., Roplewski Ch.E., Douglas A.V., Shnell R.C. 2000. Climate assessment for 1998 // Bull. Am. Meteorol. Soc. V. 80. № 5. P. 1040-1140.
- Briffa K.R.,** Bartholin T.S., Eckstein D., Jones P.D., Karlen W., Schweingruber F.W., Zetterberg P. 1990. A 1400 year tree-ring record of summer temperatures in Fennoscandia // Nature. V. 346. P. 434-439.
- Dansgaard W.,** Johnsen S.J., Reeh N., Gundestrup N., Clausen H.B., Hammer C.U. 1975. Climatic changes, Norsemen and modern man // Nature. V. 255. P. 24-28.

- Friedland K.D.** 1998. Ocean climate influences on critical Atlantic salmon (*Salmo salar*) life history events. // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 55 (Suppl. 1). P. 119-130.
- Friedland K.D.**, Hansenet L.R., Dunkley D.A. 1998. Marine temperatures experienced by postsmolts and the survival of Atlantic salmon iubn the North Sea area // *Fish. Oceanogr.* V. 7. № 1. P. 22-34.
- Friedland K.D.**, Reddin D.G., Kocik. J.F. 1993. Marine survival of North American and European Atlantic salmon: effects of growth and environment // *ICES J. Mar. Sci.* V. 50. P. 481-492.
- Klyashtorin L.B.** 1998. Long-term climate change and main commercial fish production in the Atlantic and Pacific // *Fisheries Res.* V. 37. P. 115-125.
- Klyashtorin L.B.** 1997. Pacific salmon: climate-linked long-term stock fluctuations // *PICES Press (Newsletter of North Pacific Science Organization)*. V. 5. P. 2-34.
- Klyashtorin L.**, Smirnov B. 1995. Climate-dependent salmon and sardine stock fluctuations In the North Pacific // In: Beamish R. [ed.]. *Climate change and northern fish fluctuations*. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* V. 121. P. 687-689.
- Klyashtorin L.** 2001. Climate change and long term fluctuations of commerecial catches: the possibility of forecasting // *FAO Fisheries Technical Paper*. No 410 (in press). *FAO, Rome*. 90 pp.
- Minobe S.** 1997. A 50-70 year climatic oscillation over the North Pacific and North America // *Geophys. Res. Lett.* V. 24. P. 683-686.
- Minobe S.** 1999. Resonance in bidecadal and pentadecadal climate oscillations over the North Pacific: Role in climatic regime shifts // *Geophys. Res. Lett.* V. 26. P. 855-858.
- Schlesinger M.E.**, Ramankutty N. 1994. An oscillation in the global climate system of period 65-70 years // *Nature*. V. 367. P. 723-726.
- Sonechkin D.M.** 1998. Climate dynamics as a nonlinear Brownian motion. *International // J. Bifurcation and Chaos*. V. 8, No 4. P. 799-803.
- Statgraphics** 1988. *Statistic Graphic System by Statistical Graphic Corporation. Users Guide System*. *STSK Inc.* Publ. 440 p.

ПУТИ ФОРМИРОВАНИЯ СОВРЕМЕННОГО АРЕАЛА ЕВРОПЕЙСКОГО ПОДВИДА АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ

Л.А. Кудерский*, С.Ф. Титов**

Институт озераведения РАН*

Государственный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства
(ГосНИОРХ)**

Резюме

Европейский подвид атлантического лосося *Salmo salar salar* Linnaeus, 1758 представлен тремя экологическими формами, основное различие между которыми заключается в особенностях среды обитания в нагульных частях ареала. К североатлантической форме относятся многочисленные популяции, размножающиеся в реках Западной и Северной Европы от Португалии на западе до р. Кары на востоке и нагуливающиеся в Северной Атлантике и связанных с нею окраинных морях. Вторая экологическая форма — балтийская. Составляющие ее популяции нагуливаются в солоноватоводном Балтийском море и размножаются во впадающих в него реках, не выходя за границы моря. Третья экологическая форма — озерная нагуливается в ряде крупных озер Карелии, Ленинградской области, Финляндии, Швеции. Относящиеся к ней популяции размножаются в реках, относящихся к бассейнам каждого крупного озера. Можно считать, что все три экологические формы имеют достаточно четко ограниченные ареалы. В связи с наличием у европейского подвида атлантического лосося охарактеризованных выше трех форм достаточно специфических в экологическом и географическом отношениях, вполне правомочна постановка вопроса о путях их происхождения.

Становление экологических форм атлантического лосося тесно связано с такими крупными преобразованиями, как периодически возникавшие покровные оледенения Северной Европы. Не вдаваясь в детальный анализ этих явлений, остановимся на завершающем этапе, включающем последнее межледниковье и характерное для него эемское море, последнее покровное оледенение и поздне- и послеледниковое время. Наступившее после микулинского межледниковья последнее (валдайское) покровное оледенение занимало в Европе обширные площади от Ирландии до Урала. Рыбное население водоемов всех этих территорий либо было уничтожено наступающими ледниками, либо переместилось в свободные ото льда морские акватории или в новые пресноводные системы. Водооемами, послужившими рефугиумами для рыб, оказались прилегающие к Западной Европе участки восточной Атлантики и приледниковые водоемы, размещавшиеся у южной кромки ледникового покрова от западной границы Балтийского бассейна до бассейна р. Печоры. В рефугиумах первой группы сохранились морские виды и те из проходных, которые способны обитать в условиях океанической солености, второй группы — пресноводные виды и те из солоноватоводных и проходных, осморегуляторные механизмы которых позволяют им существовать в пресных водах на протяжении всего жизненного цикла.

Среди рефугиумов наибольший интерес для рассматриваемой нами проблемы представляют приледниковые водоемы, аналогов которым в современный период нет. Как свидетельствуют геологические материалы, приледниковые водоемы характеризовались такими чертами, как 1) длительность и непрерывность существования; 2) обширность акваторий; 3) относительная изолированность отдельных систем водоемов в связи с наличием самостоятельных долин стока в морские акватории из различных районов краевой зоны ледникового щита. В приледниковых водоемах выжила часть ихтиофауны микулинского межледниковья.

Атлантический лосось сохранился как составная часть североευропейской ихтиофауны благодаря уходу в регионы, не покрывавшиеся ледником и имевшими, во-первых, речные бассейны пригодные для размножения и обитания молоди и, во-вторых, нагульные акватории с абиотическими условиями обеспечивавшими возможность обитания и откорма. Одним из таких регионов были свободные ото льда части Атлантического океана. Популяции лосося, ушедшие в эти районы, имели возможность размножаться во впадающих в Атлантику реках Франции и Пиренейского полуострова (рис. 1). Вторым регионом, в котором лосось пережил период оледенения, оказались приледниковые водоемы, размещавшиеся у южного края ледникового щита (рис. 1). Характерно, что приледниковые водоемы в широтном направлении не были объединены водным стоком в единую систему от Центральной Европы до Урала, а распадались на ряд групп оставшихся либо изолированными весь период дегляциации, либо соединявшиеся кратковременными связями. Благодаря такой особенности еще в ледниковое время формировались различия между популяциями лосося из отдельных групп приледниковых водоемов, что находит отражение в настоящее время при исследованиях по биохимической генетике.

В процессе отступления и последующего исчезновения ледникового покрова рыбы заселяли освобождающиеся ото льда акватории. Атлантические популяции лосося переместились к северу и освоили нерестовые реки Ирландии, Британии, Норвегии, Кольского полуострова и занимаемая ими часть видовой ареала в Северной Атлантике приобрела современный вид. Рыбы приледниковых водоемов, в том числе лосось, перемещались к северу вместе с мигрирующими по рельефу водоемами, и история озерной экологической формы лосося включала стадии: эемское море — приледниковые водоемы — современные озера. Свои особенности имело восстановление ихтиофауны на подвергавшихся

дегляциации территориях южной части бассейнов Белого и Баренцева морей, но эта тема представляет самостоятельный интерес и в настоящем сообщении не обсуждается.

Аналогично большим озерам, Балтийское море получило холодноводные виды рыб вместе с лососем из ряда приледниковых водоемов, располагавшихся к югу от его современной береговой линии. Первая фаза консолидации балтийских популяций и формирования балтийской экологической формы лосося приходится на период существования пресноводного Балтийского ледникового озера, в состав которого входила вся центральная часть моря. На всем последующем временном отрезке до современности местная экологическая форма лосося обитала в условиях попеременно пресноводной (Балтийское ледниковое и Анциловое озера) и солоноватоводной (Иольдиевое, Литориновое и современное моря) среды. В итоге балтийская экологическая форма лосося прошла сложную историю формирования: земское море — приледниковые водоемы — попеременно озера и моря в котловине Балтийского моря — современное солоноватоводное море. Эта форма проникала также в озера Ладожское (частично), Сайма, Венерн и др. в периоды трансгрессий, происходивших на различных стадиях становления Балтики.

Как свидетельствуют приведенные реконструкции, основанные на данных по геологической истории северных территорий, палеолимнологии, экологии рыб и их географического распространения, формирование всех трех экологических форм европейского подвида атлантического лосося на значительных отрезках времени протекало независимо, и их ареалы сблизились и приобрели современные границы после распада и исчезновения последнего ледникового покрова.

Изложенная схема находит подтверждение в данных по биохимической генетике. По этим материалам европейский подвид атлантического лосося распадается на две обширные группы популяций, одна из которых соответствует североатлантической экологической форме, другая — балтийской и озерной формам. Из рис. 3 видно, что эти лососи образуют два главных кластера, один из которых объединяет популяции размножающиеся в реках Кольского полуострова, второй — размножающиеся в реках бассейна Балтийского моря. Кроме того, популяции лосося, обитающие в озерах и размножающиеся во впадающих в них реках, отличаются от собственно балтийских. Изолированность балтийской и озерной экологических форм от североатлантической убедительно подтверждается также данными рестрикционного анализа митохондрий ДНК.

ИСТОРИЯ ФОРМИРОВАНИЯ АРЕАЛА МОНОГЕНЕИ *GYRODACTYLUS SALARIS* MALMBERG, 1957 — ПАРАЗИТА МОЛОДИ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ *SALMO SALAR* LINNAEUS, 1758

Л.А. Кудерский*, Е.П. Иешко**, Б.С. Шульман**

* Институт озераведения РАН

** Институт биологии КарНЦ РАН

ВВЕДЕНИЕ

В последние десятилетия широкие масштабы приобрело случайное расселение (инвазия) водных организмов, прямо или косвенно обусловленное хозяйственной деятельностью (Кудерский 1975; 1999). Случайные вселенцы в новых для них местообитаниях нередко формируют многочисленные популяции и оказывают негативное влияние на аборигенные виды рыб, которое проявляется как конкуренция из-за корма, хищничество, паразитизм и т.п. (Виды-вселенцы... 2000). К подобным случайным вселениям относится внезапное появление в реках Норвегии моногенеи *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957, поражающей покровы и плавники молоди атлантического лосося *Salmo salar* Linnaeus, 1758.

Впервые эпизоотия *G. salaris* была отмечена в Норвегии в 1975 г. В последующие годы паразит широко распространился по многим норвежским рекам и появился в лососевых рыбоводных фермах (Heggberget, Johnsen 1982; Johnsen, Jensen 1986; Bakke et al. 1990 и др.). К началу 90-х годов *G. salaris* был уже обнаружен в 34 реках и в 35 рыбоводных хозяйствах. В тех реках, в которых появлялся паразит, молодь дикого лосося полностью погибала. Катастрофические последствия вселения *G. salaris* привлекли внимание не только специалистов, но и широкой общественности в связи с угрозой, возникшей для существования диких популяций ценнейшего промыслового вида – атлантического лосося. Активно обсуждаются возможные методы борьбы с этим опасным паразитом, включая тотальную обработку ихтиоцидами населенных им рек. Как показали работы по уничтожению *G. salaris* с помощью ротенона, этот метод борьбы с паразитом дает положительные результаты (Johnsen, Jensen 1991).

В лососевых реках Белого моря паразит был впервые отмечен в 1992 г. в реке Кереть (Иешко, Шульман 1994). Здесь молодь семги также почти полностью погибла и возникла угроза распространения *G. salaris* по другим рекам, впадающим в Белое море (Шульман и др. 1998). Пути проникновения *G. salaris* в реки Норвегии и Белого моря не установлены. Наиболее вероятен занос паразита при проведении рутинных рыбоводных работ (перевозки молоди лосося, рыбоводного оборудования и т.д.) (Malmberg 1989; Шульман и др. 1998).

Как свидетельствуют исследования по паразитофауне рыб, *G. salaris* отмечен в природе на том участке ареала атлантического лосося, который расположен в границах бассейна Балтийского моря. В то же время значительная часть ареала лосося, приуроченная к рекам впадающим в Белое, Баренцево, Норвежское моря и Восточную Атлантику, была свободна от рассматриваемого паразита. Вопрос о присутствии *G. salaries* в бассейне Ладожского озера пока остается открытым. По препаратам с Северо-Ладожского рыбоводного завода, переданным Е.А. Румянцевым, Э. Эргенсом этот вид был переописан и ошибочно указан для Ладожского озера (Определитель... 1985). Наши исследования последних лет молоди лосося в реках впадающих в озеро не подтвердили наличия у них *G. salaries*. В настоящем сообщении рассматриваются причины этой особенности распространения *G. salaris* с учетом истории формирования ареала атлантического лосося в целом.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ

Вид *G. salaris* был впервые описан в 1957 г. по материалам, собранным в одном из рыбоводных хозяйств Швеции (Malmberg, 1957). Позднее он был обнаружен в некоторых естественных водоемах и других рыбоводных хозяйствах этой страны. Помимо Швеции, *G. salaris* указывается для Финляндии (Bakke et al. 1990). В литературе имеются сведения о распространении этого паразита в реках и рыбоводных хозяйствах

Чехословакии и р. Серет (приток р. Днестр) (Johnsen, Jensen 1986; Bakke et al. 1990). Однако последующие исследования не подтвердили данные о встречаемости *G. salaris* за пределами Балтийского бассейна (Johnsen, Jensen 1986).

Из водоемов России *G. salaris* указывался для р. Печоры (Екимова 1976), но при последующем переопределении это сообщение не подтвердилось (Доровских 2000). Достоверно установлена встречаемость *G. salaris* в бассейне Онежское озеро (Пермяков, Румянцев 1984; Иешко и др. 1995, 1998; Румянцев 1996; Румянцев и др. 1999). Так в реке Пяльма экстенсивность заражения молоди лосося составляла 73 % (Пермяков, Румянцев 1984). В реках Кумса и Лижма встречаемость паразита достигала 25 %, при этом каких либо патологий связанных с заражением отмечено не было (Иешко и др. 1998; Шульман и др. 2000).

Таким образом, все известные к настоящему времени водоемы, для которых достоверно указывается встречаемость *G. salaris*, локализованы в пределах бассейна Балтийского моря. Поэтому есть основания присоединиться к мнению исследователей, считающих рассматриваемого паразита эндемиком Балтийского бассейна (Bakke et al. 1990). Ограниченный ареал, тесная связь паразита лишь с двумя экологическими формами лосося (балтийской и озерной) и отсутствие до последнего времени у третьей - североатлантической формы, позволяют считать *G. salaris* молодым видом, отщепившимся от ближайших представителей рода *Gyrodactylus* в относительно недавнее время.

За пределами естественного ареала *G. salaris* был впервые обнаружен в Норвегии в 1975 г. В последующие годы он широко распространился по норвежским рекам от юго-западной до северной частей страны и встречается как на молоди лосося диких популяций, так и в рыбоводных хозяйствах. В тех реках Норвегии, в которых появлялся *G. salaris*, молодь дикого лосося полностью исчезала. Это наносит ущерб не только промыслу, но и создает угрозу биоразнообразию ихтиофауны всего региона. Не исключается вероятность расселения паразита по многим другим рекам как Норвегии, так и остальных стран Европейского континента.

В отличие от норвежских рек, в нерестовых реках Балтийского бассейна впадающих в море и большие озера (Онежское, Венерн и др.) массовая гибель молоди лосося не отмечалась, несмотря на присутствие *G. salaris*. Здесь популяции хозяина (молодь лосося) и паразита сосуществуют в состоянии экологического равновесия. В литературе нет убедительной гипотезы, объясняющей причины отсутствия *G. salaris* у молоди популяций североатлантической экологической формы лосося и встречаемость у балтийской и озерной форм. Ниже мы рассмотрим возможное объяснение этому феномену.

В водоемах России за пределами естественного ареала *G. salaris*, был впервые достоверно отмечен в 1992 г. на молоди семги, выловленной на одном из порогов р. Кереть, впадающей в Белое море (Иешко, Шульман 1994; Шульман и др. 1998). В последующие годы паразит расселился практически по всей реке, включая верхнее течение, и был отмечен также в притоке р. Кереть — р. Лоуксе. Недавнее появление *G. salaris* в р. Кереть подтверждается данными предыдущих исследований. При изучении паразитофауны молоди семги р. Кереть в 1961-1962 гг. этот вид не был обнаружен, несмотря на большой объем использованного материала (100 экз. молоди длиной 8,7-18,0 см) (Малахова 1972).

Динамика зараженности молоди семги р. Кереть паразитом *G. salaris* отражена в табл. 1. Как видно из данных этой таблицы, катастрофические последствия появления паразита в новых для него реках обусловлены, в частности, резким увеличением показателей зараженности молоди. В естественном ареале процент и интенсивность заражения молоди паразитом обычно невысока. В новых условиях (р. Кереть) *G. salaris* нередко поражает до 100 % молоди семги, причем на одной рыбке насчитывается почти до 400 паразитов. Такая вспышка частоты встречаемости и обилия *G. salaris* — обычное явление для видов-вселенцев, так как аборигенные организмы оказываются не адаптированными к встрече с новыми для них конкурентами, хищниками или паразитами. Следует также отметить, что интенсивность заражения молоди лосося в реке Кереть резко возрастает с понижением температуры воды. В связи с чем, уже в сентябре (табл. 1) средняя интенсивность превышает 1000 экз. паразита на одну особь. Данные, полученные в 1998 г. позволяют предположить, что осеннее увеличение зараженности паразитом является решающим фактором катастрофического снижения выживаемости молоди в подледный период.

Таблица 1.

Зараженность молоди семги *G. salaris* в р. Кереть

Порог	Годы					
	1992	1993	1994	1995	1996	1998
Морской	0 (0)	—	—	—	100,0 (75,0)	100 (1157,1)
Варацкий	100,0 (225,9)	56,5 (13,2)	100,0 (398,5)	—	100,0 (313,6)	
Сухой	—	—	93,3 (6,4)	100,0 (312,7)	100,0 (65,6)	33,3 (26,0)
Верхний	—	—	—	0 (0)	80,0 (7,2)	

Примечание: число - экстенсивность заражения в %; число в скобках - индекс обилия, экз; черта означает отсутствие исследований.

Отраженная в данных табл. 1 “нагрузка” паразитов на молодь семги не могла не вызвать негативного эффекта. Как и в реках Норвегии, проникновение *G. salaris* в р. Кереть привело к резкому сокращению численности молоди на характерных для нее местообитаниях (табл. 2) (Шульман и др., 1998).

Таблица 2.
Плотность заселения р. Кереть сеголетками семги, экз./100м²

Порог	Год					
	1990	1991	1992	1993	1995	1996
Варацкий	62,0	42,0	6,0*	0,37*	0,8*	0,21*
Сухой	72,0	—	—	1,8*	6,0*	0,92*

Примечание: * — молодь заражена паразитом; прочерк означает отсутствие данных.

Как видно из табл. 2, в 1996 г., при предельно высокой экстенсивности заражения молоди и высоком обилии паразита плотность заселения р. Керети сеголетками семги сократилась по сравнению с 1990 г. на пороге Варацкий почти в 300 раз, на пороге Сухом в 78 раз. По осредненным данным плотность заселения р. Кереть молодь семги составила (экз./100м²): 1990 — 97,0; 1996 — 2,3; 1997 — 0,04 (Шульман и др. 2001). Заражение *G. salaris* существенно повлияло на возрастную структуру молоди семги. В 1990 г. до появления паразита удельный вес различных возрастных групп молоди был обычным и составлял (в %) 0+ — 64,2; 1+ — 28,2; 2+ — 4,9; 3+ — 2,7. К 1996 г. возрастная структура молоди значительно преобразовалась и приобрела вид (в %): 0+ — 97,5; 1+ — 1,0; 2+ — 1,0; 3+ — 0,5 (Щуров 1998). То есть, старшие возрастные группы пестряток под влиянием паразита почти полностью исчезли.

Наблюдения, выполненные в 1997 г. и 1998 г. показали, что плотность заселения р. Кереть молодь семги остается на очень низком уровне. В отличие от предыдущих лет, молодь исчезла на верхних порогах, и выше Сухого молодь семги нами не обнаружена. На пороге Сухом встречались только сеголетки. Их зараженность составляла в июле 60 % при индексе обилия 5,0, в сентябре 46,4 % при индексе обилия 35,0. На пороге Морском встречались сеголетки и двухлетки, показатели их зараженности приведены в табл.3. Естественно, что при такой высокой степени зараженности молодь семги в основном погибала.

Таблица 3.
Зараженность молоди семги *G. salaris* в р. Кереть на пороге Морском в 1998 г.

Возраст	Июль		Сентябрь	
	Экстенсивность заражения, %	Индекс обилия	Экстенсивность заражения, %	Индекс обилия
0+	100,0	(1-139) 32,8	100,0	(15-2531) 800,6
1+	100,0	(144-340) 242,0	100,0	(3037-5895) 4710,0

Катастрофическое уменьшение численности молоди в реке при почти полном отсутствии старших возрастных групп пестряток обуславливает снижение количества производителей, заходящих для размножения. На сокращение численности производителей негативно влияет также интенсивный браконьерский лов, резко возросший в 90-е годы и не поддающийся точному учету. Однако, сравнивая состояние популяций семги разных рек Беломорского бассейна не имеющих *G. salaris* с р. Кереть, можно достоверно считать, что резкое уменьшение численности стада производителей в последней явилось преимущественно следствием появления паразит. Сокращение численности семги в р. Кереть наглядно иллюстрируют данные табл. 4 (Щуров 1998), составленной по материалам подсчетов производителей на рыбоучетном заграждении, установленном вблизи устья реки. До появления *G. salaris* количество диких производителей семги, учтенных на заграждении в 1,2 км от устья р. Кереть, превышало в отдельные годы 2 тыс. шт. и до 1990 г. не опускалось ниже 1341. В 1994 г. их было учтено только 50 шт. Также резко уменьшилось число учтенных производителей, полученных от заводской молоди, выпуск которой в 1985-1995 гг. сохранялся на достаточно высоком уровне.

Совместное рассмотрение материалов по степени зараженности молоди семги паразитом (табл. 1 и 3), резкому снижению плотности заселения реки молодь семги (табл. 2) и уменьшению количества заходящих на нерест из моря производителей (табл. 4) наглядно отражает катастрофические последствия появления *G. salaris* в р. Кереть. Вместе с тем представленные данные характеризуют степень опасности, возникшей для популяций семги размножающихся в других реках бассейна Белого моря и прилегающих регионов. В связи с этим целесообразно осуществить мероприятия по уничтожению паразита в р. Кереть, и принять предупредительные меры, направленные на предотвращение распространения *G. salaris* по нерестовым рекам Кольского полуострова, Карелии и Архангельской области.

Таблица 4.

Величина нерестового стада семги р. Кереть

Годы	Учтенные производители		Выпуск заводской молоди, тыс. шт.
	Дикие	Заводские	
1985	2161	1779	164,1
1986	1781	1449	160,8
1987	1341	1086	161,4
1988	1998	1296	155,4
1989	1728	1803	98,5
1990	864	1653	82,4
1991	374	316	80,2
1992	121	415	99,1
1993	231	456	131,3
1994	50	703	145,3
1995	411	655	70,2
1996	171	220	157
1997	62	118	80,9
1998	196	411	111,9

ОБСУЖДЕНИЕ

Для понимания проблемы взаимоотношений *G. salaris* и *S. salar* имеют значение следующие две особенности атлантического лосося. Во-первых, жизненный цикл этой рыбы распадается на два крупных этапа. Один из них — речной — связан с размножением в реках и обитанием в них молоди в течение нескольких лет до достижения покатного состояния. Здесь же находятся появляющиеся иногда карликовые самцы. Второй этап начинается с момента ухода покатников в нагульные акватории и завершается возвратом в нерестовые реки рыб со зрелыми половыми продуктами. Во-вторых, вид *S. salar* представлен тремя экологическими формами, существенно различающимися по условиям нагула. Все они размножаются в реках в пределах относительно единой в географическом отношении репродуктивной части ареала. Но нагульные акватории этих форм различны и расположены далеко друг о друга. Североатлантическая экологическая форма нагуливается в типично морских (океанических) условиях Северной Атлантики и окраинных морей, частично мигрируя вплоть до Гренландии. Размножается эта форма в реках Западной и Северной Европы от Португалии на западе до р. Кары на востоке (Берг 1948). Балтийская экологическая форма нагуливается на акватории Балтики и размножается в реках, впадающих в это море. Наконец, озерная экологическая форма нагуливается в ряде больших озер Северо-Запада России и Фенноскандии, размножаясь в связанных с ними реках.

G. salaris паразитирует на молоди лосося в течение речного этапа жизненного цикла *S. salar*. Поэтому можно было бы ожидать присутствие *G. salaris* на всей репродуктивной части видовой ареала лосося. Однако фактически, как показано в предыдущем разделе, этот паразит встречается в реках, относящихся к бассейну Балтийского моря, и тесно связан только с балтийской и озерной экологическими формами *S. salar*. Для североатлантической экологической формы лосося *G. salaris* до последнего времени не был известен и появился в реках Норвегии и в реке Кереть в результате хозяйственной деятельности. Хотя репродуктивные части ареалов всех трех экологических форм лосося соприкасаются на Скандинавском полуострове и в Карелии, но естественным путем *G. salaris* нигде не преодолел водоразделов между бассейнами Балтийского, Норвежского, Белого и Баренцева морей.

По нашему мнению эта особенность естественного распространения *G. salaris* тесно связана с историей формирования современного ареала европейского подвида атлантического лосося, которая в краткой форме может быть изложена следующим образом.²

Формирование ареала *S. salar* происходило под влиянием крупных геологических событий, наблюдавшихся на севере Европейского континента в конце плиоцена, плейстоцене и голоцене, ведущими из которых являлись неоднократно повторявшиеся покровные оледенения и сменявшие их дегляциации территорий. Для рассматриваемой в настоящем сообщении темы наиболее важен период, охватывавший последнее (микулинское) межледниковье, последнее (валдайское) покровное оледенение, поздне- и послеледниковое время. В микулинское межледниковье климатические условия были близки к современным,

² Подробно этот вопрос рассмотрен в статье (Кудерский, Титов 2001).

но значительные территории были залиты водами морской трансгрессии. Фенноскандия в этот период представляла собой остров, а по южному краю существовавшего морского бассейна располагались крупные заливы, далеко вдававшиеся в материк по долинам больших рек. Атлантический лосось, в отличие от современной эпохи, имел возможность широко мигрировать в границах этих акваторий и есть основания считать, что его популяции в микулинское время еще не распались на отдельные экологические формы.

Во время последнего (валдайского) оледенения ледниковый щит покрывал обширные пространства и располагавшиеся на них водоемы. Обитавший в них лосось был оттеснен в двух основных направлениях: в сторону свободных от ледникового покрова прилегающих к Западной Европе участков Восточной Атлантики и в приледниковые водоемы, образовавшиеся у южного края ледника от западной границы Балтийского бассейна до Урала. Причем сохранению лосося в приледниковых водоемах способствовало то обстоятельство, что они возникали в начале на месте глубоко вдававшихся в сушу морских заливов и затем перемещались к югу по рельефу местности перед краем наступающего ледника. К моменту максимального развития валдайского оледенения на Европейском континенте сложилась палеогеографическая обстановка схематически изображенная на прилагаемом рисунке (рис.).

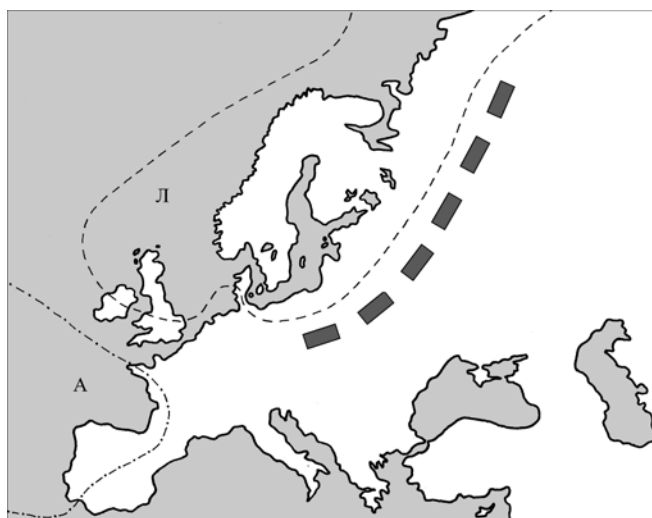


Рис. Предполагаемый палеоареал моногенеи *Gyrodactylus salaris* в период последнего (валдайского) оледенения. А — североатлантическая часть палеоареала лосося; Л — ледниковый покров; заштрихованные прямоугольники — схематическое изображение приледниковых водоемов; точечная граница — предполагаемый палеоареал *G. salaris*

Единый в период микулинского межледниковья ареал лосося во время наибольшего продвижения ледника к югу оказался разорванным и был представлен двумя далеко отстоявшими друг от друга частями. Одна из них оказалась приуроченной к Восточной Атлантике и рекам тех территорий Западной Европы, которые оставались свободными от ледникового покрова. Вторая была связана с системами приледниковых водоемов. Восточная Атлантика и приледниковые водоемы служили не только рефугиумами, в которых сохранились организмы, ранее обитавшие в покрытых ледниковым щитом водоемах. В них происходили также процессы формообразования, которые индуцировались особенностями среды обитания организмов в этих различных в экологическом отношении акваториях. В частности, в приледниковых водоемах могла возникнуть ручьевая минога, протекали интенсивные микроэволюционные преобразования у сига, образовались различные формы ряпушки и реликтовой рогатки и др. (Кудерский 1969; 1990; 1998).

Благодаря особенностям процессов микроэволюции в условиях приледниковых водоемов в них сложились популяции лосося, сохранившие ряд предковых черт, присутствовавших у этой рыбы в микулинское время и ранее. Эти популяции переместились при отступании ледника в котловины Балтики и больших озер, преобразовавшись здесь в современные балтийскую и озерную экологические формы. В свою очередь, популяции Восточной Атлантики, отклонившиеся от характерной для микулинского времени предковой формы в связи с особенностями океанических условий существования, дали начало современной североатлантической экологической форме лосося. В настоящее время различия между балтийской и озерной формами, с одной стороны, и североатлантической, с другой, касаются не только некоторых особенностей экологии (нагул в пресных, солоноватых и полносолёных океанических условиях и др.) и морфотипа (сохранение или потеря некоторых кумжеподобных черт и др.), но и паразитофауны. В частности, на балтийской и озерной формах в течение речного этапа жизненного цикла паразитирует *G. salaris*, отсутствующий на молоди североатлантической экологической формы.

Различия в паразитофауне отдельных экологических форм лосося сложились еще в период их существования в Восточной Атлантике и приледниковых водоемах во время валдайского оледенения. На

основании совместного анализа зоогеографических материалов, особенностей экологии отдельных форм атлантического лосося и истории формирования различных частей его видовой ареала можно считать, что *G. salaris* молодой вид, образовавшийся в относившихся к Балтийскому бассейну западных группах приледниковых водоемов в которых протекали активные эволюционные процессы. Предполагаемый палеоареал паразита показан схематически на прилагаемом рисунке.

Таким образом, *G. salaris* и молодь будущих балтийской и озерной экологических форм лосося длительное время совместно эволюционировали в приледниковых водоемах, пройдя здесь процесс коадаптации. У молоди лосося выработались приспособления, нейтрализующие агрессивность *G. salaris* и между популяциями хозяина и паразита установилось обычно наблюдаемое в естественных условиях экологическое равновесие, отмечаемое и в настоящее время.

Молодь популяций лосося Восточной Атлантики обитала в реках Западной Европы, расположенных далеко от района происхождения *G. salaris* в системах приледниковых водоемов, и оказалась не адаптированной к этому паразиту. Репродуктивные участки ареалов всех трех экологических форм лосося сблизились на Скандинавском полуострове лишь после полного исчезновения ледникового покрова. Но *G. salaris* не смог естественным путем преодолеть водораздел между бассейнами Балтийского и Норвежского морей и попал в реки Норвегии лишь в недавнее время в результате хозяйственной деятельности.

ВЫВОДЫ

Имеющиеся в настоящее время данные по проблеме взаимосвязи между *G. salaris* и *S. salar* позволяют сформулировать следующие выводы.

1. Естественное распространение *G. salaris* отмечается на части ареала *S. salar*, хотя нами не исключается возможность обнаружения этого паразита и восточнее.

2. Отмеченная особенность распространения *G. salaris* обусловлена историей формирования ареала его хозяина *S. salar* в позднем плейстоцене — голоцене и связана с сохранением части популяций лосося в период последнего (валдайского) оледенения в рефугиумах, в качестве которых служили приледниковые водоемы, располагавшиеся у южного края ледникового щита. В этих рефугиумах, во-первых, сформировались *G. salaris* и популяции *S. salar*, преобразовавшиеся после дегляциации в балтийскую и озерную экологические формы лосося. Во-вторых, в них протекала коадаптация паразита и хозяина.

3. Рефугиум, охватывавший нерестовые реки свободной от льда территории Западной Европы и нагульную акваторию Восточной Атлантики, оказался свободным от *G. salaris* и возникшая здесь североатлантическая экологическая форма лосося не была адаптирована к взаимодействию с рассматриваемым паразитом, что стало причиной массовой гибели молоди этой формы лосося в реках Норвегии при внезапном появлении в них *G. salaris* антропогенным путем.

4. Взаимоотношения *G. salaris* и атлантического лосося в реках Норвегии и р. Кереть аналогичны явлению, отмечавшемуся в 30-е годы XX столетия для паразита *Nitzschia sturionis* и аральской популяции шипа *Acipenser nudiiventris*. Оба вида совместно обитают в Каспийском море без каких либо отрицательных последствий для рыбы. Однако перевозка *N. sturionis* в Аральское море вместе с интродуцируемой севрюгой вызвала интенсивное заражение паразитом аральского шипа и его массовую гибель (Догель, Лутта 1937; Лутта 1941). Этот случай стал хрестоматийным и освещается в ряде сводок и учебной литературе. В настоящее время он пополнился сходным вариантом взаимоотношений между *G. salaris* и *S. salar*.

5. Проникновение *G. salaris* в реки Норвегии и р. Кереть (Белое море) с катастрофическими последствиями для молоди атлантического лосося необходимо рассматривать еще как один сигнал тревоги, требующий усиления внимания к экологическим последствиям антропогенной деятельности на водоемах.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю признательность И.Л. Щурову за помощь в сборе и обработке ихтиологического материала.

ЛИТЕРАТУРА

Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 466 с.

Виды-вселенцы в Европейских морях России. Апатиты. 2000. 312 с.

Догель В.А., Лутта А.С. 1937. О гибели шипа на Арале в 1936г. // Рыбное хозяйство.

Доровских Г.Н. 2000. Паразитофауна атлантического лосося (*Salmo salar*) бассейнов рек Северо-Востока Европейской части России // Международная конференция "Атлантический лосось (биология, охрана и воспроизводство)", тезисы докладов. Петрозаводск: Институт биологии Карельского научного центра РАН. С. 22-23.

- Екимова И.В.** 1976. Эколого-географический анализ паразитов рыб реки Печоры // Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР). Свердловск. С. 50-68.
- Иешко Е.П.,** Румянцев Е.А., Шульман Б.С., Щуров И.Л., Берланд Б., Бристов Г.А., Каукоранта М. 1995. Паразиты проходных и пресноводных лососей (*Salmo salar* L., *S. trutta* L.) в реках Северо-Запада Европы // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера, тезисы докладов. Петрозаводск. С. 95-96.
- Иешко Е.П.,** Шульман Б.С. 1994. Паразитофауна молоди семги некоторых рек карельского побережья Белого моря // Экологическая паразитология. Петрозаводск. С. 45-53.
- Иешко Е.П.,** Щуров И.Л., Шульман Б.С., Бристов Г., Берланд Б. 1998. Паразиты молоди пресноводного лосося (*Salmo salar morfa sebago* Girard), обитающей в реках бассейна Онежского озера // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Мат. VII Международной конф. Санкт-Петербург. С. 250-251.
- Кудерский Л.А.** 1969. Роль приледниковых водоемов в формировании пресноводной ихтиофауны Северо-Запада Европейской части СССР // Восьмая сессия ученого совета по проблеме “Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера”, тезисы докладов. Петрозаводск. С. 93-94.
- Кудерский Л.А.** 1975. О саморасселении рыб во внутренних водоемах // Известия ГосНИОРХ. Т. 103. С. 58-64.
- Кудерский Л.А.** 1990. История [Ладожского озера] по данным об ихтиофауне. История [Онежского озера] по данным об ихтиофауне // История Ладожского, Онежского, Псковско-Чудского озер, Байкала и Ханки. Л.: Наука. С. 63-65, 106-108.
- Кудерский Л.А.** 1998. Плейстоценовый этап формирования ихтиофауны Ладожского озера // История плейстоценовых озер Восточно-Европейской равнины. С.-Пб.: Наука. С. 140-147.
- Кудерский Л.А.** 1999. Саморасселение рыб и его рыбохозяйственные и биогеографические последствия // Современные достижения в области рыбоводства и воспроизводства рыбных запасов. Тезисы докладов конференции посвященной 170-летию со дня рождения основателя российского рыбоводства В.П. Врасского. С.-Пб. С. 21-23.
- Кудерский Л.А.,** Титов С.Ф. 2001. Пути формирования современного ареала европейского подвида атлантического лосося // Атлантический лосось (биология, охрана и воспроизводство). Петрозаводск. Институт биологии Карельского научного центра РАН (в печати).
- Лутта А.С.** 1941. Воспаление жабер у *Acipenser nudiiventris*, вызванное сосальщиком *Nitzschia sturionis* // Зоологический журнал. Т. 20, N 4-5.
- Малахова Р.П.** 1972. Паразитофауна семги *Salmo salar* L., кумжи *Salmo trutta* L., горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) и сига *Coregonus lavaretus pidschian n. pidschianoides* Pravdin в бассейне Белого моря // Лососевые (Salmonidae) Карелии. Вып. 1. Экология, паразитофауна, биохимия. Петрозаводск. С. 21-26.
- Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР.** 1985. Т. 2. Л.: Наука. 425 с.
- Пермяков Е.В.,** Румянцев Е.А. 1984. Паразитофауна лососевых (Salmonidae) и сиговых (Coregonidae) рыб Онежского озера // Сборник научных трудов ГосНИОРХ. Вып. 216. С. 112-116.
- Румянцев Е.А.** 1996. Эволюция фауны паразитов рыб в озерах. Петрозаводск: Институт биологии Карельского научного центра РАН. 187 с.
- Румянцев Е.А.,** Шульман Б.С., Иешко Е.П. 1999. Современное эпизоотическое состояние основных внутренних водоемов Карелии // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Материалы 2 (25) международной конференции. Петрозаводск. С. 55-57.
- Шульман Б.С.,** Иешко Е.П., Щуров И.Л. 1998. Зараженность молоди семги (*Salmo salar* L.) *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 в р. Кереть (Северная Карелия) // Паразиты и болезни морских и пресноводных рыб Северного бассейна. Мурманск: ПИПРО. С. 97-102.
- Шульман Б.С.,** Щуров И.Л., Иешко Е.П. 2000. Сезонная динамика заражения молоди пресноводного лосося (*Salmo salar morfa sebago* Girard) паразитом *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 // Атлантический лосось (биология, охрана и воспроизводство). Тез. докл. Петрозаводск. С. 62-63.
- Шульман Б.С.,** Щуров И.Л., Иешко Е.П., Широков В.А. 2001. *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 — реальная угроза популяции атлантического лосося (*Salmo salar* L.) в реке Кереть (Сев. Карелия) // VIII региональная научно-практическая конференция “Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря”, тезисы докладов. Архангельск. С. 229-231.
- Щуров И.Л.** 1998. Атлантический лосось реки Керети (естественное и искусственное воспроизводство) // Проблемы лососевых на Европейском Севере. Петрозаводск: Институт биологии Карельского научного центра РАН. С. 51-64.
- Bakke T.A.,** Jansen P.A., Hansen L.P. 1990. Differences in the host resistance of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., stocks to the monogenean *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 // J. Fish Biology. V. 37, N 4. P. 577-587.
- Heggberget T.G.,** Johnsen B.O. 1982. Infestations by *Gyrodactylus* sp. of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in Norwegian rivers // J. Fish Biology. V. 21, N 1. P. 15-26.
- Johnsen B.O.,** Jensen A.J. 1986. Infestations of Atlantic salmon, *Salmo salar*, by *Gyrodactylus salaris* in Norwegian rivers // J. Fish Biology. V. 29, N 2. P. 233-241.
- Johnsen B.O.,** Jensen A.J. 1991. The *Gyrodactylus* story in Norway // Aquaculture. V. 98, N 1-3. P. 289-302.
- Malmberg G.** 1957. Om förekomsten av *Gyrodactylus* på fiskar // Södra Sveriges Fiskeriför. Aarskr. 1956. 76 p.
- Malmberg G.** 1989. Salmonid transports, culturing and *Gyrodactylus* infections in Scandinavia // O.Bauer (ed.). Parasites of Freshwater Fishes of North-West Europe. Int. Symp. Soviet-Finnish cooperation, 10-14 January 1988. P. 88-104.

ВЛИЯНИЕ ЗАРЫБЛЕНИЯ НА ОСЛАБЛЕННЫЕ И ИСЧЕЗАЮЩИЕ ПОПУЛЯЦИИ ЛОСОСЯ В ЭСТОНИИ

Т. Паавер¹, П. Куппер¹, М. Кангур²

¹*Institute of Animal Science, Estonian Agricultural University, Kreutzwaldi 1, EE51014, Tartu, Estonia*

²*Estonian Marine Institute, Viljandi mnt. 18B, EE11216, Tallinn, Estonia*

Резюме

В Эстонии выпуски лосося из стада р. Невы производятся с 1996 г. с целью восстановления самостоятельных популяций в реках, где естественные популяции утрачены или ослабли. Естественное воспроизводство зарегистрировано в четырех реках, где производились выпуски, в 1999 г. и в двух реках в 2000 г. Однако, учитывая малый временной интервал между выпусками заводской рыбы и появлением потомства можно предположить, что нерест является результатом не только возвращения «заводских» рыб, но и стрэинга производителей, выросших в естественных условиях. Судя по повторным отловам меченых рыб от молоди, выпущенной в эстонские реки, впадающие в Финский Залив, лосось успешно рос в море, его миграции включали Главный бассейн Балтийского моря, но при этом в некоторой степени присутствовал стрэинг.

Ключевые слова: *Балтийский лосось, зарыбление, рост, стрэинг*

ЛОКАЛИЗАЦИЯ ЛЕДНИКОВОГО РЕФУГИУМА АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ (*SALMO SALAR* L.) С ПОМОЩЬЮ АЛЛОЗИМНЫХ МАРКЕРОВ

А.А. Махров, Е.А. Салменкова, Ю.П. Алтухов

Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН, Москва e-mail: makhrov@vigg.ru

Резюме

В период оледенения популяции атлантического лосося сохранялись в не затронутых ледником регионах — рефугиумах. В настоящей работе мы предпримем попытку выявить популяции, обитающие в этих регионах в настоящее время. Это возможно на основе представления о закономерностях генетических процессов в подразделенных популяциях (популяционных системах).

Популяционные системы обладают гомеостазом, т.е. способностью поддерживать свою структуру и определенный уровень генетического разнообразия. Исключение - недавно возникшие популяции, почти неизбежно проходившие стадию малой численности. Поскольку при формировании новых популяций изменение частот генов происходит разнонаправленно, вид в целом сохраняет частоты генов, свойственные “прапопуляции” (Алтухов, Рычков 1970).

В настоящей работе использованы ранее опубликованные собственные и литературные (Bourke et al. 1997; Skaala et al. 1998) данные по частотам аллелей девяти полиморфных локусов, кодирующих белки (*sAAT-4**, *ESTD**, *FBALD-3**, *IDDH-1**, *IDDH-2**, *IDHP-3**, *sMDH-3**, *mMEP-2**, *TPI-3**) в девятнадцати популяциях из разных частей ареала атлантического лосося. Частоты генов в предковой популяции вычисляли путем усреднения соответствующих частот в современных популяциях. Степень сходства между определенными таким образом генетическими характеристиками предковой популяции и современных популяций оценивали с помощью генетических дистанций (Nei 1978).

Наиболее сходен с реконструированным генофондом предковой популяции генофонд популяций Британских островов и двух из пяти проанализированных популяций Норвегии. Изученные популяции трех других рек Норвегии, Кольского полуострова, Северной Америки, Исландии, Бискайского залива, Балтики, Белого моря более сильно дивергировали от “прапопуляции”.

Южная оконечность Британских островов не подвергалась воздействию ледника (Benn & Evans 1998). Несомненно, эта территория вполне могла быть рефугиумом для популяций атлантического лосося, хотя, вероятно, этот рефугиум не был единственным.

Популяции атлантического лосося юго-восточной части бассейна Балтики и южной части бассейна Белого моря отличаются от популяций смежных регионов частотами некоторых генов. Предполагается, что атлантический лосось заселил эти два региона из рефугиума, находившегося в бассейне Балтийского моря (Semeonova 1988; Kazakov & Titov 1991; Koljonen et al. 1999; Nilsson et al. 2001; Makhrov et al. 2001). Определенную роль в формировании генофонда европейских популяций атлантического лосося играл также поток генов из американской части ареала вида (Makhrov et al. 2001).

МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ НАГУЛЬНОГО ЛОСОСЯ ОНЕЖСКОГО ОЗЕРА

Л.П. Рыжков, И.М. Крупень

ПетрГУ, 185640 Петрозаводск, ул. Красноармейская, 31, эколого-биологический факультет,
кафедра зоологии и экологии, тел. (812-2) 78-17-41, E-mail: Ryzhkov@mainpgu.karelia.ru

Резюме

Представлены результаты работ по изучению морфофизиологических признаков лосося и структуры его нагульного стада в Онежском озере. Исследовались возрастная и половая структура, размерно-весовые показатели, меристические и пластические признаки и индексы внутренних органов. В результате этих работ выявлены как сходство, так и некоторые различия между особями из естественных и искусственных условий воспроизводства. Показано существенное влияние воспроизводства лосося в искусственных условиях на формирование его промысловых стад. Установленные особенности лосося заводского воспроизводства рекомендуется использовать для контроля качества выращиваемого посадочного материала.

ВВЕДЕНИЕ

Озерный лосось (*Salmo salar* L. morpha sebago Girard) один из наиболее ценных представителей пресноводной ихтиофауны. Он имеет важное значение в хозяйственном отношении и представляет большой научный интерес. Численность озерного лосося в Карелии всегда была весьма значительна, особенно в больших озерах республики — Онежском и Ладожском. Однако в результате усиленного антропогенного воздействия на водную среду и негативной роли нерегулируемого промысла в настоящее время возникла необходимость обратить серьезное внимание на сохранение запасов озерного лосося, особенно в Онежском озере — основном лососевом водоеме Карелии. Вместо 10-12 т вылавливаемых ранее только в Онежском озере, в настоящее время общий улов озерного лосося в целом по Карелии не превышает 2,5 т/год.

Увеличение объемов разведения в искусственных условиях и повышение качества посадочного материала, наряду с другими мерами, могут способствовать восстановлению высокой численности озерного лосося. В настоящее время развитие этого направления стабилизировалось на достаточно низком уровне из-за отсутствия специализированной базы для получения качественного посадочного материала и недостатка современных научных материалов по его биологическим особенностям. Для создания такой базы необходимо иметь четкое научное обоснование эффективности искусственного воспроизводства озерного лосося и сохранения его высоких продукционных качеств. К настоящему времени убедительно доказано, что в количественном отношении заводское разведение лосося дает хорошие результаты. Около половины в уловенных уловах составляют рыбы выросшие из посадочного материала рыбодных заводов. Однако качество “заводских” рыб в нагульный период до сих пор не изучалось и поэтому трудно оценить общую эффективность заводского воспроизводства.

Учитывая необходимость восстановления промысловых запасов озерного лосося и целесообразность расширения объемов его заводского воспроизводства, по заказу Карелрыбвода предполагалось исследовать биологические особенности нагульного лосося, выявить структуру его популяции, оценить динамику биометрических показателей и морфофизиологических признаков, определить сходство и различия по исследованным показателям между особями заводского и естественного воспроизводства. Одновременно предполагалось дать предварительную оценку качества рыб в нагульный период и рассмотреть возможности повышения эффективности заводского воспроизводства.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал по нагульному лососю собирался в июле-августе 1999 года из уловов продольника-верхоплава и ставного невода, установленных в районе Шелтозеро-Брусно (акватория против входа в Лахтинскую губу) Онежского озера. Общий объем собранного материала составил 72 экземпляра, в т.ч. на морфологический и морфофизиологический анализ было использовано 50 экземпляров (25 особей искусственного и 25 естественного воспроизводства).

Обработка материала проводилась по общепринятым методикам (Правдин 1966; Смирнов с соавт. 1972). В морфофизиологическом отношении лосося исследовали по 9 меристическим и 36 пластическим признакам, размерно-весовому составу и индексам внутренних органов (сердце, печень, жабры, селезенка, желудок, кишечник).

Возраст определялся по чешуе при помощи бинокуляра МБС-6 (контроль при помощи микрофот). Переходных зон (переходных колец), нерестовых меток и "эпителиомной эрозии" на чешуе не обнаружено. Двухгодовики лосося, выращиваемые на рыбноводном заводе и выпускаемые в реки Онежского озера (Шуя, Сяся, Лососинка, Суна), в основном, метятся отрезанием жирового плавника. По этому признаку различали рыб заводского и естественного воспроизводства. Наряду с этим почти у всех рыб, молодь которых выращивается в заводских условиях, имеется искривление лучей спинного плавника, образующееся в результате некроза. По указанному дефекту также имеется возможность выявлять особей заводского воспроизводства.

Весь фактический материал обработан статистически, с применением стандартных методов вариационной статистики (Лакин 1980).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Размеры исследованных особей (АС) нагульного лосося в 1999 году колебались в пределах от 38.0 до 79.5 см (табл. 1). В основном преобладали рыбы размером от 50 до 70 см, которые в общем объеме выборки составляли 73,6 %. Масса тела у всех изученных рыб изменялась от 0,4 до 5,1 кг. Максимально были представлены рыбы массой от 1.0 до 3.5 кг.

В нагульном стаде онежского лосося возраст исследованных рыб колебался от 3+ до 7+ лет. Обычно преобладали рыбы в возрасте пяти (4+)-семи (6+) лет, модальная возрастная группа — шестилетки (табл. 2).

Таблица 1.
Размерно-весовой состав нагульного лосося Онежского озера

Показатели										Пределы	M±m	n
Длина АС, см										38.5–79.5	60.35±0.23	72
40	45	50	55	60	65	70	75					
2 экз.	5 экз.	3 экз.	9 экз.	13 экз.	15 экз.	16 экз.	5 экз.	4 экз.				
Вес, кг										0.4–5.1	2.26±0.26	72
0.5	1.0	1.5	2.0	2.5	3.0	3.5	4.0	4.5	5.0			
3 экз.	6 экз.	12 экз.	10 экз.	15 экз.	9 экз.	11 экз.	1 экз.	2 экз.	2 экз.	1 экз.		
Длина АС, см										Колебания	M±m	n
40 – 45 – 50 – 55 – 60 – 65 – 70 – 75												
2	5	3	9	13	15	16	5	4		38.0-79.5	60.35±0.23	72
Вес, кг										0.4-5.1	2.26±0.26	
0.5 - 1.0 - 1.5 - 2.0 - 2.5 - 3.0 - 3.5 - 4.0 - 4.5 - 5.0												
3	6	12	10	15	9	11	1	2	2	1		

Таблица 2
Возрастной состав нагульного лосося

Количество рыб	Возраст (речные и озерные годы)					Всего
	3+	4+	5+	6+	7+	
Заводского воспроизводства	5	13	20	-	-	38
Естеств. воспроизводства	1	5	10	12	6	34
Всего	6	18	30	12	6	72
%%	8	25	42	17	8	100
% заводских рыб	83	72	66	0	0	53

Почти аналогичную возрастную структуру отмечал В.А. Валетов (1999) в нерестовом стаде лосося Ладожского озера и Янисъярви. По его данным модальный общий возраст в пополнении нерестового стада ладожского лосося составляет 4+-5+. При обобщении материалов разных авторов Д.К. Халтурин (1966) показал, что преобладающий возраст в различных стадах ладожского лосося также 4+-5+. В то же время он отметил, что в зависимости от гидрологических и экологических факторов среды модальные возрастные группы в мигрирующих стадах лосося северной и южной частей Ладожского озера чаще всего различаются между собою.

Структура исследуемого нагульного стада онежского лосося в районе Шелтозеро представлена рыбами как из естественных, так и искусственных (заводских) условий воспроизводства. Однако соотношение особей из естественных и искусственных условий воспроизводства в разных возрастных группах неодинаково. Максимальное относительное количество “заводских” рыб наблюдалось среди четырехлеток (83 %). В следующих двух возрастных классах (4+ и 5+) их доля снизилась до 72 % и 66 % соответственно. Семи (6+) и восьмилетних (7+) рыб заводского воспроизводства в уловах не обнаружено (табл. 2).

В целом среди всех исследованных лососей “заводские” особи составляли 53 %. Это значит, что воспроизводство лосося в искусственных условиях имеет очень большое значение в формировании его нагульного стада и требует дальнейшего развития и совершенствования.

Возрастной состав лосося в зависимости от продолжительности речного и озерного периодов жизни представлен в табл. 3. Анализ приведенных данных показал, что речной период жизни лосося колеблется от 2 до 4 лет. Это согласуется с данными Ю.А. Смирнова (1971) для онежского лосося и В.А. Валетова (1999) для ладожского лосося. Аналогичная продолжительность речного периода жизни свойственна практически всем популяциям атлантического лосося (Веселов 1998; Бартер 1998; Казаков, Веселов 1998 и др.). По нашим данным молодь живущая в реке 2 и 3 года составляет по 47 % в каждой возрастной группе, а 4 года — всего лишь 6 %. Такое соотношение возраста мигрирующей в озеро молоди отличается от многолетних данных Ю.А. Смирнова (1971) по нерестовому стаду шуйского лосося. По его данным встречаемость рыб с длительностью речного периода 2 года составляет в среднем 66 %, 3 года — 33 % и 4 года — 1 %. Это показывает, что шуйский лосось нагуливается не только в районе юго-западного побережья (Шолтозеро — Бруно) Онежского озера.

По нашим данным в отличие от рыб естественного воспроизводства все “заводские” рыбы скатываются в озеро в возрасте 2 года. Из 38 исследованных заводских рыб только 2 особи мигрировали в озеро в возрасте трех лет. Это оказались рыбы поколения 1994 года, а в этом году, по данным Карелрыбвода, в р. Шую была выпущена небольшая партия трехгодовиков (17.6 тыс. шт.). Вероятно, вся заводская молодь пресноводного лосося, выпускаемая в реки ранней весной в возрасте два и три года, скатывается в озеро в этом же году.

Таблица 3.

Возрастной состав нагульного лосося с учетом речного и озерного периодов жизненного цикла

Возраст	2.1+	2.2+	2.3+	2.4+	3.1+	3.2+	3.3+	3.4+	4.2+	4.3+	Всего, экз.
З	5	13	18	-	-	2	-	-	-	-	38
Д	1	4	7	4	1	3	7	5	1	1	34
Всего	6	17	25	4	1	5	7	5	1	1	72
% рыб с различ. речным периодом	З	95			5			0		100	
	Д	47			47			6		100	

Обозначения: Д — лосось естественного воспроизводства, З — лосось заводского воспроизводства.

При сравнении размерно-весовых показателей лососей из различных условий воспроизводства в большинстве возрастных групп четких различий не выявлено. Исключение составили лишь лососи в возрасте 2.1+ и 3.2+. В этих возрастных группах лососи естественного воспроизводства были несколько крупнее по сравнению с рыбами, молодь которых выращивалась на рыбоводных заводах (табл. 4).

Таблица 4.

Размерно-весовые параметры лосося Онежского озера

Возраст	2.1+	2.2+	2.3+	2.4+	3.1+	3.3+	3.4+	4.2+	
Вес, г	Д	840.0±110.0	1400.0±214.5	2627.8±127.5	4213.8±404.7	590.0	1986.7±456.7	2732.9±264.9	4100.0±330.2
	З	585.0±66.9	1469.2±107.2	2582.7±107.6	-	-	1203.3±401.7	-	-
АС, см	Д	45.5±7.5	52.8±2.7	65.6±1.3	74.3±2.9	40.5	57.6±3.9	65.4±1.5	49.0
	З	41.3±0.9	55.0±1.2	65.4±1.0	-	-	-	62.7	-

Обозначения: Д — лосось естественного воспроизводства, З — лосось заводского воспроизводства.

Если условия воспроизводства лосося практически не оказывают влияния на рост, то продолжительность его речного периода жизни существенно сказывается на размерно-весовых показателях одновозрастных рыб (табл. 4). У лосося естественного воспроизводства в возрасте 2.2+, длина (52,8 см) и вес (1400 г) были больше, чем у рыб в возрасте 3.1+ (длина 40,5 см, вес 590 г). При более коротком речном периоде у рыб одного общего возраста (4+) имеется преимущество в один нагульный сезон в озере. Это характерно также для рыб возраста 2.3+ и 3.2+(общий 5+); 2.4+, 3.3+ и 4.2+(общий 6+). Наши данные согласуются с результатами исследований Ю.А. Смирнова (1971), В.А. Валетова (1999) и др.

Как показывает анализ половой структуры шелтозерского стада нагульного лосося, доля самок в разных возрастных группах колеблется от 17 до 83 %. Однако, несмотря на возрастные изменения в соотношении полов чаще всего наблюдается, хотя и незначительное, но преобладание самок. Так, по средним показателям самки в этом стаде составляли 54 % (табл. 5). Аналогичное соотношение полов отмечено А.Е. Веселовым с соавт. (1998) у мигрирующей на нагул молодежи атлантического лосося. По данным Ю.А. Смирнова (1971) практически во всех нерестовых стадах онежского лосося количество самок превалирует над самцами. Так, процент самок в нерестовом стаде шуйского лосося за период с 1931 по 1965 гг. колебался от 61 до 80 %, в среднем составляя 70.4 %. В.А. Валетов (1999) показал, что во время нерестовой миграции лосося Ладожского озера и Янисъярви соотношение самок и самцов было 2,4-3,4 : 1. В то же время Д.К. Халтурин (1966) на примере лосося из рек Паша и Оять отмечал равное соотношение полов, а в отдельных случаях встречалось даже двойное преобладание самцов над самками. Приведенные материалы дают основание полагать, что соотношение самок и самцов изменяется в различных возрастных группах нерестового, мигрирующего на нагул и нагульного лосося.

Таблица 5.
Соотношение полов (%) у нагульного лосося

Пол	Возраст (речной и озерный периоды)					Всего
	3+	4+	5+	6+	7+	
Самки	17	61	47	83	50	54
Самцы	83	39	53	17	50	46
N	6	18	30	12	6	72

Результаты изучения меристических признаков нагульного лосося представлены в табл. 6. Исследование проводилось по 9 признакам.

Таблица 6.
Меристические признаки нагульного лосося Онежского озера(2.1+ - 3.3+)

Признаки	M±m	Min	Max	CV	Td**
Чешуй в боковой линии	$\frac{118.4 \pm 0.5^*}{118.5 \pm 0.2}$	$\frac{113.0}{116.0}$	$\frac{125.0}{121.0}$	1.0	
Чешуй над боковой линией	20.8 ± 0.2	$\frac{19.0}{19.0}$	24.0	$\frac{6.9}{5.4}$	2.3
Чешуй под боковой линией	$\frac{20.1 \pm 0.2}{20.0 \pm 0.2}$	$\frac{18.0}{18.0}$	$\frac{22.0}{22.0}$	$\frac{5.4}{5.1}$	0.4
Лучей в Д	10.7 ± 0.2	$\frac{10.0}{9.0}$	$\frac{14.0}{12.0}$	$\frac{8.9}{9.4}$	6.1
Лучей в А	$\frac{10.6 \pm 0.1}{10.2 \pm 0.1}$	$\frac{10.0}{9.0}$	11.0	$\frac{6.7}{5.8}$	1.7
Тычинок на 1 жаб дуге	$\frac{20.2 \pm 0.2}{20.4 \pm 0.2}$	$\frac{19.0}{18.0}$	$\frac{22.0}{23.0}$	$\frac{4.3}{5.3}$	-0.9
Пилорических придатков	$\frac{66.7 \pm 1.1}{73.2 \pm 1.6}$	$\frac{58.0}{62.0}$	$\frac{78.0}{92.0}$	$\frac{8.0}{11.0}$	-3.4
Позвонков туловищных	$\frac{33.4 \pm 0.4}{33.7 \pm 0.5}$	$\frac{31.0}{30.0}$	$\frac{38.0}{39.0}$	$\frac{5.8}{7.6}$	-0.3
Позвонков хвостовых	$\frac{20.2 \pm 0.2}{20.3 \pm 0.2}$	$\frac{19.0}{19.0}$	$\frac{23.0}{22.0}$	$\frac{5.9}{5.7}$	-0.3

* — в числителе данные по лосою естественного воспроизводства, в знаменателе — по лосою заводского воспроизводства; (n = 25).

** — критерий Стьюдента по меристическим признакам между лососем заводского и естественного воспроизводства.

Наиболее изменчивыми являются количество лучей в спинном плавнике и число пилорических придатков. Коэффициент вариации данных признаков составил 12.0 и 10.8 соответственно. Между особями естественного и заводского воспроизводства обнаружены различия по 3 меристическим признакам. Так,

количество чешуй над боковой линией и лучей в спинном плавнике в среднем больше у лосося естественного воспроизводства. Однако, при разных средних показателях числа чешуй над боковой линией у рыб из различных условий воспроизводства, пределы их колебания одинаковы (19-24). Количество лучей в спинном плавнике у лосося естественного воспроизводства изменяется от 10 до 14, а у лосося заводского воспроизводства — от 9 до 12. Число пилорических придатков и размах его колебаний у лосося заводского воспроизводства больше, чем у рыб естественного воспроизводства. Это может быть связано с кормлением лосося гранулированными кормами во время его развития в заводских условиях.

Данные о пластических признаках представлены в табл. 7. Исследовано 36 пластических признаков, 24 из которых представлены в % от длины тела, и 12 — в % от длины головы.

Таблица 7.
Пластические признаки нагульного лосося (2.1+-3.1+) Онежского озера

Показатели	Лосось естественного воспроизводства	Лосось заводского воспроизводства	Td*
В % длины тела			
Длина рыла	7.0±0.1	6.7±0.1	1.4
Диаметр глаза	2.4±0.1	2.4±0.1	-0.2
Заглазничный отдел головы	11.3±0.1	11.6±0.1	-1.6
Длина средней части головы	15.9±0.1	15.6±0.2	1.1
Длина головы	20.9±0.2	20.9±0.1	0.0
Высота головы у затылка	14.0±0.2	13.6±0.1	1.7
Ширина лба	8.0±0.1	7.9±0.1	0.2
Длина верхнечелюстной кости	10.5±0.1	10.2±0.1	1.6
Длина нижней челюсти		11.7±0.1	0.9
Наибольшая высота тела	21.7±0.3	21.1±0.4	1.1
Наименьшая высота тела	7.0±0.1	6.8±0.0	3.1
Антедорсальное расстояние	41.4±0.3	41.4±0.5	0.1
Постдорсальное расстояние	41.3±0.2	41.3±0.3	0.0
Антевентральное расстояние	51.3±0.3	50.9±0.2	1.5
Антеанальное расстояние	69.8±0.3	70.0±0.2	-0.8
Длина хвостового стебля	18.7±0.2	19.6±0.2	-3.4
Длина основания Д	11.3±0.1	10.5±0.2	3.2
Наибольшая высота Д	11.4±0.2	9.5±0.3	6.1
Длина основания А	10.6±2.7	7.3±0.1	1.2
Наибольшая высота А	10.0±0.2	9.8±0.1	1.1
Длина Р	13.4±0.2	13.3±0.1	0.4
Длина V	11.3±0.1	11.0±0.1	1.8
Расстояние между Р и V	29.2±0.2	29.2±0.2	0.0
Расстояние между V и А	19.2±0.2	19.4±0.2	-0.7
В % длины головы			
Длина рыла	33.4±0.4	32.2±0.6	1.6
Диаметр глаза	11.6±0.4	11.7±0.3	-0.3
Заглазничный отдел головы	54.3±0.3	55.5±0.6	-1.8
Длина средней части головы	76.2±0.3	75.2±1.0	0.9
Высота головы у затылка	67.1±1.2	65.5±0.9	1.0
Ширина лба	38.1±0.5	38.3±0.5	-0.2
Длина верхнечелюстной кости	50.1±0.4	49.3±0.5	1.3
Ширина верхнечелюстной кости	8.2±0.2	7.8±0.2	1.4
Длина нижней челюсти	56.9±1.0	56.3±0.6	0.5
Высота рыльной площадки	41.5±0.7	39.9±0.4	1.8
Ширина рыльной площадки	33.2±0.3	32.6±0.3	1.3
Наименьшая высота тела	33.6±0.3	32.7±0.4	1.6

* — критерий Стьюдента по пластическим признакам между лососем естественного и заводского воспроизводства (n = 25, Td_{крит.} = 2.11).

По относительным морфометрическим показателям между особями заводского и естественного воспроизводства выявлены различия по 4 признакам. Так, наименьшая высота тела, длина основания и наибольшая высота спинного плавника оказались больше у лосося естественного воспроизводства, а длина хвостового стебля меньше, по сравнению с “заводским”. Это, очевидно, обусловлено большей вытянутостью заднего отдела тела “заводского” лосося. Что касается спинного плавника, то его размеры у лосося естественного воспроизводства могут определяться более сложными условиями существования, а у лосося заводского воспроизводства на размеры этого признака могло повлиять еще некротное заболевание.

Материалы по индексам внутренних органов обобщены в табл. 8. Из этих данных следует, что величины индексов исследованных органов у рыб из разных условий воспроизводства не различаются. Исключение составили лишь показатели относительной массы кишечника. У лосося заводского воспроизводства индекс кишечника был больше по сравнению с лососем естественного воспроизводства. На увеличение количества пилорических придатков и относительного веса кишечника лосося, молодь которого выращивалась на рыбоводном заводе, могло оказать влияние кормление рыб сухим гранулированным кормом. Как известно сухие гранулированные корма имеют большую массу балластных веществ по сравнению с живыми пищевыми объектами лосося в естественных условиях.

Таблица 8.
Индексы внутренних органов нагульного лосося (2.1+3.3+) ($Td_{критич.}=2.105$)

Орган	M±m	Min	max	σ	CV	Td**
Сердце	$\frac{1.8 \pm 0.1^*}{2.0 \pm 0.1}$	$\frac{1.4}{1.3}$	$\frac{2.8}{4.8}$	$\frac{0.4}{0.6}$	$\frac{20.3}{31.4}$	-1.4
Жабры	$\frac{27.2 \pm 0.8}{28.0 \pm 1.4}$	$\frac{19.6}{11.7}$	$\frac{36.3}{48.7}$	$\frac{3.9}{7.1}$	$\frac{14.5}{25.5}$	-0.5
Печень	$\frac{13.3 \pm 0.9}{13.2 \pm 0.7}$	$\frac{8.8}{1.3}$	$\frac{30.3}{20.6}$	$\frac{4.6}{3.7}$	$\frac{34.4}{28.2}$	0.1
Селезенка	$\frac{2.0 \pm 0.2}{2.9 \pm 0.6}$	$\frac{1.0}{1.2}$	$\frac{4.3}{16.4}$	$\frac{1.0}{2.9}$	$\frac{49.0}{101.5}$	-1.4
Желудок	$\frac{9.6 \pm 0.5}{8.9 \pm 0.4}$	$\frac{5.9}{5.8}$	$\frac{16.5}{15.1}$	$\frac{2.5}{2.1}$	$\frac{26.1}{23.5}$	1.0
Кишечник	$\frac{36.4 \pm 2.6}{45.1 \pm 1.9}$	$\frac{4.6}{29.8}$	$\frac{70.6}{71.5}$	$\frac{12.9}{9.6}$	$\frac{35.4}{21.3}$	-2.7

* — в числителе данные по лосою естественного воспроизводства (n = 25),
в знаменателе — по лосою заводского воспроизводства (n = 25).

** — критерий Стьюдента между лососем заводского и естественного воспроизводства.

Сходство большинства величин индексов органов лосося из различных условий воспроизводства показывает, что исследованные морфофизиологические показатели могут быть использованы для оценки качества посадочного материала, выращиваемого на рыбоводных заводах.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящее время проблема сохранения и последующего увеличения промысловых запасов озерного лосося (*Salmo salar* L. morpha sebago Girard) в Онежском озере имеет особенно важное значение, как в хозяйственном отношении, так и в научных целях. Одним из направлений решения этой проблемы является разведение лосося в искусственных условиях. Однако из-за отсутствия специализированной базы для получения качественного посадочного материала и расширения объемов заводского воспроизводства лосося задачи этого направления практически не решаются. Общие объемы выращивания посадочного материала озерного лосося, размещаемого в основном в бассейне реки Шуи, чаще всего не превышают 300 тыс. особей в возрасте один — два года. При этом отсутствует морфофизиологический контроль качества выпускаемой молодежи и не исследуется ее значение в формировании промыслового стада лосося.

Учитывая важность создания специализированной производственной базы по разведению лосося в искусственных условиях необходимо было определить значение заводской молодежи в формировании промысловых запасов лосося и дать критерии оценки ее качества. С этой целью по заказу Карелрыбвода были проведены работы по исследованию биологических особенностей нагульного лосося, структуры его популяции, динамики биометрических показателей и морфофизиологических признаков рыб заводского и естественного воспроизводства.

Для решения задач этой проблемы в 1999 году в районе Шелтозеро-Брусно Онежского озера было исследовано 72 экземпляра нагульного лосося. Размеры исследованных рыб (АС) изменялись в пределах от

38.0 до 79.5 см, масса тела — от 0,4 до 5,1 кг. Количественно преобладали рыбы длиной 50-70 см и весом 1.0-3.5 кг. Это были в основном особи в возрасте 4+ - 6+. Общий возраст исследованных рыб колебался от 3+ до 7+. Модальная возрастная группа — шестилетки (5+).

Установлено, что речной период жизни лосося колеблется от 2 до 4 лет. Основу нагульного стада лосося составляют особи с речным периодом жизни 2 и 3 года (по 47 % каждая возрастная группа). Молодь лосося, выпускаемая в реки ранней весной в возрасте 2-3 года, скатывается в озеро в этом же году, а сеголетки и годовики проводят в реке еще не менее одного года.

Нагульное стадо онежского лосося в районе Шелтозеро представлено рыбами как из естественных, так и искусственных условий воспроизводства. Определено их соотношение. Доля рыб, молодь которых выращивалась в заводских условиях, в разных возрастных группах колебалась от 66 до 83 %, в среднем составляя 53 %. Величина этого показателя свидетельствует о большом значении заводского воспроизводства озерного лосося в формировании его промыслового стада в Онежском озере. При этом установлено, что лососи из различных условий воспроизводства по размерно-весовым параметрам практически не различаются. Исключение составили лишь рыбы в возрасте 2.1+ и 3.2+. Таким образом, условия воспроизводства лосося практически не оказывают влияния на его рост.

У лосося одного общего возраста продолжительность речного периода жизни сказывается на его размерно-весовых параметрах. Сравнение средних размеров рыб одного возраста, но с разной продолжительностью речного периода показывает, что чем дольше лосось живет в реке, тем меньше его конечный размер при нагуле в озере. Так, лососи в возрасте 2.2+ имеют преимущество перед рыбами в возрасте 3.1+ в один нагульный сезон, поэтому первые значительно крупнее вторых. При равной продолжительности времени нагула в озере рост лосося практически одинаков. Это значит, рост лосося в нагульный период мало зависит от возраста покатников, а в большей степени определяется условиями нагула в озере.

Анализ половой структуры шелтозерского стада нагульного лосося показал, что доля самок в разных возрастных группах колеблется от 17 до 83 %. Чаще всего наблюдается преобладание самок.

Между особями заводского и естественного воспроизводства выявлены незначительные различия по меристическим (по 3 из 9) и пластическим (по 4 из 36) признакам, а также по индексам внутренних органов (по 1 из 6).

Таким образом, приведенные материалы свидетельствуют о том, что воспроизводство лосося в заводских условиях имеет очень большое значение в формировании его нагульного стада и требует дальнейшего развития и совершенствования. Оценка качества заводской молоди, кроме размерно-весовых показателей, может производиться по основным морфофизиологическим параметрам (сердце, печень, жабры и пищеварительная система).

Дальнейшее развитие лососеводства в Республике Карелия следует осуществлять с учетом результатов данного исследования и совершенствования механизма регулирования использования промысловых запасов озерного лосося в Онежском озере.

ЛИТЕРАТУРА

- Валетов В.А.** 1999. Лосось Ладожского озера (биология, воспроизводство). Петрозаводск. 90 с.
- Веселов А.Е.** 1998. Распределение и поведение молоди атлантического лосося в летний период // Атлантический лосось. Ред. Казаков Р.В. С.-Пб.: Наука. С. 159.
- Веселов А.Е., Казаков Р.В., Сысоева М.И.** 1998. Закономерности катадромной миграции смолтов атлантического лосося // Атлантический лосось. Ред. Казаков Р.В. С.-Пб.: Наука. С. 244.
- Дирин Д.К.** 1983. Биологическое обоснование промысловой меры на озерного лосося *Salmo salar morpha Sebago Girard* (Salmonidae) // Вопр. Ихтиологии. Т. 23, вып.3. М.: Наука. С. 396-409.
- Казаков Р.В.** 1982. Биологические основы разведения атлантического лосося. М.: Легкая и пищевая пром-сть. 144 с.
- Казаков Р.В., Веселов А.Е.** Закономерности смолтификации атлантического лосося // Атлантический лосось. Ред. Казаков Р.В. С.-Пб.: Наука. С. 197.
- Лакин Г.Ф.** 1980. Биометрия. М. 292 с.
- Правдин И.Ф.** 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищевая промышленность. 276 с.
- Бартель Р.** 1998. Атлантический лосось в Польше // Атлантический лосось. Ред. Казаков Р.В. С.-Пб.: Наука. С. 414-421.
- Смирнов Ю.А.** 1971. Лосось Онежского озера. Биология, воспроизводство, использование. Л.: Наука. 144 с.
- Смирнов В.С., Божко А.М., Рыжков Л.П., Добринская Л.А.** 1972. Применение метода морфофизиологических индикаторов в экологии рыб // Тр. Петрозаводск. Т. 7. 167 с.
- Халтурин Д.К.** 1966. Лосось и форель Ладожского озера (биология, воспроизводство, запасы). Дисс. ... канд. биол. наук. Л. 195 с.

СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ И ВОСПРОИЗВОДСТВО АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ В РОССИЙСКОМ СЕКТОРЕ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ

О.Л. Христофоров, И.Г. Мурза

Санкт-Петербургский гос. университет, 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб. 7/9,
e-mail: bigfish@OC4414.spb.edu

Резюме

Представлены тенденции развития международного промысла атлантического лосося в Балтике. Анализируется динамика численности популяций данного вида в реках России, впадающих в это море. Сделан вывод о необходимости дальнейшего увеличения объемов выпуска разновозрастной молоди лосося с национальных рыбобродных заводов региона.

ВВЕДЕНИЕ

На берегах Балтийского моря, представляющего собой относительно небольшой (386 тыс. км²) полузамкнутый водоем, в 9 государствах проживают около 80 млн. человек. Здесь издавна развиваются промышленность, сельское хозяйство, рыбный промысел и к настоящему времени использование водных ресурсов, поддержание запасов таких ценных видов рыб как атлантический лосось регулируется путем согласованных действий всех прибрежных стран. С этой целью создан ряд Международных организаций и экспертных групп. К их числу относятся: Международный Совет по Использованию Ресурсов Морей (ICES — International Council for the Exploration of the Sea, включая его экспертную группу по Балтийскому лосося и кумже — WGBAST (The Baltic Salmon and Trout Assessment Working Group), Международный комитет по рыболовству в Балтийском море (IBSFC — International Baltic Sea Fishery Commission), Балтийский комитет по защите морской среды — HELKOM (Baltic Marine Environment Protection Commission — Helsinki Commission). В последние годы предпринимается попытка объединить усилия этих организаций в рамках долговременного Стратегического Плана Действий (“Strategic Action Plan”), призванного улучшить общее состояние экосистемы моря, оцениваемое сейчас как “экстремальный стресс”.

Лов лосося в Балтийском море регулируется едиными правилами рыболовства, касающимися промысловой меры, сроков, районов и орудий лова. Программа контроля над промыслом предложена еще в 1902-1903 гг., а затем получила развитие на Международном рыболовном Конгрессе в Вене в 1905 г. и на 1-м Международном Балтийском Конгрессе в Риге в 1910 г. (Henking 1913). В современный период общие объемы допустимых уловов (ОДУ; ТАС — total allowable catches) ежегодно устанавливаются с учетом динамики пополнения стада. Национальные квоты рассчитываются исходя из величины этого показателя и количества смолтов лосося (“заводских” и “диких”), поступающих в море из рек каждой страны. Интенсивность международного промысла на общих для популяций разных стран местах нагула рыб в море, а также на путях их нерестовых миграций к рекам оказывает существенное влияние на возврат производителей в реки. В связи с этим, задача поддержания национальных популяций лосося неотделима от общей проблемы сохранения этого вида в бассейне Балтийского моря.

ПРОМЫСЕЛ И ВОСПРОИЗВОДСТВО ЛОСОСЯ В БАЛТИКЕ

Вылов лосося в Балтике претерпел значительные изменения за последние 100 лет (Anon 1979; 1999, 2000, 2001). К началу XX-го века величина его в весовых единицах составляла менее 500 т и позднее медленно увеличивалась до окончания II Мировой войны (рис. 1). С 1945 г. вылов резко возрос и впоследствии не опускался ниже 2000 т. Самый значительный рост его отмечен начиная с 1984 г. Максимальных значений вылов лосося в Балтике достиг в 1990 г. (5636 т), но в последующие годы снизился до уровней, сопоставимых с таковыми в 1945-1983 гг. Основной причиной снижения уловов считается заболевание M74, вызывавшее гибель более 50 % личинок в период 1992-1996 г. и, соответственно, снижение количества производителей лосося (Report... 1993; 1995). В качестве иных причин называются негативные изменения в состоянии экосистемы моря и перелов. Не должны исключаться из рассмотрения и многолетние флуктуации численности, хорошо известные у лосося, нагуливающегося как в Балтийском море, так и за его пределами.

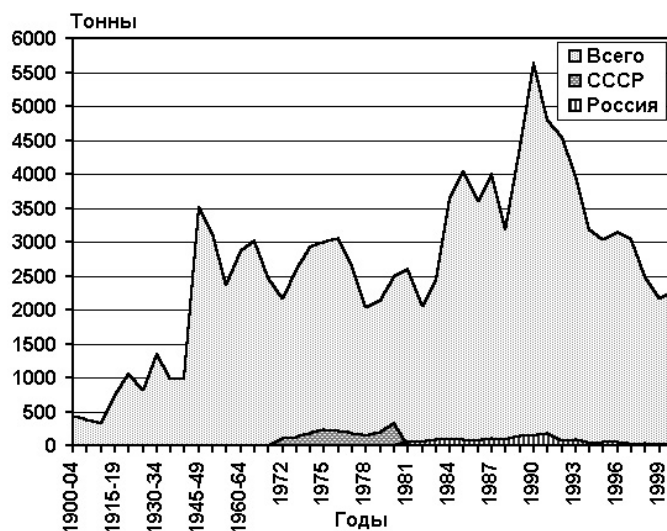


Рис. 1. Многолетняя динамика общего и национального вылова лосося в Балтийском море. В период с 1972 по 1980 гг. – данные по СССР, позднее – по России

Общая величина ОДУ была снижена в период с 1993 по 2000 г. с 770 тыс. шт. до 540 тыс. шт. Реальный ежегодный вылов лосося в 90-е годы во всей акватории Балтийского моря оценивается в 500-600 тыс. шт. Наибольшее количество рыб отлавливается в Главном бассейне и в Ботническом заливе. В Финском заливе вылов в последнее десятилетие обнаруживает устойчивую тенденцию к снижению: с 653 т в 1991 г. до 164 т в 2000 г. (Анон 2001).

Больше всего ловят балтийского лосося Финляндия, Швеция, Дания и эти же страны играют ведущую роль в поддержании его запасов. Значительный речной промысел лосося, наряду с морским, сохранили до настоящего времени только Швеция и Финляндия. До 29 % особей в речных уловах этих двух стран еще составляют рыбы от естественного нереста (“дикие”), тогда как в целом по Балтике доля их уже не превышает 10 %. По самым оптимистическим оценкам естественное размножение лосося происходит не более чем в 40 реках, впадающих в Балтийское море. Общее количество ежегодно мигрирующих из них “диких” смолтов этого вида в конце 80-х - начале 90-х годов оценивается приблизительно в 600 тыс. шт. Вследствие М74, оно снижалось к 1997-98 гг. до 350-460 тыс. шт., но с 1999 г., как ожидалось, вновь могло достигнуть прежнего уровня. Общий ежегодный выпуск “заводских” смолтов лосося всеми странами в Балтийское море в 1998-1999 гг. составлял 6,4-5,9 (в среднем 5,27) млн. шт., в том числе в Финский залив (Финляндией + Россией + Эстонией) — 824-891 тыс. шт. Для целей воспроизводства ежегодно используются около 5 % от числа вылавливаемых лососей.

Так называемые “задержанные выпуски” выращенной молоди (Eriksson 1991; Report... 1994 и др.) проводятся Швецией и Данией в районах островов Борнхольм и Готланд, а Финляндией — у Аландских островов и обеспечивают сейчас порядка 5-15 % от общего вылова лосося в Главном бассейне. Такие выпуски увеличивают стрэинг мигрантов. Есть сообщения о регистрации в отдельные годы до 500 шт. лосося балтийского происхождения вне этого моря. До 10 % заходящих в некоторые реки производителей составляют иногда “чужие” особи от “задержанных выпусков”.

Россия в 90-е годы ежегодно отлавливала в бассейне Балтийского моря от 5 до 9 тыс. шт. лосося, что соответствовало 0,89-3,68 (в среднем 1,79) % от общего вылова (рис. 1). Лов проводился преимущественно в 26-м подрайоне. В 32-м подрайоне (Финском заливе) в 1996-2000 гг. количество особей, учтенных в национальном прибрежном лове, составило 1485, 1023, 65, 96 и 79 шт., а в реках — 325, 401, 682, 964 и 666 шт., соответственно.

ИСТОРИЯ И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ БАЛТИЙСКОГО ЛОСОСЯ В РЕКАХ РОССИИ

Лосось регулярно заходит из Балтийского моря в 3 крупные реки Северо-Запада России — Неву, Нарову и Лугу. Промышленный лов его в этих реках в настоящее время не ведется. Производителей отлавливают лишь для целей заводского воспроизводства. Анализ данных, полученных авторами в процессе мониторинга в последнее десятилетие, а также изучение архивных материалов, отражающих деятельность рыбодных заводов и состояние популяций в предшествующий период, позволяет представить многолетние тенденции численности данного вида в каждой из названных рек региона и оценить перспективы его сохранения.

Река Нева, протяженностью 74 км, к началу XIX-го века обеспечивала ежегодный вылов около 10 тыс. шт. лосося только в районе Порогов. К 60-м годам того же века такое количество рыб ловили лишь во всей реке. Дальнейшее снижение вылова произошло к началу XX-го века, но до 1916 г. на тоне у д. Дубровки добывалось еще до 100 шт. лосося в сутки. В 1930-34 гг. максимальный годовой вылов его в реке составлял около 3 тыс. шт. (Персов 1935; 1937; Жуковский 1939). Нерестилища лосося находились на участке р. Невы от д. Пороги до истока у г. Шлиссельбурга и д. Шереметьевки.

Рыбоводные работы на этой реке начались в 1881 г., когда в Петербурге было создано показательное отделение Никольского рыбноводного завода. Спорадические выпуски небольшого количества мальков лосося проводились этим заводом до 1915 г. В 1921 г. были организованы пункты для сбора и инкубации икры в Островках и этот год считается временем основания Невского рыбноводного завода (до 1927 г. — 1-го Государственного завода). В 20-х - начале 30-х годов с Невского завода выпускали только личинок, а с середины 30-х годов и сеголеток (рис.2А). С 1937 г. проводилось опытное выращивание двухлеток и мечение заводской продукции. В послевоенный период производственная деятельность завода возобновилась с 1947 г., а выращивание двухлеток — с 1960 г. (рис. 2Б). В 1965-67 гг. Невский завод практически полностью перешел на выпуск двухлеток и часть продукции стал выпускать в двухгодичном возрасте. Доля “заводских” (помеченных путем отрезания жирового плавника) рыб среди возвращающихся в Неву производителей быстро увеличивалась в период с 1960 по 1970-е гг. с 22 до 89 % (Персов 1971; Мельникова и др. 1980). Немногочисленные немеченые рыбы также могли быть особями заводского происхождения, поскольку метили только часть выпускаемой молодежи. По расчетным данным тех лет на долю естественного воспроизводства приходилось уже не более 10 % рыб. К 80-м годам при крайне ограниченном и не дающем результатов естественном нересте уже 5-6 поколений лосося в р. Неве воспроизводились полностью за счет деятельности Невского рыбноводного завода (Казаков 1982). Это подтвердили и данные проводившегося нами мониторинга: относительная численность особей, которые по структуре речной зоны чешуи могли быть отнесены к числу “диких” в 1990-1994 гг. не превышала 1-2 % и такие особи отсутствовали позднее (Murza, Christoforov 1992; Христофоров, Мурза 1998, 2000а, б). Утрата эффективного естественного размножения лосося в р. Неве не может быть объяснена выловом всех возвращающихся производителей, поскольку в невиской популяции на протяжении многолетнего периода наблюдений оставалось значительное количество особей с так называемыми “нерестовыми марками” на чешуе. Доля таких рыб составляла в 1929-1936 гг. 9,2-15,7 % (Правдин 1939), в 60-е годы — до 15,1 % (Халтурина, Шимановская 1969) и в 90-е годы — 4,2-28,0 % среди самок и 21,0-38,5 % среди самцов (Христофоров, Мурза 1998, 2000б). Формирование “нерестовых марок” отражает изменение кальциевого обмена при созревании производителей и не связано с процессом нереста. Поэтому наличие этих структур у возвращающихся производителей не может служить аргументом в пользу сохранения естественного нереста, но доказывает, что рыбы не были пойманы при первом заходе в реку в предшествующие годы и выжили. Наиболее вероятная причина отсутствия или неэффективности нереста лосося в Неве в современный период — изменение экологических условий. В 1975-1978 гг. уничтожены Ивановские пороги, служившие основными местами нереста. К 1986 г. значительная часть Невской губы, являющейся транзитной зоной на путях миграций молодежи и производителей невиского лосося, оказалась перекрыта сооружениями Комплекса защиты Санкт-Петербурга от наводнений — “дамбой”. Кроме того, в 80-е годы происходило усиление судоходства, загрязнение воды и грунтов как в р. Неве, так и в Финском заливе (Kudersky 1997). На фоне этих изменений нами отмечалось ухудшение качества гамет у возвращавшихся в реку производителей и снижение уровней половых гормонов, прежде всего тестостерона, в их крови. Лишь в 90-е годы экологическая обстановка в р. Неве и репродуктивные характеристики лосося, являющегося чувствительным биоиндикатором состояния экосистемы, вновь стали улучшаться.

Количество производителей лосося, отлавливавшихся в р. Неве в послевоенный период (рис. 3), проявляет четкую зависимость от численности и качественного состава выпускавшейся Невским рыбноводным заводом молодежи (рис. 2Б). Так, в результате регулярного комбинированного выпуска в период с конца 60-х до начала 80-х годов от 35,9 до 110,6 тыс. шт. двухлеток и от 1,4 до 11,9 тыс. шт. двухгодовиков, ежегодный вылов лосося в 1969-1975 гг. превышал 1000 шт. Позднее (с 1983 до начала 90-х годов) выпуски снизились и этот фактор негативно сказался не только на численности, но и на структуре невиской популяции. Наблюдалось существенное сокращение числа классов самцов и самок лосося с различным соотношением длительности речного и морского периодов жизни. Так, если в 1973-1985 гг. было зарегистрировано 25 классов самцов и 27 классов самок (Казаков, Мельникова 1987), то в 1986-1989 гг. их количество снизилось до 15 и 12, а в 1990-1991 гг. до 7 и 5 (Murza, Christoforov 1992). В последнее десятилетие, когда объемы выпусков и состав выпускаемой молодежи вновь стали приближаться к таковым 60-70-х годов, наметилась тенденция к росту количества отлавливаемых производителей. Возобновление выпусков разновозрастных пестряток способствовало увеличению разнокачественности лосося по продолжительности речного периода жизни: опять стали типичны особи, мигрирующие на нагул в возрасте не только 2, но также 3 и, иногда, 4 года. Доли мигрантов этих возрастных классов в разные годы варьируют в пределах 31,3-84,1, 10,0-64,9 и 0-11,0 %. Размеры смолтов в 1924-1937 гг., когда в реке еще происходило естественное размножение лосося, по

данным непосредственных измерений составляли 13,4-15,6 см и по данным обратных расчислений по чешуе производителей — 12,7-19,2 см (Световидова 1941). В предвоенные годы длина тела отловленных в р. Неве “диких” и “заводских” смолтов соответствовала 16,0-17,5 см в возрасте 2 года и 17,5-20,0 см — в возрасте 3 года (Яндовская 1941). Близкие значения получены нами в результате расчисления размеров смолтов и в современный период: 13,5-19,7 см. Время миграции смолтов — май — начало июня.

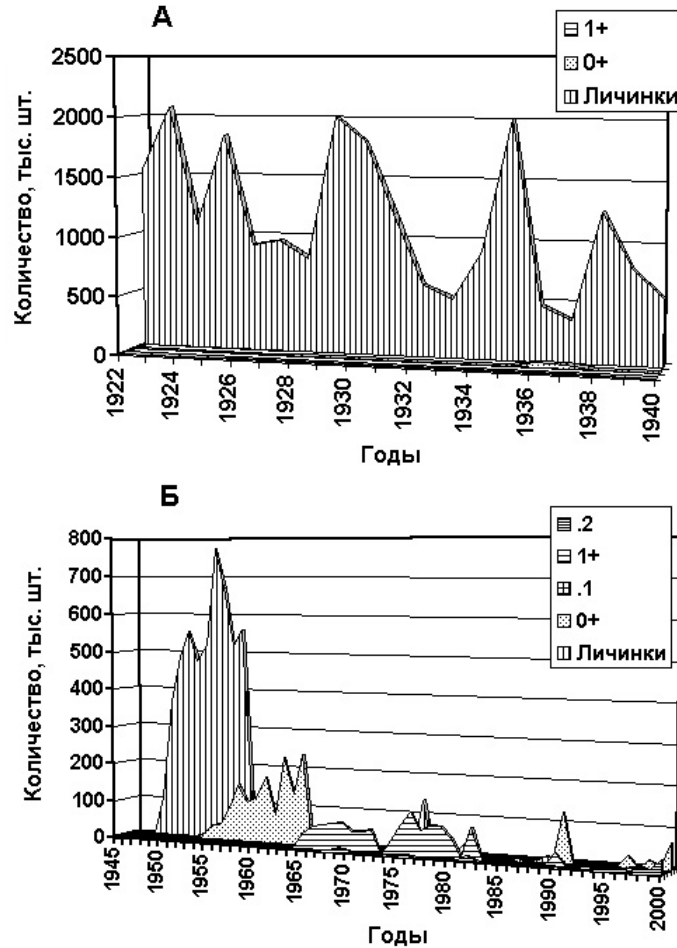


Рис. 2. Выпуски молоди лосося разного возраста Невским рыбоводным заводом в предвоенный (А) и послевоенный (Б) периоды

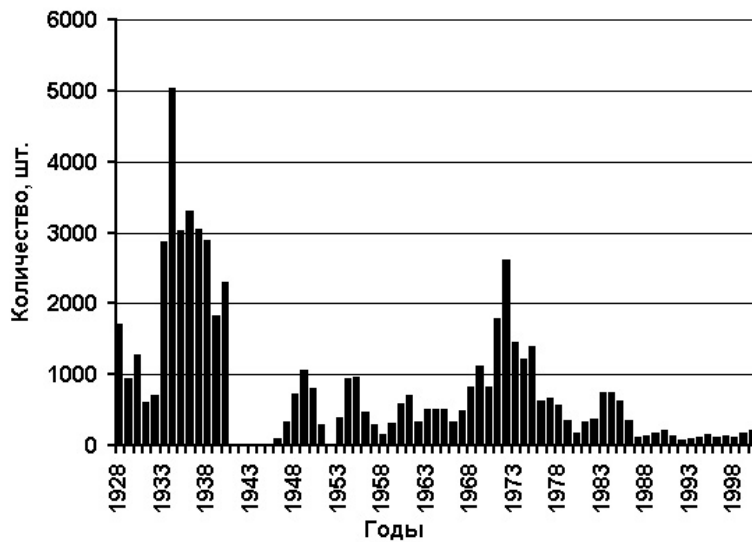


Рис. 3. Динамика численности производителей лосося, учтенных в статистике вылова в р. Неве в 1928-2000 гг.

Величина коэффициента учетного возврата лосося в р. Неву от выпусков молоди в 90-е годы лишь незначительно снизилась, по сравнению с рассчитанной в 60-70-е годы (Персов и др. 1980), и составила: от выпуска сеголеток — 0,1%; от выпуска годовиков и двухлеток — 0,2-0,9, в среднем 0,4 %; от выпуска двухгодовиков — 1,0-3,3, в среднем 1,9 % (Христофоров, Мурза 2000а, б). Эти данные, как и результаты контрольного отлова пестряток заводского происхождения в р. Неве, свидетельствуют о наличии в этой реке условий для жизни молоди лосося.

Современный ежегодный заход производителей лосося в р. Неву по нашим расчетным данным оценивается в 200-400 шт., но в ближайшие годы может превысить этот уровень. Сезонная динамика анадромной миграции осталась такой же, как в 30-е годы (Правдин 1939; Световидова 1941). Некоторые особи мигрируют вдоль северного побережья Финского залива весной и заходят в Неву в мае — июне, но основной ход производителей отмечается в августе — октябре. В период нагульных миграций лосось невиской популяции держится преимущественно в северной части Финского залива (Toivonen 1973), но значительная часть особей мигрирует и в Центральный бассейн (Мельникова, Персов 1968; Казаков и др. 1986).

В период с 1988 по 1994 гг. в р. Неве, а позднее в р. Нарове, регистрировались случаи поимки “чужих” особей атлантического лосося (до 0,5-1 % от численности производителей). Некоторые из этих рыб были помечены шведскими, финскими, латвийскими и эстонскими подвесными метками. Причинами стрейнга, как установлено, были “задержанные выпуски” молоди лосося непосредственно в Балтийское море, либо выпуски в малые кумжевые реки.

Р. Нарова, протяженностью 77 км, доступна для лосося только в нижнем участке. Миграционный путь его по этой реке исторически был ограничен непреодолимым водопадом, ниже которого в порогах находились места нереста (Привольнев 1962). Массовые выпуски молоди лосося и кумжи в систему стока р. Наровы (точнее в Псковско-Чудское озеро и питающую его р. Великую) осуществлялись Никольским рыбоводным заводом и Псковской земской управой еще в 1874-75 гг. Численность таких выпусков составляла 16-30 тыс. шт. (Скаткин 1962). В последующий период рыбоводные мероприятия на этой реке, по-видимому, проводились в небольших масштабах заводами Эстонии (Сакун 1950; Шидловский 1950).

После Второй Мировой войны условия в реке изменились в результате гидростроительства. С 1953 г. началось заполнение Нарвского водохранилища, а в 1954-1955 г. р. Нарова была зарегулирована плотиной Нарвской ГЭС, построенной в 14,9 км от устья. До постройки плотины вылов лосося (совместно с кумжей) в реке оставался значительным и составлял, например, в 1948 г. по различным данным от 18 т до 25,5 т. В 1952 г. рыбаками России поймано 6,3 т и рыбаками Эстонии — 17,2 т (данные о вылове лосося Эстонией по: Агман 1967). В последующий период численность популяции и уловы быстро снизились (рис. 4).

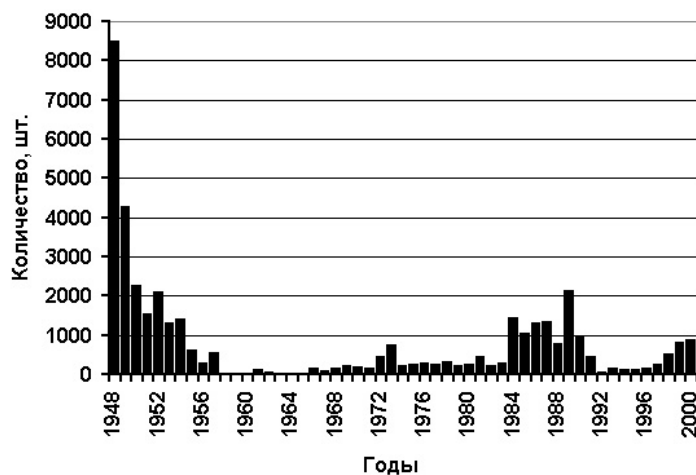


Рис. 4. Динамика численности производителей лосося, учтенных в статистике вылова в р. Нарове в 1948-2000 гг.

Нарвский рыбоводный завод был сдан в эксплуатацию в 1957 г., но освоение производственных мощностей продолжалось еще 6-8 лет (до 1965 г.). К этому времени нативные популяции лосося и кумжи р. Наровы оказались полностью утрачены (Баранникова 1962). Новая популяция лосося создавалась на основе икры, доставлявшейся с других рек: преимущественно Невы и, в меньшей степени, с Даугавы, Гауи и Луги (Казаков 1990; и др.). Выращивание молоди первоначально проводилось только в прудах, но 1966-1979 гг. был освоен и бассейновый метод. В реку выпускали молодь в возрасте 1, 1+ и 2 года (рис. 5). С 1967 г. в р. Нарове вновь появились производители лосося и с 1969 г. завод стал регулярно отлавливать в возрастающих количествах их для целей разведения (Персов и др. 1980). С 1978 г. в этой реке возобновлен промысловый лов лосося, причем в составе уловов были представлены только рыбы заводского происхождения. Эффективный естественный нерест не выявлен и в последующий период. Средняя величина

учтенного возврата лосося в р. Нарову от выпуска двухгодовиков за период с 1970 по 1981 гг. составляла 0,9 %, а в отдельные годы достигала 3 %.

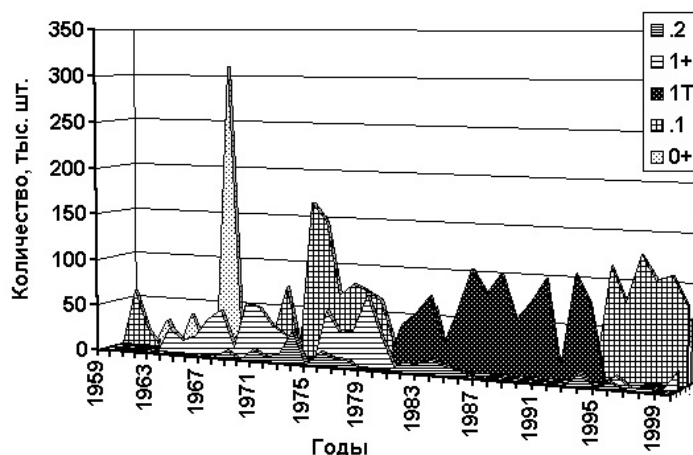


Рис. 5. Выпуски молоди лосося разного возраста Нарвским рыбноводным заводом (1Т – 1-годовалые рыбы, выращенные с применением теплой воды)

Использование Нарвским заводом в 1980-1994 гг. интенсивной биотехнологии выращивания молоди в зимний период на теплой воде сбросного канала Прибалтийской ГРЭС позволяло ежегодно выпускать около 100 тыс. шт. крупной молоди в возрасте 1 года. От 70 до 90 % из числа этих рыб становились смолтами и мигрировали в море в год выпуска (Kazakov et al. 1988). Такие выпуски способствовали дальнейшему росту численности нарвской популяции лосося. В 1984-1990 гг. в реке отлавливали от 945 до 2200 шт. производителей. После 1994 г. выращивание молоди на теплой воде прекратилось из-за таможенных проблем, и Нарвский завод вновь стал выращивать молодь преимущественно до возраста 1 и 1+ при естественном температурном режиме. Мониторинг позволил проследить динамику увеличения относительной доли особей, выращенных без применения теплой воды в составе возвращающихся в р. Нарову производителей лосося (Христофоров, Мурза 1998, 2000а). Она составила в 1996 г. 1,4 %, 1997 — 42,0 %, 1998 г. — 72,4 % и в 1999 г. — 99,0 %. В настоящее время не более 2-3 % особей претерпевают смолтификацию в возрасте 1 года и мигрируют к местам основного нагула в море в год выпуска. Для сравнения отметим, что в 1970-е годы доля таких рыб также не превышала 4-12 %. Подавляющее большинство молоди становится смолтами в возрасте 2 года, но отдельные, преимущественно самцы, в 3 и 4 года. Это косвенно доказывает наличие в р. Нарове условий для продолжительной жизни пестряток лосося, хотя эпизодические сбросы сточных вод неоднократно за период деятельности завода негативно сказывались на выживаемости икры, личинок и выращиваемой молоди. Размеры смолтов, определенные нами путем непосредственных измерений рыб, отловленных в Нарвском заливе, и методом обратного расчисления по чешуе производителей, составляют 13,0-18,0, а у отдельных особей до 25,6 см.

Часть выпускаемых с завода пестряток лосося также мигрирует в период с конца апреля по конец мая в преддустьевые участки Нарвского залива. Зона роста, соответствующая эстуарному периоду жизни молоди, прослеживается и на чешуе многих производителей. Известно, что в период нагула нарвский лосось совершает миграции в Финском заливе, Главном Бассейне Балтийского моря и изредка заходит в Ботнический залив (Казакон и др. 1991). Пути нерестовой миграции лосося к рекам южной части Финского залива проходят к югу от о-вов Лавен-Сари, Пепи-Сари и Сескар (Кучина 1939) и, как отмечал еще О.А. Гримм (Протоколы... 1908), массовый заход его в р. Нарову происходит всегда раньше, чем в р. Лугу.

Несмотря на то, что современная популяция лосося создавалась за счет донорского материала из разных рек, сезонная динамика захода производителей лосося в р. Нарову осталась близкой к таковой в 30-е (Rannak et al. 1983) и 50-е годы (Баранникова 1962): начало его приходится на май, а пик на август — октябрь. Для структуры нерестовой части популяции лосося р. Наровы в настоящее время характерны очень низкие доли повторно созревающих особей (с “нерестовыми марками” на чешуе): 1,4-3,0 в среднем 2,2 %. Это объясняется, по-видимому, интенсивным выловом рыб, концентрирующихся на ограниченном участке реки до плотины. Для сравнения отметим, что в 1950 г. доли рыб с “нерестовыми марками” в нарвской популяции достигали 52,7 % среди самцов и 26,2 % среди самок (Халтурин 1964), но снизились до 3,6 % ко времени ввода в действие Нарвского завода (Баранникова 1962). Величина коэффициента учтенного возврата лосося в р. Нарову от выпусков одногодовалой молоди в 1981-1984 гг. составляла 0,97-4,4, в среднем 2,95 % (Казакон и др. 1991), а от выпусков 1986-1989 гг. постепенно снижалась с 1,8-1,9 % до 0,1-0,7 % и в настоящее время остается на уровне 0,2-0,6, в среднем 0,5 % (Христофоров, Мурза 1998, 2000а, б). Предполагается, что снижение возврата могло быть обусловлено изменением режима промысла на путях миграции лосося к рекам

России. Так, в 1990-е годы значительно возросла интенсивность прибрежного промысла Эстонии. Вылов лосося в прибрежных водах этой страны в период 1992-2000 гг. увеличился с 5-7 до 21 т, в том числе в Финском заливе — с 1 до 14 т (Анон 1999, 2000, 2001). Общее количество ежегодно заходящего в настоящее время в р. Нарову лосося составляет по нашим расчетным данным 1000-1300 шт. В последние годы отлов производителей в реке проводится не только российской, но также эстонской сторонами и, начиная с 1998 г., рыболовный центр “Пылула” выпускает часть выращиваемой молодежи в р. Нарову. Нарвский завод при современных объемах ежегодного выпуска около 100 тыс. шт. годовиков и существующей величине коэффициента возврата способен и дальше стабильно поддерживать популяцию лосося р. Наровы, но оптимальный эффект, безусловно, может быть достигнут при координации усилий двух стран на этой пограничной реке.

Река Луга, протяженностью 363 км, к концу XIX-го века обеспечивала ежегодный вылов от 2 до 5 тыс. шт. лосося и кумжи (без разделения по видам). Лосось нерестился в октябре на 7 порогах основного русла реки, прежде всего Ямбургских, Сторонских, Сабских, а также в крупных притоках — Оредеже, Сабе и других (Гримм 1899). Снижение уловов было обусловлено ухудшением условий для размножения рыб вследствие лесосплава и загрязнения вод промышленными стоками. Практически на всех притоках были возведены мельничные плотины. С учетом этого, Императорское Общество Рыбоводства и Рыболовства приняло в 1889 г. решения о расчистке русла реки, введении промысловой меры и ограничений промысла лосося в р. Луге (Протокол... 1890). Арендаторы вод обязывались проводить при содействии Никольского рыболовного завода выпуски не менее 200 тыс. шт. мальков этого вида рыб в год. Такие выпуски осуществлялись на протяжении 3-4 лет, а затем в 1897 г. был основан Лужский филиал этого завода (Гримм 1905; Бородин 1909). Ежегодные выпуски мальков лосося (в том числе невского и ладожского по происхождению) численностью в среднем по 600-650 тыс. шт. проводились филиалом до 1912 г. В результате этих мер вылов производителей лосося в реке увеличился с 2-5 тыс. шт. на протяжении 1889-1897 гг. до 10 тыс. шт. к 1901 г., но с закрытием завода состояние лужской популяции вновь стало ухудшаться. В связи с этим, в 1933 г. на опытном пункте Ленрыбоводтреста было предпринято опытное выдерживание отловленных в конце августа производителей и к середине октября от них получили икру.

Негативное влияние на состояние популяции лосося р. Луги оказало многолетнее существование плотины кожевенно-картонажной фабрики в районе Кингисеппа, преграждавшей доступ производителям к большинству нерестилищ. С 30-х до начала 50-х годов обсуждался вопрос о строительстве рыбохода в плотине (Шидловский 1950). Суммарный ежегодный вылов лосося и кумжи в Лужской губе и Луге в тот период достигал еще 30 – 40 т (Михин, Антипова, 1932; Кучина, 1939). В составе уловов было 3,0-3,5 тыс. шт. лосося. В самой р. Луге на рыболовном пункте у д. Федоровки (35 км от Усть-Луги) добыто: в 1933 г. — 10,55 т в 1934 г. — 9,37 т., в 1951 г. — 5 т. и в 1952 — 3,33 т. лосося. В последующие годы попытки отлова производителей в этой реке для Нарвского и Невского рыболовных заводов оказались почти безрезультатными, либо удавалось отловить только кумжу. Последние половозрелые особи лужского лосося были учтены на пункте у Кингисеппа в 1964 г. (6 шт.) и 1969 г. (2 шт.).

Ко времени ввода в эксплуатацию Лужского рыболовного завода в 1989 г., нативная популяция лосося в р. Луге оказалась утрачена, а популяция кумжи потеряла промысловое значение. В первые годы работы завод использовал икру и молодь, доставлявшиеся с рр. Даугавы, Наровы и Невы. Позднее в Лугу стали возвращаться производители от выпусков заводской молодежи в эту реку (рис. 6). При проведении опытного сетного лова летом и осенью 1993 и 94 гг. учтено 12 и 3 шт. производителей лосося, а также свыше 30 шт. кумжи. В последующие годы, когда для отлова производителей стали использовать перекрытие у д. Струппово, лосось был представлен в возврате ежегодно, причем его численность и возрастной состав обнаруживали четкую связь с динамикой предшествовавших выпусков молодежи (рис. 7.). Все особи лосося и от 54 до 70 % особей кумжи, учтенных в 90-е годы, идентифицированы по структуре речной зоны чешуи как рыбы “заводского” происхождения. Максимальное число возрастных классов самок и самцов лосося с различным соотношением длительности речного и морского периодов жизни в возврате одного года составляло 12 и 10. В процессе формирования новой лужской популяции этого вида отмечено увеличение доли рыб с “нерестовыми марками” с 4,0 до 16,0-38,5 %. Отметим для сравнения, что в 1934 г., когда еще существовал речной промысел, доля повторно созревающих производителей лосося в р. Луге составляла 3,9 % (Кучина 1939).

Современная величина учтенного возврата лосося в эту реку от выпуска годовиков, выращенных без использования подогрева воды, оценивается нами в 0,2-0,3 % . По данным мониторинга, менее 10 % из числа рыб, выпускаемых с завода в возрасте 1 года, мигрируют в море на нагул в тот же год, а остальные остаются в реке до 2- и, иногда, 3-годовалого возраста. Средние размеры смолтов, рассчитанные по чешуе вернувшихся производителей лужского лосося в 90-е годы, варьировали от 15,0 до 19,4 см. Известно, что и в 30-е годы, когда происходил естественный нерест, 93,9 % молодежи мигрировало из реки в 2 года, а 6,3 % — в 3 года. Пик миграции смолтов приходился тогда на вторую половину мая, причем часть рыб оставалось на продолжительное время в Финском заливе. Расчитанные в тот период размеры молодежи составляли к концу 2-го года речной жизни до 12,9 см, к концу 3-го года — 15,3-17,3 см, а формирование “переходной” зоны происходило при длине тела 20,2-23,8 см (Кучина 1939). Близкие размеры серебристой молодежи лосося из предустьевоего пространства р. Луги, приводит и О.А. Гримм (1905) — 17,8-22,2 см.

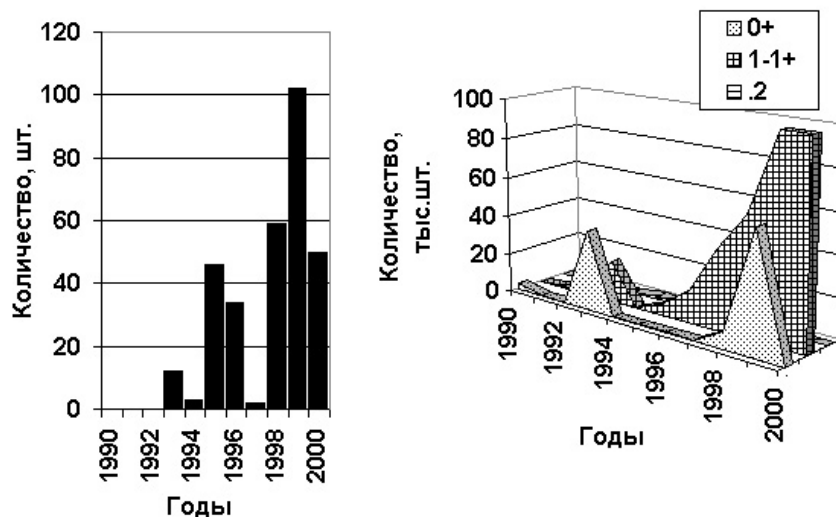


Рис. 6. Динамика численности производителей лосося, учтенных в статистике вылова в р. Луге в 1990-2000 гг.

Рис. 7. Выпуски молоди лосося разного возраста Лужским рыбноводным заводом

Общая численность производителей лосося, ежегодно заходящих в р. Лугу по расчетным данным составляла к концу 90-х годов 50-100 шт., а кумжи — 200-300 шт. (Христофоров, Мурза 1998, 2000а, б). Как и в 30-е годы заход начинается в мае, прерывается в период наибольшего прогрева воды летом и возобновляется в августе-сентябре. Опытный отлов выпущенных с завода пестряток показал наличие в этой реки благоприятных условий для жизни молоди лосося. Реален дальнейший рост численности лужской популяции лосося за счет увеличения объемов выпуска заводской продукции, но остается неясным, какое влияние окажет на нее строительство портового терминала в Лужской губе.

ПЕРСПЕКТИВЫ

Приведенные выше данные показывают, что на протяжении XX-го века численность популяций атлантического лосося в реках Северо-Запада России, впадающих в Балтийское море, стала ниже. Общий заход производителей этого вида в рр. Неву, Нарову и Лугу оценивается сейчас по данным мониторинга в 1250-2000 шт. Естественное воспроизводство лосося в этих реках давно утрачено. Фактически 100 % учтенных за последние десять лет производителей имели заводское происхождение. Условия для жизни выпускаемой с заводов молоди лосося в названных реках сохранились, но изменившееся состояние экосистем не дает пока оснований рассчитывать на возобновление эффективного естественного его размножения. Аналогичная ситуация известна на многих реках Западной Европы и Северной Америки. В связи с этим, “IBSFC Salmon Action Plan 1997-2010” и рекомендации HELKOM 19/2 от марта 1998 г. “Protection and improvement of the Wild salmon population in the Baltic Sea Area” вряд ли применимы по отношению к рр. Неве, Нарове и Луге в той же мере, как к рекам Скандинавских стран, в которых еще сохранилось естественное воспроизводство лосося. В рамках упомянутого Плана рр. Нева и Луга включены IBSFC в 1998 г в список “Wild Salmon rivers”, то есть рек, в которых успешно осуществляется естественное размножение природных популяций лосося, а в 1999 г. отнесены, вместе с р. Систой, к общей категории рек с естественным и смешанным типами воспроизводства этого вида. План предусматривает прекращение в 2003-2005 гг. выпусков выращенной на заводах молоди в реки этой категории с целью увеличения доли “дикого” лосося к 2010 г. (Baltic Salmon Rivers... 1999). Полагаем, что такая мера не будет способствовать сохранению лосося в реках Балтийского региона России и рассчитывать следует только на заводское воспроизводство. Производственная база отечественных рыбноводных заводов на Северо-Западе в 90-е годы значительно обновлена и продолжает обновляться, что создает объективные предпосылки для роста количества выпускаемой молоди и, соответственно, численности популяций. Важен выбор оптимальной стратегии национального лососеводства. Особое внимание на современном этапе должно быть уделено выпускам разновозрастных пестряток, в дополнение к выпускам смолтов. Для работы с икрой и личинками при нестабильном температурном режиме в весенний и осенний периоды целесообразно оснастить все заводы системами терморегуляции воды. До постройки отечественных предприятий по производству кормов необходимо продолжить закупку качественных импортных кормов. Эффективность работы заводов будет зависеть также от организации работ по отлову и выдерживанию производителей. Оптимальные сроки отсадки их на каждой реке могут различаться, но следует стремиться к сокращению времени выдерживания. пойманных рыб редко удается выдержать в садках и бассейнах более 1-1,5 месяцев и даже 1-2-недельное

пребывание в неволе может негативно сказываться на овуляции у самок и качестве спермы у самцов лосося. Желательно, чтобы популярное сейчас, но далеко не везде оправданное с биологической и экономической точек зрения, выращивание на лососевых заводах нескольких генераций рыб маточных стад не осуществлялось в ущерб выращиванию десятков тысяч штук смолтов на тех же производственных площадях. В качестве размерного стандарта смолтов лосося, выпускаемых с отечественных заводов, предлагаем считать длину (по Смитту) от 14 см, соответствующую принятой в лососеводстве ряда стран Балтийского региона. Актуально создание нового биотехнического руководства по разведению атлантического лосося, учитывающего прогресс в этой области в нашей стране и за рубежом. Основным показателем эффективности рыбоводных заводов должно оставаться состояние поддерживаемых ими популяций. В перспективе объемы воспроизводства лосося необходимо увеличить в 5-10 раз с тем, чтобы обеспечить возобновление промысла в наших реках.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баранникова И.А.** 1962. Анализ влияния Нарвской ГЭС на ихтиофауну реки Наровы // Уч. зап. ЛГУ, сер. биол. наук. № 311. Вып.48. С. 109-125.
- Бородин Н.** 1909. Выпуск мальков лосося в р. Лугу // Вестник рыбопромышленности. Т. 24. С. 368.
- Гримм О.А.** 1889. Рыбы и рыболовство в р. Луге // Сельское хозяйство и лесоводство. N 10. С. 121-139.
- Гримм О.А.** 1905. Судьба лужских лососиков // Вестник рыбопромышленности. N 4. С. 211-212.
- Жуковский Н.Д.** 1939. Искусственное разведение невского лосося // Известия ВНИОРХ. Т. 21. С. 175-192.
- Казаков Р.В.** 1982. Биологические основы разведения атлантического лосося. М.: Легкая и пищевая пром-сть. 144 с.
- Казаков Р.В.** 1990. Искусственное формирование популяций проходных лососевых рыб. М.: Агропромиздат. 239 с.
- Казаков Р.В., Мельникова М.Н.** 1987. Мониторинг в лососеводстве. 1. Контроль за состоянием популяции атлантического лосося *Salmo salar* L. Реки Невы по размерам производителей и величине икринок // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 261. С. 95-105.
- Казаков Р.В., Коновалов Е.С., Ильенкова С.А.** 1991. Промысловый возврат и миграции в Балтийское море атлантического лосося *Salmo salar* L., из реки Наровы // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 297. С. 57-66.
- Казаков Р.В., Ильенкова С.А., Козлов В.В., Мельникова М.Н.** 1986. Состояние запасов и особенности миграций атлантического лосося *Salmo salar* L. (Salmonidae) из рек СССР бассейна Балтийского моря // Вопр. ихтиологии, Т. 26, Вып. 2. С. 221-231.
- Кучина Е.С.** 1939. Материалы по промыслу и биологии лосося р. Луги // Известия ВНИОРХ. Т. 21. С. 157-173.
- Мельникова М.Н., Персов П.М.** 1968. О мечении молоди семги на р. Варзуге и лосося на р. Неве // Тр. Карел. отд. ГосНИОРХ. Т. 5. Вып. 2. С. 81-83.
- Михин В.С., Антипова О.П.** 1932. Очерк рыбного хозяйства на Финском заливе // Известия ВНИОРХ. Т. 15. 109 с.
- Персов П.М.** 1935. Невское рыболовство // За рыбную индустрию Севера. № 10. С. 38-41.
- Персов П.М.** 1937. Промысел и разведение невского лосося // За рыбную индустрию Севера. N 1. С. 34-40.
- Персов П.М., Зубенко Е.В., Яндовская Н.И.** 1980. Эффективность работы Невского и Нарвского лососевых рыбоводных заводов // В сб.: Лососевидные рыбы. Л.: Наука. С. 217-221.
- Правдин И.Ф.** 1939. Промысловые рыбы реки Невы // Известия ВНИОРХ. Т. 22. Вып. 1. С. 23-49.
- Привольнев Т.И.** 1962. Характер нерестилищ лосося на р. Нарове // Научно-техн. бюлл. ГосНИОРХ. № 15. С. 25-26.
- Протокол** Собрания Российского Общества Рыбоводства и Рыболовства 30-го октября 1889 г. 1890 // Вестник Рыбопромышленности. Т. 5. С. 166-169.
- Протоколы** Общих Собраний гг. Членов Императорского Российского Общества Рыбоводства и Рыболовства 21 мая 1907 г. 1908 // Вестник Рыбопромышленности. N 5-6. С. 293.
- Сакун С.А.** 1950. Состояние и перспективы рыбоводства в Эстонской ССР // Вестник ЛГУ. № 8. С. 57-62.
- Световидова А.А.** 1941. Материалы по биологии невского лосося // Зоол. журнал. Т. 20. Вып. 3. С. 470-481.
- Скаткин П.Н.** 1962. Биологические основы искусственного рыборазведения (Исторический очерк). М.: АН СССР. 244 с.
- Халтурина М.И., Шимановская Л.Н.** 1969. Биологическая характеристика современного стада невского лосося // Рыбное хоз-во. № 8. С. 27-29.
- Христофоров О.Л., Мурза И.Г.** 1998. Состояние популяций лососевых рыб на Северо-Западе России // Рыбное хозяйство. № 4. С. 43-44.
- Христофоров О.Л., Мурза И.Г.** 2000а. Современное состояние популяций атлантического лосося и кумжи на Северо-Западе России и эффективность рыбоводных мероприятий, направленных на их сохранение (данные мониторинга) // Материалы совещания: "Воспроизводство рыбных запасов". Ростов-на-Дону. 1998. М. С. 126-133.
- Христофоров О.Л., Мурза И.Г.** 2000 б. Структура популяций и эффективность заводского воспроизводства атлантического лосося на Северо - Западе России // Тез. докл. Международной конференции: "Атлантический лосось" (биология, охрана и воспроизводство). Петрозаводск. С. 60-61.
- Шидловский А.Л.** 1950. Регулирование промысла, рыболовство и акклиматизация в районе деятельности Севзапривода // Вестник ЛГУ. N 8. С. 31-41.

- Яндовская Н.И.** 1941. Опыт выращивания двухлеток лосося в речных подледных питомниках // Изв. ВНИОРХ. Т. 24. С. 113-122.
- Anon.** 1979. Cooperative Research Report of the Baltic Salmon Working Group ICES, N 89 (O. Christensen and P.-O. Larsson eds.). 124 p.
- Anon.** 1994. Report of Ad Hoc Working Group on Delayed Release of Salmon. Knivsta, Sweden. 1994. 77 p.
- Anon.** 1999. Report of the Baltic Salmon and trout Assessment Working Group. ICES CM 1999/ACFM:16
- Anon.** 2000. Report of the Baltic Salmon and trout Assessment Working Group. ICES CM 2000/CFM:12
- Anon.** 2001. Report of the Baltic Salmon and trout Assessment Working Group. ICES CM 2001/ACFM:14.
- Arman J.** 1967. Lõhe ja meriforell Eesti NSV vetes // Abiks Kalurile. N 2 (43). P. 21-24.
- Baltic Salmon Rivers** — status in the late 1990s as reported by the countries in the Baltic Region. 1999. (W. Ranke and C. Rappe eds.). Göteborg, Sweden. 69 p.
- Christoforov O.L., Murza I.G.** 1999. Smolt production and life histories of salmon in Russia // Report of the Second Baltic Salmon Scale Reading Workshop. Helsinki, Finland. 1998. ICES C.M. 1999/H:6. P. 11-14.
- Eriksson T.** Sea releases of Baltic salmon: increased survival with a delayed — release technique // Amer. Fish. Soc. Symp. 1991. № 10. P. 562-556.
- Henking H.** 1913. Die Lachsfrage in Ostseegebiet // Rapp. proc.-verb. du Conseil Intern. pour L'exploration de la mer. Copenhague. V. 16. 66 p.
- Kazakov R.V., Christoforov O.L., Murza I.G., Ilyenkova S.A., Titov S.F.** 1988. Results of accelerated rearing of Atlantic salmon, *Salmo salar*, smolts by use of warm waste water // J. Fish Biol. V. 32. P. 869-880.
- Kudersky L.A.** 1997. Changes of the fish crop in the eastern part of the Gulf of Finland as a result of natural and man-induced factors impact // Proc. of the Final Seminar of the Gulf of Finland Year 1996. Helsinki, Finland. P. 261-277.
- Rannak L., Arman J., Kangur M.** Lõhe ja meriforell. Tln. Valgus. 1983. 152 lk.
- Report** from the Uppsala workshop on Reproduction Disturbances in Fish. 1993. Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala, Sweden. (Ed. L. Norrgren). 102 p.
- Report** from the Second Workshop on Reproduction Disturbances in Fish. 1995. Högberga Gård, Lidingö, Stockholm Sweden (B.-E. Bengtsson, C. Hill, S. Nellbring eds.). 102 p.
- Salmon Action Plan Surveillance Group.** International Baltic Sea Fishery Commission. Stockholm, Sweden. 1996. 15 p.
- Toivonen J.** 1973. The stock of salmon in the Gulf of Finland. ICES C.M 1973/ M:17. ACFC. 5 p.

СОДЕРЖАНИЕ

CONTENTS

M. Windsor, P. Hutchinson. NASCO AND INTERNATIONAL COOPERATION IN SALMON CONSERVATION	5
M.I. Bazarov, V.K. Golovanov. MIGRATORY BEHAVIOR OF ATLANTIC SALMON AND SEA TROUT ON THE MIDDLE KUMIJOKI RIVER, SOUTHERN FINLAND (BASED ON DATA FROM BIOTELEMETRY TRACKING)	9
R.V. Gaida, I.L. Shurov, V.A. Shirokov. DESCRIPTION, SURVIVING ABILITIES AND FORECASTING OF THE LANDLOCKED SALMON IN THE SHUYA RIVER (ONEGO LAKE BASIN)	16
Yu.N. Gorodilov, E.L. Melnikova. COMPARISON OF EARLY ONTOGENESIS OF ATLANTIC AND PACIFIC SALMON SPECIES (<i>GENUS SALMO</i> AND <i>GENUS ONCORHYNCHUS</i>)	21
R. Gross, J. Nilsson, K. Kohlmann, J. Lumme, S. Titov, A. Veselov. DISTRIBUTION OF GROWTH HORMONE 1 GENE HAPLOTYPES AMONG ATLANTIC SALMON, <i>SALMO SALAR</i> L. POPULATIONS IN EUROPE	32
B.O. Johnsen, A.J. Jensen. <i>GYRODACTYLUS SALARIS</i> IN NORWEGIAN RIVERS	38
V. Kesminas, T. Virbickas. BALTIC SALMON (<i>SALMO SALAR</i> L.) IN LITHUANIA: DISTRIBUTION, ABUNDANCE AND STATE	45
O.L. Khristoforov, I.G. Murza. STATUS OF POPULATIONS AND REPRODUCTION OF ATLANTIC SALMON IN THE RUSSIAN PART OF THE BALTIC SEA	52
L.B. Klyashtorin. CLIMATE CHANGE AND LONG-TERM FLUCTUATIONS OF ATLANTIC SALMON STOCK	61
L.A. Kudersky, S.F. Titov. THE LINES OF RANGE EVOLUTION IN THE EUROPEAN SUBSPECIES OF ATLANTIC SALMON	69
L.A. Kudersky, E. Ieshko, B. Schulman. DISTRIBUTION RANGE FORMATION HISTORY OF THE MONOGENEAN <i>GYRODACTYLUS SALARIS</i> MALMBERG, 1957 — A PARASITE OF JUVENILE ATLANTIC SALMON <i>SALMO SALAR</i> LINNAEUS, 1758	77
A. Makhrov, E.A. Salmenkova, Yu.P. Altukhov. LOCALIZATION OF ATLANTIC SALMON (<i>SALMO SALAR</i> L.) GLACIAL REFUGE BY MEANS OF ALLOZYME MARKERS	84
T. Paaver, P. Kupper, M. Kangur. THE EFFECT OF STOCKING ON WEAK AND ENDANGERED SALMON POPULATIONS IN ESTONIA	88
L.P. Ryzhkov, I.M. Krupen. MORPHOPHYSIOLOGICAL FEATURES OF LAKE-FEEDING SALMON OF LAKE ONEGA	94
J. Virbickas, N. Kazlauskienė, M.Z. Vosyliene, E. Leliuna, P. Stasiunaite, D. Luksiene. THE CHARACTERISTIC FEATURES OF MORPHOLOGICAL AND PHYSIOLOGICAL PARAMETERS OF SALMONIDS BREEDING AT ZHEIMENA HATCHERY	101

М.И. Базаров, В.К. Голованов. МИГРАЦИОННОЕ ПОВЕДЕНИЕ ЛОСОСЯ И КУМЖИ В СРЕДНЕМ ТЕЧЕНИИ Р. КЮМИЙОКИ, ЮЖНАЯ ФИНЛЯНДИЯ (ПО ДАННЫМ БИОТЕЛЕМЕТРИЧЕСКОГО ПРОСЛЕЖИВАНИЯ)	109
Д. Вирбискас, Н. Казлаускене, М.З. Восилине, Е. Лелиуна, П. Стасиунайте, Д. Луксиене. ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ ЛОСОСЕВЫХ РЫБ, ВЫРАЩИВАЕМЫХ НА ЖЕЙМЕНСКОМ РЫБОЗАВОДЕ (резюме) .	116
Р.В. Гайда, И.Л. Щуров, В.А. Широков. ХАРАКТЕРИСТИКА, ВЫЖИВАЕМОСТЬ И ПРОГНОЗИРОВАНИЕ ЧИСЛЕННОСТИ ПРЕСНОВОДНОГО АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ РЕКИ ШУЯ (БАССЕЙН ОНЕЖСКОГО ОЗЕРА)	117
Ю.Н. Городилов, Е.Л. Мельникова. СРАВНЕНИЕ РАННЕГО ОНТОГЕНЕЗА МЕЖДУ ЛОСОСЯМИ АТЛАНТИЧЕСКИХ (РОД <i>SALMO</i>) И ТИХООКЕАНСКИХ (РОД <i>ONCORHYNCHUS</i>) ВИДОВ	123
Р. Гросс, Дж. Нильссон, К. Кохлман, Я. Лумме, С. Титов, А. Веселов. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ГАЛОТИПА ГОРМОНА РОСТА 1 (GH1) СРЕДИ ЕВРОПЕЙСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ АНТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ <i>SALMO SALAR</i> L. (резюме)	136
Б.О. Йонсен, А.Й. Йенсен. <i>GYRODACTYLUS SALARIS</i> В РЕКАХ НОРВЕГИИ (резюме)	137
В. Кесминас, Т. Вирбикас. БАЛТИЙСКИЙ ЛОСОСЬ (<i>SALMO SALAR</i> L.) В ЛИТВЕ: РАСПРЕДЕЛЕНИЕ, ЧИСЛЕННОСТЬ И СОСТОЯНИИ (резюме)	138
Л.Б. Кляшторин. ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА И ДОЛГОПЕРИОДНЫЕ ФЛУКТУАЦИИ ЧИСЛЕННОСТИ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ	139
Л.А. Кудерский, С.Ф. Титов. ПУТИ ФОРМИРОВАНИЯ СОВРЕМЕННОГО АРЕАЛА ЕВРОПЕЙСКОГО ПОДВИДА АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ (резюме)	147
Л.А. Кудерский, Е.П. Иешко, Б.С. Шульман. ИСТОРИЯ ФОРМИРОВАНИЯ АРЕАЛА МОНОГЕНЕИ <i>GYRODACTYLUS SALARIS</i> MALMBERG, 1957 — ПАРАЗИТА МОЛОДИ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ <i>SALMO SALAR</i> LINNAEUS, 1758	149
Т. Паавер, П. Куппер, М. Кангур. ВЛИЯНИЕ ЗАРЫБЛЕНИЯ НА ОСЛАБЛЕННЫЕ И ИСЧЕЗАЮЩИЕ ПОПУЛЯЦИИ ЛОСОСЯ В ЭСТОНИИ (резюме)	156
А.А. Махров, Е.А. Салменкова, Ю.П. Алтухов. ЛОКАЛИЗАЦИЯ ЛЕДНИКОВОГО РЕФУГИУМА АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ (<i>SALMO SALAR</i> L.) С ПОМОЩЬЮ АЛЛОЗИМНЫХ МАРКЕРОВ (резюме)	157
Л.П. Рыжков, И.М. Крупень. МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ НАГУЛЬНОГО ЛОСОСЯ ОНЕЖСКОГО ОЗЕРА	158
О.Л. Христофоров, И.Г. Мурза. СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ И ВОСПРОИЗВОДСТВО АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ В РОССИЙСКОМ СЕКТОРЕ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ	165
Содержание / Contents	175

АТЛАНТИЧЕСКИЙ
ЛОСОСЬ:
биология, охрана и воспроизводство

Печатается по решению
Ученого совета Института биологии Карельского НЦ РАН

Оригинал макет подготовлен в
Институте биологии Карельского научного центра РАН

Изготовление оригинал-макета:
А.Е. Веселов, М.И. Сысова

Обложка: изд-во «ПАКОНИ»; фото А. Веселов

Сдано в производство .
Формат 60x84¹/₈
Бумага офсетная
Уч. - изд. л.
Усл. печ. л.
Изд. №
Тираж экз.
Цена договорная

Редакционно-издательский отдел
Карельский научный центр РАН,
пр. А. Невского 64,
185610, Петрозаводск