

КАРЕЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР  
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК  
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ

*На правах рукописи*

УДК 597:[591.5+591.4] (470.22)

**ПЕРВОЗВАНСКИЙ**

**Владимир Ярославович**

**ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РЫБ  
ОЗЕРНО-РЕЧНОЙ СИСТЕМЫ СЕВЕРО-ТАЕЖНОЙ ЗОНЫ  
ВОСТОЧНОЙ ФЕННОСКАНДИИ**

03.00.10, - ихтиология

Диссертация в виде научного доклада  
на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Петрозаводск, 1997

149692k

Научный руководитель: доктор биологических наук,  
профессор Ю.С.Решетников

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор В.В.Луканин

кандидат биологических наук В.А.Валетов

Ведущая организация:

Карельский государственный педагогический университет

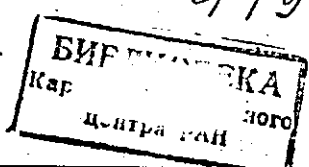
Защита состоится \_\_\_\_\_ 1997 г. в \_\_\_\_\_ часов на заседании диссертационного совета К 063.95.02 по присуждению ученой степени кандидата биологических наук при Петрозаводском государственном университете по адресу: 185640 Республика Карелия, г.Петрозаводск, пр.Ленина 33, Биологический факультет.

С диссертацией в виде научного доклада можно ознакомиться в библиотеке ПетрГУ.

Диссертация в виде научного доклада  
разослана \_\_\_\_\_ 1997 г.

Ученый секретарь диссертационного Совета,  
кандидат биологических наук

С.Д.Узенбаев



149692k

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность работы определяется тем, что по всем показателям (гидрология, гидрохимия, биологический режим, состав рыбного населения) водоемы системы р.Каменной (бассейн р.Кемь; Белое море) типичны для северо-таежной зоны восточной Фенноскандии. В связи с освоением района Костомукшского железорудного месторождения, строительством комбината и города необходимо было дать ретроспективную ихтиологическую характеристику названных выше озер в исходном (девственном) состоянии, т.к. по мере роста численности населения и расширения масштабов производства существенно возрастает влияние хозяйственной деятельности человека. На водоемах системы стал интенсивно развиваться любительский лов рыб, а на оз.Нюк был начат промысел. Воды озер и рек используются для водоснабжения комбината и города, наметилась тенденция к увеличению потока биогенов и других элементов (Природные воды..., 1985; Биологические ресурсы..., 1986).

Цели и задачи исследования. Для того, чтобы дать прогноз возможных изменений в структуре рыбного населения и определить меры охраны и пути рационального использования рыбных запасов, необходимо было изучить состав ихтиофауны, соотношение отдельных видов рыб в сообществах разных типов, темп роста, созревания и воспроизводства основных видов рыб до начала интенсивного освоения природных ресурсов края.

Задачами нашего исследования были:

- уточнение видового состава рыб в водоемах системы р.Каменной;
- изучение морфометрических особенностей рыб;
- выявление особенностей экологии и структуры популяций (рост, созревание, возрастной состав, соотношение полов и т.д.) рыб в водоемах северной Карелии при ограниченной их эксплуатации;
- изучение питания рыб;
- рассмотрение особенностей формирования ихтиофауны бассейна р.Каменной и вопросов зоогеографии рыб Карелии;
- выявление основных тенденций, происходящих в рыбной части сообщества озер зоны северной тайги на первых этапах хозяйственной деятельности человека и сбор биологических данных, необходимых для экологического прогнозирования возможных изменений в экосистемах подобного типа.

Научная новизна. Получены новые данные по экологии рыб, составляющих основу рыбного населения водоемов северо-таежной зоны восточной Фенноскандии в пределах северной Карелии. Уточнен видовой состав рыб, обитающих в бассейне р.Каменной, доку-

зано существование здесь самостоятельной популяции пресноводного лосося, изучены его морфологические и экологические особенности. Впервые для Карелии исследованы особенности морфометрии речной экологической формы европейского хариуса, ельца, голяна и подкаменщика. Рассмотрены морфоэкологические особенности леща при обитании вблизи северной границы ареала, дано описание морфометрии язя из водоемов бассейна Белого моря. На примере водоемов р. Каменной, расположенной в районе недавно созданного крупного промышленного узла на севере Карелии - Костомукшского горнообогатительного комбината - показаны изменения в структуре рыбного населения водоемов зоны северной тайги при антропогенном воздействии. Установлено, что главным фактором, определяющим изменения в структуре прежде неэксплуатируемых рыбных популяций (при полном отсутствии промысла), стал многократный (в десятки и сотни раз) рост численности населения. В этих условиях потребительский и просто любительский лов рыбы вызывает качественные изменения состава ихтиофауны и приводит к изменению количественных показателей популяционной структуры рыб, т.е. становится сопоставим с воздействием промысла.

**Практическая значимость.** Материалы исследований использованы при подготовке предложений по организации заповедника "Костомукшский", созданного в декабре 1983г. Они могут послужить основой для экологического прогнозирования изменений в структуре рыбного населения других водоемов региона при антропогенном воздействии.

**Апробация работы.** Результаты исследований были доложены на научной конференции биологов Карелии, посвященной 50-летию образования СССР (Петрозаводск, 1972), молодежной научной конференции "Природные ресурсы Карелии и пути их рационального использования" (Петрозаводск, 1973), сессиях Ученого совета по проблеме "Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера" (Петрозаводск, 1974, 1981; Сыктывкар, 1977), II Всесоюзной конференции молодых ученых по вопросам сравнительной морфологии и экологии животных (Москва, 1975), республиканской конференции по проблемам рыбохозяйственных исследований внутренних водоемов Карелии (Петрозаводск, 1979), конференции молодых ученых биологов (Рига, 1981), I и II Всесоюзных совещаниях по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб (Тюмень, 1977; Петрозаводск, 1981), координационном совещании по лососевидным рыбам (Ленинград, 1983), на российско-финляндском семинаре по итогам исследований в международном парке "Дружба" (Кухмо, 1994).

**Публикации.** Из общего списка 58 работ, опубликованных автором, к теме диссертации относятся 23, в том числе 2 монографии (1 коллективная), 8 статей и 13 тезисов докладов.

## МАТЕРИАЛ, МЕТОДЫ ЕГО СБОРА И ОБРАБОТКИ

В докладе представлены материалы, собранные и обработанные лично автором или при его непосредственном участии (кроме проб питания ряпушки, камеральная обработка которых выполнена канд. биол. наук Л.Г.Бушман) в 1970-1992 гг. с небольшими перерывами на водоемах системы р. Каменной (озера Каменное, Лувозеро, Кимас, Нюк и речные участки Каменка, Воньга, Ногукса), относящейся к бассейну р. Кемь (Белое море) (рис.1).

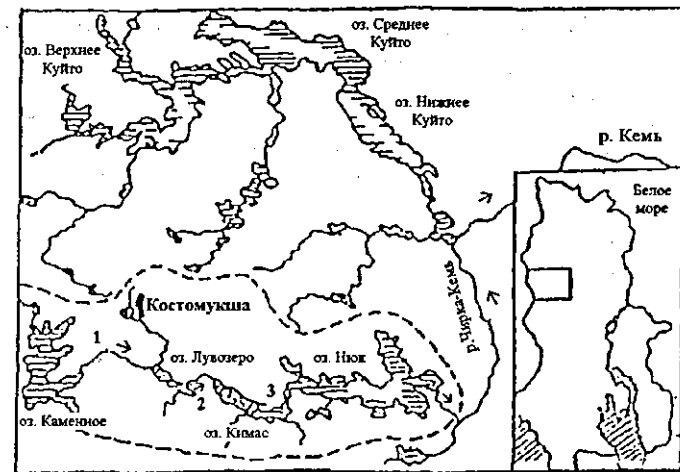


Рис. 1. Схема района работ

Пунктиром обозначена граница бассейна р. Каменной  
1 - р. Каменка, 2 - р. Воньга, 3 - р. Ногукса

В качестве орудий лова применялись одностенные капроновые сети с ячейей от 14 до 60 мм. В каждом улове учитывали общий вес и количество экземпляров рыб по видам. Часть рыб добыта на блесны, удочки, искусственные "мушки" и живцовую снасть. Методика сбора и обработки ихтиологических материалов была общепринятой (Правдин, 1966).

При анализе морфометрии рыб различия устанавливали по критерию Стьюдента ( $t_{st}$ ). Для оценки их степени использован показатель величины дивергенции  $d^2$  (Андреев, Решетников, 1977; Решетников, 1980):

$$d_{1,2}^2 = \frac{(\sigma_1^2 - \sigma_2^2)^2 + (\sigma_1^2 + \sigma_2^2) \cdot (\bar{x}_1 - \bar{x}_2)^2}{2 \cdot \sigma_1^2 \cdot \sigma_2^2}$$

Суммарная дивергенция получается в результате арифметического сложения значений дивергенции попарно взятых отдельных признаков.

В дальнейшем только для меристических признаков составлены матрицы дивергенции и на их основе построены дендрограммы сходства для популяций европейской ряпушки, отдельных форм сига, хариуса, плотвы, леща и окуна.

При определении возраста рыб применена методика Н.И.Чугуновой (1959) и И.Ф.Правдина (1966). Для контроля правильности определения, особенно первой годовой зоны, использован "Атлас чешуи пресноводных костистых рыб" (Галкин, 1958).

Сбор и обработка материалов по питанию рыб выполнены согласно "Методическому пособию по изучению питания..." (1974). Все цифровые данные, приводимые в работе, обработаны статистически с использованием соответствующих руководств и пособий (Урбах, 1964; Ивантер, 1979).

Всего для установления соотношения отдельных видов рыб в уловах, определения их среднего размера, массы и выяснения полового состава использовано 19239 экз. рыб. Количественная характеристика исходного материала дана в табл.1.

Объем собранного и обработанного материала на водоемах системы р. Каменной (1970-1992гг.)

| Вид рыбы    | Всего рыб | Виды анализа |                |         |              |
|-------------|-----------|--------------|----------------|---------|--------------|
|             |           | Морфометрия  | Возраст и рост | Питание | Плодовитость |
| Лосось      | 163       | 27           | 163            | 106     | 29           |
| Ряпушка     | 7574      | 50           | 1074           | 254     | 362          |
| Сиг         | 908       | 358          | 895            | 474     | 133          |
| Хариус      | 313       | 52           | 313            | 68      | 21           |
| Щука        | 660       | -            | 649            | 627     | 38           |
| Плотва      | 2079      | 85           | 1589           | 88      | 76           |
| Елец        | 348       | 40           | 342            | 34      | 14           |
| Язь         | 290       | 48           | 290            | 39      | 5            |
| Гольян      | 47        | 47           | 37             | 47      | 11           |
| Уклея       | 1030      | -            | 320            | 25      | 21           |
| Лещ         | 185       | 71           | 185            | 64      | 10           |
| Окунь       | 5386      | 45           | 3203           | 1561    | 80           |
| Ёрш         | 157       | -            | 157            | 31      | 31           |
| Налим       | 85        | -            | 85             | 60      | 3            |
| Подкаменщик | 14        | 14           | 14             | 14      | -            |
| Всего       | 19239     | 837          | 9316           | 3492    | 834          |

#### КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА БАССЕЙНА р. КАМЕННОЙ

Бассейн р.Каменной - правого притока р.Кемь, впадающей в Белое море, находится в зоне северной тайги. По административному делению относится к Костомукшскому горсовету, Муезерскому и Калевальскому районам Республики Карелия, менее 1% площади водосбора находится в Финляндии.

Территория бассейна р.Каменной, занимающая восточную часть Фенно-скандинавского кристаллического щита, относится к древней холмистой области со следами интенсивной тектонической деятельности (Лазаревская, Попенко, 1959; Геология и металлогения...,1981). Рельеф местности сложный, особенно в районе

оз.Каменного, что проявляется в строении котловин озер, очертаниях береговой линии и типах берегов. Абсолютные высоты в пределах водосбора 250-300 м (Бискэ, 1959), понижения местности заняты болотами: средняя заболоченность района - 22 % (Елина, Кузнецов, 1977). Из почв преобладают подзолы, болотно-подзолистые и болотные (Заварзин, Морозова, 1977). Основные лесобразующие породы - сосна, ель и береза (Щербаков и др., 1977). Особенности климата: относительно теплое лето, низкая влажность и умеренно-холодная зима. Средняя температура января -10,8 °С; среднегодовая температура воздуха +1,1 °С; число дней с температурами выше +10 °С около 100; количество осадков 500-570 мм, из них 65 % выпадает в теплый период года. Общая площадь бассейна - 3,2 тыс. км<sup>2</sup>, широтная протяженность - 105 км, средняя меридианальная - 31 км. На территории бассейна насчитывается 1307 озер (482 км<sup>2</sup>), из них 23 озера свыше 1 км<sup>2</sup>. Волоёмов с площадью зеркала более 5 км<sup>2</sup> всего 7, но их суммарная акватория - 377 км<sup>2</sup> (Лазаревская, Попенко, 1959).

Система р.Каменной образована рядом крупных озер и соединяющих их рек, расположенных между оз.Каменным и р.Растас, впадающей в р.Чирка-Кемь (рис. 1). В ее состав входят (с запада на восток): оз.Каменное, р.Каменка (Каменная), оз.Лувозеро, р.Воньга (иначе Лува, Кимасозерка), оз.Кимас (Кимасозеро), р.Ногеукса (Ногеукс, Ногеус) и оз.Нюк. Общая протяженность системы 118,6 км, линейная озерность до 60 % (Лазаревская, Попенко, 1959). Форма озер Каменного и Нюк удлинненно-лопастная, Кимасозера и Лувозера - удлинненная. Основные лимнологические параметры озер приведены в табл. 2. Там же даны изменения ряда гидрохимических показателей озерных вод между 1949-1950 и 1972-1980 гг., т.е. до начала освоения территории Костомукшского железорудного месторождения и в первый период его эксплуатации.

Речные участки системы - Каменка, Воньга, Ногеукса - отличаются большим количеством порогов и перекатов. Ширина русла колеблется от 10 до 40-50 м, иногда более. Глубина на плесах не превышает 3-5 м, как исключение (р.Воньга) - 10м, а на порогах - 1.0-1.5 м, обычно 0.3-0.7 м. Уклоны русла достигают 0.7-1.5 м/км. Озера оказывают существенное стабилизирующее влияние на водный и термический режим рек и определяют химический состав речных вод. Последние, в свою очередь, влияют на гидрохимию озерных вод, особенно в приустьевой зоне (Природные воды..., 1985).

Русловые участки системы имеют большое значение как места постоянного обитания хариуса, как миграционные пути и нерестово-выростные угодия лосося и нерестилища озерно-речных сигов.

## МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РЫБ

Пресноводный лосось *Salmo salar L. morpha sebago (Girard)* образует в водоемах Карелии пять самостоятельных популяций (Смирнов, 1972, 1979), в том числе в бассейне Белого моря три: в озерах Куйто, Сегозере и системе озер Каменное - Нюк. Причем в отношении последней из названных водных систем долгое время не было единого мнения о том, кто именно из представителей *Salmo* - лосось или озерная форель - здесь обитают. По сводкам "Естественные и экономические условия ..." (1915) и И.В.Оленева (1917) для системы р.Каменной был указан лосось.

Позднее для оз.Нюк была отмечена только форель - кумжа (Потапова, 1958; Озера Карелии, 1959). В результате обследований 1970 - 1971 гг. установлено, что на участке от оз. Каменного до оз.Нюк обитает настоящий озерный лосось (Смирнов, 1972, 1973, 1979; Смирнов, Первозванский, 1976).

Диагностические признаки лосося системы р.Каменной по 27 экз. (самцов - 11, самок - 16) следующие: D III-V 10-11, чаще IV 10, A III-IV 8-9, чаще IV 8, P I 12-13, V II 8-9, обычно II 8, число чешуй в боковой линии 115-126, в среднем 120, жаберных тычинок 18-22, обычно около 20. Подробно морфологическая характеристика лосося рассмотрена отдельно (Первозванский, 1981в, 1986). При сравнении наших данных с литературными (Смирнов, 1971; Евсин, Костылев, 1976; Кудерский и др., 1982; Зелинский, 1985) установлены незначительные отличия, особенно в счетных признаках, от других популяций лосося Карелии. Еще меньшие различия обнаруживаются у лосося исследованных озер с беломорской семгой, производным от которой (вероятнее всего - от кемской осенней семги) и считается, по мнению ряда авторов (Правдин, 1938, 1947; Виролайнен, 1947) пресноводный лосось бассейна р.Кемь.

Европейская ряпушка *Coregonus albula L.* отмечена в 332 озерах Карелии из 800 обследованных, из них 143 расположены в бассейне Белого моря и 189 - в бассейне Балтийского (Герд, 1949). Отличительными признаками европейской ряпушки являются следующие: величина антедорсального расстояния в среднем более 42% длины тела по Смитту (Берг, 1948) и количество позвонков менее 60, в среднем 54-56 (Решетников, 1980). Анализ обширной литературы показывает, что в пределах Карелии и Кольского п-ова обитает только европейская ряпушка. Этот же вид обитает и в водоемах системы р.Каменной, что видно из приведенных ниже краткого диагноза 50 экз. (18 самцов и 32 самки) оз.Каменного: D III-IV 8-10, чаще III 10, A, III-IV 10-13, чаще III 11, число чешуй в боковой линии 72-

Таблица 2

Лимнологическая характеристика озер системы р.Каменной  
(по: Лазаревская, Попенко, 1959; Природные воды, 1985; Биологические ресурсы ..., 1986)

| Показатели                              |              | Ед. изм.        | Каменное |           | Лувозеро |           | Кимасозеро |           | Нюк     |           |
|---|--------------|-----------------|----------|-----------|----------|-----------|------------|-----------|---------|-----------|
|   |              |                 | 1949     | 1972-1973 | 1949     | 1973-1974 | 1949       | 1975-1976 | 1950    | 1977-1980 |
| Высота над уровнем моря                 |              | м абс.          | 195,1    |           | 148,5    |           | 141,5      |           | 134,5   |           |
| Площадь озера                           | общая        | км <sup>2</sup> | 105,5    | 112,7     | 13,8     | 13,8      | 38,8       | 38,8      | 220,9   | 224,3     |
|   | зеркала      | км <sup>2</sup> | 95,5     | 101,3     | 13,36    | 13,02     | 33,8       | 33,8      | 210,6   | 214,0     |
| Глубина                                 | максимальная | м               | 26,0     | 28,0      | 25,0     | 30,6      | 22,5       | 22,5      | 40,0    | 40,0      |
|   | средняя      | м               | 8,0      | 7,9       | 5,7      | 5,9       | 3,3        | 3,3       | 8,6     | 8,6       |
| Козф. условного водообмена              |              | ед.             | 0,34     | 0,34      | 6,5      | 6,5       | 7,1        | 7,1       | 0,71    | 0,63      |
| Прозрачность (лето)                     |              | м               | 3,3-5,0  | <5        | 3,1-3,6  | -         | 1,9-2,7    | -         | 1,7-3,2 | 0,9-4,1   |
| Содержание O <sub>2</sub> у поверхности | абсолютное   | мг/л            | 9,57     | 10-11     | 9,86     | 7,74      | 9,59       | 10,39     | 8,83    | 10,31     |
|   | % насыщения  | %               | 94,6     | -         | 94,5     | -         | 87         | 84        | 89      | 89        |
| Содержание O <sub>2</sub> у дна         | абсолютное   | мг/л            | 8,90     | 9,68      | 9,11     | 6,28      | 9,03       | 9,74      | 9,13    | -         |
|   | % насыщения  | %               | 84       | 84        | 80       | 50        | 79         | 73        | 84      | -         |
| Свободный CO <sub>2</sub>               | поверхность  | мг/л            | 1,5      | 2,25      | 2,6      | 5,4       | 2,35       | 3,6       | 2,3     | 2,4       |
|   | дно          | мг/л            | 3,3      | 4,3       | 2,9      | 10,0      | 2,3        | <7,8      | 3,2     | 4,8       |
| рН                                      |              | ед.             | 7,28     | 6,69      | 6,84     | 6,54      | 7,15       | 6,67      | 6,79    | 6,36      |

|                               |                           |                     |      |       |      |       |      |       |       |       |
|-------------------------------|---------------------------|---------------------|------|-------|------|-------|------|-------|-------|-------|
| Минерализация                 |                           | мг/л                | 9,5  | 17,4  | 15,7 | 19,8  | 11,5 | 18,8  | 11,9  | 16,4  |
| SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> |                           | мг/л                | 0,82 | 5,5   | 1,5  | 6,0   | 2,9  | 5,6   | 3,7   | 4,8   |
| Fe общее                      |                           | мг/л                | -    | 0,04  | -    | 0,15  | -    | 0,27  | 0,14  | 0,15  |
| Азот                          | органический              | мг/л                | -    | 0,51  | -    | -     | -    | 0,56  | -     | 0,39  |
|                               | общий                     | мг/л                | -    | 0,60  | -    | -     | -    | 0,70  | -     | 0,53  |
| Фосфор                        | минеральный               | мг/л                | -    | 0,002 | -    | 0,002 | -    | 0,002 | 0,021 | 0,002 |
|                               | органический              | мг/л                | -    | 0,057 | -    | 0,044 | -    | 0,026 | -     | 0,010 |
| Зоопланктон (лето)            | биомасса                  | г/м <sup>3</sup>    | -    | 0,3   | -    | 0,28  | -    | 0,45  | -     | 0,7   |
|                               | числ. (x10 <sup>3</sup> ) | экз./м <sup>3</sup> | -    | 15,0  | -    | 19,9  | -    | 12,7  | 11,7  | 21,7  |
| Бентос (лето)                 | биомасса                  | г/м <sup>2</sup>    | -    | 0,56  | -    | 1,18  | -    | 0,74  | 1,15  | 0,17  |
|                               | численность               | экз./м <sup>2</sup> | -    | 156   | -    | 1000  | -    | 656   | -     | 135   |
| Площадь водной растительности | абсолютная                | га                  | -    | 110   | -    | 60    | -    | 450   | -     | 265   |
|                               | % акватории               | %                   | -    | 1,2   | -    | 4,2   | -    | 12,0  | -     | 1,3   |
| Число видов рыб               |                           | ед.                 | 10   | 12    | 10   | 14    | 12   | 15    | 14    | 16    |

92, в среднем 82, жаберных тычинок 40-50, чаще 44-45, число позвонков 53-58, в среднем 55.8, антедорсальное расстояние в среднем более 42% длины по Смитту. Подробная морфометрическая характеристика каменской ряпушки и степень морфологической близости ее и ряда популяций региона по меристическим признакам на основе расчета дивергенции  $d^2$  рассмотрены нами в специальной работе (Первозванский, 1986). Отметим только, что все указанные популяции независимо от принадлежности к разным морским бассейнам очень близки между собой ( $d^2$  не более 7). Это свидетельствует о единстве происхождения европейской ряпушки озер Карелии. Наблюдаемые морфологические отличия являются следствием особенностей условий обитания в конкретном водоеме.

Сиг *Coregonus lavaretus* (L.). Морфологические особенности отдельных экологических форм сига из бассейна р.Каменной очень подробно проанализированы в других работах (Первозванский, 1975, 1980, 1983б, 1986). Поэтому обратимся к дендрограмме сходства выделенных нами в озерах системы семи популяций сига по меристическим признакам (Первозванский, 1986). Прежде всего обращает на себя внимание совпадение расчетных данных (рис. 2А) с гипотетическими представлениями автора относительно внешнеморфологического сходства рассматриваемых популяций (рис. 2Б). С другой стороны, три обособленные группировки популяций отражают не что иное, как три отдельных подвида, а именно *C. lavaretus lavaretus* (L.), *C. lavaretus mediospinatus* (Pravdin) и *C. lavaretus pallasi* (Valenciennes), по классификации Ю.С.Решетникова (1980). Использование коэффициента различия CD (Майр и др., 1956), значение которого выше 1.28 означает принадлежность сравниваемых выборок к разным подвидам, иллюстрирует рис. 2А, поскольку наибольшие численные значения дивергенции между отдельными подвидами возникают именно за счет разницы в количестве жаберных тычинок. На дендрограмме также показано морфологическое сходство (в пределах подвида) озерных и озерно-речных, крупных и мелких сигов.

Европейский хариус *Thymallus thymallus* (L.). Морфологические особенности хариуса водоемов Карелии выяснены еще недостаточно. Описания морфометрии сделаны для популяций Пяозера (Мельянцева, 1954), Онежского (Кудерский, 1966) и Ладожского (Дятлов, 1977) озер. Озерно-речная и речная формы хариуса остаются не изученными.

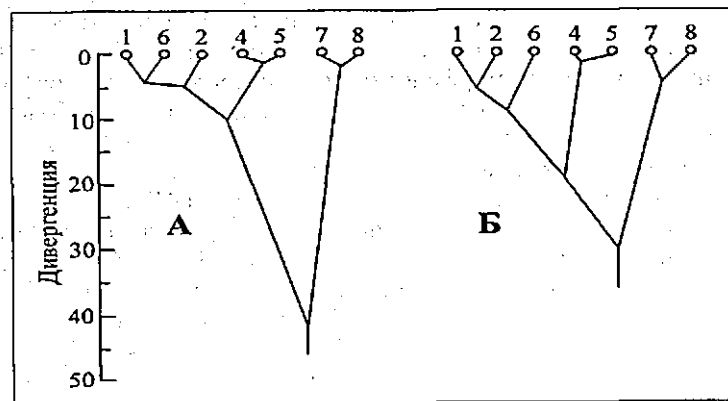


Рис. 2. Дендрограмма сходства семи популяций сига водоемов системы р.Каменной по меристическим признакам.

А - расчетные данные; Б - гипотетическая схема степени морфологической близости исследованных сигов

- 1 - оз.Каменное (малотычинковый сиг - мелкий озерный);
- 2 - оз.Каменное (малотычинковый сиг - крупный озерный);
- 4 - оз.Кимас (среднетычинковый сиг - мелкий озерный);
- 5 - оз.Кимас, р.Воньга, р.Ногеукса (среднетычинковый сиг - озерно-речной);
- 6 - оз.Нюк ("малосреднетычинковый" сиг - озерный);
- 7 - оз.Кимас, р.Воньга, р.Ногеукса (многотычинковый сиг - озерно-речной);
- 8 - оз.Нюк (многотычинковый сиг - озерный)

Как показали наши исследования, в бассейне р.Каменной обитает только речная форма хариуса (Первозванский, 1973). Ее краткий диагноз, выполненный впервые для региона, составлен на основе измерений 52 экз. (по 26 самцов и самок) длиной 242-388 мм из рек Каменка, Воньга и Ногеукса: D IV-VIII 13-17, чаще 15, А II-III 8-10, чаще 9, P I 13-15, V I-II 9-11, чаще 10, чешуй в боковой линии 81-96, в среднем 87, жаберных тычинок 21-27, чаще 24-25, пилорических придатков (по 8 экз.) - 16-23. Подробная морфометрическая характеристика хариуса по каждому участку системы дана в специальной работе (Первозванский, 1986). Анализ изменчивости меристических признаков ряда речных и озерных популяций из западных и восточных точек ареала в России показал, что морфологически озерная и речная формы карельского хариуса различаются между собой менее значительно, чем популяции, принадлежащие к одной экологической форме, но взятые из достаточно удаленных друг от друга мест обитания (Первозванский, 1983а, 1986).

Елец *Leuciscus leuciscus* (L.). Морфометрия ельца из водоёмов северо-запада России до последнего времени остается практически не исследованной. Причиной этого явилось, по-видимому, мнение о высокой морфологической стабильности данного вида (Берг, 1949). Следует отметить, что все крайне малочисленные работы по систематике ельца посвящены речным его популяциям и совсем не изучена озерная экологическая форма.

Подробное описание ельца впервые для Карелии, а возможно, и в целом для региона, выполнено нами на примере популяций озер Кимас и Нюк (Первозванский, 1986). Диагноз ельца исследованных озер по 40 экз. (15 самцов, 25 самок) длиной 144-211 мм следующий: D III 7, A III 7-8, чаше III-7, чешуй в боковой линии 49-55, в среднем 52, жаберных тычинок 7-10, в среднем около 8. Эти материалы характеризуют озерную форму и дают представление об особенностях морфологии ельца вблизи северной границы ареала.

Язь *Leuciscus idus* (L.). Морфометрические особенности язя восточной Фенноскандии, относящихся к беломорскому бассейну, впервые установлены на примере особей из озер системы р.Каменной (Первозванский, Первозванская, 1981). Данные промеров 48 экз. длиной 244-417 мм можно представить в виде следующего краткого диагноза: D II-III 7-8, чаше III 8, A II-III (7) 9-11, чаше III 10, чешуй в боковой линии 54-62, чаше 57-59, жаберных тычинок 10-15, обычно 12-13. В процентах длины тела: длина головы 20.7-25.4, в среднем 22.5; наибольшая высота тела 28.7-34.6, обычно 30-32; антедорсальное расстояние 50.3-58.0, чаше 53-54; длина хвостового стебля 18.1-26.0, обычно 19-21%. Подробное описание морфологии язя из озер Лувозеро, Кимасозеро и Нюк (Первозванский, 1986) показывает, что все три сравниваемые популяции очень близки между собой. По меристическим признакам различий у них нет, незначительные отличия наблюдаются лишь в пропорциях тела.

Гольян *Phoxinus phoxinus* (L.). Описание морфологических особенностей вида дано впервые для Карелии (Первозванский, 1986). Ниже приведен только краткий диагноз счетных признаков (по 47 экз. из озер Каменное, Контокки и р.Тервоеки, притока Кимасозера): D III 7, A III 6-8, P I 13-16, V I-II 6-8, жаберных тычинок 6-10, чаше 8-9, позвонков 37-40; обычно 38-39, формула глоточных зубов чаше 2.5-4.2 (18 экз.); но встречаются и другие сочетания. Существенных отличий в признаках гольяна из различных водоемов бассейна р.Каменной нет. Сравнение наших данных с литературными (Жуков, 1965) обнаруживает большое сходство в размахе изменчивости и средних значениях признаков гольяна севера Карелии и Белоруссии.

Лещ *Abramis brama* (L.). Морфологические особенности леща водоёмов Карелии изложены в ряде публикаций. Большинство из них касается леща, обитающего в бассейне Балтийского моря (Потапова, 1949; Тряпицына, 1979; Швецова, 1965). Популяции из водоёмов беломорского бассейна исследованы ещё недостаточно полно (Александрова, 1966; Шапошникова, 1948). Но именно озера восточной Фенноскандии представляют интерес с точки зрения выяснения морфологии леща вблизи северной границы ареала. Особенности морфометрии данного вида установлены на примере леща водоёмов системы р.Каменной (Зайцев, Первозванский, 1979; Первозванский, 1981а).

Диагноз леща, составленный по 71 экз. (50 самцов, 21 самка) длиной 307-488 мм, добытых в Кимасозере и Нюкозере, следующий: D II-IV 8-10, чаше III 9, A II-III 22-28, в среднем III 25, чешуй в боковой линии 52-62, чаше 55-62, жаберных тычинок 20-26, обычно 23-24. Подробно основные морфометрические признаки леща озер Кимас и Нюк опубликованы (Первозванский, 1986). Отличия в ряде пластических признаков являются следствием размерной изменчивости рыб и условий их обитания.

С целью выяснения изменчивости леща системы р.Каменной было выполнено сопоставление значений четырех меристических признаков (число ветвистых лучей в D и A, число жаберных тычинок и количество чешуй в боковой линии) у восьми озерных популяций путем вычисления дивергенции  $d^2$ . На основе этих данных построена дендрограмма сходства (рис. 3). Более подробно этот вопрос рассмотрен нами специально (Первозванский, 1986). Полученные данные хорошо согласуются с представлениями других авторов о роли леща р.Волги в расселении его по водным системам северо-запада России и формировании в них самостоятельных популяций (Шапошникова, 1948; Хаберман, 1974).

Подкаменщик *Cottus gobio* (L.). Описание морфометрии вида в Карелии нет. Ниже приводятся результаты промеров 14 экз. (4 самца и 10 самок) длиной 40-59 мм из Лувозера: I D 7-8, II D 15-18, чаше 16, P 12-16, в среднем 14.5, A 11-13, в среднем 12.5, число позвонков 31-34, чаше 32-33. В % длины тела без С: длина головы 26-31, в среднем 28.7; наибольшая высота тела 17-21, в среднем 18.9; наименьшая высота тела 6-7, в среднем 6.2; длина хвостового стебля 17-20, в среднем 18.4%. Сопоставление наших данных с литературными по северу Финляндии (Koli, 1969) и Белоруссии (Жуков, 1965) подтверждает выводы профессора Л.Колли о значительной географической изменчивости вида.



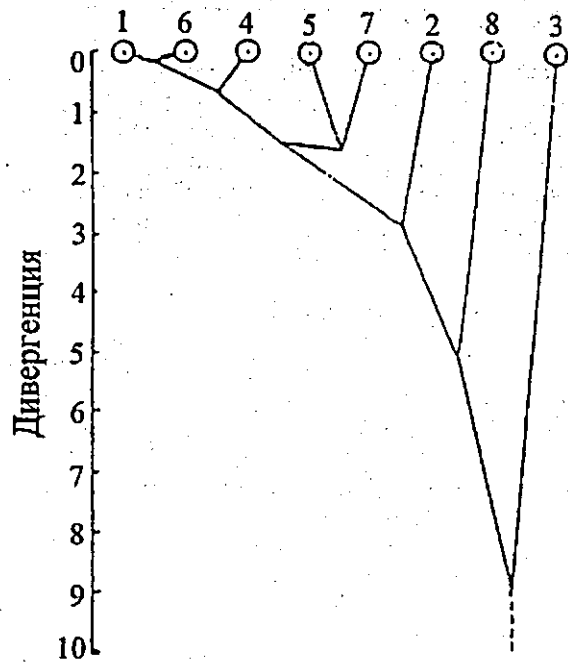


Рис. 3. Дендрограмма сходства восьми популяций леща по меристическим признакам

- |                             |                        |
|-----------------------------|------------------------|
| 1 - Сямозеро                | 5 - Выртсъярв          |
| 2 - Ондозеро                | 6 - система р.Каменной |
| 3 - Финский залив           | 7 - дельта р.Волги     |
| 4 - Псковско-Чудской водоем | 8 - Аральское море     |

## СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ РЫБ

Пресноводный лосось. Особенности экологии лосося системы р.Каменной изложены в ряде публикаций (Смирнов, Первозванский, 1976; Первозванский и др., 1977; Смирнов, 1979; Первозванский, 1981в, 1986).

На разных этапах жизненного цикла лосось встречается на всем протяжении системы. Основной нагул его протекает в оз.Нюк. Русловые участки служат местами нереста и миграционными путями; здесь же обитает молодь до начала ската. Озера Лувозеро и Кимас являются местами промежуточного откорма вальчаков и покатников, мигрирующих из верховий системы в оз.Нюк.

Начало нерестовой миграции лосося приходится на июнь. Размеры ходовых рыб колеблются от 54.3 до 75.5 см, а масса - 1.37-6.0 кг. Различий между рекрутами и "остатком" в средних показателях почти нет (длина 62.0 и 63.6 см, масса 2.87 и 3.10 кг соответственно), но максимальные значения выше у повторнонерестующих рыб. Нагульные особи, добытые в оз.Нюк в 1977 г. и по степени развития гонад не участвовавшие в нересте того года, имели длину 29.7-66.3 см при массе 0.3-4.1 кг.

Количество самцов и самок у лосося в период нагула близко 1:1, однако среди ходовых рыб преобладают самки - 76.8%. Это характерно и для других популяций региона (Смирнов, 1971; Евсин, Костылев, 1976).

Продолжительность речного периода лосося составляет 2-4 года. Расчисленный средний речной возраст у нагульных (2.55 года) и ходовых (2.52) рыб практически одинаков.

Важной отличительной особенностью лосося р.Каменной является короткий период нагула: 2 года - 31.7%, 3 года - 53.7 и 4 года - 14.6%. В большинстве других популяций лосося Карелии созревание рекрутов более растянуто.

Соотношение ходовых рыб, идущих на нерест впервые и повторно, по литературным данным сильно колеблется. При этом доля остатка в разных популяциях и стадах изменяется от 5.6 до 50.0%. У лосося р.Каменной свыше 55% производителей шли на нерест повторно (в 1974-1976 гг. были встречены особи с тремя нерестовыми метками, совершающие нерестовую миграцию в четвертый раз). По нашему мнению, столь высокий процент "остатка" объясняется высокой выживаемостью рыб в условиях развитой озёрно-речной системы, когда нерестилища минимально удалены от мест нагула. Поэтому посленерестовая гибель производителей невелика.

Средняя абсолютная плодовитость рекрутов и "остатка" в 1970, 1971 гг. одинакова и равна 5 тыс. икринок, относительная (на 1 кг массы тела) - соответственно 1.7 и 2.1 тыс. икринок (Смирнов, Первозванский, 1976). По данным 1974-1976 гг. отмечается некоторое снижение как абсолютной, так и относительной плодовитости у "остатка" по сравнению с предыдущими годами.

Еще одна отличительная черта этой популяции лосося - необычайно крупные размеры молоди. Пестрятки в возрасте 1+ имеют среднюю длину (ас) 16.6 см, массу 60 г, в возрасте 2+ - 17.6 см и 78 г. Большая часть смолтов мигрирует на нагул на 3-м (2+) и 4-м (3+) годах жизни, достигая при этом средней массы 100 г; отдельные особи - свыше 200 г. Жилые, или немигрирующие, самцы обычно из-за своих размеров называемые "карликовыми", в данной озерно-речной системе достигают длины (ас) 29 см и массы 300 г (Смирнов, Первозванский, 1976). Ни одна из прочих известных популяций пресноводного лосося Карелии не имеет аналогов каменной по темпу роста молоди в реке. Высокий темп роста молоди каменского лосося является следствием обитания в озерно-речной системе. Находящиеся в её составе озера обеспечивают более стабильный гидрологический и термический режим речных участков, в результате увеличивается продолжительность периода активного питания молоди и ускоряется ее рост. На примере рек бассейна Онежского озера доказано (Шустов и др., 1977), что в реках, озерность которых мала (Пяльма), пестрятки лосося достоверно мельче, чем в притоках с высокой озерностью (Лижма).

Рост молоди после ската в оз.Нюк резко ускоряется. Средний годовой привес, рассчитанный по средней массе рекрутов и средней продолжительности периода нагула, составляет 1.01 кг/год, у отдельных рекордсменов - 1.37 кг/год.

Таким образом, лосось системы р.Каменной, несмотря на сравнительно небольшие размеры (максимальная длина - 76 см) и массу (до 6 кг), не уступает по биологическим показателям популяциям наиболее быстрорастущих лососей Онежского и Ладожского озер. Численность лосося и прежде (1970-1977 гг.) была невелика, в настоящее время она еще более снизилась, поэтому необходимо бережное отношение к этой уникальной популяции.

Сиг. Анализ обширной литературы показывает, что в озерах Фенноскандии этот вид представлен озерными и озерно-речными крупными и мелкими формами, имеющими не только морфологические, но и экологические отличия; есть также и полупроходные сиги (Решетников, 1963, 1964, 1979, 1980 и др.). Не являются исключением в этом отношении и водоемы бассейна реки Каменной, где на основе проведенных исследований нами выделено не менее восьми популя-

ций. Их экологические особенности, по материалам 1970-1977 гг., рассмотрены достаточно подробно (Первозванский, 1975, 1980, 1983б, 1986; Первозванский и др., 1977; Первозванский, Первозванская, 1981; Биологические ресурсы..., 1986).

Размерно-весовые показатели отдельных популяций сегов существенно различны. Так, длина (ас) мелкого сига оз.Каменного, не превышает 26 см, а масса - 270 г, в среднем 18 см и 80 г. Сходные размеры и масса тела у сига оз.Контокки. Чуть крупнее среднетычинковый сиг Кимасозера, средняя длина которого в разные годы изменялась от 19.2 до 24.2 см при массе 77-179 г. Наиболее крупным следует признать малотычинкового сига оз.Каменного, имеющего длину в среднем 39 см и массу 600 г (максимальная длина 46.5 см, масса 1.3 кг). Многотычинковые и среднетычинковые озерно-речные сиги, а также сиги оз.Нюк занимают промежуточное положение. Обычно их длина не более 40-45 см, а масса не выше 1 кг. Больших различий в продолжительности жизни у сегов рассматриваемых водоемов не наблюдается. В уловах обычно присутствуют рыбы 10-12 возрастных групп. У мелкого сига оз.Каменного предельный возраст 5+, в популяции крупного сига из этого же озера единичные особи достигают 14-15-летнего возраста. Соотношение полов близко 1:1, лишь у многотычинкового озерно-речного сига несколько больше самок.

Раньше других и при меньших размерах и массе созревают мелкие сиги: в оврагах Каменное, Кимас и Контокки - в возрасте 2+, в Нюк - даже в 1+ (Потапова, 1958; наши данные). Крупные сиги становятся половозрелыми позже - в 5-6 лет. Пропуски нереста, известные для многих популяций сегов (Решетников, 1966, 1967, 1980), у мелких сегов бассейна р.Каменной не обнаружены, а у крупных сегов Нюкозера и оз.Каменного - довольно обычное явление. Так, в популяции сига оз. Нюк не менее 10-15% рыб не принимали участия в нересте 1977 г.

Абсолютная плодовитость сегов тесно связана с размерно-весовыми показателями самок, а также с условиями нагула рыб, особенно в год, предшествующий нересту (Решетников, 1966). Зависимость от биологических показателей выступает более явно. Так, сиги, отличающиеся небольшими размерами и массой тела (мелкий сиг оз.Каменного и Кимасозера, озерный сиг оз.Нюк) имеют и наиболее низкую абсолютную плодовитость (1.1-11.5 тыс. икринок, в среднем 2.3-3.6), по сравнению с другими популяциями системы р.Каменной (5.6-14.4 тыс., в среднем 7.9-12.1 тыс.), особи в которых крупнее.

Относительная плодовитость менее изменчива и колеблется в среднем от 14 до 33 икринок на 1 г массы тела. Самки озерных си-

149698к

гов на единицу массы продуцируют в среднем 14-28, чаще 20-25 икринок. У озерно-речных сига эта величина несколько больше.

Показатели роста мелких сига исследованных озер весьма сходны. Быстрее других растет крупный сиг оз. Каменного. Озерно-речные сиги растут быстрее озерных. В целом темп роста сига в бассейне р. Каменной не ниже, чем у большинства популяций других водоемов северной и средней Карелии и Кольского п-ова. Однако, в Онежском и Ладожском озерах обитают значительно более быстрорастущие формы, например, шуйский, ладожский озерный и ямный сиги.

**Европейская ряпушка** в большинстве озер средней и северной Карелии представлена мелкой формой (Озера Карелии, 1959 и др.) и значительно реже - крупной (Потапова, 1978). Анализ обширной литературы показывает, что для мелкой формы ряпушки характерны раннее созревание (в возрасте 1+), короткий жизненный цикл (обычно до 4-5 лет), невысокая абсолютная плодовитость (1-5 тыс. икринок) и ежегодный нерест. Место ряпушки в рыбной части сообщества водоемов определяется особенностями питания (это типичный планктофаг) и высокой численностью (основной объект промысла и потребительского рыболовства). Кроме того, ряпушка - важный компонент питания всех хищных рыб.

Особенности биологии ряпушки озер системы р. Каменной и её значение в питании щуки, окуня, лосося и налима рассмотрены в наших работах (Смирнов, Первозванский, 1976; Первозванский и др., 1977; Первозванский, 1977а, 1977б, 1981в, 1982, 1984а, 1986; Биологические ресурсы ..., 1986).

В исследованных озёрах ряпушка встречается практически повсеместно, кроме кутовых частей отдельных заливов, где обильна водная растительность, но чаще обитает в открытых плесах. Наиболее крупная ряпушка отмечена в Кимасозере (средняя масса в уловах не менее 20 г), хотя межгодовые колебания существенны. В остальных озерах длина и масса её меньше и изменяются незначительно. Созревает ряпушка озёр системы в возрасте 1+, что вообще характерно для мелкой её формы. При этом размеры и масса производителей при достижении половой зрелости отражают размерно-весовой состав популяций данного вида в изучаемых озёрах.

Обычно нерест европейской ряпушки ежегодный и пропуск его - явление чрезвычайно редкое (Потапова, 1978). Тем не менее, осенью 1976 г. нами в оз. Кимас были отмечены рыбы в возрасте 3+ и 4+, имеющие гонады II стадии зрелости (15 экз. из 1856). Желудочно-кишечный тракт у них был покрыт жиром, тогда как у особей, созревающих в данный год, полостной жир отсутствовал. Обнаруженная в полости тела у двух самок остаточная икра неоспори-

мо доказывала, что рыбы уже принимали участие в нересте предыдущего года (Первозванский, 1982).

Возрастная структура ряпушки, как правило, отличается преобладанием впервые созревающих особей (пополнения) над повторно нерестующими - "остатком". Причем эта биологическая особенность не связана с воздействием промысла и наблюдается как в облавливаемых, так и в необлавливаемых водоёмах (Покровский, 1956). Однако, в случае появления урожайного поколения доля крупных и старшевозрастных рыб возрастает (Николевский, 1974). Такое явление было обнаружено у кимасозерской ряпушки, когда мощное поколение от нереста 1972 г. четко прослеживалось в уловах с 1974 по 1976 гг. При этом рыбы в возрасте 3+ в 1976 г. составили 31%. Предельный возраст ряпушки изменялся от 3+ (оз. Каменное) до 5+ (Кимасозеро, Нюк). Для Кимасозера был отмечен 1 экз. в возрасте 6+, имевший длину 19.7 см и массу 71 г (Хаминский, 1973), что, вероятно, близко к абсолютным предельным показателям особей данного вида в этой системе.

Несмотря на то, что количество самцов и самок в уловах неодинаково как в различных водоемах, так и в пределах отдельных возрастных групп, в целом, по-видимому, соотношение полов в популяции равно или почти равно. Но это можно установить лишь на массовом материале и по многолетним данным, как, например, для ряпушки Кимасозера за 1974-1976 гг.

Темп роста ряпушки озер Каменного, Лувозера и Нюк замедлен и приближается к аналогичным показателям для ряпушки других озер восточной Фенноскандии - Пяозера, Топозера, Керетьозера, Тикшозера, Энгозера и др. В оз. Нюк ранее было отмечено две формы ряпушки, различающихся по темпу роста - крупная и мелкая (Потапова, 1958). Мы такого подразделения не делаем, хотя и не отрицаем существования в отдельных участках озера субпопуляций, отличающихся по биологическим показателям. Быстрее других растет ряпушка Кимасозера. Причем в 1974-1976 гг. у нее наблюдалось явное ускорение темпа роста.

Одной из особенностей рыб с коротким жизненным циклом (к ним относится ряпушка) является их сравнительно невысокая абсолютная плодовитость. Она зависит от биологических показателей самок, их темпа роста, обеспеченности пищи и численности популяции (Йогансен, 1956; Анохина, 1969; Никольский, 1974). Абсолютная плодовитость ряпушки озёр системы р. Каменной находится в полном соответствии с этим положением. Так, у близких по темпу роста популяций озёр Каменное и Нюк эта величина имеет почти одинаковые пределы варьирования и средние значения. Естественно поэтому, что отмеченное выше ускорение темпа роста ряпушки Ки-

масозера привело к существенному увеличению абсолютной плодовитости - с 2.6 тыс. икринок в 1970-1971 гг. (Хамицкий, 1973) до 4.8-5.0 тыс. - в 1975-1976 (наши данные). Кроме того, было установлено, что в этом водоеме плодовитость ряпушки закономерно возрастала как с увеличением массы и размера самок, так и в пределах одного поколения (Первозванский, 1977а). Показатели плодовитости для ряпушки озер Каменное и Нюк очень близки с литературными данными, характеризующими мелкую ее форму в других озерах региона (Беляева, 1951; Покровский, 1953). Кимасозерская ряпушка, особенно по материалам 1975-1976 гг., приближается по величине абсолютной плодовитости к крупным формам ряпушки из озер южной Карелии, например, к мунозерской (Потапова, 1978) или к святозерской (Беляева, Покровский, 1958).

Относительная плодовитость ряпушки изменяется в значительно меньших пределах: от 107 икринок на 1 г общей массы тела в оз. Нюк до 113 - в оз. Каменном и 112-119 икринок в Кимасозере. Та же самая величина, но рассчитанная на 1 г массы порки, изменяется соответственно от 138 до 150 и 147-158 икринок.

Щука относится к числу наиболее крупных рыб в озёрах Финноскандии: длина свыше 100 см, масса 7-12 кг и более в возрасте 16-22 года (Зыков, 1950; Мельянцева, 1954). В исследованных нами водоемах щука также отличается значительными размерами и продолжительным жизненным циклом (Первозванский и др., 1977; Первозванский, 1984а, 1986; Биологические ресурсы ..., 1986), особенно в необлавливаемых популяциях.

Половая зрелость щуки озер системы наступает обычно в 4-5 лет, но самцы единично созревают в возрасте 2+ при длине 22-33 см и массе 100-350 г, самки - на год позднее, при длине 34-38 см и массе 250-500 г. Абсолютная плодовитость в среднем наименьшая у щуки Кимасозера - 31.5 тыс. икринок, в озёрах Каменное и Нюк она возрастает до 37.8 и 52.4 тыс. икринок. Относительная плодовитость в пересчете на 1 г общей массы тела изменяется от 5 до 25 икринок, составляя в среднем для щуки оз. Каменного 13, Кимасозера - 15 и оз. Нюк - 18 икринок. Тот же показатель, но отнесенный к массе тела без внутренностей, в среднем достигает для рыб указанных озёр соответственно 15, 17 и 21 икринку на 1 г массы порки.

Нерест щуки в озерах бассейна происходит рано: в конце апреля - первой декаде мая. Нерестилищами могут служить участки прошлогодней растительности около устьев притоков и мелководья заливов. Поэтому наиболее благоприятные условия естественного воспроизводства щуки складываются в Лувозере и Кимасозере, т.е. там, где отмечено повышенное зарастание акватории (Соколова и др., 1977; Ключкина, 1979). Погодные условия, в частности затяжная

и холодная весна, отрицательно сказываются на условиях воспроизводства. Очевидно, по этой причине в оз. Каменном (июль 1973г.) и Нюкозере (июль 1950 и 1977гг.) встречались самки с невыметанной икрой (Потапова, 1958; Первозванский и др., 1977).

Как уже отмечалось ранее, щука оз. Каменного растёт быстрее, чем в других водоемах системы. Различия в темпе роста щуки Нюкозера, особенно в младшем возрасте, наблюдаемые при сравнении материалов 1950 и 1977 гг., вероятно, связаны с тем, что в уловах 1950 г. резко преобладала (до 70%) мелкая прибрежная щука, отличающаяся замедленным ростом (Потапова, 1958). Значительные колебания в размерах и массе одновозрастных рыб более выражены у особей старшего возраста. Подобное явление неоднократно отмечалось многими исследователями у различных видов хищных рыб, в том числе и у щуки.

Сопоставление материалов по росту щуки исследуемых озёр с данными по другим водоемам региона показывает, что темпы её роста весьма сходны.

Окунь является абсолютным доминантом в составе рыбного населения озёр восточной Финноскандии. Он обитает почти повсеместно; имеет высокую численность и биомассу, отличается ранним созреванием, продолжительным жизненным циклом, значительной воспроизводительной способностью и необычайно широким спектром питания (зоопланктон, бентос, смешанное питание, хищничество, в том числе каннибализм).

Особенности биологии окуня в бассейне р. Каменной изучены хорошо (Первозванский и др., 1977; Первозванский, 1986; Биологические ресурсы ..., 1986). В исследованных озерах окунь вырастает длиной до 43 см и массой до 1.5 кг. Наиболее крупные рыбы (в среднем 25 см и 300 г) характерны для оз. Каменного, в остальных водоемах размерно-весовые показатели окуня ниже.

Самцы обычно становятся половозрелыми в 3-4, редко в 2 года, при длине 10-13 см и массе 13-27 г. Самки созревают в 4 года (в оз. Каменном - в 5 полных лет), достигая 13-15 см и 30-60 г. Сходные цифры приводятся и для других озер региона (Озёра Карелии, 1959 и др.).

Как и в большинстве водоемов севера окунь в бассейне р. Каменной - рыба с длительным жизненным циклом. Предельный возраст его в озерах, подверженных влиянию рыболовства (Кимасозеро и Нюк) - 17+, в необлавливаемом оз. Каменном - 23+. Количество старшевозрастных рыб (6+ и старше) колеблется от 20 до 85%. Повсеместно преобладают самки: 60 (оз. Нюк) - 74% (оз. Каменное), доля которых возрастает с увеличением продолжительности жизни особей.

Абсолютная плодовитость окуня изменяется в широких пределах, причем этот показатель выше в тех популяциях, где крупнее самки: в оз.Каменном в среднем 46 тыс. икринок (колебания 12,9-85,9 тыс. икринок), в озерах Кимас и Нюк не выше 40 тыс., в среднем 13,1 и 18,1 тыс. икринок. Относительная плодовитость более стабильна: в среднем 91-107 икринок на 1 г массы тела или 121-133 икринки на единицу массы порки.

Линейный и особенно весовой рост окуня отличается большой изменчивостью и неравномерностью. До пятилетнего возраста быстрее других растет окунь Кимасозера. Незначительно отстают от него особи из оз.Каменного и Лувозера. Популяции озер Контки и Нюк имеют наиболее низкие показатели. В дальнейшем, очевидно, в связи с переходом на хищное питание, наблюдается заметное ускорение в темпе роста окуня озер Каменное и Нюк.

Сопоставление материалов по росту окуня бассейна р.Каменной с литературными данными по другим озерам региона позволяет констатировать значительное сходство в темпе роста популяций северной Карелии. Однако, по сравнению с южнее расположенными озерами, в частности, с Ладожским и Псковско-Чудским, окунь из водоемов района Костомукши растет медленнее.

В местном рыболовстве окунь играет лишь второстепенную роль. В опытных уловах он занимал первое место, что свидетельствовало о высокой численности и слабом воздействии на него промысла. Уничтожая ряпушку и молодь сига, окунь оказывает серьезное отрицательное воздействие на их запасы. В тоже время окуня следует признать мощным конкурентом в питании таких ценных рыб-бентофагов как сиг и лещ (см. ниже). Ограничение его численности, особенно младших возрастных групп, нагул которых происходит в зоне литорали, должно положительно сказаться на условиях обитания ряпушки, сига, леща, язя.

## ПИТАНИЕ РЫБ

Питание ряпушки. Подробная характеристика питания ряпушки водоемов системы р.Каменной дана ранее (Первозванский, 1986; Биологические ресурсы ..., 1986). Анализ содержимого желудков показал, что наиболее разнообразен пищевой спектр ряпушки Кимасозера - 45 компонентов. В озерах Каменном и Лувозере он беднее - соответственно 21 и 17. Преобладали в пищевом комке лишь немногие организмы, наиболее обычные в планктоне пелагиали северных озер: *Holopedium gibberum*, виды родов *Daphnia* и *Bosmina*, *Leptodora kindtii* из ветвистоусых (*Cladocera*) и *Eudiaptomus*

*graciloides*, *Heterocope appendiculata* и различные циклопы из веслоногих (*Copepoda*).

В оз.Каменном ряпушка в сентябре 1973 г. питалась исключительно зоопланктоном (99,95% по массе). Из ветвистоусых - 75,55% по массе, преобладали *Holopedium gibberum* (90,9% по частоте встречаемости и 45% по массе), *Daphnia cristata* и *Bosmina obtusirostris* (частота встречаемости обоих видов 100%, весовое соотношение 16,3 и 12,9% соответственно). Веслоногие (24,4% по массе) были представлены *Eudiaptomus graciloides* и *Heterocope appendiculata*, последняя доминировала (16,4% по массе пищи). Индексы наполнения желудка изменялась от 6 до 54 ‰, в среднем 27,3 ‰, что следует объяснять пониженной интенсивностью питания в преднерестовый период.

Спектр питания ряпушки Кимасозера исследован наиболее полно (1974 и 1975 гг.). В эти годы преобладали ветвистоусые - 94,6 и 89,9% по массе. Однако, если на долю *H.gibberum* в 1974 г. приходилось 41,8%, то в 1975 г. этот вид был доминантом - 81,2% по массе. Значение *B.obtusirostris* упало с 34% в 1974 г. до 2,4% - в 1975 г. Излюбленный корм ряпушки - *L. kindtii* - в 1974 г. была отмечена в желудке каждой третьей рыбы, а ее количество составило 4,2% от массы пищевого комка; в 1975 г. значение этого крупного рачка было ничтожным. Веслоногие составляли в 1974 г. в рационе ряпушки 4,2% по массе, а в 1975г. - 9,9%. Доминировали *E. graciloides* и *H. gibberum*. Кроме зоопланктона, в пищевом комке встречались личинки и куколки хируномид, имаго воздушных насекомых и молодь *Mysis oculata relicta*.

Наполнение желудков пищей в 1975 г. варьировало от 1 до 84 ‰. Накормленность рыб была достаточно высока в августе (30-60 ‰), но перед нерестом она заметно снизилась. Поэтому средний индекс наполнения в 1974 и 1975 гг. был практически одинаков.

Существенно отличались по составу пробы питания ряпушки Лувозера (июль 1975 г.). Во всех желудках (100% встречаемости) и в большом количестве были обнаружены имаго насекомых - 59,6% по массе. Значение зоопланктона снизилось до 36,1%, причем ветвистоусые составили 32,4%. В весовом отношении преобладали *Bythotrephes cederstroemia* - 15,1% и *B. obtusirostris* - 12,6%. Индексы наполнения желудка достигали 73 ‰, в среднем - 41,2 ‰.

Питание сига. У сига бассейна р.Каменной, как и у сига многих других водоемов, можно выделить три типа питания: планктонное, бентосное и смешанное. Первые два типа в "чистом виде" встречаются очень редко и свойственны не той или иной форме в целом, а только отдельным особям. Хорошо известно, что даже в пределах одной популяции сига особи с разным числом жаберных

тычинок используют в пищу различных корм (Решетников, 1980). Для всех рассматриваемых популяций мало- и среднетычинок сегов, кроме крупного сига оз.Каменного, наиболее типично смешанное питание, когда наряду с бентосом существенную роль в пище играют организмы зоопланктона, причем и у рыб старшего возраста.

Наиболее однороден состав пищи крупного каменского сига. Эта форма потребляет главным образом крупных личинок ручейников *Phryganea striata* и *Molanna angustata* и личинок поденок *Ephemera vulgata*. Изредка встречаются моллюски *Pisidium*, личинки и куколки хирономид, личинки водяных жуков. Нередко в желудках сегов можно обнаружить кусочки руды, камешки и песок. Индекс наполнения желудка достигает 124 ‰, в среднем 57.7 ‰.

Пищевой спектр мелкого сига оз.Каменного расширяется за счет включения в рацион планктонных ракообразных, особенно ветвистоусых - 31.6% по массе. Бентос по-прежнему занимает важное место: личинки поденок составляют 44.6% по массе, моллюски - 8.9%. Доля личинок ручейников резко снижается (становятся недоступными крупные формы), но возрастает количество личинок и куколок хирономид. Наполнение желудков у мелкого сига ниже: 3-91, в среднем 20.6 ‰.

Состав пищи среднетычинок озерного сига Кимасозера имеет межгодовые отличия, но потребление зоопланктона играет решающую роль. Важной особенностью питания этой формы сига является использование им в осенний период икры ряпушки (до 800 шт. в одном желудке) и икры своей собственной икры: свыше 20% массы пищевого комка. Очевидно, озерные сиги могут оказывать существенное влияние на эффективность воспроизводства ряпушки, о чем свидетельствуют регулярные поимки их на нерестилищах последней.

Пищевой спектр озерно-речного сига мало отличается от состава пищи сига озерного, но соотношение отдельных компонентов меняется.

Ещё более разнообразен спектр питания озерного сига оз.Нюк. Доминирующими группами являются личинки ручейников - 40% по массе, зоопланктон - 26 и реликтовые ракообразные - 19%. Использование зоопланктона свойственно чаще рыбам в возрасте 1+ - 3+, а также более старшим с количеством тычинок выше, чем для популяции в среднем. Индекс наполнения желудка сига в среднем около 30 ‰, у отдельных рыб - до 138.

По литературным данным сходный характер питания установлен для мало- и среднетычинок сегов в других водоемах севера Карелии и Мурманской области.

У озерно-речного многотычинкового сига Кимасозера в питании преобладает зоопланктон - 93.9% по массе. Моллюски, водяные клещи и мелкие личинки хирономид единичны.

Многотычинковый сиг оз.Нюк имеет состав пищи, показательный для этой группы сегов вообще - 99.7% по массе составляет планктон, свойственный пелагиали озер. Прочие компоненты - ракушковые рачки, личинки поденок и ручейников, личинки и куколки хирономид - единичны и играют подчиненную роль. Индекс наполнения желудка у нюкозерского сига в июне-сентябре варьирует от 0.1 до 238 ‰, в среднем 29.5 ‰. Пустые желудки отмечены как перед нерестом, так и во время нагула.

Близкий по составу пищевой спектр имеют многотычинковые сиги и в других озерах Севера.

Питание щуки в водоемах бассейна р.Каменной исследовано достаточно подробно (Первозванский и др., 1977; Первозванский, 1984а, 1986; Биологические ресурсы ..., 1986). Установлено, что пищевой спектр отражает состав ихтиофауны каждого озера и относительную численность отдельных видов. Наиболее разнообразен спектр питания щуки Кимасозера - 9 видов рыб: ряпушка, окунь, сиг, плотва, уклея, ерш, налим, щука, подкаменщик. В остальных водоемах в пищу щук встречено 5-6 видов. Основные объекты питания во всех озерах - ряпушка, окунь и сиг; второстепенный - плотва. Остальные виды - елец, уклея, ерш, налим, щука, подкаменщик - встречаются единично. Именно за счет представителей этой группы выявлены качественные различия в спектре питания щуки исследованных озер. Размеры жертв весьма точно отражают размерную структуру популяций каждого вида в конкретном озере.

Об интенсивности питания щуки мы судили по индексам наполнения желудка и по соотношению питавшихся и не питавшихся особей, количество последних 64 (оз.Нюк) - 78% (оз.Каменное). На эту особенность питания щуки (высокий процент рыб с пустыми желудками) обращали внимание многие исследователи (Балагурова, 1970; Ефимова, 1966; Попова, 1971; Фортунатова, Попова, 1973). Накормленность рыб в отдельных водоемах бассейна различается мало. Так, у щуки Кимасозера вес пищевого комка изменяется от 0.03 до 12.30, в среднем 3.00% массы тела хищника. Такой же средний индекс наполнения желудка (13.0%) имеет щука оз.Каменного (колебания 0.29-10.7%, как исключение - 21.4%). У щуки оз. Нюк этот показатель составляет в среднем 2.59% (0.18 - 9.09%). Близкие значения индекса наполнения отмечены для щуки Лувозера (0.42 - 9.48%), но среднее наполнение желудка у нее несколько выше - 3.53%.

Возрастные и сезонные различия в характере питания щуки водоемов р.Каменной и ее значение в северных озерах рассмотрены нами в специальной работе (Первозванский, 1984а). Отметим только, что по мнению большинства исследователей хищные рыбы, в том числе щука, являются необходимым элементом рыбной части сообщества. Но биологическая роль щуки в водоемах разного типа неодинакова. В частности, в северных экосистемах, где преобладают лососевые и сиговые рыбы (Решетников, 1979, 1980), щука, особенно крупная, отрицательно влияет на воспроизводство их запасов.

**Питание окуня.** Многочисленные исследования показывают, что окуня следует рассматривать как вид со смешанным типом питания. В его рационе присутствуют организмы зоопланктона, бентоса и рыбы. Соотношение этих групп корма у популяций окуня водоемов бассейна р.Каменной (в % по частоте встречаемости) представлено на рис. 4.

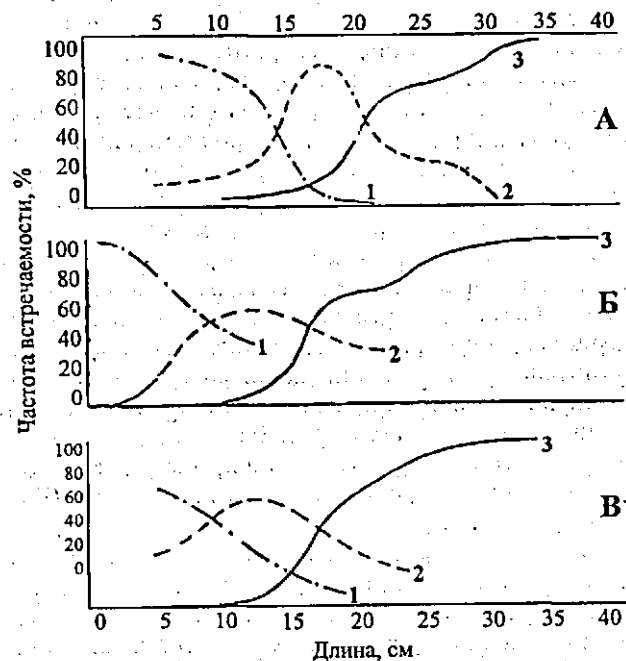


Рис. 4. Соотношение зоопланктона (1), бентоса (2) и рыбы (3) в составе пищи окуня в зависимости от размера тела  
А - оз.Каменное, 1973 г.; Б - оз.Кимас, 1974-1976 гг.;

Потребление нерыбных объектов сохраняется и у крупных особей: до 20-25 см длиной в Кимасозере и Нюкозере, в

оз.Каменном - у отдельных рыб длиной свыше 30 см. Переход к хищничеству осуществляется во всех озерах при достижении окунем длины 10 см, особи крупнее 30 см питаются рыбой.

Несмотря на имеющиеся различия, пищевой спектр окуня водоемов бассейна в возрасте 2+ и старше довольно однороден. В оз.Каменном наиболее часто встречались личинки поденок (56%), ручейников (44%), куколки хирономид (32%) и рыба (20%). Эти компоненты в пищевом комке составили 98% по массе. В Кимасозере пища окуня более разнообразна: ведущее место занимали личинки стрекоз, поденок и ручейников - 15, 14 и 11% по массе соответственно. В оз.Нюк основной вид корма окуня - личинки ручейников (58% по массе), дополнительный - ветвистоусые ракообразные (10%) и мизиды - 12% по массе. Крупные личинки поденок *Ephemera vulgata*, ранее отмеченные в большом количестве в питании окуня этого водоема (Гордеева, 1958), в 1977 г. встречались изредка и в небольшом количестве.

Анализ питания той части популяции окуня, для которой установлено только хищничество, показал, что самый широкий пищевой спектр выявлен у окуня оз.Каменного (10 видов рыб), в других озерах встречено 4-7 видов жертв (Первозванский и др., 1977; Первозванский, 1986; Биологические ресурсы ..., 1986). Как известно, использование тех или иных рыб в качестве объектов питания определяется, с одной стороны, их численностью и доступностью, с другой - численностью хищника и его экологией (Попова, 1971, 1979; Фортунатова, Попова, 1973; Изменение структуры ..., 1982). Ведущую роль в рационе хищного окуня озер Каменное, Лувозеро и Нюк играет ряпушка. Нами уже отмечалось, что этот вид имеет высокую численность во всех исследованных озерах системы. Кроме того, для ряпушки перечисленных выше озер характерны небольшие линейные размеры, а в Кимасозере она значительно крупнее (Первозванский, 1982). Отметим также, что в оз.Кимас встречается и самый мелкий окунь. Поэтому становится понятным отсутствие ряпушки в пищевом рационе окуня данного водоема. Ведущими объектами питания его здесь являются молодь окуня и ерш - 26 и 23% от общего числа жиров. К второстепенным пищевым объектам окуня в оз.Каменном можно отнести мелкого окуня и сига, в Лувозере - окуня, в оз.Нюк - ерша и подкаменщика. Остальные виды рыб встречались редко.

Количество заглоченных жертв обычно 1-3, и только у окуня оз.Каменного в июне 1973 г. нередко встречались 5-8, максимально до 11 ряпушек в одном желудке. Индекс наполнения желудка изменялся у окуня Лувозера от 1.05 до 10.00%, в среднем - 3.46. Немного ниже он у окуня озер Каменное и Нюк: 0.01-7.82%, в сред-



нем 2.24 и 0.63-7.34% (3.32%) соответственно. Слабое наполнение желудка отмечено у окуня Кимасозера - в среднем 2.04%, пределы колебаний 0.09-5.90% (Первозванский, 1986; Биологические ресурсы ..., 1986).

### ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ СОВРЕМЕННОЙ ИХТИОФАУНЫ ВОДОЁМОВ БАССЕЙНА

Вопросы зоогеографии рыб внутренних водоемов Карелии разработаны еще недостаточно, хотя некоторые обобщения уже сделаны (Герд, 1949; Кудерский, 1961; Решетников, 1980, 1981). Это связано с тем, что современная ихтиофауна региона весьма неоднородна по своему происхождению и состоит из видов нескольких зоогеографических групп или фаунистических комплексов. В состав ихтиофауны водоемов Карелии входят представители арктического пресноводного (сиг, европейская ряпушка, голец-палиня *Salvelinus*, корюшка, налим), бореального равнинного (щука, окунь, плотва, ерш, язь, елец и др.), бореального предгорного (хариус, голяк, подкаменщик, лосось рода *Salmo*), понто-каспийского пресноводного (лещ, укля, густера, синец) и древнего верхнетретичного (судак, сом) фаунистических комплексов (Никольский, 1980).

В целом север Карелии и Кольский п-ов близки между собой по составу ихтиофауны, а водоемы южной Карелии имеют большое сходство с бассейном р.Невы. Естественной границей между ними является Беломорско-Балтийский водораздел (Берг, 1949; Кудерский, 1961; Правдин, 1964; Решетников, 1980).

При анализе состава ихтиофауны отдельных водных бассейнов наблюдается закономерное уменьшение видового разнообразия с юга на север. Так, количество видов карповых рыб сокращается с 17 (бассейн Ладозского озера) до 6 - (северная Карелия) и 5 - (Кольский п-ов), число видов окуневых снижается с трех до двух. В то же время лососевые, сиговые, корюшковые и хариусовые, определяющие специфику водоемов всей Голарктики (Решетников, 1981), наиболее богато представлены именно в водоемах Севера.

Даже беглый просмотр списка видов рыб, населяющих водоемы системы р.Каменной, показывает, что ихтиофауна их далеко не однородна по своему генезису. Из рыб бореального равнинного комплекса здесь присутствуют щука, окунь, ерш, плотва, язь, елец. Представителями бореального предгорного комплекса являются хариус, подкаменщик, пресноводный лосось. Понто-каспийский пресноводный комплекс представлен лещом и уклейей. Вообще, местоположение системы р.Каменной очень своеобразно, поскольку она непосредственно примыкает с севера к Беломорско-Балтийскому

водоразделу. Последний, в настоящее время, служит естественным барьером между водными системами двух морских бассейнов.

Анализ состава ихтиофауны близлежащих крупных озер северной и средней Карелии (в пределах восточной Фенноскандии) показывает следующее. Виды, образующие "ядро" сообщества (Жаков, 1984) - окунь, щука, плотва, сиг, ряпушка - присутствуют во всех озерах. Зато в распространении остальных видов и в их взаимном сочетании наблюдаются различия. Так, озерные голяк-палини, кроме озер Куйто, в пределах севера Карелии встречены только в Топозере, Пяозере и некоторых других озерах бассейна р.Ковда. В этих же водоемах обитают корюшка, лещ, озерная форель, но нет (кроме озер Куйто) пресноводного лосося и четырехрогого бычка (Мельянцева, 1954, 1958; Озера Карелии, 1959). В средней Карелии лещ обычен во многих озерах (Сегозеро, Ондозеро, Выгозеро и ряд других), где он довольно многочислен. Корюшка в этом районе практически отсутствует, палини отмечены только в одной компактной группе озер - Сегозеро, Маслозеро, Елмозеро (Мельянцева, 1958) у водораздела Белого и Балтийского морей. В Сегозере обитает только лосось, но отсутствует форель. Хариус в Сегозере представлен озерной и озерно-речной формами, в то время, как в р.Каменной чисто речной. Имеются и другие, в частности, паразитологические данные (Румянцев и др., 1979; Румянцев, 1981; Иешко, 1981), указывающие, что заселение водоемов Карелии шло неодновременно и из различных районов. Очевидно, логично допустить, что в позднеледниковое время существовал еще какой-то барьер (помимо основного - Беломорско-Балтийского водораздела), препятствовавший широкому расселению рыб на этой территории с юга (из бассейна Верхней Волги) и с запада (из района Ботнического залива). Несомненно, однако, что эти два пути все же играли основную роль в расширении ареалов многих видов (Берг, 1949; Правдин, 1954; Решетников, 1980).

Более подробно представления автора доклада на зоогеографические проблемы региона и пути формирования современной ихтиофауны водоемов Карелии в целом и бассейна р.Каменной в частности, рассмотрены ранее (Первозванский, 1986). Кратко их можно суммировать следующим образом.

Вполне вероятно, что водоемы системы р.Каменной в недалеком прошлом могли оказаться (в результате изменения положения древнего водораздела) в бассейне Балтийского моря. Они первоначально были заселены исключительно балтийскоморскими видами и вселенцами из бассейна Волги (лещ, укля). Поскольку котловина Белого моря освободилась ото льда позднее всего, то ледовитоморские виды (сиг, ряпушка и корюшка) получили наименьшее



распространение в водоемах бассейна Белого моря в пределах севера Карелии. При этом новые вселенцы смогли занять только низовья рек и немногие озера вблизи побережья. Для водоемов системы неизвестны ледовитоморские формы сига и ряпушки, а корюшка, голец-папая и четырехрогий бычок отсутствуют вообще. Построенные нами дендрограммы сходства по меристическим признакам показывают, что ряпушка оз.Каменного, например, очень сходна с мелкой онежской ряпушкой, но отличается от популяций из других озер северной Карелии. Близки между собой окунь озер Каменного и Онежского, а лещ Кимасозера и Нюкозера сохранил в значительной мере счетные признаки волжского леща.

Однако, полностью исключать влияние ледовитоморской фауны на формирование состава рыбного населения озер системы р.Каменной нельзя. находка нематоды *Philonema sibirica* у ряпушки оз.Нюк (Иешко, 1981) свидетельствует о присутствии в водоемах системы в прошлом и ледовитоморских форм. Одно очевидно: современный облик ихтиофауны этих водоемов, несмотря на то, что они расположены теперь в бассейне Белого моря, сформирован балтийскоморскими видами.

#### **ИЗМЕНЕНИЯ В СТРУКТУРЕ РЫБНОГО НАСЕЛЕНИЯ ВОДОЁМОВ СИСТЕМЫ р. КАМЕННОЙ ПОД ВЛИЯНИЕМ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЧЕЛОВЕКА**

До революции на оз.Нюк было три деревни: Большие Ногуксы, Барны-наволок и Пизьмагуба, в которых по данным О.И.Потаповой (1958) насчитывалось 28-30 неводов; ими ежегодно добывали 50-60 т рыбы. Кроме того, местное население использовало сети, мережи, верховые и донные продольники. Суммарный вылов всеми орудиями лова, очевидно, не превышал 100 т. Рыболовство носило сезонный характер: основные уловы приходились на весну и осень, т.е. на время нереста рыб. По-видимому, в тот период рыбные запасы водоема находились в хорошем состоянии, так как снижения уловов не наблюдалось (Естественные и экономические условия..., 1915).

Во время Великой Отечественной войны населенные пункты на берегах оз. Нюк были разрушены и покинуты жителями. Исследования 1950 г. показали, что в результате длительного отсутствия промысла состояние запасов всех видов рыб в озере значительно улучшилось. В опытных уловах преобладали крупные повторнерествующие рыбы (Потапова, 1958).

После 1950 г. в результате строительства Западно-Карельской железной дороги и создания нескольких крупных леспромпхозов

население края снова возросло. На прилегающей к оз. Нюк территории произошли существенные изменения: перекрыта в истоке глухой дамбой р.Хяме (один из двух протоков из оз.Нюк в р.Чирка-Кемь), проложены новые дороги, вырублены леса на значительной части водосборной площади. Промысла рыбы на оз.Нюк в тот период не было, существовал только местный потребительский сетной лов (часто с грубыми нарушениями правил рыболовства) и периодически добывала рыбу бригада ОРСа Юшкозерского леспромпхоза.

Наши исследования 1977 г. (Первозванский, 1981б) показали, что этой очень небольшой степени воздействия человека на водоем оказалось достаточно для того, чтобы в структуре рыбного населения оз. Нюк произошли определенные качественные и, особенно, количественные изменения. Кратко их можно сформулировать так. При сравнении данных за 1950 и 1977 гг. установлено, что изменилось соотношение отдельных видов рыб в улове и в целом средний улов на промысловое усилие снизился с 1.2 кг на 1 сеть за ночь в 1950 г. до 0.75 кг - в 1977 г. и составил 63 % исходного. В популяциях рыб с большой продолжительностью жизни, например, окуня количество возрастных групп сократилось с 24 до 18 (рис. 5), самок стало меньше (70 % - в 1950 г. и только 60 % - в 1977 г.), при этом уменьшились максимальные и средние размерно-весовые показатели особей. Подобные изменения были выявлены и для других видов рыб оз.Нюк.

Кроме того, было установлено, что такие же изменения в структуре популяций рыб наблюдаются и в Кимасозере под воздействием одного только местного рыболовства (Первозванский, 1984б). Это хорошо видно при сравнении данных по облавливаемым и необлавливаемым (оз.Каменное) водоёмам.

Ещё большие изменения в структуре рыбного населения водоемов системы р.Каменной наблюдаются после начала активного освоения Костомукшского железорудного месторождения, строительства горно-обогатительного комбината и города. При этом в качестве ведущего определяющего их фактора выступает многократный (в десятки и сотни по сравнению с первоначальным) рост численности населения региона, который по своему воздействию на показатели популяционной структуры рыб становится сопоставим с промыслом (Pervozvansky, in press).

Последствия хозяйственной деятельности в бассейне р.Каменной уже оказали свое влияние как на ландшафт в целом, так и на водоемы в частности.

Известно, что изменения в водных экосистемах в процессе эвтрофирования происходят вследствие возрастания поступления в них биогенных элементов, прежде всего фосфора и азота.

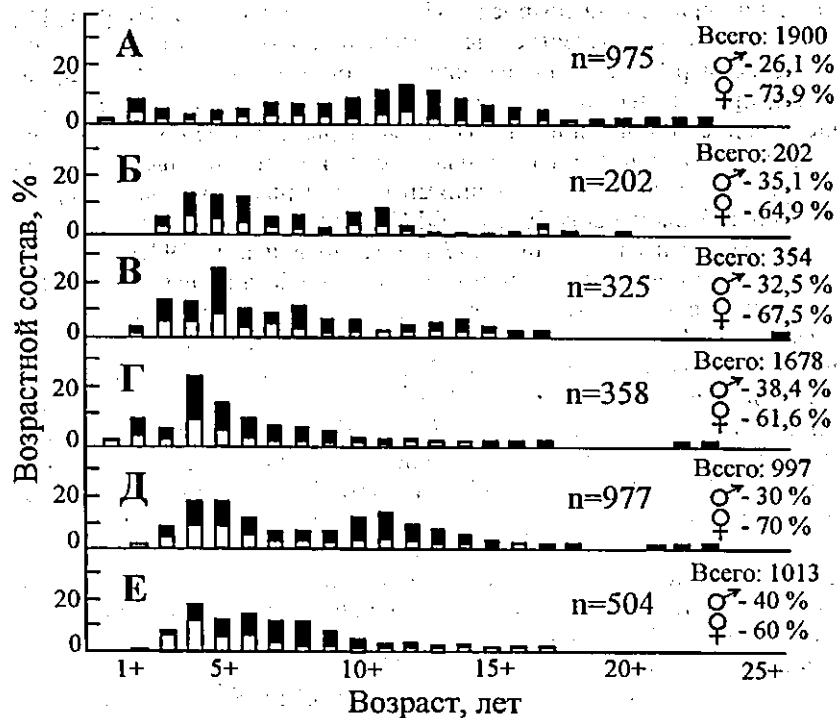


Рис. 5. Возрастной состав и соотношение полов у окуня водоемов р.Каменной в опытных уловах

- А - оз.Каменное, 1972-1973 гг.,
- Б - оз.Каменное, 1991-1992 гг.,
- В - оз.Лувозеро, 1975 г.,
- Г - оз.Кимас, 1974-1976 гг.
- Д - оз.Нюк, 1950 г.
- Е - оз.Нюк, 1977 г.

Вычисленные значения критической нагрузки по фосфору на водоемы системы следующие (Первозванский, 1986): оз.Каменное - 0,074, Лувозеро - 0,515, Кимасозеро - 0,324 и оз.Нюк - 0,129 г/м<sup>2</sup>. м в год, что соответствует концентрации 0,009; 0,089; 0,099 и 0,015 мг Р/л. Сопоставление этих данных с натурными показало, что озера Каменное и Нюк уже в конце 70-х годов получали фосфор в количе-

стве близком к критическому. Лувозеро и Кимасозеро еще имеют некоторый "запас прочности". Однако и в них уже появились отдельные признаки изменения трофности - повышенное зарастание акватории, частичный дефицит кислорода у дна зимой, значительная доля карповых рыб в составе сообщества, ускорение темпа роста ряпушки (оз. Кимас). При дальнейшем увеличении количества биогенов в водоемах бассейна условия обитания лососевых и сиговых рыб в них могут существенно ухудшиться, а для окуневых и карповых, особенно плотвы, наоборот, - значительно улучшиться. В результате возможно возникновение изменений в структуре рыбной части сообщества и перестройка пищевых цепей водоемов, т.е. создание новой экологической ситуации. Особо следует подчеркнуть, что если подмеченная в оз.Каменном тенденция изменений рыбного населения и биологических показателей рыб сохранится и в дальнейшем, то этот водоем может утратить черты неразрушенной экосистемы северотаежной зоны восточной Финноскандии, эталоном которой он был до активного освоения района Костомукши.

### ВЫВОДЫ

Многолетние исследования особенностей распределения, структуры популяций, экологии и морфологической изменчивости рыб в водоемах бассейна р.Каменной позволили сделать следующие выводы:

1. Уточнен состав ихтиофауны озерных и речных участков системы. В изучаемых водоемах обитают 18 видов и подвидов рыб: пресноводный лосось, европейская ряпушка, сиг (три подвиды), европейский хариус, щука, плотва, елец, язь, голянь, укля, лещ, налим, колюшка девятиглая, окунь, ерш, подкаменщик, причем голянь и подкаменщик указаны впервые. Основу рыбного населения в озерах восточной Финноскандии составляют окунь, щука, плотва, ряпушка, сиг. Эти же виды численно и по биомассе доминируют в бассейне р.Каменной.

2. Установлено, что на всем протяжении системы от оз.Каменного до оз.Нюк включительно обитает единая популяция пресноводного лосося. Впервые дана подробная эколого-морфологическая характеристика производителей и молоди. Показано, что несмотря на небольшие размеры и массу тела (до 75 см и до 6 кг), по остальным показателям (короткий период нагула, в среднем 2,83 года; высокий темп роста в озере, не менее 1 кг/год; особо крупная молодь, в среднем около 100 г) каменский лосось не уступает большинству других популяций Карелии.

3. Впервые для региона на примере особей из водоемов системы р.Каменной приведены морфометрические признаки ряда видов и форм рыб (елец, голянь, подкаменщик, речная форма европейского хариуса), обитающих в пределах восточной Фенноскандии: Для видов, характеризующихся высокой степенью полиморфизма, таких, например, как сиг *Coregonus lavaretus* (L.), с помощью морфологического анализа установлено наличие в изучаемых водоемах не менее восьми отдельных популяций, отличающихся также по экологии. Рассмотрены морфоэкологические особенности леща вблизи северной границы ареала, дано описание морфометрии язя из водоемов бассейна Белого моря.

4. По длительности жизненного цикла и времени достижения половой зрелости все рыбы, обитающие в бассейне р.Каменной, условно разделены нами на три группы: а) рыбы с коротким жизненным циклом; б) со средней продолжительностью жизни и в) с длительным жизненным циклом. В группу а) входят ряпушка, мелкий сиг озер Каменное и Контотки, голянь, колюшка, подкаменщик. Все они отличаются ранним созреванием, небольшими размерами, низкой абсолютной плодовитостью и ежегодным икрометанием. Пропуски нерестового сезона у них - редчайшее исключение. Группа б) включает хариуса, щуку, ельца, укля, ерша, лосося, сига и налима. Половая зрелость у них наступает в 3-5 полных лет, общая продолжительность жизни - 10-15 лет. У первых пяти видов нерест ежегодный, у остальных возможны его пропуски. Группу в) составляют виды со сложной возрастной структурой: окунь, плотва, язь, лещ. В уловах преобладают повторно нерестующие рыбы, особенно в популяциях окуня и плотвы. Эти же два вида являются и наиболее скороспелыми; к пяти годам практически все особи достигают половой зрелости. Язь созревает в возрасте 5-7 лет, лещ - в 9-10 лет и старше; он имеет пропуски нереста. Способность к размножению у представителей этой группы сохраняется до предельного возраста.

5. На основании выполненных исследований получены новые данные по экологии рыб, составляющих основу рыбного населения водоемов северной Карелии. Достоверно установлен пропуск нереста у европейской ряпушки. Показано, что сложная возрастная структура популяций большинства видов рыб в нетронутых водоемах Севера имеет приспособительное значение и является необходимым условием стабильного состояния экосистемы.

6. Исследованием качественного состава ниши рыб водоемов системы р.Каменной показано, что среди обитающих здесь видов есть планктофаги (европейская ряпушка, многотычинковый сиг), бентофаги (крупный сиг озер Каменное и Нюк, хариус, лещ, ерш), хищники-ихтиофаги (лосось, щука, налим и часть популяции окуня), а

также рыбы со смешанным типом питания (плотва, елец, укля, язь, окунь и большинство форм сига).

7. Анализ биологических показателей позволил выявить различия в структуре популяций отдельных видов рыб в зависимости от уровня их промысловой эксплуатации. В необлавливаемых водоемах (оз.Каменное, 1972-1973 гг.) окунь, щука, плотва, сиг отличаются сложной многовозрастной структурой с преобладанием повторнонерестующих особей. Размерно-весовые показатели рыб (средние и максимальные) в таких озерах наибольшие. Напротив, постоянное, хотя и незначительное, воздействие человека на водоем (потребительский и даже просто любительский лов рыбы местными жителями) уже приводит к изменениям в структуре популяций паселяющих его рыб: наблюдается омоложение стада и снижение количества рыб старшего возраста, следствием этого становится изменение соотношения полов в пользу самцов и уменьшение среднего размера и массы рыб, что, в свою очередь, отражается на воспроизводительной способности популяции. Все это особенно наглядно проявляется у рыб с длительным жизненным циклом и рассмотрено на примере озера Нюк при сравнении данных за 1950 и 1977 гг.

8. Значительные изменения в рыбном сообществе появляются вследствие быстрого увеличения антропогенного пресса в связи с ростом численности населения района. В результате непромышленного лова рыбы становится основной причиной изменения качественного состава уловов, а по изменению количественных показателей популяционной структуры рыб он становится сопоставимым с воздействием промысла (оз.Каменное, материалы 1972-1973 и 1991-1992 гг.).

9. Учитывая, что исследованные водоемы бассейна р.Каменной по всем параметрам среды и составу рыбного населения типичны для северотаежной зоны восточной Фенноскандии, есть все основания полагать, что полученные результаты могут быть использованы для прогнозирования изменений в структуре рыбного населения других озер региона при антропогенном воздействии.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ,  
ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Смирнов Ю.А., Первозванский В.Я., Хамницкий В.М. К характеристике ихтиофауны системы р.Каменной // Матер. науч. конф. биологов Карелии, посвящ. 50-летию образования СССР. Петрозаводск, 1972. С.262-264.
2. Первозванский В.Я., Потапова О.И. Предварительные результаты изучения ихтиофауны водоемов системы р.Каменной // Девятая сессия Учен.совета по пробл. "Биол. ресурсы Белого моря и внутр. водоемов Европ. Севера", посвящ. 250-летию АН СССР. Петрозаводск, 1974. С.166-168.
3. Первозванский В.Я. Сиги *Coregonus lavaretus (L.)* озер системы р.Каменной (бассейн р.Кемь, Белое море) // Матер. II Всесоюз. конф. молодых ученых по вопросам сравнит. морфологии и экологии животных. М., 1975. С.75-76.
4. Смирнов Ю.А., Первозванский В.Я. Характеристика лосося каменной популяции // Лососевые (*Salmonidae*) Карелии. Вып.2. Петрозаводск, 1976. С.14-22.
5. Первозванский В.Я., Потапова О.И., Смирнов Ю.А. Ихтиофауна водоемов системы р.Каменной // Биол. ресурсы района Костомукши, пути освоения и охраны. Петрозаводск, 1977. С.135-161.
6. Первозванский В.Я. Межгодовые изменения основных биологических по-казателей ряпушки Кимасозера // Десятая сессия Учен. совета по пробл. "Биол. ре-сурсы Белого моря и внутр.водоемов Европ.Севера".Сыктывкар,1977а.С.106-108.
7. Первозванский В.Я. Материалы по биологии ряпушки водоемов системы р.Каменной (бас. р.Кемь, Белое море) // Всесоюз. совещ. по биологии и биотехн. разведения сиговых рыб. М., 1977б. С.77.
8. Первозванский В.Я. Морфозкологические особенности леща *Abramis brama (L.)* на северной границе ареала // Биол. аспекты изучения и рацион. использ. животного и растит. мира. Рига, 1981а. С.149-150.
9. Первозванский В.Я. Об изменениях в структуре ихтиоценоза оз.Нюк // Матер. семинара по пробл. "Биол. ресурсы Белого моря и внутр. водоемов Европ. Севера". Петрозаводск, 1981б. С.56-61.
10. Первозванский В.Я. Морфозкологическая характеристика озерного лосося *Salmo salar L. morpha sebago (Girard)* системы

р.Каменной в нагульный период // б. науч. тр. ГосНИОРХ, 1981в, вып.163. С.86-100.

11. Первозванский В.Я., Первозванская Н.П. Особенности созревания сигов водоемов системы р.Каменной // II Всесоюз. совещ. по биологии и биотехн. разведения сиговых рыб. Петрозаводск, 1981. С.79-82.
12. Первозванский В.Я. Материалы по биологии ряпушки *Coregonus albula L. (Salmonidae)* водоемов системы р.Каменной (бассейн р.Кемь)// Вопр. ихтиологии, 1982, т.22, вып.2. С.319-322.
13. Первозванский В.Я. Морфометрические особенности хариуса *Thymallus thymallus (L.)* системы р.Каменной (Карелия) // Морфология, структура популяций и пробл. рацион. использ. лососевидных рыб. Л., 1983а. С.162-163.
14. Первозванский В.Я. Сиги *Coregonus lavaretus (L.)* водоемов системы р.Каменной // Лососевые (*Salmonidae*) Карелии. Петрозаводск, 1983б. С.42-74.
15. Первозванский В.Я. Биология щуки *Esox lucius L. (Esocidae)* водоемов системы р.Каменная (бассейн р.Кемь, Белое море) // Вопр. ихтиологии, 1984а, т.24, вып.1. С.54-68.
16. Первозванский В.Я. Рыбные ресурсы системы р.Каменной и пути их использования // Охрана и рацион. использ. природных ресурсов. Петрозаводск, 1984б. С.73-79.
17. Первозванский В.Я. Рыбы водоемов района Костомукшского железорудного месторождения // Петрозаводск, 1986. 216 с.
18. Биологические ресурсы водоемов бассейна реки Каменной // Петрозаводск, 1986 (Первозванский В.Я. Озеро Каменное. Ихтиофауна. С.37-44. Филимонова Н.А., Клюкина Е.А., Гордеева Л.И., Соколова В.А., Первозванский В.Я. Бассейн реки Контокки. Озеро Контокки. С.45-53. Первозванский В.Я. Озеро Лувозеро. Ихтиофауна. С.72-76. Первозванский В.Я. Озеро Кимасозеро. Ихтиофауна. С.85-91. Первозванский В.Я. Озеро Нюк. Ихтиофауна. С.155-162. Филимонова Н.А., Клюкина Е.А., Гордеева Л.И., Рябинкин А.В., Первозванский В.Я. Сравнительный обзор водоемов бассейна реки Каменной. С.163-175).
19. Pervozvansky V.Ya. Changes of the fish population structure of Lake Kamennoye over the 20 years (1972-1992). (In press).