

На правах рукописи



**Ефремов
Денис Александрович**

**РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ПОВЕДЕНИЕ РЕОФИЛЬНЫХ ВИДОВ
РЫБ В РЕКАХ ВОСТОЧНОЙ ФЕННОСКАНДИИ**

03.02.06 – ихтиология

Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата
биологических наук

Петрозаводск – 2012

Работа выполнена в Федеральном государственном учреждении науки
Институте биологии Карельского научного центра
Российской академии наук

Научный руководитель

доктор биологических наук
профессор
Веселов Алексей Елпидифорович

Официальные оппоненты

Кудерский Леонид Александрович

доктор биологических наук
профессор
Федеральное государственное бюджетное
учреждение науки Институт
озероведения РАН
главный научный сотрудник

Щуров Игорь Львович

кандидат биологических наук
Северный научно исследовательский
институт рыбного хозяйства
старший научный сотрудник

Ведущая организация

Федеральное государственное бюджетное
учреждение науки Государственный
научно исследовательский институт
озерного и речного рыбного хозяйства
(ГосНИОРХ)

Защита состоится «10» мая 2012 г. в 14 ч на заседании диссертационного совета Д 212.190.01. при Петрозаводском государственном университете по адресу: 185910 Республика Карелия, г. Петрозаводск, пр. Ленина, 33, эколого-биологический факультет. I-mail: dissovet@petrsu.ru, факс: 8(8142) 76-38-64

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Петрозаводского государственного университета. Автореферат размещен на сайте <http://petrsu.ru>

Автореферат разослан 6 апреля 2012 г.

Ученый секретарь диссертационного совета
канд. биол. наук



И.М. Дзюбук

Общая характеристика работы

Актуальность темы. Известно, что территория Карелии и Мурманской области покрыта густой озерно-речной сетью (Григорьев, 1933; Берсонов, 1960). Во многих реках происходит воспроизводство лососевых видов рыб, таких как атлантический лосось, кумжа, хариус (Смирнов, 1935; Правдин, 1956; Новиков, 1959; и др.). Жизненный цикл этих рыб связан с длительным, от 2 до 5 лет развитием молоди в подвижной среде обитания пороговых и перекатных участков рек. Такие участки имеют значительные уклоны, характеризуются неравномерными и интенсивными скоростями течения, а также галечно-валунным грунтом. Ранее на основе сравнения эколого-гидрологических характеристик рек и биотопов были установлены типы нерестово-выростных участков, выявлены сезонно предпочитаемые условия для различных возрастных групп молоди лосося, показана связь реореакции с периодами развития, возрастными особенностями развертывания поведенческих реакций в потоке воды и с сезонными закономерностями пространственного распределения рыб (Wankowski, Thorpe, 1979; Stradmeyer, Thorpe, 1987; Шустов, 1979; Щуров, Шустов, 1989; Mikheev et al., 1994; Веселов, Калюжин, 2001; и др.).

Вместе с тем, молодь лосося, в большинстве случаев обитает с другими видами рыб, молодь кумжи, хариуса, подкаменщиком, усатым гольцом, гольяном и т.д., образующими в пространстве микробиотопов реофильное сообщество. Эти микробиотопы характеризуются различными гидрологическими, кормовыми условиями. Однако в настоящее время практически нет количественных характеристик и описательных моделей микробиотопов, гидрологическая характеристика которых определяется уклонами, фракционным составом грунта и зависит от типов рек. Системного изучения разнообразия гидрологических факторов в микробиотопах, играющих роль абиотических модификаторов поведенческих реакций, за небольшим исключением, практически не проводилось (Казаков, 1983). Также имеются лишь косвенные данные, о существовании в микробиотопах нерестовых рек определенной пространственно-временной иерархии сезонного и возрастного распределения видов, которая, по-видимому, отражается на пищевых конкурентных отношениях и выживаемости видов. Известно, что ключевая роль взаимодействия рыб в потоке принадлежит специфической врожденной реакции на течение – реореакции. Можно предположить, что на фоне разнокачественности эмбрионов она оказывает влияние на формирование фенотипических различий, определяющих дальнейшую дифференциацию молоди лососевых и конкурентные взаимоотношения с другими совместно обитающими реофильными видами рыб (Павлов и др., 2007, 2009). В связи с этим необходимо было исследо-

вать локомоторную компоненту реореакции сеголеток лосося, а также изучить роль этой реакции в формировании пространственной динамики распределения. Данные о первичном распределении сеголеток лососевых рыб также представляют интерес для конструирования и испытания гнезд-инкубаторов, позволяющих получать в речных условиях жизнестойкую молодь.

Цель: изучить особенности сезонного распределения и поведения совместно обитающих реофильных видов рыб в различных по гидрологии биотопах рек Восточной Фенноскандии.

Для раскрытия цели необходимо было решить следующие **задачи:**

1. Изучить типы нерестовых рек и гидрологические характеристики биотопов обитания реофильных видов рыб.
2. Определить видовой состав совместно обитающей ихтиофауны в разных типах речных микробиотопов.
3. Выявить сезонные особенности распределения и поведения реофильной ихтиофауны. Изучить условия возникновения пространственно-временных перемещений рыб.
4. Исследовать локомоторную компоненту реореакции сеголеток лосося, как механизм формирования фенотипических групп.
5. Разработать и испытать конструкции гнезд-инкубаторов, позволяющие получать в естественных речных условиях высокие плотности жизнестойкой молоди лососевых рыб.

Научная новизна. Осуществлена расширенная систематизация и классификация лососевых рек Восточной Фенноскандии, на основе включения биотической составляющей (площадь *НВУ*, плотность распределения рыб, запасы лососевых), выделены типично кумжевые реки. С помощью анализа гидрологических характеристик определено 8 типов биотопов, имеющих в разной степени репродуктивное, выростное, зимовальное и транзитное значение для жизни молоди лососевых и других совместно обитающих реофильных видов рыб.

Впервые для сообщества реофильной ихтиофауны лососевых рек выявлены причинно-следственные связи формирования мозаично-агрегированного распределения и территориального поведения в зависимости от видового, возрастного состава, гидрологических условий и сезона года.

На примере сеголеток лосося прослежено образование фенотипических групп, различающихся по показателям локомоторной компоненты реореакции, что в дальнейшем определяет сроки ранней или поздней смолтификации.

Совместно с ИПЭЭ РАН разработаны и испытаны новые конструкции гнезд-инкубаторов, использующие естественно очищенный подрусловый

поток, получены самостоятельно расселяющиеся в реке жизнестойкие личинки лосося и кумжи.

Практическая значимость. Результаты работы используются при расчетах биотопической емкости *НВУ*, их рекультивации, восстановлении численности молоди лососевых рыб и совместно обитающей реофильной ихтиофауны. Они позволяют точнее оценить потенциальную продуктивность и реальный возврат производителей лососевых в нерестовые реки.

Апробация работы. Результаты диссертации обсуждались на коллоквиумах лаборатории экологии рыб и водных беспозвоночных ИБ КарНЦ РАН (Петрозаводск, 2009-2012), а также докладывались на международных российских конференциях: «Флора и фауна северных городов» (Мурманск, 2008), «Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов» (Петрозаводск, 2010); на Всероссийских конференциях: «Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря» (С.-Петербург, 2010), «Всероссийская конференция молодых ученых и специалистов, посвященной 90-летию со дня рождения К.Г. Константинова» (Мурманск, 2008), «Поведение рыб» (Борок, 2010); «Вклад молодых ученых в рыбохозяйственную науку России» (С.-Петербург, 2010), «Современное состояние биоресурсов внутренних водоемов» (Борок, 2011).

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 10 работ, из них 2 в издании, рекомендованном ВАК.

Структура. Диссертация состоит из введения, 5 глав, выводов и списка литературы. Общий объем работы 140 стр., 8 таблиц, 50 рисунков. Библиографический список включает 158 источников, в том числе 42 иностранных.

Благодарности. Автор выражает особую признательность д.б.н., проф. А.Е. Веселову, за научное руководство и практическую помощь. Я благодарю д.б.н. М.И. Сысоеву за помощь при математической обработке материала, д.т.н. М.И. Скоробогатова за гидравлические расчеты и технические предложения, а также зав. лаб. д.б.н. О.П. Стерлигову и коллег лаборатории экологии рыб и водных беспозвоночных ИБ КарНЦ РАН за ценные советы и поддержку. Выражаю глубокую признательность председателю колхоза «Всходы коммунизма» Г.А. Нагирняку за помощь в организации экспедиций и К.Ю. Потапову за участие в сборе материала.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Введение

В разделе обоснована актуальность работы, сформулирована цель и поставлены задачи для ее достижения.

Глава 1. Обзор литературы

Анализируется литература по исследуемой проблематике. Приводится гидрографическая и гидрологическая характеристика лососевых рек, нерестовых и выростных участков, данные по распределению, поведению, реореакции молоди лосося, кумжи и других совместно обитающих видов рыб, сведения по использованию искусственных гнездинок-инкубаторов.

Глава 2. Объекты, методы исследований и объем материала

Основой диссертационной работы послужили собственные сборы автора на реках бас. Баренцева, Белого морей, Онежского и Ладожского озер в период с 2006 по 2011 гг. Гидрологические характеристики биотопов и плотности распределения реофильных видов рыб оценивали по собственным материалам. Характеристики рек приводятся из источников литературы (Каталог рек..., 1962; Берсонов, 1962; Ресурсы..., 1972; и др.), картографического материала и на основе измерений в Google Earth и Kosmosnimki.ru. Натурные наблюдения и экспериментальные работы осуществлены на модельных реках Лижма, Большая Уя (Онежское оз.), Варзуга, Индера (Белое море). Всего проанализировано 142 нерестовых реки по 12 абиотическим и биотическим показателям. Исследовано 122 биотопа, выделено 8 типов с 15 видами рыб и рыбообразных. Обловлено больше 250 *НВУ* в 57 реках. Исследовано и картировано 100 микробиотопов (85 рис. в *Surfer*) и 35 микростаций реофильных рыб. Отслежено кочевое и пищевое поведение у более 150 рыб. Подводные наблюдения: 95 ч, видеосъемка 10 ч. На биологический анализ взято более 280 рыб. Исследована локомоторная компонента 90 сеголеток лосося по 3 показателям в двукратной повторности. Обследовано 294 естественных бугра. Сконструировано и испытано 2 типа гнезд-инкубаторов на 3 реках с площадками более 1500 м².

Основной объект исследования: молодь атлантического лосося *Salmo salar* возрастом 0+ – 3+ и кумжа *Salmo trutta*, (личинки, пестрятки); сопутствующие виды – хариус обыкновенный *Thymallus thymallus*, подкаменщик *Cottus gobio*, усатый голец *Barbatula barbatula*, голянь *Phoxinus phoxinus*, трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus*, девятииглая колюшка *Pungitius pungitius*, уклейка *Alburnus alburnus*, плотва *Rutilus rutilus*, елец обыкновенный *Leuciscus leuciscus*, окунь речной *Perca fluviatilis*, ерш обыкновенный *Gymnocephalus cernuus*, налим *Lota lota*, щука обыкновенная *Esox lucius*, минога речная *Lampetra fluviatilis*.

Маршрутную съемку рек осуществляли на лодках, комбинированно с пешим, автомобильным и вертолетным обследованием. Оценивали площади нерестово-выростных участков (*НВУ*) и их качество (Антонова и

др., 2000). Численность нерестовых стад лосося определяли на основе сведений по рыбоучетным заграждениям, статистики уловов, оценки продукции популяций (Power, 1973), из данных литературы, опросных и архивных материалов.

Гидрологическая съемка биотопов. Измеряли: протяженность, ширину, площади, уклоны дна, скорости течения, глубины. Оценивали фракционный состав грунта. Отмечали: степень заиления и зарастания, засоренность, последствия лесосплава. Объекты и характеристики биотопов заносились в базу данных.

Картирование рельефов биотопов проводилось при помощи разметки дна продольными и поперечными реперами на квадраты. В углах квадратов измеряли: глубины, скорости течения. Затем строили трехмерные изображения рельефа, на которых отмечали результаты суточных и сезонных наблюдений распределения и перемещения рыб.

Надводные и подводные наблюдения осуществляли при помощи легководолазного комплекта, видео камеры Sony DCR 940 в боксе и подводного фотоаппарата Olympus μ 1030 SW. Регистрировали поведение и расселение рыб (позы, ориентация, броски, двигательная активность).

Электролов (аппарат FA-2, Норвегия) применялся для оценки видового и возрастного состава, плотностей распределения рыб на площадях биотопов 30-200 м². При трехразовом облове изымали ~97% рыб (Ziprin, 1956; Клыпато и др., 1987).

Реореакция. Локомоторную компоненту реореакции рыб измеряли с 2-х кратной повторностью в гидродинамической установке (Веселов и др., 2011) (рис. 1). Мальков по одному помещали в рабочую камеру (13-15°C). Поток воды в течение 60 с ускоряли от 0 до 0,8 м/с. Регистрировали: $V_{\text{пор.}}$ – (пороговая) начало ориентации на поток; $V_{\text{акт.}}$ – (активная) включение компенсаторной двигательной реакции для удержания в потоке; $V_{\text{крит.}}$ – (критическая) снос потоком.

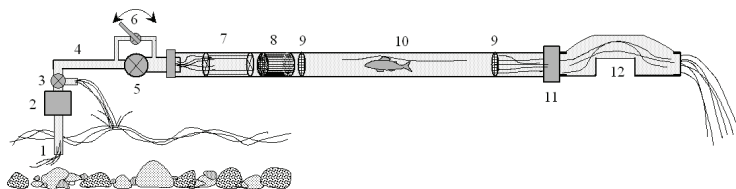


Рис. 1. Схема гидродинамической установки:

1 – всасывающий патрубок, 2 – электронасос, 3 – водосбросной кран, 4 – шланг водоподдачи, 5 – вентильный кран (сильный поток), 6 – шаровый кран (слабый поток), 7, 8 – успокоители потока, 9 – защитная сетка, 10 – экспериментальная камера, 11 – разъем для посадки рыбы, 12 – колено для поддержания уровня воды при отсутствии течения.

Гнезда-инкубаторы – загружали оплодотворенной икрой лосося или кумжи и устанавливали на пороговых участках рек. Контроль состояния икры осуществляли путем вскрытия 2-5 мая, 20-22 мая и 5-6 июня.

Данные обработаны статистически с использованием методов дисперсионного и факторного анализов на базе пакета программ Statgraphics for Windows 7.0.

Глава 3. Характеристика лососево-кумжевых рек и биотопов обитания реофильных видов рыб

На территории Восточной Фенноскандии сохранилась значительная часть ареала атлантического лосося и кумжи. Первые систематические исследования по их распространению и гидрологическим особенностям рек были начаты с 1931 г. (Труды КНИРС, 1935; и др.). Затем продолжены с 80-х годов прошлого века (Казаков, 1983; Зубченко и др., 1991; Казаков, Веселов, 1998) и были посвящены в основном распространению и запасам лососевых. По гидрологическим показателям проведена систематизация и инвентаризация нерестовых рек Восточной Фенноскандии (Веселов, 2006). Однако при этом не были учтены важные для воспроизводства характеристики, такие как площадь *НВУ*, плотности распределения молоди, реальные и потенциальные запасы нерестовых мигрантов. В связи с этим проведен сбор и анализ гидрологических и «биологических» показателей нерестовых рек, принадлежащих к Баренцеву, Белому и озерным бассейнам Восточной Фенноскандии.

По комплексу показателей, представленных как многопараметрическая система, осуществлен многомерный статистический анализ (Харин, 1992) с целью выявления группы ведущих факторов.

Кольский полуостров. На основе метода главных компонент систематизировано 38 рек Баренцева моря. Исследуемые показатели объединились в два обобщенных фактора. В факторе 1 (дисперсия 49%) основные величины нагрузок пришлись на *длину рек* и *площадь НВУ*. В факторе 2 (дисперсия 15%) наибольшие величины нагрузок имели *падение*, *площадь водосбора* и *модуль стока*.

Анализ расположения в факторном пространстве позволил выявить две группы. Большинство рек (30 из 38) по комплексу показателей образовали одну большую группу (рис. 2а), что свидетельствует о сходстве условий воспроизводства лосося. В отдельную группу выделились реки Кола, Печенга, Харловка, Большая Западная Лица, Рында, Титовка, которые характеризуются средней протяженностью, весьма высокими плотностями молоди лосося ($40-50 \text{ экз./100 м}^2$) и относительно высокими запасами. Самостоятельно представлены две крупные реки - Иоканьга и Тулома. Первая, как озерно-речная система, обладает большим запасом

лосося и значительными *НВУ*, а вторая представляет собой развитую речную систему, но не имеет достаточного запаса.

В беломорском бассейне Кольского п-ова проанализировано 38 рек. В факторе 1 (дисперсия 55%) величины нагрузок пришлись на показатели: *запас*, *площадь НВУ*, *длина реки*, *площадь водосбора* и *расход воды*. В факторе 2 (дисперсия 16%) выделился один показатель – *падение реки*. Большинство рек объединилось в одну группу (рис. 2б), с близкими запасами, но различающихся по падению. В другую группу вошли реки (Стрельна, Умба, Кица) характеризующиеся высокими показателями плотности молоди, протяженностью и увеличенным стоком. Выделились две крупные реки – Варзуга и Поной, из которых первая имеет большее падение, максимальные запасы и большие площади НВУ.

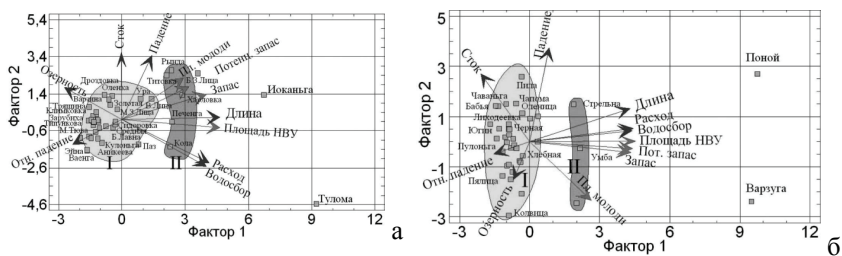


Рис. 2. Распределение лососевых рек бассейна Баренцева моря (а) и бассейна Белого моря Кольского п-ова (б) в факторном пространстве.

Карелия. В беломорском бассейне Карелии систематизировано 22 реки. Выделено два ведущих фактора. В факторе 1 (дисперсия 38%), основные нагрузки пришлись на показатели: *длина*, *площадь водосбора* и *расход воды*. В факторе 2 (дисперсия 24%) основную нагрузку несет только *потенциальный запас*.

Анализ расположения рек в пространстве факторов показал, что большинство рек объединилось в одну большую группу (рис. 3а), характеризующуюся низкими запасами, существенными площадями НВУ и потенциальными возможностями воспроизводства лосося. Отдельно от них расположена р. Кереть, обладающая сравнительно высоким запасом и потенциалом увеличения численности лососей. Также в факторном пространстве выделились две крупные озерно-речные системы – Выг и Кемь (II), утратившие в результате зарегулирования запасы и НВУ.

Притоки бассейнов Ладожского и Онежского озер, по причине геоморфологического сходства и общего последнеледникового происхождения, были исследованы как единая совокупность рек. Выделено два фактора.

В факторе 1 (дисперсия 34%) основные нагрузки имели показатели *потенциальный запас, длина реки, площадь водосбора и расход воды*. В факторе 2 выделилось только *падение реки*.

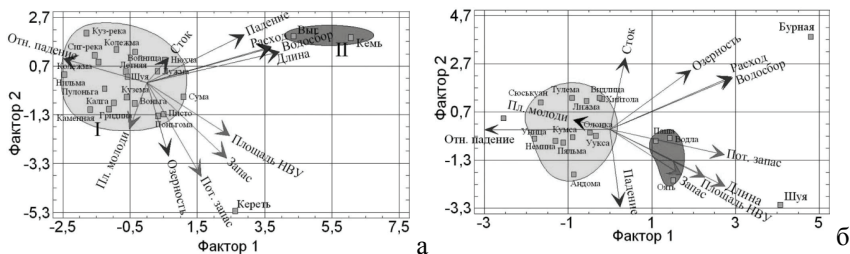


Рис. 3. Распределение лососевых рек бассейна Белого моря Карелии и рек озерного бассейна в факторном пространстве.

Анализ расположения рек в пространстве обобщенных факторов позволил выявить разброс по обоим факторам, что может свидетельствовать об их существенном различии. В отдельную группу (рис. 3б) выделились реки Сюскуанйюки, Тулема, Лижма, Кумса, Пялма, Укса, характеризующиеся высокими значениями относительного падения и плотностью молоди лосося, но не достаточными запасами. Другие, протяженные реки - Паша, Оять, Водла - также в настоящее время не обладают запасами, однако имеют весьма крупные и не используемые площади НВУ, которые потенциально связаны с возможной высокой численностью лосося и кумжи. В пространстве факторов отдельно расположены другие две крупные реки - Шуя и Бурная. Первая имеет достаточно высокую численность производителей, несмотря на наличие не используемых площадей НВУ, а вторая характеризуется как протяженная озерно-речная система с большой площадью водосбора и высоким расходом воды, но обладающая малыми площадями НВУ и, как следствие, низким запасом лососей.

Во всех бассейнах для рек выделено три ведущих гидрологических показателя - *длина реки, площадь водосбора и падение*. Однако падение для беломорских рек Карелии явно проявляется только на относительно коротких пороговых участках, связывающих между собой цепи озер. В целом озера формируют равнинный характер этих рек, а воспроизводство лососевых происходит только на порогах и перекатах. Озера для рек определяют повышенные значения среднегодового расхода воды, за исключением баренцевоморских рек. В этом бассейне дополнительно ведущим показателем становится *модуль стока*, что согласуется с увлажненным климатом. Из «биологических» показате-

лей для рек Кольского п-ова важнейшим является *площадь НВУ*: чем она больше, тем больше запас. Однако для рек Карелии, при благоприятных соотношениях прочих показателей – *потенциальный запас* выходит на первое место, т.е. в настоящее время воспроизводство лосося и кумжи в несколько раз меньше, чем обеспечен естественный ресурс, в частности недостаточно производителей.

Типы биотопов. По гидрологическим условиям для исследуемых рек выделены типы биотопов, имеющие различное значение в жизни реофильной ихтиофауны. Качественные и количественные характеристики биотопов формируются геоморфологией бассейнов рек, микрорельефом и уклонами. Эти факторы в руслах рек определяют глубины, скорости течения и аллювиальные отложения.

Плесы. Транзитное и зимовальное значение. Протяженность от 50 м до 5-7 км, глубины 0,6-2 м, реже 4-6 м, скорость течения 0,1-0,3 м/с, грунт песчаный, местами галька, редкие валуны и глыбы.

Предперекаты. Сезонное обитание реофильных рыб. Протяженность 20-100, реже до 200 м, глубины 0,35-0,9 м, скорости 0,3-0,6 м/с, ровный рельеф с легким прогибом, грунт песчано-галечный с мозаичным вкраплением мелких валунов. Нерестовые площади 5-20%. Рыбы распределяются относительно равномерно, плотность 10-50 экз./100 м².

Перекааты. Всесезонное обитание реофильных рыб. Протяженность 30-150 м, реже до 300 м, глубины 0,35-0,9 м, скорости 0,6-1,1 м/с. Мелкие фракции галечно-валунного грунта. Рельеф ровный или с прогибом к центру. Нерест до 60-90% площади. Плотность рыб 20-85 экз./100 м², заселяют от 5-10 до 30% площади, распределение мозаично-агрегированное.

Пороги. Всесезонное обитание реофильных рыб. Протяженность от 0,3 до 3-8 км, глубины 0,3-1,2, реже до 2 м, скорости 1,0-2,8 м/с, значительный уклон русла, развитый рельеф, галечно-валунный грунт с глыбами. Нерест на 3-12% площади. Распределение рыб прибрежное, мозаично-агрегированное. Плотность рыб 70-230 экз./100 м².

Бочаги. Отстойное и зимовальное значение, укрытие для хищников. Протяженность 1,5-5, реже до 12 м, глубины 0,8-1,5 м, скорости 0,3-0,7 м/с. Песчаный, песчано-галечный или галечно-валунный грунт. Нерест на переходах: бочаг-перекат или порог, перекаат или порог-бочаг.

Ручьевые притоки. Весенне-летнее обитание рыб, мигрирующих из основного русла на 200-300 м. Глубины 0,2-0,6 м, скорости 0,4-1,2 м/с, галечно-валунный грунт. Плотность рыб 15-70, до 290 экз./100 м². В устье возможен нерест.

Протоки имеют перекаотно-плесовые характеристики.

Отмелевые косы имеют предперекаотно-перекаатные характеристики, населены переместившимися реофилами до критического падения уровня

воды, распределение крайне неравномерное. На подъеме рельефа возможен нерест.

Таким образом, выявлены общие и значимые для воспроизводства лососевых рыб характеристики рек. Показано, что в Карелии имеется существенный потенциал не используемых *НВУ*. Реки Кольского п-ова отличаются большим соответствием *НВУ* запасам лососевых рыб. Однако для целого ряда рек, доступных для нелегального лова (Кола, Тулома, Умба и др.), наблюдается заполнение *НВУ* лишь на 40-60%. Некоторые реки имеют естественные преграды в виде не проходимых водопадов (Орловка, Рында, Стрельна и др.). На основе бонитировки лососево-кумжевых рек и последующего анализа гидрологических характеристик выделено 8 типов биотопов, имеющих значение для жизни молоди лососевых и совместно обитающих реофильных видов рыб.

Глава 4. Особенности сезонного распределения и поведения реофильной ихтиофауны

Ихтиофауна крупных лососевых рек достаточно полно исследована и представлена в ряде работ (Берг, Правдин, 1948; Веселов, Калюжин, 2006; Кудерский, 2010). Однако изучение малых притоков практически не проводилось. Вместе с тем, многие авторы отмечают важную роль таких водоемов в воспроизводстве лососевых и других реофильных видов рыб. (Schneider, 1997; Веселов, Калюжин, 2001; и др.). Исследования проводились на двух типичных для бассейна Восточной Фенноскандии реках: Большая Уя ($61^{\circ}36' \text{ с.ш.}, 34^{\circ}39' \text{ в.д.}$) и Лижма ($62^{\circ}22' \text{ с.ш.}, 34^{\circ}30' \text{ в.д.}$).

Большая Уя. Река не имеет сточных или русловых озер. Ее длина 14,2 км, слабо разветвлена, общее падение 147 м, протекает по лесистой местности, верховье заболочено и русло сильно меандрирует. На нижнем участке реки, до 2 км от устья, расположены пороги и перекаты, нерестится кумжа.

Установлено, что в реке встречается 11 видов рыб, принадлежащих к 10 семействам, это кумжа, европейский хариус, обыкновенный подкаменщик, усатый голец, обыкновенный гольян, трехиглая колюшка, девятииглая колюшка и минога речная. В устье реки в период открытой воды иногда встречается молодь окуня, налима и щуки обыкновенной, которые по реке не мигрируют дальше, чем на 150-500 м от озера.

В качестве модельного участка оценивался извилистый отрезок реки длиной 125 м. Сезонный учет ихтиофауны показал, что среди рыб следует различать две группы – мигранты и резиденты. К резидентам принадлежат те рыбы, которые постоянно, как в летний, так и в зимний период обитают в реке. К мигрантам относятся виды, которые на зиму скатываются в озеро, а весной возвращаются в реку. В нашем случае гольян, трехиглая и девятииглая колюшка – мигранты, т.к. практически

все возрастные группы этих видов, включая сеголеток, при устойчивом снижении температуры воды с 12 до 7°C покидали не только модельный участок, но и ниже расположенные биотопы. Исключение составляли лишь единичные, крупные особи (9-10 см у голяна и 6-6,5 см у колюшек), которые достигали своего максимального возраста и в основном погибали, не доживая до весны. Для всех трех видов рыб наблюдалась периодичность формирования численности в реке. Так весенний подъем численности связан с нерестовой и нагульной миграцией рыб, а следовавшее затем почти двукратное снижение количества объясняется их посленерестовой гибелью. Затем в июле августе вновь происходило возрастание численности, причем часто превышающее весенний уровень. Это объясняется массовым появлением молоди всех трех видов рыб, численность которых к концу августа началу сентября постепенно снижалась из-за естественной убыли или происходившего ската в озеро.

Другая группа рыб, условно названная резидентами, практически постоянно в течение летнего и зимнего периодов обитала в реке. К ним относятся подкаменщик и усатый голец. Их численность с той же динамикой изменяется в течение сезонов года, как и у мигрантов. Отметим, что в период ледостава или сразу после распада льда регистрировалось лишь незначительное количество подкаменщика и усатого гольца. При низких температурах эти виды рыб слабо проявляют анодную реакцию, на 10-15 см зарываются в мягкий грунт или под валуны, где зимуют и, поэтому их затруднительно «вытащить» при помощи электролова.

Промежуточное положение между этими двумя группами занимают проходные виды рыб, такие как кумжа, хариус, а также мигрирующая один раз в жизни на нерест минога. У всех трех видов резидентами можно считать только молодь, которая у кумжи обитает в реке 3-4 года, у хариуса – 2 года и 4-6 лет у миноги. На модельном участке большую часть года численность кумжи сохранялась в пределах 20 экз. (возраст 1+ и 2+) и резко возрастала в июне до 50-60 экз., когда появлялись сеголетки. Такая высокая численность наблюдалась почти до конца августа, и затем она вновь снижалась до 10-20 экз. Оценивая количество производителей кумжи и хариуса, совершающих нерестовую миграцию на участок, можно сказать, что их не более 1-2 пар. У миноги в совместном нересте принимало участие около 10-15 экз.

Биотопы реки Большая Уя. Выделено 4 типа биотопов. Все они встречаются на модельном участке. Тип 1 – *пороговый*, характеризуется галечно-валунным грунтом, глубинами 0,2-0,4 м и скоростями течения 0,7-1,2 м/с. Тип 2 – *перекатный*, грунт в основном галечный с небольшими валунами, глубины 0,1-0,2 м и скорости течения 0,4-0,6 м/с. Тип 3

- *плесовый*, для него отмечаются глубины 0,4-0,7 м, скорости течения не превышают 0,3 м/с, а грунт песчаный, иногда заиленный. Тип 4 – *бочажковый*, или участки с ямами глубиной до 1 м, скорости течения и грунт как у плесовых биотопов. В соответствии с особенностями биологии исследуемых видов рыб наблюдалась сезонная динамика их распределения на различных типах биотопов. При полной воде в мае не многочисленное количество рыб распределялось в основном на самых глубоких участках 3 и 4 типа, где на песчаном грунте имелось достаточно укрытий в виде отдельных валунов или затонувшей древесины (рис. 4а). Затем, при прогреве воды до 10-12°C, уменьшении площади водного зеркала участка до 94% и на половину объема воды (51%), а также с появлением мигрантов из озера, распределение рыб приняло мозаичный характер с образованием отдельных групп на всех типах биотопов (рис. 4б). В этих местах в начале и середине июня происходил нерест большинства видов рыб. В конце июля и в августе, когда площадь водяного зеркала составляла 77%, а объем воды был минимальным (16%), проявилось наиболее четкое мозаично-агрегированное распределение разных видов рыб (рис. 4в). В этот период кумжа и подкаменщик обитали исключительно на пороговых и перекатных биотопах, а на их границах с плесовыми биотопами чаще всего встречался усатый голец и голянь. Колюшки всех возрастных групп и часть голянов, в основном сеголетки, обитали на плесах и в бочажках, примыкающих к нависающим берегам. Хариус распределялся в укрытиях и на глубоких плесах. Личинки миноги концентрировались на песчано-илистых грунтах мелководья плеса. С осенним снижением температуры воды вновь происходило перераспределение оставшихся на зимовку рыб на более глубокие бочажковые и плесовые участки.

Гидрологические показатели биотопов – глубина, скорость течения, турбулентность потока – модифицируются в течение года. Поэтому в реке, как мигранты, так и резиденты, в соответствие с температурным режимом сезона года, а также биологическими особенностями жизненного цикла, совершают кочевые перемещения внутри и между биотопами или миграции в нагульный водоем и обратно.

Таким образом, для всех видов рыб проявлялась общая закономерность: наиболее интенсивно прирост численности происходил при повышении температуры от 8 до 12°C. Затем, в результате посленерестовой гибели или миграции в озеро, численность большинства видов снижается. Повторное ее повышение связано с массовым выклевом личинок и последующим расселением мальков по различным биотопам. К осени общая численность рыб вновь снижается.

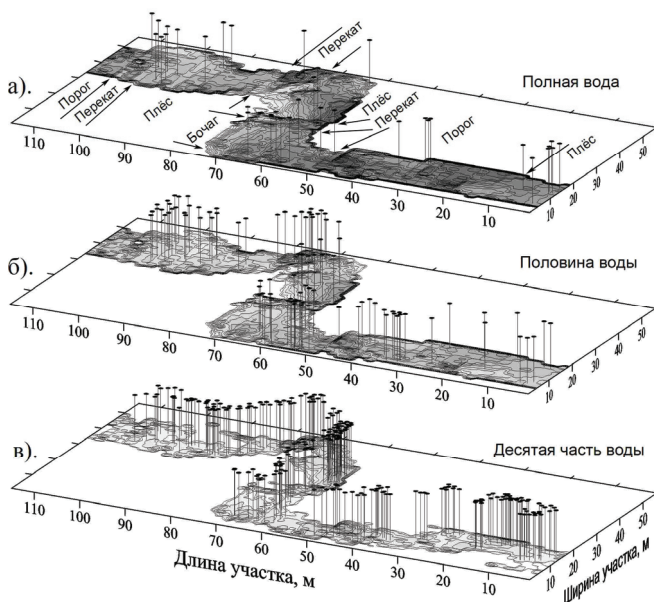


Рис. 4. Динамика распределения рыб разных видов на модельном участке р. Большая Уя в периоды с разным уровнем воды (течение с права на лево).

Исследование ихтиофауны на модельном участке реки Большая Уя выявило сложную структуру организации реофильного сообщества. Численность и качественный состав ихтиофауны зависят от климатических и гидрологических факторов среды, сезона года. Для более полного понимания процессов происходящих внутри реофильного сообщества и выявления факторов, влияющих на них, нами проведено исследование микробиотопов и микростаций в р. Лижме.

Лижма – это озерно-речная система: протяженность 68,3 км, падение 114 м, включает несколько линейных озер и крупных порогов, в нижней части происходит нерест пресноводного лосося, совместно с которым обитает 15 резидентных и мигрантных видов рыб.

Собственно в русле реки обитает лосось, кумжа, подкаменщик, колюшка трех- и девятииглая, усатый голец, голянь, плотва, окунь, щука, ерш, налим, минога, иногда молодь сига и уклей – всего 15 видов. В реке на модельном участке выделено 4 типа биотопов: *порог* со скоростями течения 0,9-3,0 м/с, *пережат* 0,6-1,6 м/с, *предпережат* 0,3-0,8 м/с и *протока* 0,7-1,3 м/с. На них по агрегированному скоплению рыб были выбраны

4 микробиотопа, которые детально картированы, измерены и наблюдались подводным методом на протяжении 2-х месяцев.

Установлено, что микробиотоп не является статичной единицей пространства с четкими границами, напротив это относительно динамичная область со сложной структурой потока (микроструи, турбулентность), неоднородностью рельефа, фракционного состава грунта. В границах микробиотопа случайно агрегируется группа разных видов реофильных рыб, среди которых оседлые (мальки лосося и кумжи) используют 2-3 основных и несколько запасных микростаций с различными функциями. Другие виды рыб перемещаются в пределах микробиотопа по грунту (подкаменщик, усатый голец), по повторяющейся траектории в толще воды (плотва, окунь), случайным образом (гольян) или в ограниченном пространстве (колюшки, щука). Ранее показано, что размеры микростаций молоди лососевых определяются размерами рыбы обитающей на ней, скоростями течения, прозрачностью воды, наличием зрительной изоляции между соседями (Wankowski, 1979). При снижении уровня воды происходит изменение скоростей течения от поверхности ко дну, меняется направление и сила микроструй, изменяется турбулентность и, вслед за этим, перераспределяются пути дрейфа кормового зообентоса. Со временем это нарушает агрегированность реофильных рыб в границах микробиотопа, некоторые микростации занимают соседние особи, на других резко снижается кормность. Пути рыб, обитающих в толще или перемещающихся по грунту и оседлых, начинают сближаться. В результате внутри микробиотопа стимулируется перераспределение рыб, уменьшается количество используемых микростаций, нарастает конкуренция за кормовые ресурсы, усиливается агрессивность оседлых видов. Критическое снижение глубины инициирует расформирование реофильного сообщества микробиотопа, перемещение особей на более глубокие участки реки с повторной их концентрацией и агрегацией в новом микробиотопе. При этом происходит смена части рыб, за счет кочевков из других микробиотопов, гибели или миграции в нагульный водоем.

Сеголетки лосося 0+ на разных типах биотопов избирают микростации со сходными гидрологическими условиями: скоростями 0,2-0,7 м/с и глубинами 0,1-0,6 м. Пестрятки 1+, 2+ и 3+ избирают микростации со скоростями 0,6-1,6 м/с: на предперекатном биотопе верхняя граница скоростей 0,7-0,9 м/с, на перекатах – 1,0-1,2 м/с, в порогах до 1,6 м/с. При более высокой поверхностной скорости течения рыбы не способны совершать броски в толщу воды. Состав грунта на микростациях зависит от фракций подвижного аллювия в реке и седиментирующей силы потока: чем больше уклон и скорости те-

чения, тем более крупный грунт откладывается в русле и, следовательно, выше турбулентность (Луапандин, 2005). Между валунов и гальки возникает сложная структура потока, определяющая разнообразие микростаций реофильных рыб.

В пределах микробиотопа и на микростациях рыбы разных видов конкурентно взаимодействуют друг с другом за территорию и кормовые станции. Молодь лосося и кумжи младших возрастных групп 0+ и 1+ постоянно атакуется старшими пестрятками, окунями, плотвой. Пестрятки лосося и кумжи 2+ и 3+ в основном конкурируют между собой, редко их изгоняют кумжа и окуни. Подкаменщики и усатые гольцы в течение светового дня обитают в грунте и не сталкиваются с молодью лососевых, т.к. кормятся в отличие от них в темное время суток.

Установлено, что в зависимости от типа речного биотопа молодь лосося в границах одного микробиотопа избирает от 4 до 9 станций. Особи 0+ и 1+ занимают больше станций во всех типах биотопов – 5-9, это следствие конкуренции за территорию. Тип биотопа влияет меньше, поскольку в разных биотопах рыбы избирают микростанции со сходными гидрологическими условиями. Особи 2+ избирают 5-7 станций, они слабо конкурируют за территорию и пищевой ресурс между собой и определяющим фактором для них является тип биотопа. Так в биотопе *предперекатный* больше глубины и меньше скорости течения, поток приносит недостаточно корма, рыбы вынуждены чаще и дальше перемещаться, и занимают больше станций. В биотопе *перекат* гидрологические условия и кормовой режим благоприятнее, особь занимает 5 станций. Пестрятки 3+ практически не конкурируют с реофильным сообществом, занимают всего 4-6 станций. Тип биотопа для них не является определяющим фактором, поскольку особи обитают на наиболее кормных станциях и способны защищать их. В биотопе *пороговый* встречаются области не доступные по скоростному режиму потока для обитания.

Сеголетки лосося не зависимо от типа биотопа совершают около 114 (мин. 93 и макс. 138) смен станций за сутки. Лосось 1+ порядка 140, особи 2+ около 65 (мин. 61 и макс. 70), особи 3+ – 52 (мин. 22 и макс. 112). С рассвета до 14 ч сеголетки 0+ совершали 2-7 смен/ч, с 15 ч наблюдалось интенсивное перемещение – 10-15 смен/ч. После 20 ч показатель снижался до 7-12 смен/ч. На интенсивность перемещений пестряток 1+, 2+ и 3+ значительно влияли гидрологические условия биотопа. Лососи этих возрастных групп максимум перемещений совершали в *предперекатном* биотопе, причем интенсивность перемещений была максимальной с рассвета до 14 ч: для особей 1+ 13-15 смен/ч, 2+ – 7-8 смен/ч. Пестрятки 3+ совершали 6-10 смен/ч на протяжении дня, снижая интенсивность до 4 смен/ч лишь в предсумеречный период. По-видимому, весьма высокая

двигательная активности в *предперекатном* биотопе связана с низкими скоростями течения, приносящими недостаточное количество кормовых объектов. В результате мальки вынуждены больше перемещаться в поисках кормных стаций, что усиливает пространственную конкуренцию. Интенсивность перемещений пестряток 1+ и 2+ снижалась с 15 ч: 7-3 *смен/ч* для 1+, и 1-3 для 2+. Лососи 2+ с биотопа *перекат* в утренние часы совершали 3 смены/ч, к 12 ч их активность возрастала до 10 *смен/ч*, с 15 ч и до сумерек показатель снижался до 0-3 *смен/ч*. Лососи 3+ с биотопов *перекат* и *порог* на протяжении дня совершали 0-5 *смен/ч*. Вероятно, такой низкий уровень перемещений связан с высокой плотностью дрефта беспозвоночных организмов и с тем, что данная возрастная группа почти не подвержена влиянию конкурентов.

Динамика пищевой двигательной активности пестряток лосося при температуре 12-24°C в основном определяется освещенностью (от 700 *лк* до 53 *тыс. лк*). В июне – первой половине июля, этот период составлял до 16 ч. В сумеречные часы активность минимальна, в темное время суток она отсутствует у всех возрастных групп. Сеголетки 0+ сохраняют пищевую активность на постоянном уровне в течение дня, совершают около 900 (*мин.* 450, *макс.* 1200) бросков за пищу. Лососи 1+ и 2+ имеют наивысший уровень в рассветные часы, затем к 15 ч он снижается, сохраняясь до 19 ч. После 19 ч до сумерек наблюдается незначительный рост. Количество бросков составляет около 350 (*мин.* 150, *макс.* 550) за день. Пестрятки 3+ показывают минимальный уровень активности в рассветные часы, далее он постепенно растет и достигает пика к 15 ч, после чего идет постепенное снижение. За день особи совершают около 350 (*мин.* 150, *макс.* 600) бросков. Отметим, что во время густой облачности в утренние часы рыба начинает кормиться позже на 1-1,5 ч, а в вечерние в 18 ч покидает кормовую стацию, перемещаясь в укрытие. В солнечный день молодь кормиться с 6³⁰ до 23 ч в июне, в июле с 7 до 22 ч. Значительное влияние на двигательную активность особей 0+ и 1+ оказывают крупные пестрятки, либо сопутствующие виды, принуждающие их покидать кормовую стацию и находиться большее время в укрытие.

Влияние типа биотопа на количество пищевых бросков пестряток 0+ и 1+ не выявлено. Однако для лососей 2+ такая зависимость прослеживается. Так особь с биотопа *предперекатный* за 5 ч совершила 45 бросков, а особь с биотопа *перекат* – 177. Это влияние на старших пестряток сохраняется: 3+ за 5 ч наблюдений с биотопа *предперекат* и *перекат* совершили 111 и 49 бросков, соответственно, а с биотопа *порог* – 116 бросков за 3 ч. На активность особи с биотопа *перекат* повлияло падение уровня воды, и ухудшение условий транспортировки потоком беспозвоночных.

Интенсивность кормления для сеголеток лосося 0+ составляет 63 *броска/ч* (34 *мин.* и 90 *макс.*), для особей 1+ менее 30 *бросков/ч*. Пестрятки 2+ совершают около 40 *бросков/ч* (*мин.* 35, *макс.* 50), 3+ - около 25 *бросков/ч* (*мин.* 12, *макс.* 46). На всех типах биотопов у возрастов 0+, 1+ и 2+ в биотопе *предперекат* пищевую активность лимитирует конкуренция со стороны более крупной молоди 2+ и 3+, занимающей высоко кормные станции. В результате младшие группы большую часть времени находятся на средних, или даже низких по кормности станциях. Ограничивающим фактором также являются скорости течения, более высокие на кормных станциях. Особи 0+ и 1+ посещают такие станции, но при кормовых бросках их сносит потоком. В результате они распределяются в областях микробиотопов с пониженными скоростями течения, совместно обитая с молодью окуня и плотвы, что значительно повышает конкуренцию. Пестрятки 2+ в биотопе *перекат* и 3+ во всех типах биотопов успешно конкурируют за высокие по кормности станции.

Таким образом, уровень воды в период активной жизнедеятельности (t 12-22°C) выступает основным фактором пространственно-временной стабильности мозаично-агрегированного распределения оседлых и резидентных реофильных видов рыб, в некоторой степени мигрантных. Его повышение или снижение приводит к изменению скоростей течения, структуры потока, кормового режима в границах станций и микробиотопов и вызывает перераспределение ихтиофауны на новые микробиотопы.

Образование фенотипических групп сеголеток лосося. Нерестовые гнезда атлантического лосося с вылупившимися эмбрионами располагались в центральной части главного русла р. Варзуга. Установлено, что в течение 2-3 суток при подъеме температуры воды от 9 до 12-13°C личинки появляются в поверхностном слое галечного грунта (рис. 5а). В области расположения нерестовых гнезд плотность личинок достигала 13-17 *экз./м²*. Затем в течение 5 суток происходило их массовое активно-пассивное расселение по направлению речного потока. В течение этого периода личинки полностью переключались на экзогенное питание, у них закладывался чешуйный покров и завершался переход на стадию малька. Плотность распределения в шлейфе расселения снижалась до 3, реже 7 *экз./м²* (рис. 5б). На седьмые сутки мальков обнаруживали на границе порога с плесом, одновременно прекращалось их расселение по течению (рис. 5в). Плотность распределения колебалась в тех же пределах. Однако на восьмой-девятый день преобладающим становилось активное, против потока перераспределение из случайно заселенных микробиотопов вдоль границы порога к прибрежным участкам главного русла или в устье притока Ареньга (рис. 5г, д). Здесь ежегодно образовывались фенотипические группы (рис. 5е, участки I и II). Плотность их распределения к концу июня составляла 2-12 *экз./м²*.

Сравнение микробиотопов показало, что в притоке (участок II) грунт крупнее. Он состоит на 35-45% из мелких (5-10 см) и на 40-50% из средних размеров валунов (11-25 см), содержание гальки (1,0-4,9 см) не превышало 15%. На таком грунте представлены нитчатые водоросли и обрастания мха, способствующие концентрации зообентоса беспозвоночных организмов (Шустов, 1983). Фракционный состав грунта прибрежно-правого участка (I), где отлавливали мальков, напротив, состоял преимущественно из гальки (до 65-80%) и мелких валунов (15-30%), содержал незначительное (около 5%) количество валунов средних размеров без обрастаний. Оценка глубин не выявила существенных различий по микробиотопам. Однако средняя поверхностная скорость течения в притоке Ареньга (0,97 м/с) была достоверно выше, за счет большего уклона русла, чем в прибрежье Варзуги (0,58 м/с).

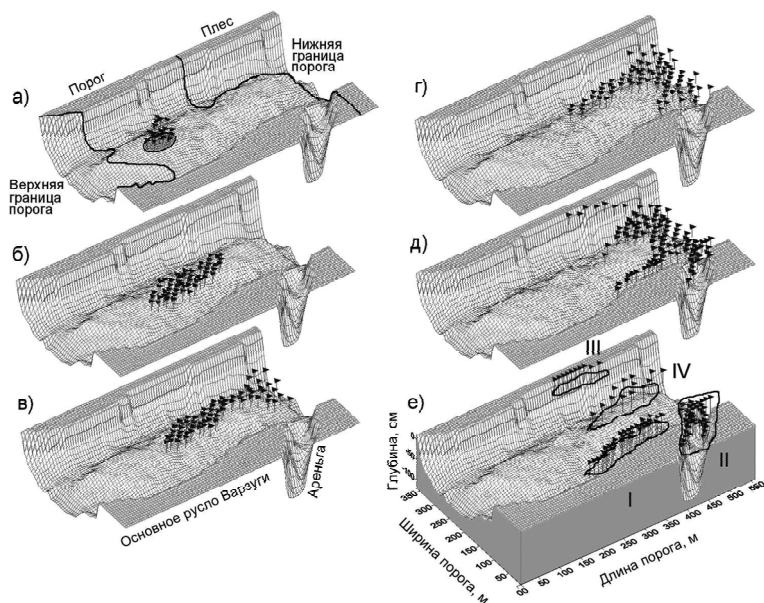


Рис. 5. Схема расселения сеголеток лосося из нерестовых гнезд порога р. Варзуга (а-е) и формирования фенотипических групп (е):

I – прибрежная (правая), II – устьевая в Ареньге, III – прибрежная (левая), IV – русловая.

Таким образом, участок обитания в притоке, за счет более крупных фракций грунта и повышенных скоростей течения, обеспечен более разнообразными микростациями для молоди лосося. Это также подтверждалось по плотно-

сти распределения: 7-12 экз./100 м² в притоке и 2-5 экз./100 м² в прибрежье. Далее экспериментально исследовали реореакцию двух фенотипических групп сеголеток лосося.

Реореакция фенотипических групп сеголеток лосося. Установлено, что минимальная скорость течения ($V_{\text{пор.}}$) стимулирующая двигательную реакцию в виде нистагма глаз, изгиба плавников достоверно не различается в июне и в августе между особями обеих групп (табл.). По-видимому, реореакция на пороговую скорость течения одинакова у сеголеток лосося и различия проявляются лишь с возраста 1+ (Veselov et al., 1998). Следовательно, показатель $V_{\text{пор.}}$ менее существенен для избирания будущего микробиотопа обитания, чем способность лавировать и физически противостоять неоднородному потоку.

Таблица

Сравнительная характеристика показателей реореакции прибрежной и устьевой фенотипических групп сеголеток лосося р. Варзуги в июне и августе

Период вылова, группы сеголеток (n = 30)		Показатели реореакции			Длина, см	Вес, г
		$V_{\text{пор.}}$	$V_{\text{акт.}}$	$V_{\text{крит.}}$		
Июнь, IV декада	Прибрежные	0,83±0,35	6,08±0,64	26,17±2,15	2,65±0,09	0,079±0,010
	Устьевые	1,02±0,54	7,77±0,80	34,27±2,33	2,73±0,12	0,094±0,015
Август, I декада	Прибрежные	0,65±0,11	15,33±2,17	42,02±3,12	4,11±0,13	0,68±0,10
	Устьевые	0,72±0,18	23,51±2,66	56,11±6,85	4,68±0,18	0,98±0,13

Поэтому, усиливая поток, исследовали более значимые для активного освоения подвижного пространства обитания показатели $V_{\text{акт.}}$ и $V_{\text{крит.}}$. Показатель $V_{\text{акт.}}$ характеризует достижение такой скорости течения, при которой малек, находясь в тактильном контакте с дном, перестает удерживаться за счет прижимного давления потока на развернутые им грудные и брюшные плавники. Происходит смещение его относительно неподвижных ориентиров, что и стимулирует включение локомоции, обеспечивающей возврат и устойчивое поддержание исходной позиции. В июне показатель $V_{\text{акт.}}$ у мальков прибрежной группы основного русла р. Варзуга, достоверно ниже чем у мальков из устья притока. К августу эти различия усиливаются (табл.). Это свидетельствует о раннем включении локомоции прибрежными сеголетками и, следовательно, совершаемыми ими повышенными энергетическими тратами в одинаковых с устьевыми мальками условиях потока.

Другой локомоторный показатель – $V_{\text{крит.}}$, характеризует краткосрочно выдерживаемую максимальную скорость потока. Его значения отражают способность рыб совершать пищевые или оборонительные броски из спокойных по течению придонных слоев в толщу воды со стремительным потоком. Например, на участках порогов, где поверхностная скорость течения около 1,5-2,0 м/с. Нами выявлены достоверные различия

по этому показателю между обеими группами в пользу устьевых мальков (II), причем они возрастают в течение летнего периода (табл.).

Таким образом, заселение микробиотопов, имеющих различную гидрологию, определяется реореакцией мальков. Часть из них проявляла повышенную способность сопротивляться потоку и освоила микробиотопы с высокими скоростями течения. У молоди лососевых, как и у ряда других рыб, существует дифференциация на группы по морфологическим и физиолого-биохимическим показателям (Thorpe, 1977; Павлов и др., 2007б; и др.). Одна из предпосылок образования групп связана с изначальной разнокачественностью икры по липидному статусу (Нефедова и др., 2010). Известно также, что икринки лососевых рыб отличаются друг от друга по размерам, массе и объему запасенных веществ, (Казаков, 1982). Это в последующем сказывается на интенсивности роста и развитии ранней молоди. Неодинаковые стартовые возможности расселения личинок в разные по условиям обитания микробиотопы, по-видимому, в значительной степени определяются интегральным показателем - реореакцией. Внутрипопуляционная неоднородность формируется под влиянием условий окружающей среды и встречается даже у потомства одной пары производителей, а ее адаптивное значение заключается в повышении выживаемости молоди (Павлов и др., 2007а; Павлов и др., 2010).

Глава 5. Искусственное воспроизводство молоди лососевых рыб в естественных условиях

Существует ряд подходов к решению задачи восстановления численности рыб или воссозданию стад в реках, где они были утрачены. Наиболее распространено заводское воспроизводство с последующим выпуском молоди в реки на стадии пестрятка или смолт. Однако для небольших или труднодоступных рек этот метод весьма затратный. Кроме того, заводская молодь слабо приспособлена к естественным условиям.

Необходимо было разработать инкубационные устройства, которые позволили бы непосредственно в реках получать жизнестойкую молодь лосося или кумжи.

В связи с этим на порогах р. Варзуга (Кольский п-ов) были обследованы около 300 нерестовых бугров лосося и кумжи. Показано, что производители лосося избирают участки с глубинами 0,4-1,2 м и скоростями течения 0,4-1,1 м/с. Предпочитаемый ими галечно-валунный грунт имеет фракционный состав: галька (0,5-5,0 см) около 30%, валуны (5,0-50,0 см) примерно 65% и песка не более 5%. Глубина закладки икры от поверхности грунта 15-55 см. В одном бугре может быть от одного до трех гнезд, а в каждом гнезде насчитывается 150-600 шт. икринок. Скорость подруслового потока в грунте гнезд составляла 0,2-0,5 см/с, содержание кислорода варьировало в пределах 10,2-12,9 мг/л. Гидравлическая крупность

икры – скорость равномерного падения одиночной икринки в покоящейся воде, составила 7,75 см/с. Этот показатель необходим для расчетов прочности гнезд-инкубаторов (икра не должна плавать).

Полученные в результате наблюдений и экспериментов данные использованы при проектировании гнезд-инкубаторов и выборе оптимальных мест их установки в реках. Экспериментальным путем были подобраны размеры рабочей камеры инкубатора, тип искусственного субстрата для сохранения икры, диаметр и количество отверстий в области донного водозабора и субстрата, а также диаметр и длина патрубка, обеспечивающего отток омывающей икру воды и выход личинок.

Испытано две конструкции, использующие подрусловый поток без взвесей. Одна из них плотно прижималась к галечному грунту, а другая - вкручивалась в грунт на глубину до 10 см (рис. 6а, б). Икринки инкубировались в лунках субстрата. Диаметр лунок (7 мм) предусмотрен больше диаметра икринок (4,6-5,3 мм), чем предотвращалось их «залипание». Кроме того, в каждой лунке высверливались четыре вентиляционных отверстия (1,5-2 мм), через которые происходил необходимый водообмен. Отток воды в устройствах направлен через гофрированный патрубок, предназначенный также для выхода сформировавшихся личинок в естественные условия. Конструкции в дальнейшем модифицировались с учетом исследования характеристик естественных нерестовых гнезд и результатов гидравлических лабораторных испытаний (совместно с ИПЭЭ РАН). В устанавливаемые в реках гнезда закладывалось от 50 до 250 икринок. Состояние конструкций и развитие эмбрионов контролировалось в последние 30 дней испытания (май-июнь), путем подъема части гнезд. Тогда же оценивалась степень заиленности внутри конструкций.

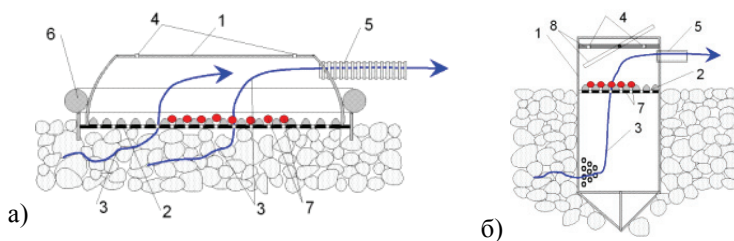


Рис. 6. Плоская (а) и трубчатая конструкции гнезд-инкубаторов:

1 – корпус гнезда, 2 – субстрат с лунками, 3 – поступление воды подруслового потока, 4 – дренажные отверстия, 5 – патрубок для оттока воды и выхода личинок, 6 – грузовой пояс, 7 – икра, 8 – поворачиваемая крышка для загрузки икры.

Расселение личинок лосося из гнезд. В обоих вариантах конструкций выход и расселение личинок из гнезд-инкубаторов происходили с 22 мая (р. Суна), и продолжались до первых чисел июня (р. Индера и Лижма),

т.е. в те же сроки как, и при естественном нересте. Установлено, что при прогреве воды до 11-12°C начиналось массовое расселение личинок лосося из гнезд-инкубаторов. К этому моменту желточные мешки полностью рассосались, и личинки лосося покидали гнезда через патрубки, попадая в поверхностный слой грунта. Возле гнезд, на площади около 5 м², плотность распределения личинок достигала 17±6 экз./м². Затем в течение 5-7 суток происходило их первичное расселение вниз по течению на расстояние около 20-25 м, почти до границы порога с плесом. К 30 мая плотность распределения личинок снизилась до 8±3 экз./м². В процессе расселения личинки становились мальками - переключались на экзогенное питание и приобретали чешуйный покров. На этой стадии их перемещение по течению заканчивалось, и начиналось вторичное перераспределение из центральной части русла к прибрежным участкам порога. Затем, к III-IV декаде июня, с переходом паводкового режима в меженный, расселение сеголеток лосося завершилось, и их распределение приняло мозаично-агрегированный характер, как и у диких пестряток лосося.

Таким образом, на основе полученных данных о естественном нересте разработаны конструкции гнезд-инкубаторов, позволяющие восстанавливать запасы лососевых рыб. Устройства были испытаны в 2008-2011 гг. в различных по гидрологии реках: Лижма, Суна (бас. Онежского озера) и Индера (бас. Белого моря). Количество выклюнувшихся из икры и успешно покинувших гнезда-инкубаторы личинок составляло для обоих видов от 75 до 92%.

Выводы

1. В реках Восточной Финноскандии выделено 8 различных по гидрологии типов биотопов. Эти биотопы для резидентной и мигрантной реофильной ихтиофауны имеют в разной степени репродуктивное, выростное, зимовальное или транзитное значение.

2. Численность и качественный состав ихтиофауны биотопов зависят от климатических и гидрологических факторов среды, сезона года. Видовое разнообразие лососево-кумжевых рек закономерно увеличивается с севера на юг, от простых не разветвленных – к сложным разветвленным озерно-речным системам. В баренцевоморских реках на биотопах встречается 1-5 видов рыб, в южных реках Карелии – 9-15.

3. В пределах микробиотопов существует сложная структура организации реофильного сообщества. Основными факторами пространственно-временной стабильности мозаично-агрегированного распределения резидентных и мигрантных реофильных видов рыб являются уровень воды и температура. Колебание уровня приводит к уменьшению или увеличению скоростей течения, изменению структуры потока, кормового режима и стимулирует перераспределение ихтиофауны. Понижение температуры воды до 11-10°C приводит к поиску рыбами укрытий.

4. По показателям реореакции сравниваемых групп сеголеток выявлены устойчивые различия, проявляющиеся сразу после расселения из нерестовых гнезд, которые свидетельствуют о первичном влиянии разнокачественности эмбрионов на формирование фенотипических различий.

5. Разработаны и испытаны две новые конструкции, позволяющие получать жизнестойких, самостоятельно расселяющихся по выростным участкам рек мальков. В них для создания благоприятных условий развития эмбрионов используется естественно очищенный подрусловой поток, позволяющий достичь 75-97% выхода личинок лосося и кумжи.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Публикации в рецензируемых научных журналах из списка ВАК:

1. Веселов А.Е., Павлов Д.С., Скоробогатов М.А., **Ефремов Д.А.**, Потапов К.Ю. 2011. Реореакция и формирование фенотипических групп сеголеток атлантического лосося (*Salmo salar* L.) // Труды Карельского научного центра Российской академии наук №3. Серия Экспериментальная Биология, Петрозаводск, С. 21-27.

2. Веселов А.Е., Павлов Д.С., Скоробогатов М.А., **Ефремов Д.А.**, Потапов К.Ю. 2011. Опыт искусственной инкубации икры атлантического лосося (*Salmo salar* L.) В р. Суне (бассейн Онежского озера) // Труды Карельского научного центра Российской академии наук №3. Серия Экспериментальная Биология, Петрозаводск, С. 28-38.

Публикации в других изданиях:

3. Аликов Л.В., **Ефремов Д.А.** 2008. Искусственная инкубация икры атлантического лосося (*Salmo salar* L.) в естественных условиях // Тез. докл. международного. научно-практической конф. «Флора и фауна северных городов», г. Мурманск, 24-26 апреля, С. 132-135.

4. **Ефремов Д.А.** 2008. Состояние нерестово-выростных участков атлантического лосося (*Salmo salar* L.) в бассейне реки Умба в связи с длительным воздействием лесосплава // Мат-лы Всерос. конф. молодых ученых и специалистов, посвященная 90-летию со дня рождения К.Г. Константинова. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 89-93.

5. Веселов А.Е., **Ефремов Д.А.**, Белякова Е.Н., Потапов К.Ю. 2010. Воспроизводство атлантического лосося в реках бассейна Белого моря (Карелия и Кольский п-ов) // Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря: Мат-лы XI Всерос. конф. с межд. участием. СПб: ЗИН РАН. С. 30-31.

6. Веселов А.Е., Павлов Д.С., Скоробогатов М.И., **Ефремов Д.А.** 2010. Реореакция и формирование фенотипических групп сеголеток атлантического лосося (*Salmo salar* L.) В реке Варзуга (Кольский п-ов) // Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов: Мат-лы III межд. конф. с элементами школы для молодых ученых, аспирантов, студентов. 22-26 июня, Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 21-22.

7. Веселов А.Е., **Ефремов Д.А.** 2010 Видовой состав и особенности сезонного распределения реофильных видов рыб в малых притоках онежского озера // Вклад молодых учёных в рыбохозяйственную науку России. Тез. докл. Всерос. молодежной конф. СПб. С. 52-55.

8. **Ефремов Д.А.** 2010. Ручьевые притоки реки Варзуга, как сезонные биотопы // Вклад молодых ученых в рыбохозяйственную науку России. Тез. докл. Всерос. молодежной конф. СПб. С. 51-52.

9. Веселов А.Е., **Ефремов Д.А.** 2010. Особенности сезонного распределения реофильных видов рыб в малых притоках Онежского озера // Поведение рыб. Мат-лы докл. IV Всерос. конф. с межд. уч. Борок. М: АКВАРОС. С. 26-31.

10. Веселов А.Е., Сысоева М.И., **Ефремов Д.А.** Белякова Е.Н., Потапов К.Ю. 2011. Инвентаризация и систематизация нерестовых рек и лососевых популяций различных бассейнов Восточной Фенноскандии // Современное состояние биоресурсов внутренних водоемов. Мат-лы I Всерос. конф. с междун. участием. Борок. М.: АКВАРОС. Том 1. С. 118-122.

Формат 60x84 $\frac{1}{16}$. Бумага офсетная. Гарнитура «Times».
Уч.-изд. л. 1,5. Усл. печ. л. 1,4. Подписано в печать 03.04.12.
Тираж 100 экз. Изд. № 289. Заказ № 41.

Карельский научный центр РАН
Редакционно-издательский отдел
185003, Петрозаводск, пр. А. Невского, 50