

На правах рукописи



**Веселов
Алексей Елпидифорович**

**ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ И ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ
ОСНОВЫ ВОСПРОИЗВОДСТВА АТЛАНТИЧЕСКОГО
ЛОСОСЯ (*Salmo salar* L.) В РЕКАХ ВОСТОЧНОЙ
ФЕННОСКАНДИИ**

03.00.10 – ихтиология

**Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук**

**Москва
2006**

Работа выполнена в Институте биологии
Карельского научного центра РАН

Научный консультант:

академик РАН,
доктор биологических наук,
профессор Павлов Дмитрий Сергеевич

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук Мочек Андрей Дмитриевич
доктор биологических наук Кудерский Леонид Александрович
доктор биологических наук Кляшторин Леонид Борисович

Ведущая организация: Петрозаводский государственный университет
(эколого-биологический факультет)

Защита состоится 1 июня 2006 г. в 10 ч на заседании диссертационного совета Д 002.213.02. по защите диссертаций на соискание ученой степени доктора наук при Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН по адресу: 119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33.

Факс: (095) 954-55-34

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук РАН.

Автореферат разослан 27 апреля 2006 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета



Крапивко Т.П.

Общая характеристика работы

Актуальность темы. Атлантический лосось (*Salmo salar* L.) принадлежит к семейству лососевых рыб (Salmonidae), роду благородных лососей (*Salmo*), является ценнейшим объектом промышленного и спортивного лова. В Восточной Фенноскандии лосось воспроизводится в реках бассейнов Баренцева и Белого морей, озер – Ладожского, Онежского, Сегозеро, Куйто, Каменное и Нью (Берг, 1935; Атлантический лосось..., 1998; Атлас..., 2002). Различным аспектам биологии этого вида в регионе был посвящен ряд отечественных работ обобщающего характера, в которых рассматривается таксономический статус, морфология, распространение, популяционно-генетическая структура, смолтификация, онтогенез, заводское воспроизводство, управление запасами и др. (Дорофеева, 1975; Казаков, 1982, 1998; Черницкий, 1993; Калюжин, 2003; Мартынов, 2005). Однако на современном уровне на столь крупной территории до настоящего времени не осуществлена инвентаризация и систематизация рек как среды воспроизводства лосося, что сделано для других частей ареала этого вида (Берг, 1964; Netboy, 1980; Mills, Graesser, 1981; Baltic Salmon Rivers, 1999). По этой же причине нет точных сведений о современных запасах лосося во многих реках региона, об особенностях воспроизводства и характеристиках нерестовых и выростных участков в различных по гидрологии речных системах (Кузьмин, 1984; Зубченко и др., 1991; Калюжин, 2003; и др.).

Известно, что речной период считается важнейшим звеном жизненного цикла лосося (Берг, 1935; Thorpe, Morgan, 1978; Кузьмин, Смирнов, 1982; Казаков и др., 1992; Shearer, 1992; Jensen et al., 1997; и мн. др.). Существенной стороной этого периода следует рассматривать становление поведения, как одной из сложнейших форм жизнедеятельности животных, обеспечивающей пластичность реакции организмов по отношению к быстрым изменениям среды обитания (Северцов, 1922). Достаточно много работ посвящено отдельным аспектам поведения молоди атлантического лосося (Kalleberg, 1958; Karlstrom, 1977; Шустов, Смирнов, 1978; Смирнов, 1979; Шустов, 1983, 1995; Бакштанский и др., 1980; Kennedy, Strange, 1981; Peterson, Metcalfe, 1981; Egglislaw, Shackley, 1982; Bley, 1987; Morantz et al., 1987; Cunjak, Randall, 1993; Mikheev et al., 1994; Thorpe, Moore, 1996; и мн. др.). Вместе с тем, в целом поведению молоди лосося и изучению его роли в многовидовом сообществе реофильных видов рыб уделяется явно недостаточно внимания. Фрагментарность исследований не позволяла до настоящего времени выявить закономерности и механизмы формирования и функционирования в онтогенезе территориального, кочевого и миграционного комплексов поведенческих реакций, в основе которых лежит различное сочетание пищевой, оборонительной, исследовательской и социальной активности личинок, пестряток и смолтов лосося. В процессе развития молодь находится под непрерывным воздействием потока воды, характеристики которого определяются типами рек, нерестово-выростных участков,

микробиотопов, а также геологическими и гидрологическими составляющими – рельефом, уклонами, фракциями грунта, глубинами и скоростями течения. Системного изучения разнообразия этих факторов в реках Восточной Фенноскандии, играющих роль абиотических модификаторов комплексов поведенческих реакций, за небольшим исключением, практически не проводилось (Казаков, 1983). Тем не менее, это необходимо для понимания взаимодействия рыб с потоком, в котором ведущее значение принадлежит специфической врожденной реакции на течение – реореакции (Jones, 1963; Павлов, 1970, 1979). Для реореакции остаются неисследованными показатели локомоторной и ориентационной компонент, служащие ключом к раскрытию адаптаций молоди лосося в потоке. Другим существенным аспектом является развитие хозяйственной инфраструктуры вблизи рек на территории Восточной Фенноскандии, что приводит к деградации среды воспроизводства лосося, и, в конечном итоге, к исчезновению отдельных популяций. Поэтому актуально сохранение воспроизводства естественных популяций путем разработки современных методов охраны и эксплуатации запасов лосося, а также технологий искусственного поддержания численности или воссоздания популяций. Решение этих вопросов также не представляется возможным без знания закономерностей и механизмов формирования поведения и распределения молоди лосося в реках.

Цель: оценить экологические условия воспроизводства атлантического лосося в реках Восточной Фенноскандии и выявить закономерности формирования поведения и распределения его молоди.

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

1. Исследовать локомоторную и ориентационную компоненты реореакции молоди лосося, а также роль этой реакции в формировании пространственной и сезонной динамики ее распределения, в проявлении территориального, кочевого и миграционного поведения;

2. Изучить закономерности становления и функционирования в раннем онтогенезе молоди лосося территориального поведения, а также связанной с ним пищевой, оборонительной, исследовательской и социальной активности. Выявить условия возникновения кочевых перемещений молоди;

3. Исследовать характеристики катадромной миграции смолтов и факторы, определяющие ее запуск и регуляцию в реках Восточной Фенноскандии;

4. Выявить комплекс абиотических факторов, определяющий условия и эффективность нереста производителей лосося, первичное расселение личинок, поведение и закономерности распределения молоди;

5. Осуществить инвентаризацию и систематизацию рек Восточной Фенноскандии как среды воспроизводства атлантического лосося и определить их важнейшие эколого-гидрологические характеристики для развития его молоди;

6. Разработать новые подходы к воссозданию стад лосося с учетом исследованных экологических и поведенческих основ его воспроизводства в реках Восточной Финноскандии.

Научная новизна.

На основе оригинальных экспериментальных данных по динамике локомоторных и ориентационных компонент реореакции впервые установлена связь этой реакции со сложными формами территориального, кочевого и миграционного поведения, проявляющимися в онтогенезе молоди лосося при различном сочетании пищевой, оборонительной, исследовательской и социальной активности.

Впервые для отдельных этапов развития выделено и количественно охарактеризовано территориальное и кочевое поведение молоди лосося. Выявлены причинно-следственные связи формирования мозаичного распределения и территориального поведения в сезонно изменяющихся гидрологических условиях подвижной среды обитания. В деталях прослежена кардинальная смена поведения в переходные периоды развития (личинки-пестрятки, пестрятки-смолты).

Установлены закономерности сезонной и суточной миграции смолтов в реках Восточной Финноскандии и влияющие на нее физические факторы. Показано, что в северных широтах (62-69°) основным регулятором процесса является температура воды. Это отличает миграции на севере от миграций смолтов в более южных широтах, где действует целый комплекс факторов – уровень воды, освещенность, фазы луны и др. Прослежены условия возникновения группового и стайного поведения смолтов, определены факторы, контролирующие продолжительность и скорость миграции одиночных особей и стай.

Впервые на современном уровне проведена достаточно полная инвентаризация и систематизация рек Карелии и Кольского п-ова как среды воспроизводства и обитания молоди атлантического лосося. Выделены экологическая и гидрологическая составляющие, существенные для воспроизводства лосося и дана оценка современного состояния запасов этих рыб в реках Восточной Финноскандии. Установлены типы нерестово-выростных участков (*НВУ*) на основе сравнения эколого-гидрологических характеристик рек и различных биотопов.

Разработана технология воссоздания стад лосося в реках, где были утрачены естественные популяции; предложена схема, сочетающая выпуск в реку заводской молоди и использование в русле искусственных гнезд-инкубаторов икры. На основе полученных данных и практического опыта сформулирован новый методологический подход к рекультивации нарушенных нерестово-выростных участков.

Основные положения, выносимые на защиту.

В раннем онтогенезе лосося происходит закономерная смена комплексов поведенческих реакций: территориального, кочевого и миграци-

онного. В основе этих комплексов лежит различное сочетание пищевой, оборонительной, исследовательской и социальной активности.

В последовательной реализации комплексов поведенческих реакций в потоке воды ведущая роль принадлежит реореакции. Изменчивость локomotorной и ориентационной компонент реореакции связана с периодами развития молоди лосося и температурой воды, она определяет как особенности поведения, так и сезонные закономерности пространственного распределения рыб.

Проявление основных комплексов поведенческих реакций молоди лосося разных возрастных групп связано с территориальным обитанием, имеющим специфику в летний и зимний периоды, а также со случайными и обязательными кочевками, завершенной и не завершенной миграцией.

Возрастная и сезонная смена комплексов поведенческих реакций молоди лосося модифицируется под влиянием абиотических условий, основными из которых являются температура, скорость течения, глубина водотока и фракционный состав грунтов.

Наиболее значительные изменения в поведении происходят при трансформации личинок в пестряток и пестряток в смолтов. На северных широтах (62-69°) изменение территориального комплекса поведенческих реакций пестряток в миграционный у смолтов инициируется переключением температуры в диапазоне 11-12°C.

Практическая значимость. Разработаны и апробированы методы бонитировки, с помощью которых получены характеристики и созданы современные базы данных нерестовых рек и популяций лосося Восточной Фенноскандии, что позволило наладить мониторинг их состояния. Результаты работы используются при расчетах биотопической емкости *НВУ* различных типов рек, оптимизации схем выпуска заводской молоди лосося, а также для конструирования искусственных гнезд-инкубаторов эмбрионов. Аналитическая составляющая работы, характеризующая современную ситуацию с воспроизводством лосося, применяется ФГУ «Карелрыбвод» и рыболовецким колхозом с. Варзуга в качестве рекомендательной базы при выработке правил рекреационного рыболовства на реках.

Предложены подходы и методы рекультивации *НВУ* в прошлом лесосплавных рек и апробированы методы воссоздания популяций лосося (реки Умба и Лососинка). Успешно испытаны совместно с ИПЭЭ РАН новые конструкции искусственных инкубационных гнезд, используемых для восстановления численности естественных популяций или воссоздания новых (Патенты: №38532 от 30.03.04 и №46626 от 25.01.05). Спроектированы и построены для исследовательских работ экспериментальные установки: гидродинамическая, оптомоторная, реоградиентная и термоградиентная.

Апробация работы. Результаты исследований докладывались на конференциях и симпозиумах: «III Всесоюзное совещ. по лососевидн. рыбам» (Тольятти, 1988), «Актуаль-

ные проблемы биол. и рац. исп. природных ресурсов Карелии» (Пет-ск, 1989), «Проблемы изуч., рац. исп. и охраны природных ресурсов Белого моря» (Архангельск, 1990), «Проблемы охраны окруж. среды Севера» (Мурманск, 1990), «Актуальные проблемы биол. и рац. природопользования» (Пет-ск, 1990), «Биол. ресурсы водоемов басс. Балтийского моря» (Пет-ск, 1991), «Биол. исслед. растит. и животных систем» (Пет-ск, 1992), «Контроль сост. и регуляция функц. биосистем на разн. уровнях организации» (Пет-ск, 1993), «Проблемы изуч. и рац. исп. природных ресурсов Белого моря» (СПб, 1995), «2-nd International Lake Ladoga Symposium» (Finland, 1996), «5-nd International Workshop on Salmonid smoltification» (Finland, 1996), «Математика, компьютер, образование» (Дубна, 1997, 1998, 2004, 2006), «Всеросс. ихтиол. конгр.» (Астрахань, 1997), «Возраст. экологич. физиол. рыб» (Борок, 1998), «Биол. основы изуч., осв. и охраны животн. и растит. мира, почв. покрова Вост. Фенноскандии» (Пет-ск, 1999), «Сохран. биол. разнообр. Фенноскандии» (Пет-ск, 2000), «Атлантич. лосось: биол., охрана, воспр.о» (Пет-ск, 2000), «Биоразнообразие Европейского Севера» (Пет-ск, 2001) «OECD Expert Workshop on the Biology of the Atlantic Salmon» (Москва, 2004), «Поведение рыб» (Борок, 2005); на рабочих совещаниях российско-финляндских групп по исслед. биогеографии лосося (Oulu, 2000; Helsinki, 2001; Enokoski, 2002; Helsinki, 2003; Helsinki, 2004; Пет-ск, 2004), а также неоднократно на Ученых советах Института биологии КарНЦ РАН, в лаб. экологии рыб и водных беспозв., на кафедре ихтиологии МГУ.

Личный вклад автора, благодарности. Автором обоснована тема, поставлена цель и определены задачи, разработана исследовательская программа, методы и подходы к ее реализации. Автор руководил полевыми экспедициями 1988-2004 гг., в сотрудничестве с коллегами осуществлял сбор и обработку всех полученных материалов, что отражено в опубликованных работах.

Автор глубоко благодарен за участие в сборе материала и помощь в математической обработке коллегам к.б.н. А.Г. Потуткину и д.б.н. М.И. Сысоевой. Особую признательность выражает научному консультанту академику РАН Д.С. Павлову.

Публикации. По материалам диссертации опубликованы 77 работ, в том числе 4 монографии, 34 статьи, 2 препринта доклада, обзор методик и практические рекомендации в виде брошюр, а также получены 2 патента.

Структура. Работа состоит из введения, 6 глав, выводов и списка литературы, включающего 372 наименования (из них 130 на иностранных языках); изложена на 387 страницах, содержит 94 рисунков и 23 таблиц; выполнялась в соответствии с госзаданиями и НИР Института биологии КарНЦ РАН (№ г.р. 01.85.0078089, 0190.0063686, 01.200002537).

Глава 1. Объекты, методы исследований и объем материала

Сбор материалов выполнен в период с 1988 по 2004 гг. на реках Карелии и Кольского п-ова (бас. Белого и Баренцева морей, озер Онежского, Ладожского, Куйто и Сегозеро). Численность нерестовых стад определяли на основе данных рыбоучетных заграждений, статистики уловов, оценки продукции популяций по смолту (Power, 1973), для этого использовали опубликованные данные (Казаков, 1983; Кузьмин, 1984; Зубченко и др., 1991, 2003; Калюжин, 2003; и мн. др.), опросные и архивные материалы. Оценку качества НВУ и плотностей распределения молоди проводили по собственным материалам. Гидрологические характеристики рек получены из данных литературы (Каталог рек..., 1962; Берсонов, 1962;

Ресурсы..., 1972; и др.) и картографического материала. Натурные наблюдения и экспериментальные работы осуществляли на модельных реках Лижма, Шуя (Онежское оз.), Варзуга, Индера (Белое море), Варзина (Баренцево море) (табл. 1).

Таблица 1. Характеристика материала (1988-2005 гг.)

Задача	Содержание и объем работы
1.	Кол-во экспериментов: локомоторная компонента (3 показателя) – 1350, ориентационная компонента (4 показателя) – 1900, реораспределение (4 показателя) – 120, термораспределение (3 показателя) – 360.
2.	Обследовано и обловлено >2000 биотопов (~850000 м ²). Подводн. наблюдения на НВУ: 266 ч. Исследовано микростаций: 241. Пищевое поведение: наблюденно 90 рыб. Биоанализ >2500 экз. разных видов рыб.
3.	Катадромная миграция: 9 лет наблюдений в 4 рсках, 292 дня, подводные наблюдения – 250 ч, отслежено смолтов – 18600 экз., морфометрия смолтов – 739 экз.
4.	Обследовано по 12 показателям: 612 нерестовых биотопов, картировано 46 рельефов НВУ и 344 нерестовых бугра. Проведено 85 ч подводных наблюдений.
5.	Бонитировка рек (кол-во) – всего 142: в т.ч. в бассейне Ладожского оз. – 28, Онежского оз. – 58, Карельского беломорья – 25, Кольского беломорья – 23, Баренцево моря – 8.
6.	Обследовано >400 м ² рекультивированных порогов, испытано 92 нерестовых гнезда, выпущено 12000 экз. молоди, проведено 28 ч подводн. наблюдений.

Объекты исследования: молодь атлантического лосося *Salmo salar* возрастом 0+ – 4+ (личинки, пестрятки, смолты); сопутствующие виды – кумжа *Salmo trutta*, 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*, пескарь *Gobio gobio*, ерш обыкновенный *Gymnocephalus cernuus*, налим *Lota lota*, щука обыкновенная *Esox lucius*, минога речная *Lampetra fluviatilis*, камбала речная *Platichthys flesus* и горбуша *Oncorhynchus gorbuscha*.

Бонитировка рек осуществлялась на лодках от истока до устья, комбинированно с пешим, автомобильным и вертолетным обследованием. Измерялись параметры НВУ: протяженность, ширина, площади, уклоны дна, скорости течения, глубины. Оценивался фракционный состав грунтов. Отмечались: степень заиления и зарастания, засоренность, наличие гидросооружений, последствия лесосплава. Объекты и характеристики НВУ наносились на контуры русел (Обзор методов..., 2000). В каждой из рек в период летней межени замерялась рН.

Картирование рельефов проводилось при помощи разметки дна НВУ продольными и поперечными реперами на квадраты. В углах квадратов

измерялись: глубины, скорости течения и оценивались фракции грунтов. Затем строились трехмерные изображения рельефа, на которых отмечалось распределение рыб, результаты наблюдений и измерений скоростей течения и глубин.

Надводные и подводные наблюдения осуществлялись при помощи переносной вышки, легководолазного комплекта, видео камеры Sony DCR 940 в подводном боксе. Регистрировалось поведение и расселение рыб (позы, ориентация, броски, двигательная активность и т.д.).

Электролов применялся для сбора рыб с площадей биотопов 30-200 м². Известно, что при трехразовом облове изымается ~97% рыб (Zirpin, 1956; Клыпучо и др., 1987). При этом оценивалась численность, распределение по площади НВУ, видовой и возрастной состав рыб.

Мечение рыб проводилось для отслеживания миграций при помощи акриловой краски или стандартных подвесных меток.

Миграция смолтов исследовалась мережами, устанавливаемыми на глубине 0,3-0,7 м. Измерения температуры, освещенности, уровня воды и осмотр мережи выполнялись через 2 ч круглосуточно (Веселов и др., 1998).

Реореакция. Локомоторная и ориентационная компоненты реореакции рыб измерялись в гидродинамическом лотке и оптомоторной установке (Veselov et al., 1998) (рис. 1,А,Б). Емкости с рыбой термостатировались 3-е сут. до температур 2, 6, 10, 14, 18 и 24°C. Затем рыба по одной помещалась в камеры приборов с одной из указанных температур. Опыты ставились с 2-х – 3-х кратной повторностью после 3-х мин. акклимации. Использовалось 25-30 экз. рыб каждой возрастной группы. В гидродинамическом лотке поток воды в течение 60 с ускорялся от 0 до 1,8 м/с. Регистрировались: $V_{пор.}$ – (пороговая) начало ориентации на поток; $V_{акт.}$ – (активная) включение компенсаторной двигательной реакции для удержания в потоке; $V_{крит.}$ – (критическая) снос потоком. В оптомоторной установке скорость ориентиров изменялась от 0 до 1,5 м/с. Отмечалась скорость вращения ориентиров: $O_{пор.}$ – (пороговая) возникновение двигательной реакции (нистагм глаз, поворот плавников, ориентация на поток; $O_{ч.с.}$ – четкое следование за ориентирами при контакте с дном; $O_{вспл.}$ – всплытие со дна и ровное движение за ориентирами; $O_{крит.}$ – (критическая) остановка. По регрессионным уравнениям зависимости компонентов реореакции от длины рыб и температуры воды рассчитывались диапазоны минимумов и максимумов показателей.

Реопреференция. В установленном в реке реоградиентном лотке (7,0•0,2•0,15 м) скорость потока регулировалась через сбросные окна и систему задвижек на боковых стенках сочлененных секций. Грунт 6-ти различных фракций поочередно размещался внутри лотка. Исследовалось по 25-30 экз. молоди лосося возрастом 1+ и 2+ (рис. 1,В). С интервалом 30 мин. в течение 2-х суток регистрировались скорости течения, границы пятен распределения рыб на грунте и описывалось их поведение.

Термопреференция. В лотке с габаритами $6 \times 0,2 \times 0,2$ м, разделенном на 10 сообщающихся камер, изучались избираемые и избегаемые температуры. Градиент температур с шагом $0,2-0,5^\circ\text{C}$ на длину рыб достигался охлаждением и нагревом воды в концевых камерах. Пестряток 1+ и 2+ по 10 экз. помещали в гомо- или гетеротермную среду, предварительно 3-е суток акклимируя к температурам 2, 6, 10, 14, 18, 24 $^\circ\text{C}$ (рис. 1,Г).

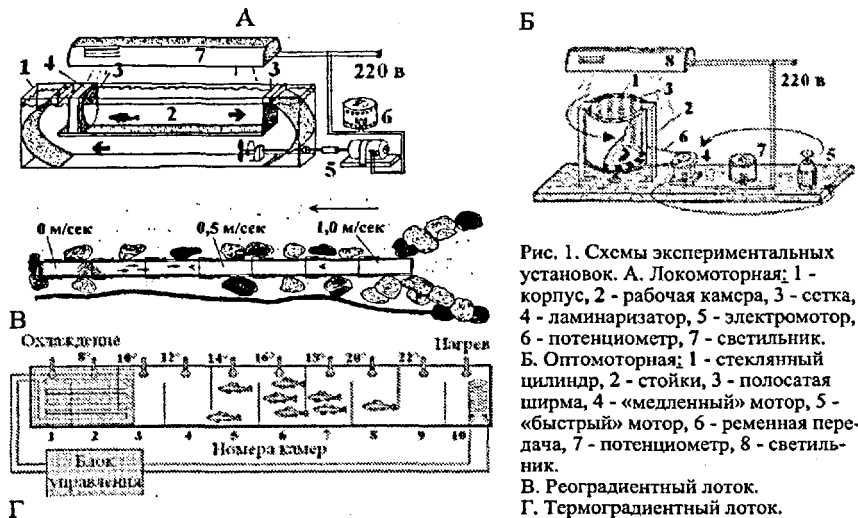


Рис. 1. Схемы экспериментальных установок. А. Локомоторная; 1 - корпус, 2 - рабочая камера, 3 - сетка, 4 - ламинаризатор, 5 - электромотор, 6 - потенциометр, 7 - светильник. Б. Оптомоторная; 1 - стеклянный цилиндр, 2 - стойки, 3 - полосатая ширма, 4 - «медленный» мотор, 5 - «быстрый» мотор, 6 - ременная передача, 7 - потенциометр, 8 - светильник. В. Реогradientный лоток. Г. Термогradientный лоток.

Обработка полученных данных проведена методами многомерного статистического анализа: дисперсионным, регрессионным, факторным (Харин, 1992) и методом временных рядов (Кендалл, Стюарт, 1976) с использованием пакета программ Statgraphics.

Глава 2. Условия воспроизводства атлантического лосося в реках Восточной Финноскандии (Карелия и Кольский п-ов)

Лососевые реки Восточной Финноскандии расположены на Балтийском кристаллическом щите. Учитывая их общее геологическое прошлое, а также условия формирования четвертичных отложений в последникового периода (10-11 т.л.н.), определившие аллювиальный сток, их можно территориально объединить и рассматривать как сходные гидросистемы. Первые обобщения по распространению лосося в районе Восточной Финноскандии были сделаны еще в XIX веке (Озерецковский, 1812; Данилевский, 1862, 1875; Кесслер, 1864, 1868; Смит, 1882, 1886; и др.). Затем в первой половине XX века наиболее крупный вклад в исследование лосося внесли академик Л.С. Берг (1916, 1923, 1932, 1935, 1948),

известные ихтиологи В.Р. Аллеев (1913, 1928) и В.К. Солдатов (1920). Тогда же с 30-х годов начались систематические исследования биологии лосося в морской и речной периоды жизни (Бессонов, Правдин, 1935; Новиков, 1936; 1947; 1956; и мн. др.).

Тем не менее, до настоящего времени оставались открытыми ряд вопросов. Каковы запасы лосося, и какие различия существуют между реками, которые влияют на их продуктивность? Какие встречаются типы *НВУ*, оцениваемые по гидрологическим показателям в речных или озеро-речных системах? Насколько разнообразна сопутствующая ихтиофауна и как это отражается на распределении и поведении молоди лосося? Всего несколько работ было посвящено гидрологическим особенностям рек как среды обитания лосося и влиянию этих показателей на состояние воспроизводства популяций (Мельникова, 1979; Казаков, 1983; Кузьмин, 1984; Зубченко и др., 1991). В связи с этим, в задачу настоящего раздела входила современная инвентаризация нерестовых рек, систематизация и характеристика их как среды воспроизводства вида, а также выявление связи гидрологических показателей с численностью производителей лосося, плотностями распределения молоди и видовым разнообразием сопутствующей ихтиофауны.

Характеристики рек. Из литературы известно, что реки Восточной Финноскандии относятся к молодым образованиям, имеющим близко расположенные истоки соседних рек, нечеткие водоразделы и слабо врезаные долины. Они характеризуется ступенчатым профилем: пороги чередуются с плесами, озеровидными расширениями или озерами (Берсонов, 1960; Ресурсы поверхностных вод..., 1972), уклон увеличивается от верховьев к устью (Григорьев, 1933). Сложившаяся порожистая структура русла определяется подстилающими твердокристаллическими породами, слабо прикрытыми четвертичными отложениями (Биске, 1959; Грицевская, 1965; Сыстра, 2000). В местах наибольшего уклона располагаются *НВУ* лосося, кумжи, хариуса, голяна (Смирнов, 1971, 1979; Шустов, 1983, 1995; Казаков и др., 1992; Веселов, 1997). Нерестовые реки, как правило, имеют развитую гидрологическую сеть, включающую притоки I-IV порядков.

Нами установлено, что из 142 рек исследуемого региона лосось в настоящее время нерестится в 119 реках: в 43 Баренцева моря, 52 Белого моря, 10 ладожских и 9 онежских реках, в трех притоках озер Куйто и по одному в системе озер Каменное-Нюк и Сегозера. (рис. 2 А,Б,В,Г).

Классификация рек. Базовые гидрологические характеристики рек региона были определены в период интенсивного гидростроительства в 30-70-х годах XX века (Григорьев, 1933; Берсонов, 1960; Каталог рек..., 1962; и др.). К ним относятся: протяженность рек, уклоны, продольные профили, озерность, расходы воды, площади водосборов и др. С.В. Григорьев (1933), используя 2 показателя, классифицировал крупные реки Карелии по положению озер и выделил 3 типа. Однако реки

характеризуются и другими гидрологическими показателями, имеющими значение для воспроизводства лосося. В связи с этим в существующую классификацию нами был введен показатель «разветвленность» (Федоров, 1960), что позволило среди рек различной протяженности и гидрологии выделить 7 основных типов (рис. 3).



Рис. 2. Лососевые реки бассейнов:
 А. Баренцева и Белого морей на Кольском п-ве (79 рек);
 Б. Белого моря в Карелии (21 река);
 В. Ладожского озера (10 рек);
 Г. Онежского озера (9 рек).

По 7 гидрологическим показателям рек (длина, км; средний расход воды, m^3/c ; площадь водосбора, $км^2$; уклон, m ; относительное падение, $m/км$ суммарной длины НВУ; модуль стока, $л\cdot c/км^2$, озерность, %), была получена многопараметрическая система, исследование которой стало возможным с использованием методов многомерной статистики. На основе факторного анализа (Харин, 1992) нами проведена систематизация 104-х рек по этим показателям, которые объединились в два обобщенных фактора (рис. 4). В факторе 1 (дисперсия 41,3%) основные величины нагрузок пришлись на длину рек, площади водосборов и средние расходы воды. В факторе 2 (дисперсия 24,8%) нагрузки распределились между уклоном рек и модулем стока. Анализ расположения рек в пространстве обобщенных факторов (1 и 2) позволил выделить 4 основных группы: I – протяженные полуравнинные, II – средние полуравнинные, III – озерно-речные, полугорные, IV – озерно-речные, горные.

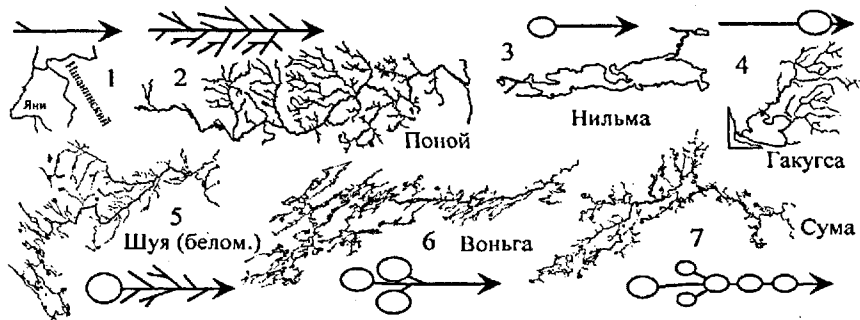


Рис. 3. Основные типы речных систем: 1. Малые неразветвленные или с 1-2 притоками без озер; 2. Средние и крупные сильно разветвленные, озерность менее 3%; 3. Неразветвленный сток крупного озера; 4. Крупное озеро в устье; 5. Разветвленный сток крупной группы озер; 6. Разветвленный сток группы озер; 7. Разветвленный сток каскада озер.

К I группе относятся крупные реки, тяготеющие к равнинному типу (2, реке 6, рис. 3), характеризующиеся высокими величинами показателей «длина», «расход воды», «площадь водосбора» и располагающиеся в области высоких значений фактора 1. Промежуточное положение занимают реки II группы – они менее полноводны, однако протекают по поверхности водосбора с холмистым ландшафтом (тип 5,7, реке 6). Многочисленные средние и малые реки III группы сосредоточились в центре факторного пространства, где наиболее значимы показатели «озерность» и «относительное падение». К ним принадлежат ладожские, онежские и большинство беломорских рек (тип 6,7, реке 5). Особое положение занимают средние и малые баренцевоморские реки, которые выделились в отдельную IV группу (тип 3,5,6,1), связанную с областью высоких значе-

ний обобщенного фактора 2 и наибольшими нагрузками на показатели «уклон» и «модуль стока».

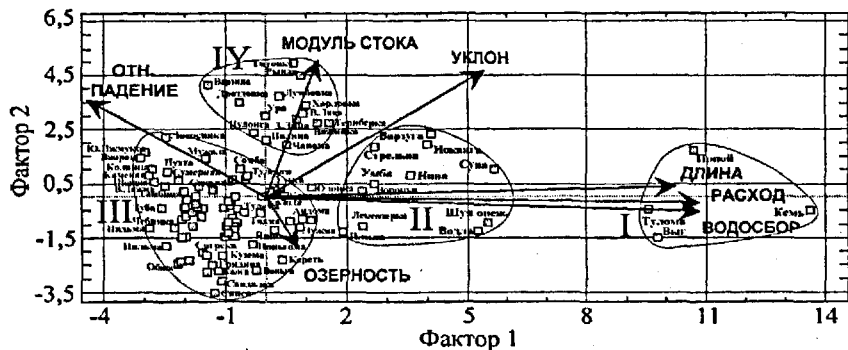


Рис. 4. Распределение групп нерестовых рек (I–IV) в пространстве обобщенных факторов «1» и «2» (стрелками обозначены направление и сила действия факторов).

Анализ данных по распределению *НВУ* в руслах рек и сроков нерестового хода лосося показал, что для рек I и II групп характерен осенний, весенний и летний тип нерестовых миграций, что согласуется с протяженностью рек и разной удаленностью нерестилиц от устья. В более коротких и насыщенных озерами реках III группы наблюдается преимущественно весенне-летний ход, а в IV-ой группе – только весенний. Оценивая распределение молоди лосося, отметим, что наибольшая плотность зарегистрирована в баренцевоморских реках IV группы, отличающихся значительными уклонами и связанными с ними большими площадями *НВУ* (35–75% длины водотока) высокого качества. В реках I и II групп площади *НВУ* меньше (15–45%), их гидрологические характеристики менее пригодны для молоди, и, поэтому, ниже плотности ее распределения. Кроме того, для этих групп рек характерен нестабильный уровневый режим (тип 2) и, как следствие, частое обсыхание *НВУ*. В реках III группы *НВУ* занимают 10–30% длины водотока, имеют высокое качество и, за счет озер, сглаженный уровневый режим. Если в крупных реках II группы *НВУ* расположены в притоках и главном русле, то в реках I группы – в основном в притоках. Реки, относящиеся к III и IV группам, несущественно различаются по протяженности, но значительно по уклону: чем меньше нагрузка на фактор «1», тем больше озерность речной системы (тип 6 и 7). В этих реках, как правило, *НВУ* находятся в главном русле.

Анализ продольного профиля рек показал, что для нереста лососем используются преимущественно участки, на которые приходятся последние перед устьем 50–60 м падения, за исключением протяженных рек

(рис. 5). У баренцевоморских рек этот показатель составляет 150 м, соответственно площади *НВУ* в этих реках достигают наибольших размеров по отношению к общей длине водотока.

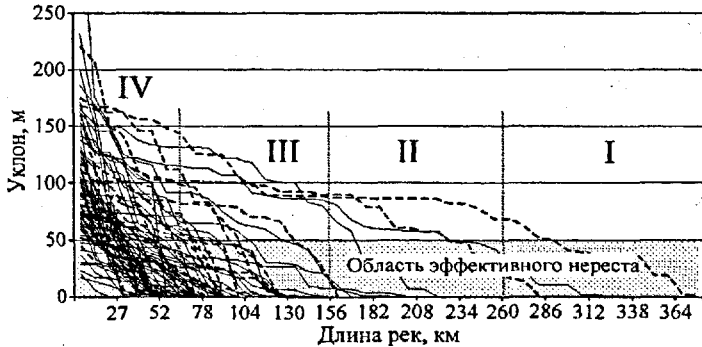


Рис. 5. Продольные профили и группы лососевых рек Восточной Фенноскандии.

Нерестово-выростные участки. Выполненные нами бонитировочные работы на реках показывают, что количество *НВУ* и их качественные характеристики в притоках или в главном русле определяются макро-рельефом бассейна водосбора, микрорельефом конкретных порогов, уклонами, т.е. факторами, вместе формирующими аллювиальные наносы грунтов, скорости течения и глубины. По условиям гидрологии были выделены группы *НВУ* разной продуктивности, имеющие сходство по скоростям течения, уклонам, рельефам дна, составу грунта, площадям и др. показателям. *Типичные пороги*, характерны для IV и в меньшей степени для III группы рек (тип 6,5,7, реже 3). Они имеют значительные уклоны русла, выраженный рельеф, галечно-валунный грунт с отдельными глыбами. Их протяженность от 0,3 до 3-8 км, глубины 0,3-1,2 м, поверхностные скорости течения 1,0-2,5 м/с. Нерестовые площадки на них занимают не более 5-12% порога. Распределение молоди лосося в основном прибрежное, мозаично-агрегированное. На поворотах рек численность рыб по внутреннему радиусу выше. Такие пороги заселены молодью на 40-60% площади, при плотности 80-230 экз./100 м². *Мелководные пороги*, типичны для рек I и II групп (тип 2), имеют протяженность 150-300 м, глубины 0,2-0,9 м, скорости 0,8-1,3 м/с, сглаженный рельеф и галечно-валунное дно. Они обладают обширными нерестовыми площадями (30-85%) и могут заканчиваться типичными порогами. Группы пестряток распределяются агрегированно и относительно равномерно, плотность 20-70 экз./100 м². *Перекааты*, чаще встречаются в реках I и II групп, расположены на мелководных плато с гребнями и местными перепадками глубин от 0,2 до 0,8 м, при скоростях 0,4-1,0 м/с. Отличаются мелкими фракциями грунта. Нерест возможен на 60-90% площади. Молодь засе-

ляет 20-30%, чаще 5-10% площади. Обычно пестрятки концентрируются на гребнях (20-85 экз./100 м²). *Малые притоки (ручьи)*: встречаются во всех группах рек, они расширяют территорию обитания молоди лосося. Характеризуются весенним заселением всеми возрастными молоди с других *НВУ* и осенней кочевкой их обратно в главное русло. Гидрология ручьев часто соответствует лучшим показателям *НВУ* (если они впадают в пороги), поэтому плотности молоди на них достигают 270 экз./100 м². Однако протяженность заселяемых участков не превышает 200-300 м от устья. Нерест производителей в ручьях возможен только в устье. *Отмелевые косы* (I, II группы) и *протоки* (III, VI группы), как правило, заселяются молодь лосося с других участков в весенний период, распределяясь крайне неравномерно. Нерест производителей возможен на подъеме рельефа. С падением уровня воды к середине лета молодь перекечивает на другие *НВУ* в главное русло.

Важнейшей характеристикой качества *НВУ* является тип грунта. От этого зависит успешность нереста, условия развития эмбрионов, выживаемость личинок, расселение молоди и достаточное количество укрытий для нее. Твердокристаллические породы способствуют накоплению на порогах подвижного аллювия или грунта четырех типов: *песчано-галечно-валунного, галечно-валунного, галечно-валунного, валунного*. В работе приводятся их гранулометрические характеристики, описание значения для лосося. На основе этого предлагается классификация типов грунтов для рек Восточной Финноскандии, отличная от ранее используемой дальневосточной (Кленова, 1931). Отметим, что галечный и галечно-валунный грунты более пригодны для нереста, а валунный для обитания молоди старших возрастных групп. Общая закономерность – реки IV и III групп с большим уклоном, а также некоторые притоки рек I и II групп с такими уклонами, располагают значительными площадями крупных галечных и валунных фракций руслового грунта.

На примере р. Варзуга нами была выявлена тенденция смены ведущих факторов, обеспечивающих выбор мест нереста производителями. В годы со средним и выше среднего уровня воды (1988, 1989) лосось избирал скорости течения и грунт, а в годы с низким уровнем ориентировался на скорость течения и глубину (1990, 1999), поэтому нерест часто происходил на менее пригодных фракциях грунта (рис. 6).

Установлено, что *НВУ* располагаются мозаично перед гребнями порогов на напорном слое грунта. Максимальные плотности распределения могут составлять 2-3 бугра на 100 м² нерестовой площади, которая занимает всего 10-20% от площади порога. Стабильность мест нереста зависит от постоянства рельефа и типа речной сети. Например для р. Варзуга (озерность 3%) типичны условия: глубина 0,5 м (0,19-1,10), скорость 0,6-1,5 м/с; грунт содержит 3-5% песка, 73% гальки, до 20-30 шт./м² валуна (5-15 см) и 2-3 шт./м² крупного валуна (10-25 см). Из года в год наблюдается некоторая вариация размеров и форм нерестовых площадей.

В р. Лижма (озерность 11%) глубина закладки бугров возрастает до 0,7-1,5 м, скорость снижается до 0,6-1,3 м/с, состав грунта сходный. В этой реке бугры появляются на одних и тех же площадках.

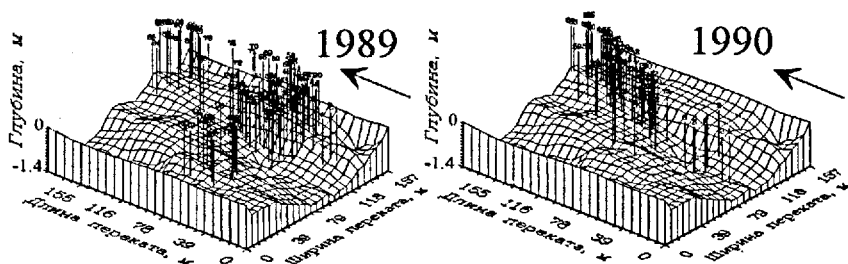
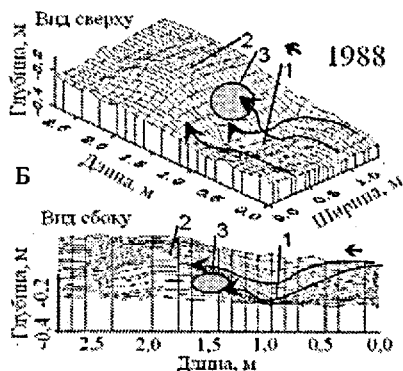


Рис. 6. Распределения нерестовых бугров в рельефе переката Киветем (р. Варзуга, площадь 2 га) в годы с высоким (1989) и низким уровнем воды (1990). Обозначения: вертикальный шток и цифра на нем – место бугра и его номер, ← – направление течения.

От формы нерестового бугра зависит его проточность и выживаемость эмбрионов. В реках III группы с высокой озерностью (тип 5, 6 и 7) преобладают правильные формы бугров (рис. 7А, 1-3), и выживаемость достигает до 90% от отложенной в гнездо икры.



Рис. 7. А. Обобщенные формы нерестовых бугров: светлое тело – яма, темное – бугор, черная точка – место наибольшей глубины ямы или высоты бугра. Б. Рельеф нерестового бугра после нереста лосося. Обозначения: 1 – яма, 2 – бугор, 3 – нерестовое гнездо, ← – направление течения



В реках I и II групп с низкой озерностью (тип 2) бугры чаще неправильной формы (рис. 7А, 4-9), с нарушенной проточностью. Это связано с возможными резкими изменениями уровня воды даже в период нереста, поэтому выживаемость эмбрионов в них колеблется от 40 до 90%. Разные формы бугров (площадь 1,04 м² (0,18-2,26), высота 9-23 см) имеют одну или несколько ям, которые повышают проточность бугра. Сами

гнезда закладываются в подъеме бугра на 9-12 см ниже поверхности грунта (рис. 7Б).

Ихтиофауна. Установлено, что в реках I и II группы встречается 26 видов рыб, принадлежащих к 13 семействам, а на *НВУ* лосося всего 8-12. В реках III группы обитает до 24-х видов (12 семейств), однако на *НВУ* лосося встречается 8-18 видов. Это озеро-речные системы (тип 7,6, реке 5), в которых обитает молодь рыб-лимнофилов (ерш, плотва и др.). В реках IV группы обитает около 14 видов. Из них только 4 на участках нагула молоди лосося, где ее численность составляет 85-95% по отношению к другим видам рыб (табл. 2).

Таблица 2. Соотношение численности молоди лосося и других видов рыб на *НВУ* по группам рек

Группы рек	Виды рыб, %							Всего, %
	Лосось	Кумжа	Подкаменщик	Усатый голец	Гольян	Трехглазая колюшка	Другие	
I-II	19	1	49	9	7	5	10	100
III	40	3	8	0	37	10	2	100
IV	84	9	0	0	6	0	1	100

Несмотря на высокую озерность этой группы рек, видовой состав рыб в них резко обеднен на тундровых, безлесных участках, в отличие от таежных рек I-III групп. Очевидно, что видовое разнообразие рыб на порогах и перекатах определяется степенью сложности гидрографической системы, насыщенностью ее озерами. Наиболее упрощенный видовой состав (2-3 вида) имеют малые слабоветвленные реки (тип 1, 3), длиной 8-15 км, шириной 4-12 м. На порогах и перекатах большинства озеро-речных систем встречается 5-7, в некоторых – до 18 видов рыб.

На основе анализа данных литературы и собственных расчетов показано, что в большинстве крупных рек (составляющих 5% от 119 рек) численность репродуктивной части популяций лосося состоит из 5000 и более особей, в некоторой части крупных и средних рек – 500-1000 экз. (20%), а в большинстве средних и малых рек – 100-400 экз. (75%). Рекордная численность производителей на протяжении последних 50 лет отмечалась в р. Варзуга (75-135 тыс. особей, тип 2), наименьшая в малых реках – Нильма (тип 3), Войница, Уница (20-50 особей, тип 1). Наибольшими запасами лосося обладают беломорские реки (Варзуга, Поной, Умба; тип 2 и 7), принадлежащие к I и II группам. Причем это связано с большими суммарными площадями *НВУ*, а не с их качеством. Запасы в других группах рек значительно ниже. По данным наших исследований, показатель плотности распределения молоди связан как с запасами рыб, так и с гидрологическими особенностями рек (табл. 3). Наивысшие плот-

ности отмечены в реках III и IV групп рек, к которым относятся: ладожская Сюскуан (280 экз./100 м², некоторые участки), баренцевоморская Зап. Лица (140 экз./100 м²) и Ура (120 экз./100 м²), а также онежская Лижма (120 экз./100 м²). За счет этого в малых реках существуют небольшие (100-200 экз.) нерестовые стада лосося. В беломорских реках выявлены более низкие значения плотностей молоди: Пулонга – 63 экз./100 м², Нильма – 37 экз./100 м², Варзуга – 31 экз./100 м². В реках всего региона средняя плотность молоди лосося изменяется в пределах 10-280 экз./100 м².

Таблица 3. Плотности распределения молоди на *НВУ* и суммарная численность производителей лосося в разных группах рек

Показатели	Группы рек		
	I-II	III	IV
Плотность распределения молоди, экз./100 м ²	20±8	28±6	74±5
Численность производителей, экз.	126900	9350	14450

Таким образом, проведенная систематизация позволила классифицировать реки по гидрологическим показателям (табл. 4).

Таблица 4. Основные характеристики систематизированных групп и типов рек

Группы рек	Типы рек	Типы <i>НВУ</i>	Площади <i>НВУ</i> , % от длины реки	Уклон, м	Грунты*	Скорости течения на <i>НВУ</i> , м/с	Кол-во видов рыб на <i>НВУ</i>	Численное соотн. молоди лосося к др. видам рыб, %
I	2, реже 6	Перекаты, мелководные пороги, отмелевые косы, ручьевые	15-30	100-130	ГМ, ГС, ВМ, ВС	0,3-0,9	5-12	30-55
II	2, реже 5 и 7		20-45	120-170				
III	6, 7, реже 5	Типичные пороги, протоки, реже мелководные пороги	10-30	150-190	ГС, ГК, ВС, ВК	0,6-1,3	8-18	15-30
IV	5, 6, реже 3 и 1		35-75	180-280				

* ГМ, ГС, ГК – галька мелкая, средняя, крупная;
ВМ, ВС, ВК – валун мелкий, средний, крупный

Каждая группа и тип рек имеет свои отличительные особенности, которые определяют условия воспроизводства атлантического лосося. Это существенно для последующего анализа причин разнообразия ряда популяционных характеристик вида (количество ходовых групп, время захода на нерест, плотностей распределения молоди, закономерностей миграций и др.) и в целом ихтиофауны. Величина запаса лосося, при отсутствии влияния человека, связана с размером речной сети и наличием значительных площадей *НВУ*. Однако в малых реках небольшие запасы фор-

мируются за счет стабильного гидрорежима, высокого качества *НВУ* и плотностей молоди лосося. Видовое разнообразие рыб на порогах и перекатах связано со сложностью гидрографической системы, насыщенностью ее озерами и плесами. Геологический макрорельеф, выход коренных пород к поверхности и толщина четвертичных отложений определяют характеристики *НВУ*: уклоны, диапазоны глубин и варьирование фракций грунтов, вместе формирующих структурированный поток. Сочетание неподвижной и подвижной компонент среды обитания образует микробиотопы, являющиеся основой пространственного распределения реофильных рыб.

Глава 3. Экспериментальные исследования реореакции молоди лосося в онтогенезе

Развитие молоди лосося и развертывание территориальных, кочевых и миграционных комплексов поведенческих реакций, основанных на различном сочетании пищевой, оборонительной, исследовательской и социальной активности происходит на фоне постоянного воздействия потока. Известно, что основной врожденной поведенческой реакцией рыб, обитающих в потоке, является реореакция, она компенсирует снос рыб против течения и способствует их удержанию в районе обитания (Павлов, 1979). Реореакция состоит из локомоторной и ориентационной (зрительной) компонент. В онтогенезе молоди рыб происходит развитие сенсорных органов и плавательной способности, что сопровождается снижением пороговых и увеличением критических скоростей течения (Протасов, 1968, 1978; Павлов, 1979, 1986). Существенные изменения этих функциональных показателей происходят на первых этапах развития, т.к. интенсивно меняется морфология тела, развиваются локомоторные органы, органы чувств и поведение (Васнецов, 1948; Алеев, 1963). Следовательно, реореакция может служить мерой отношения к потоку и быть ключом к раскрытию адаптивных механизмов, реализуемых в поведении рыб. Однако к настоящему времени таких исследований на молоди атлантического лосося не проводилось, поэтому наша задача заключалась в изучении реореакции, как механизма формирования пространственной и сезонной динамики распределения и поведения молоди этого вида в онтогенезе.

Локомоторная компонента реореакции. Была исследована изменчивость показателей локомоторной компоненты в зависимости от линейных размеров рыб (рис. 8А). У личинок ($L=2,3-2,6$ см) $V_{пор.}$ (чувствительность к потоку) имела высокий порог. У мальков происходило достоверное снижение показателя (увеличение чувствительности) и длительная стабилизация, соответствующая росту пестряток от 4 до 8-10 см (1+, 2+). Смолтификация молоди ($L=10-12$ см, 2+ и 3+) сопровождалась резким повышением $V_{пор.}$ до максимальных значений. Показатель $V_{акт.}$ имел наименьшие значения у личинок и сеголеток ($L=2,3-4,5$ см), что означало раннее включение локомоции при действии потока. У старших пестряток ($L=6,5-10$ см) происходил

достоверный рост этого показателя до максимальных значений (позднее включение локомоции). Трансформация пестряток в смолтов вновь приводила к резкому снижению $V_{акт.}$ Значения критических скоростей течения $V_{крит.}$ имели почти линейный рост от личинок к крупным пестряткам ($L=10$ см) с последующим снижением у смолтов.

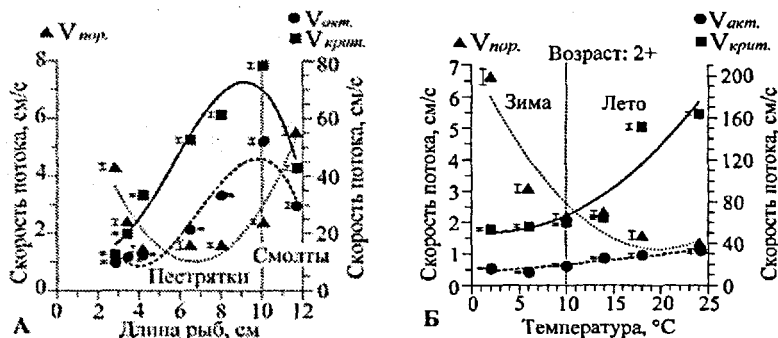


Рис. 8. Изменение показателей локомоторной компоненты реореакции в зависимости от длины молоди атлантического лосося (А) и температуры воды (Б).

Показатели локомоторной компоненты динамично изменялись у пестряток (1+, 2+) при переходе от зимних к летним температурам и наоборот (рис. 8Б). Показатель $V_{пор.}$ не зависимо от возраста был максимально высок зимой. При подъеме температуры происходило его достоверное снижение, особенно на отрезке 2-10°C. С повышением температуры значения $V_{акт.}$ и $V_{крит.}$ плавно возрастали, достигая при 24°C максимума.

Ориентационная компонента реореакции. Ее показатели зависели от длины молоди лосося (рис. 9А). $O_{пор.}$ пороговая реакция на вращение ориентиров снижалась при переключении личинок на экзогенное питание и у мальков (0+) принимала минимальные значения (лучшая чувствительность к смещению ориентиров). С ростом рыб значения показателя повышались и после смолтификации достигали максимума. $O_{ч.с.}$ четкого следования за ориентирами по дну плавно снижался от личинок к малькам (0+) и затем с ростом пестряток, медленно возрастал до максимума. Смолтификация приводила к повторному снижению $O_{ч.с.}$ С ростом пестряток $O_{вспл.}$ (всплытие, движение в толще за ориентирами) возрастал, но снижался у смолтов. Выдерживаемые молодью скорости потока определялись показателем $O_{крит.}$ (критическая), который резко возрастал при $L=2,4-3,7$ см, достигая максимума у пестряток 2+, 3+ ($L=9,5-10$ см), а у смолтов ($L=11,4-12$ см) вновь снижался.

Показатели ориентационной компоненты зависели от температуры (рис. 9Б). $O_{пор.}$ для пестряток 1+ и 2+ описывался одинаковыми кривыми. С повышением температуры значения $O_{пор.}$ снижались. В целом, значения

$O_{пор.}$ для 1+ были ниже, чем для 2+. Показатель $O_{ч.с.}$ нестабилен, но с повышением температуры достоверно снижался, что летом соответствовало усиленно четкости оптомоторной реакции. $O_{вспл.}$ у пестряток 1+ и 2+ достигал максимума в диапазоне температур 10-16°C и при 24°C незначительно снижался. $O_{крит.}$ имел минимальные значения для 1+ и 2+ зимой. С повышением температуры показатель $O_{крит.}$ также возрастал и достигал максимума при 24°C.

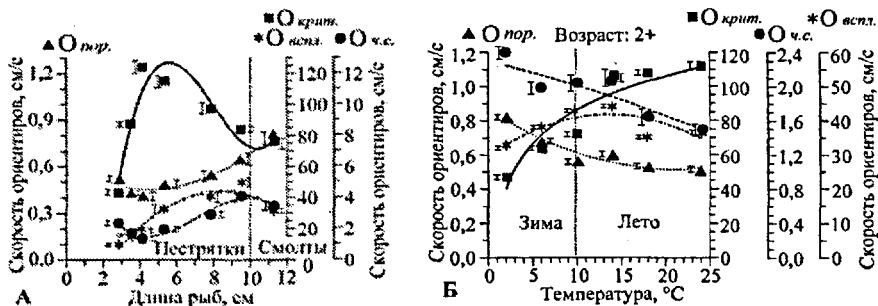


Рис. 9. Изменение показателей ориентационной компоненты реореакции в зависимости от длины (А) молоди атлантического лосося и температуры воды (Б).

Изменение реореакции в онтогенезе молоди лосося. Личинки расселяются в грунте при низких скоростях течения (Веселов, 1996). Это существенно, т.к. их $V_{пор.}$ и $O_{пор.}$ выше (слабее чувствительность к потоку и смещению зрительных ориентиров), чем у сеголеток и годовиков, поэтому личинок течением вымывает с порогов. С их превращением в пестряток происходит смена биотопа: выход из межгалечного пространства на поверхность грунта, где усиливается воздействие потока. На этом фоне развивается чувствительность к потоку и смещению ориентиров: $V_{пор.}$ и $O_{пор.}$ снижаются. Напротив, $V_{крит.}$ и $O_{крит.}$ возрастают, это усиливает активное сопротивление рыб большей скорости течения и способствует мозаичному распределению по порогам.

С ростом рыб ($L=4-8$ см, 1+ и 2+) $V_{пор.}$ уже несущественно изменяется. Однако трансформация пестряток ($L>10$ см) в смолтов вновь повышает $V_{пор.}$ и $O_{пор.}$. Крупным рыбам высокая скорость течения не опасна: локомоция компенсирует снос. Поэтому смолты не реагируют на малейшие смещения зрительных ориентиров, что способствует их свободному перемещению в толще воды. Уровень реореакции смолтов достаточен для стайного, но недостаточен для территориального поведения. Это и определяет во время их ската проявление «смеси» элементов территориального и миграционного поведения.

Показатель $V_{ч.с.}$ почти точно повторяет динамику $V_{крит.}$, только на более низком уровне, как и $O_{вспл.}$: чем крупнее пестрятка, тем большую

скорость потока она выдерживает в статичной позе без локомоции (Webb, 1984, Veselov et al., 1998). $O_{н.с.}$ демонстрирует ухудшение четкости реакции на подвижные ориентиры у крупных рыб. Однако у них развивается тактильная чувствительность плавников, опирающихся на грунт, и это компенсирует снижение показателя.

Связь реореакции с температурой. При низких температурах молодь лосося малоподвижна (Wankowski, 1981), избегает потока и укрывается под валунами (Saunders, Gee, 1964; Karlström, 1977; Gunjak, 1988, Веселов, Шустов, 1991). Такое поведение объяснимо высокими значениями $V_{пор.}$, $O_{пор.}$ и низкими $V_{крит.}$, $O_{крит.}$. С повышением температуры больше 10°C у молоди лосося возрастает чувствительность к потоку и четкость зрительной ориентации. Локомоция включается при более высоких скоростях. $O_{осн.}$ достигает максимума при $10-13^{\circ}\text{C}$, тогда и происходит перераспределение рыб с зимних на летние микростации. Начало миграции смолтов в реках Восточной Фенноскандии также определяется достижением конкретных значений показателей реореакции при температуре выше $10-13^{\circ}\text{C}$ (Veselov et al., 1998).

Реогradientное распределение. Обитание рыб под высокоскоростными слоями и избирание определенного микрорельефа объясняется благоприятным гидравлическим микрорежимом в придонном слое воды, характеристики которого связаны с шероховатостью грунта. Размер его фракций задает толщину пограничного турбулентного слоя и влияет на размеры обитаемых областей порогов. Растущая молодь лосося предпочитает грунт, соизмеримый с ее длиной: сеголетки – мелкую (1-2,5 см) и среднюю (2,5-5,0 см) гальку, пестрятки 1+ и 2+ – галечно-валунный (5-50 см) грунт. В связи с этим происходит миграция пестряток с мелководных плато (0,6-0,9 м/с), на предребневые и гребневые участки порогов (1,0-1,8 м/с).

Экспериментами в реогradientном лотке на пестрятках 1+ и 2+ показана связь пассивного удержания на потоке, совершения бросков и площади обитания со степенью шероховатости грунта. В отсутствие потока на всех типах грунта распределение рыб было хаотичным. В реогradientе они распределялись в избираемом интервале скоростей (рис. 10). Верхняя граница соответствовала скорости, при которой молодь была еще способна длительно и без локомоции удерживаться. Продвинуть эту границу в сторону большей скорости, расширив площадь распределения рыб, можно было, используя грунт с различной величиной фракций. Шероховатый грунт усиливал сцепление плавников с дном и формировал структурированный поток. При освещении менее 2000 люкс распределение пестряток на всех типах грунтов теряло компактность, что свидетельствовало о снижении зрительной ориентации. Наибольшая площадь распределения рыб в реогradientе достигалась при использовании смеси мелких и крупных фракций грунта.



Рис. 10. Схема распределение пестряток лосося (возраст 1+, 2+) в лотке с разным фракционным составом грунтов.

Реореакция и термопреферентное распределение. Ранее установлено, что для молоди атлантического лосося конечный термопреферентум соответствует 16°C (Бугров, 1985). Нами показано, что в реках Восточной Фенноскандии пестрятки активны в диапазоне $13-19^{\circ}\text{C}$, т.е. при $\pm 3^{\circ}$ от избираемого оптимума. Выше 20° и ниже $12-13^{\circ}\text{C}$ резко снижается их двигательная активность. Наибольший интерес представляет зона избегаемых температур – $9-11^{\circ}\text{C}$, четко проявляющаяся в термоградiente и соответствующая области «лето/зима» переключения локомоторных и ориентационных показателей. В соответствие с термодинамическим подходом, предложенным для объяснения сезонной динамики избегаемых температур (Поддубный и др., 1978), молодь лосося при акклимации к температурам выше $9-11^{\circ}\text{C}$ стремится к летнему устойчивому состоянию (избирает $15,5-16,5^{\circ}\text{C}$), а при акклимации к температурам ниже 9°C – к зимнему (избирает $6-8^{\circ}\text{C}$).

* * *

Таким образом, локомоторная и ориентационная компоненты реореакции служат индикаторами отношения молоди лосося к потоку воды. В возрастном ряду: личинки–пестрятки усиливается чувствительность к потоку и способность удерживаться на высоких скоростях течения. Летом, в диапазоне температур $12-24^{\circ}\text{C}$, это способствует проявлению территориального комплекса поведенческих реакций рыб в структурированном потоке на микростациях. Зимой, при температурах ниже 10°C , молодь скрывается от потока в грунте. Реореакция обеспечивает пестряткам сезонные кочевые миграции и длительное удержание на участках обитания с интенсивным потоком. При смолтификации изменяется баланс величин локомоторной и ориентационной компонент реореакции, развивается пелагический образ жизни, способствующий становлению миграционного комплекса поведения и успешному скату смолтов.

Глава 4. Пространственная динамика распределения и формирование поведения молоди лосося в речных условиях

Многочисленные исследования, выполненные в разных частях ареала атлантического лосося, свидетельствуют об обитании его молоди в весьма ограниченных условиях, которые свойственны только порогам и перекатам (*НВУ*) рек, имеющих достаточные уклоны (Шустов и др., 1980; Кузьмин, Смирнов, 1982; Казаков и др., 1992). В связи с этим во второй главе было показано, что каждая группа и тип рек Восточной Фенноскандии имеет свои отличительные особенности, которые формируют разнообразные типы *НВУ*. В свою очередь условия *НВУ*: уклоны, диапазоны глубин и разнообразие фракций грунтов, вместе определяют структурированность потока. Сочетание этих компонент среды обитания образует микробиотопы, являющиеся местом для пространственного распределения и проявления поведения реофильных рыб. Поэтому, на основе проведенных исследований характеристик *НВУ* была определена задача — изучить закономерности становления и функционирования в раннем онтогенезе молоди лосося территориального поведения, а также связанной с ним пищевой, оборонительной, исследовательской и социальной активности; кроме того, выявить причины и условия возникновения кочевых перемещений молоди.

Расселение молоди лосося. Будущее место распределения сеголеток (длина ~2,5 см) предопределяется расположением нерестовых бугров. Их расселение происходит при температуре 9-13°C в период смешанного питания (рис. 11А). Выявлены 2 типа активно-пассивного расселения (Веселов, 1996). Локальное происходит в поверхностном 2-3 см слое грунта, при слабом (0,5-2,0 см/с) потоке и активной локомоции личинок. Направления расселения не связаны с основным потоком (рис. 11Б). Дистантное возникает при быстром всплытии личинки из грунта в основную поток. Активно перемещаясь, они вновь попадают в галечный грунт, но на 1,5-3,0 м ниже нерестового гнезда. Броски повторяются неоднократно и в результате за гнездом в первые 1-3 дня образуется шлейф распределения личинок (рис. 11В). В реках Восточной Фенноскандии личинки расселяются как в темное, так и в светлое время суток на протяжении 2-х недель, не образуя скоплений, т.к. рельеф обеспечивает зрительную и гидравлическую изоляцию. Локомоция их не продолжительна — 1,5-4,0 с, реакция «бегства» не проявляется. В этот период происходит массовое истребление личинок молодью хариуса, реке шукой и налимом, а также голяном и подкаменщиком. Естественной защитой остается случайное расселение в микробиотопы с высокой поверхностной скоростью течения (1,2-1,8 м/с), которых избегают хищники.

С превращением личинок в пестряток у них развиваются двигательные и ориентационные способности. Пестрятки интенсивно перераспре-

деляются на участки порогов с большими скоростями течения и разнообразными микробиотопами. Мощный структурированный поток и визуальная изоляция валунами делают недоступным для хищных рыб участки распределения молоди. Пестрятки избегают областей *НВУ* за пределами минимальных (0,4 м/с) и максимальных (1,8 м/с) поверхностных скоростей течения, т.к. условия их питания у дна ухудшаются. Ответная реакция сводится к возрастанию пищедобывающей активности или миграции в другие микробиотопы.

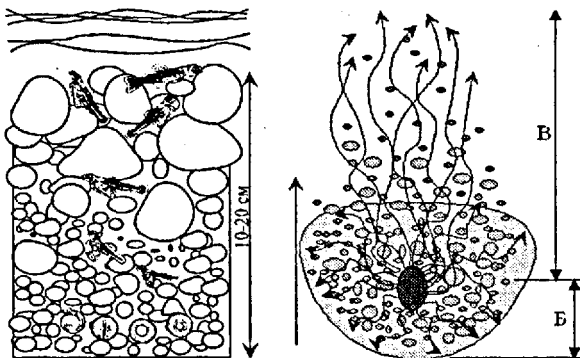


Рис. 11. Схема расселения личинок:
 А – из грунта гнезда к поверхности дна,
 Б – локальное в потоке,
 В – дистантное в потоке.

Пространственное распределение молоди. Различные типы *НВУ* характеризуются неравномерностью рельефа русла, которая влияет на формирование микробиотопов с избираемыми молодью лосося скоростями течения, глубинами и размерными фракциями грунта. Эти условия определяют сезонную и возрастную специфику распределения и кочевки рыб. Например, весной (июнь) в р. Варзуга сеголетки лосося при достижении температуры воды 10-14°C расселялись по мелководной (0,2-0,3 м) площади переката (рис. 12А). На фоне происходящего снижения уровня паводковых вод их максимальная плотность достигала 286 ± 23 экз./100 м² на левом участке и 181 ± 33 экз./100 м² на правом. Летом при температуре 15-23°C, когда завершилось формирование режима потока, происходило смещение областей обитания мальков к центру русла с сохранением распределения по двум обширным областям переката (глубина 0,6 м), связанным с местом прошлого расположения нерестовых бугров. Их плотность снизилась до 52 ± 16 экз./100 м² на правом и до 81 ± 12 экз./100 м² на левом участке. Осенью, при начавшемся понижении температуры (9,0-3,5°C), мальки перекочевали к центру русла (глубина 0,6-0,7 м), где их плотность стабилизировалась на уровне 54 ± 8 экз./100 м². Поверхностная скорость течения в местах обитания сеголеток изменялась в пределах 0,7-1,25 м/с.

У старших возрастных групп пестряток распределение также динамично менялось (рис. 12, Б). Поверхностная скорость течения в местах их обитания изменялась от 0,8 до 1,35 м/с. Весной, после зимовки, при температуре 8-13°C общая плотность возрастных групп 1+ и 2+ достигала 39 ± 13 экз./100 м² на центральном и 11 ± 3 экз./100 м² на левом участке. Тогда как летом (11-22°C) она снизилась, соответственно, до 27 ± 5 экз./100 м² и 13 ± 4 экз./100 м². Осенью, при температуре 9,0-3,5°C регистрировались плотности 22 ± 4 экз./100 м² в центре и 1-2 экз./100 м² на левом участке. В зимний период при 0,1-0,4°C все пестрятки перераспределись к центру русла на более глубокие участки (0,6-0,7 м) с крупновалунными фракциями грунта, где их плотность составила 17 ± 3 экз./100 м².

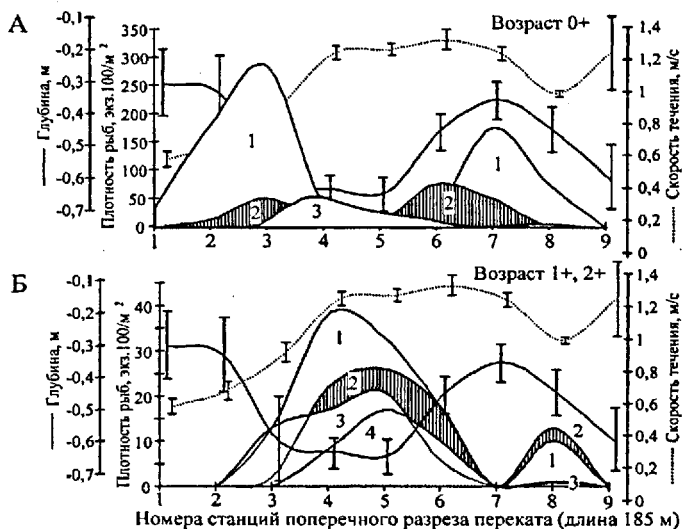


Рис. 12. Динамика распределения по поперечному срезу переката сеголеток (А) и старших возрастных групп пестряток (Б) лосося в зависимости от времени года (1 – весна, 2 – лето, 3 – осень, 4 – зима), глубин и скоростей течения в 1988-1990 гг.

Таким образом, распределение молоди лосося разных возрастных групп имеет выраженную сезонную динамику. В весенний период молодь расселяется по обширным площадям НВУ. Затем, в течение 2-3-х недель происходит массовая гибель сеголеток (50-70%) и покатная миграция части смолтифицировавшихся пестряток (10-30%). Одновременно перераспределяются (кочуют) оставшиеся сеголетки и пестряки. В результате вновь высвобождаются значительные площади, но одновременно усиливается мозаичная

агрегированность рыб. Стимулом к кочевкам растущей молодежи является изменение, с одной стороны, гидрологических условий в реках, с другой – предпочитаемых растущей молодеью скоростей течения, глубин и фракционного состава грунтов. Все это приводит к динамичной смене областей распределения рыб на *НВУ* в течение года (рис. 13).

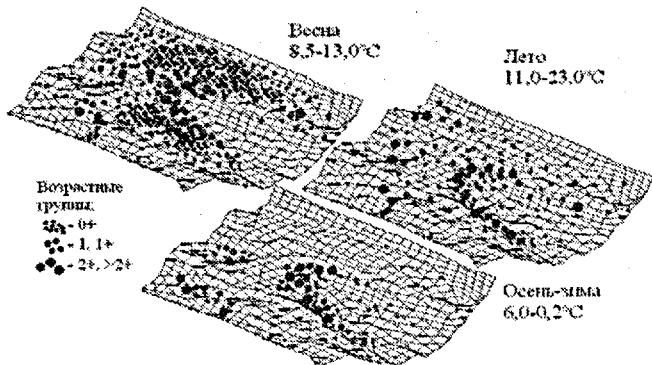


Рис. 13. Сезонная динамика распределения молодежи лосося разных возрастных групп на перекате Кивертем р. Варзуга (1988-1990 гг., площадь 2 га).

Анализируя пространственное распределение молодежи лосося и сопутствующих видов рыб на *НВУ* различных типов рек можно отметить общие закономерности. В реках I и II групп и разветвленных системах с низкой озерностью (тип 2), локальные миграции молодежи происходят чаще, на большие расстояния, и обусловлены они резко изменяющимся уровневным режимом, в отличие от рек III и IV групп (тип 5-7), особенно с каскадным расположением озер. Нерестовая площадь обычно занимает 5-25% от площади порога или переката, а молодежь распределяется на 15-65% этой площади. Чаще встречается мозаично-агрегированное распределение пестряток и сопутствующих видов рыб в микробиотопах, которые образуются в складках рельефа дна среди крупного валуна (рис. 14), реже – равномерное, характерное в июне для сеголеток.

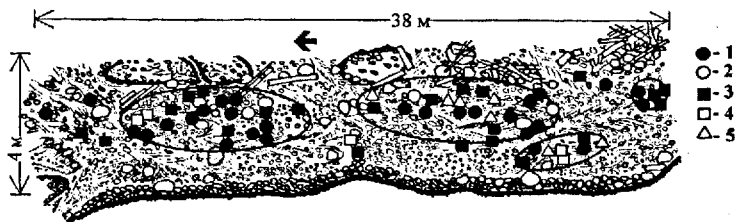


Рис. 14. Распределение молодежи лосося и сопутствующих видов рыб в р. Кума (бас. Онежского озера): 1 – лосось, 2 – кумжа, 3 – подкаменщик, 4 – усатый голец, 5 – голянь.

Микробиотопы молоди лосося. Малые размеры личинок (~2,5 см) способствуют их перемещению в гидравлически слабо структурированном потоке межгалечного пространства (течение 0,5-3,0 см/с*). В отличие от личинок, пестряткам всех возрастов свойственно территориальное поведение на микростациях, состоящие из повторяющихся в толще воды активных и на грунте статичных поз рыб, совокупности пищевых и оборонительных бросков, циклических локальных перемещений. Проведенные многочисленные подводные наблюдения легли в основу выделения трех основных типов летних микростаций молоди лосося.

Неконтактные микростации встречаются перед или в конце порогов на участках замедленного течения с глубинами 2-3 м. Пестрятки или смолты (2+, 3+) «планируют» в толще воды над грунтом (до 1 м), при постоянной локомоции, совершая не частые броски (рис. 15, I А).

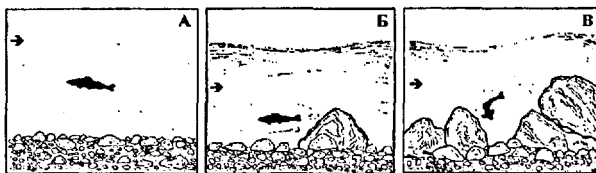


Рис. 15, I. **Неконтактные микростации:** А – «зависающая» – пестрятка в толще воды. Б – «подпорное пространство» – пестрятка в локальном круговом потоке, возникающем от прелетствия. В – «водоворот» между валунами, пестрятка в пассивном круговом вращении.

Молодь обитает на неконтактных микростациях обычно не более 1-6 дней, затем мигрирует на пороги. Ночью рыбы находятся в тактильном контакте с грунтом. Неконтактные микростации также характерны для мелководных порогов: пестрятки/смолты (1+, чаще 2+, 3+) зависают в 5-15 см от дна в образующихся водоворотах перед- или за валунами (рис. 15, I Б). Они удерживаются, складывая и распуская плавники в зависимости от силы пульсирующего потока. Поток, отражающийся от валунов, стимулирует рыб корректировать положение тела, лавировать в водяном подпоре и для минимизации движений выдерживать позицию в гидравлически благоприятной зоне. В порогах возможна редкая разновидность неконтактных микростаций, когда пестрятки несколько минут пассивно вращаются в водовороте и при этом питаются (рис. 15, I В).

Контактно-обзорные микростации – расположены на подъеме к гребню порогов и перекатов. В этих условиях реализуется распространенный тип поведения пестрятки всех возрастов. Положение рыб на валуне наблюдательное, головой против течения. Увеличение скорости

*

Здесь и далее на микростациях скорость течения измерена на уровне спинного плавника.

течения с $0,18$ до $0,70$ м/с в придонных слоях воды влияет на контакт молоди с грунтом, модифицируя их статичные позы: 1. Пестрятки при скорости $0,18-0,3$ м/с удерживаются на возвышенностях валунов грудными плавниками (2 точки опоры), брюшные, анальный и хвостовой плавники на плаву, слегка работают хвостом, поправляя ориентировку (рис. 15,II А); 2. В диапазоне скоростей $0,3-0,6$ м/с пестрятки примыкают к валунам одновременно грудными и брюшными плавниками (4 точки опоры, рис. 15,II Б), при сносе потоком они подтягиваются на прежнее место; 3. Увеличение скорости течения до $0,7$ м/с вызывает максимальное прижатие рыб к валунам грудными, брюшными, анальным и хвостовым плавниками (6 точек опоры, рис. 15,II В). Их тело раскачивается пульсирующим потоком воды.



Рис. 15,II. Контактно-обзорные микростанции: А – пестрятка на валуне (2 точки опоры), почти без локомоции. Б – пестрятка контактирует с валуном грудными и брюшными плавниками (4 точки опоры). В – пестрятка прижимается в углублении валуна грудными, брюшными, анальным и хвостовым плавниками (6 точек опоры).

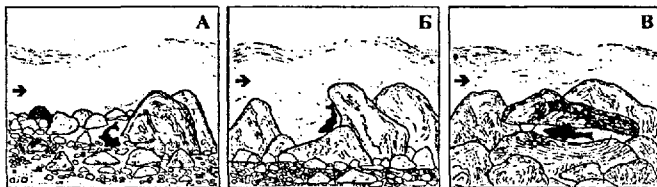


Рис. 15,III. Контактные микростанции в укрытии: А – поперечная ориентация пестрятки к основному потоку. Б – наклонное положение рыбы. В – положение пестрятки в грунте, ориентированное на локальный поток воды.

Контактные микростанции в укрытии. Молодь всех возрастов, реже смолты, может скрываться под валунами на порогах. Она ориентируется не на основной, а на локальный поток, проявляя разнообразие поз: наклонная, отвесная головой вверх или вниз, по-разному тактильно контактируя с грунтом (рис. 15,III А,Б,В).

В крупном грунте придонный слой воды сохраняет пригодные для обитания низкие скорости течения, обеспечивая достаточный кислород-

ный режим и вынос кормовых беспозвоночных. Комплекс условий: рельеф, фракции грунта, неоднородность поля скоростей течения способствует появлению разнообразных микростаций молоди лосося, а сочетание этих параметров модифицирует поведение рыб.

При температуре ниже 8-10°C молодь лосося продолжает обитать на порогах и перекатах, но становится малоподвижной, реакция испуга нечеткая, замедленная, скрывается от воздействия потока под валунами. Связано это с тем, что зимой изменяются показатели реореакции (Veselov et al., 1998) и физические возможности рыб снижаются в несколько раз (Шустов и др., 1989).

Летом и зимой сеголетки распределяются на галечных участках с отдельными валунами: скорость в охотничьих точках 0,015-0,1 м/с, у поверхности 0,6-1,3 м/с, глубина $\geq 0,4$ м зимой и $\geq 0,15$ м летом. Пестрятки 1+-3+ избирают дно с крупной галькой и валунами, держатся не ближе 1,5 м к берегу с глубинами $\geq 0,7$ м зимой и 0,2-0,4 м летом, скорость течения в охотничьей точке составляет 0,2-0,3 м/с и до 1,8 м/с у поверхности. Высокие плотности распределения рыб на порогах поддерживаются осенней миграцией молоди с мелководных плато, предгребневых участков, ручьев и проток, где недостаточно зимних укрытий или понижается уровень воды, что характерно для рек I и II групп. В порогах пестрятки скрываются под крупными валунами, принимая изогнутую позу тела с раздвинутыми грудными плавниками. При недостатке валунов они могут зимовать в грунте нерестовых бугров, создавая высокие плотности: 3-5 экз./м² 0+, 2-3 экз./м² 1+ и 1 экз./м² 2+, 3+ (рис. 16).

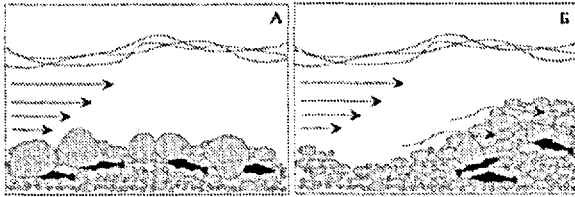


Рис. 16. Зимние микростации в разрезе (р. Варзуга):
А – в грунте порогов;
Б – в нерестовом бугре.

Пищевое поведение молоди лосося описано многими авторами, оно стереотипно, характеризуется охотничьими позами и кормовыми бросками. Интенсивно питаться молодь начинает после паводка и прогрева воды до 12-13°C (Wankowski, Thorpe, 1979; Шустов и др., 1980; Stradmeyer, Thorpe, 1987). Пестрятки активны при освещенности выше 16 тыс. люкс (Нестеров, 1985). Поток транспортирует пищу, поэтому движения рыб минимальны (Puckett, Dill, 1985). С увеличением скорости встречаемость кормовых объектов в зоне охотничьей позиции возрастает, одновременно усиливается противодействие потока рыбе, сужается область захвата и эффективность кормопотребления (Hughes, Dill, 1990). Дистанция пищевых бросков связана с оптическими свойствами воды,

остротой зрения, величиной и контрастностью пищевых частиц. Высоким скоростям течения соответствует меньшая дальность бросков, у крупных экземпляров молодки она больше (Wankowski, 1979). Пестрятки 2+ со своего местоположения совершают до 15 бросков в минуту на расстоянии 0,4-1,0 м. У голодной рыбы дальность кормовых бросков увеличивается (Митанс, 1963). С увеличением размеров рыб учащаются броски к поверхности. При поверхностном потоке больше 1,5 м/с, встречается нетипичное поведение, когда кормопотребление происходит в сильном микроциркуляционном потоке (Сафонов, 1985). При совершении броска велика роль грудных плавников (Macdonell, Blake, 1990), обеспечивающих надежную фиксацию на дне (Yazdani, 1984) и позволяющих управлять телом в мощном потоке воды среди камней, эффективно добывать пищу (Щуров, Шустов, 1989).

Пищедобывающие броски. В литературе практически нет описания и анализа разнообразия пищевых бросков, развития сложных форм пищевого поведения в онтогенезе. Нами показано, что пищевые броски личинок редкие (1-3 за 15 мин.), т.к. еще сохраняется смешанный тип питания. В отличие от них пестрятки всех возрастных групп проявляют сходное пищевое поведение. Так, при появлении корма на расстоянии 30-50 см от охотничьей точки рыба поворачивает грудные плавники под углом вверх и, работая хвостом, использует подъемную силу потока для всплытия. Заглотив его, она поворачивает грудные плавники под углом вниз к потоку и опускается на прежнюю позицию, поддуливая хвостом (рис. 17А,Б). При высоких поверхностных скоростях (>1,2 м/с) пестрятка ориентируется по течению и сносится им на 1,5-2,0 м. Лавируя между валунами, она возвращается на прежнюю или запасную микростацию (рис. 17,В,Г). На контактно-обзорных микростациях 1-3% бросков происходит в сторону: рыба противостоит боковому напору потока, заглотив корм, приближается ко дну, сохраняя ориентацию, или разворачивается и сплывает по течению. Затем, перемещается у дна к прежней или запасной охотничьей точке. В потоке со скоростью больше 0,9 м/с беспозвоночные заглатываются пестряткой при резком подъеме тела грудными плавниками (рис. 17,Д). Охота в толще воды приводит к сносу малька на 1,5-2,5 м. При низких скоростях пестрятки и смолты находятся в толще воды на неконтактных микростациях около препятствий, совершая броски к пище и перемещаясь затем на одну из контактных микростаций (рис. 17,Е).

С увеличением скорости потока от мелководных плато (0,4-0,9 м/с) к гребням порогов (1,0-1,5 м/с) ограничивается свобода плавания в толще и площадь микростаций рыб (рис. 18), изменяются пищевые броски и сокращается их дальность с 1,5 м до 0,4-0,3 м. При двух точках опоры 30% бросков направлены к поверхности, при четырех точках – 15-20%, при опоре на пять точек – <1%. Время совершения кормового броска занимает всего 1-7 сек. Так за 15 мин. пестрятки (2+) совершали 8-12 бросков,

которые длились 31 ± 8 с и составляли 3% от времени их наблюдения за «кормовым» пространством.

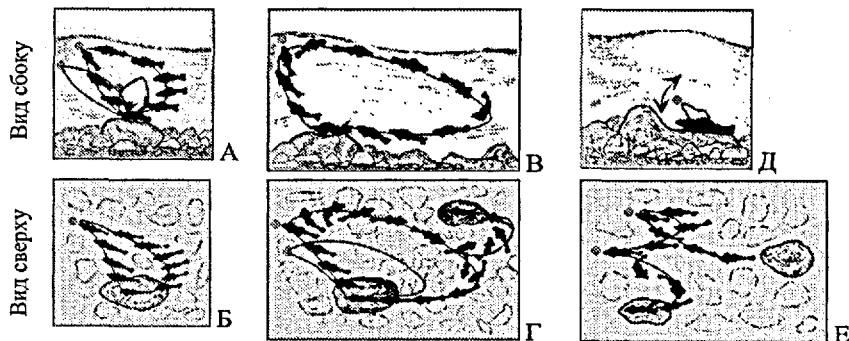


Рис. 17. Пищевые броски молоди: А,Б – без разворота; В,Г – с разворотом; Д – с подбрасыванием; Е – со сменой микростаций.

На мелководном плато ($0,3-0,7$ м/с) через микростации дрейфует меньше кормовых организмов и молодь совершает больше поисковых движений, используя 2-3 запасных микростаций. С возрастанием скоростей течения ($0,9-1,6$ м/с) увеличивается количество беспозвоночных и, соответственно, пространство обитания молоди ограничивается одной микростацией, броски становятся короткими.

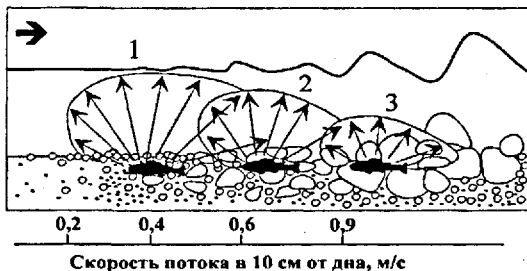


Рис. 18. Зависимость дальности пищевых бросков пестряток (возраст 1+, 2+) и площадей проекций областей охоты (1, 2, 3) от скоростей течения.

1 – $0,87 \pm 0,08$ м²,
2 – $0,63 \pm 0,07$ м²,
3 – $0,44 \pm 0,05$ м².

Формирование поведения в онтогенезе исследовалось с момента появления личинок из нерестовых гнезд на поверхность дна и подразделено нами на последовательные периоды.

Период 1. При температуре $8-10^\circ\text{C}$ личинки бледно-желтые с почти рассосавшимся желточным мешком, волнообразными движениями «расталкивают» гальку и протискиваются к поверхности дна. Они вымываются из грунта и разносятся речным потоком, случайно расселяясь в раз-

нообразных микробиотопах, при этом 30-50% их попадает на плесы и выедается хищниками. Процесс заканчивается в течение недели. Личинки становятся пестрятками (начало закладки чешуйного покрова), питаются экзогенно.

Период 2. Пестрятки приобретают форму тела и плавников типичную для придонных реофильных рыб. В июне, течение 2-х недель, они становятся пестро окрашенными. Однако, вместе с увеличением плавательной способности к началу июля, сеголетки еще не проявляют четкости и разнообразия бросковых движений. Они избегают сильного потока, и только начинают проявляться элементы территориального поведения, и у них нет также зрительно-локомоторной фиксации постоянных мест охоты и укрытий. Если раньше распределение из нерестовых гнезд было случайным, то с развитием реореакции и локомоторики происходит целенаправленное освоение пространства и биотопов *НВУ*.

Период 3. В июле к пестрой окраске мальков (0+) добавляются яркие красновато-оранжевые пятна, и тело приобретает характерные для пестрятки морфологические признаки – большую голову, расширенное книзу тело, широкие грудные плавники и крепкий хвостовой стебель. Развивается территориальное поведение и зрительно-локомоторная ориентация в подвижной среде: пищедобывательные акты становятся точными и стремительными, используются несколько охотничьих позиций, проявляются основные типы поведения на микростациях (Веселов, 1997). Молодь постепенно смещается на глубокие участки с разнообразием грунта и рельефа, и ее распределение становится агрегировано-мозаичным. Пестрятки реагируют на изменение уровня воды и осеннее снижение температуры, совершая кочевки в микробиотопы с большими глубинами и крупным грунтом, которые будут использоваться в качестве зимовальных укрытий. В последующие после зимовки 2-3 летних сезона подростки пестрятки распределяются в микробиотопах с повышенной скоростью течения и турбулентностью, крупными валунными укрытиями. В это время у них уже хорошо видны основные элементы поведения на микростациях: статичные позы, мгновенная реакция на структурированный поток, четкие пищевые или агрессивно-оборонительные броски. Они также совершают кочевки и мозаично распределяются в микробиотопах. Происходит интенсивный рост пестряток без качественного изменения поведения.

Период 4. В последнюю весну речного периода пестрятки трансформируются в смолтов, меняя территориальный комплекс поведенческих реакций на миграционный. В процессе смолтификации происходит изменение локомоторной и ориентационной компонент реореакции, меняется морфология тела, в том числе и форма плавников. Это способствует становлению группового и стайного поведения, ускоряющего катадромную миграцию. Сформировавшийся миграционный комплекс поведенческих реакций реализуется в течение 1,5-2-х летнего нагульного и нерестового периодов.

* * *

Таким образом, в онтогенезе молоди лосося происходит последовательное проявление комплексов поведенческих реакций (территориального, кочевого и миграционного), в основе которых лежит различное сочетание пищевой, оборонительной и социальной активности, связанной с освоением жизненного пространства *НВУ*. Избираемые молодью лосося микростанции и реализуемый на них территориальное и кочевое поведение, связаны со скоростями течения, структурированностью потока, рельефом, глубинами и составом фракций грунта, т.е. абиотическими модификаторами. Постоянство основных абиотических модификаторов, влияющих на проявление поведенческих реакций, стабилизирует численность молоди лосося и видовое разнообразие сопутствующих реофильных рыб внутри микробиотопов. Сезонные изменения модификаторов инициируют изменение территориального поведения с активного (летнего) на пассивное (зимнее) или наоборот. Это приводит к закономерным кочевкам и к агрегации рыб на новых «зимних» микробиотопах. В отличие от этого случайные кочевки молоди лосося, наблюдаемые при резких внутрисезонных проявлениях абиотических факторов (дождь, засуха), не связаны с изменением территориального поведения. Их результатом становится смена одного «летнего» микробиотопа на другой. Внутри микробиотопов поток, вместе с разноразмерными фракциями грунта, обеспечивает возникновение барьеров ограничивающих сенсорную коммуникацию между особями разных видов и возрастных групп, вплоть до их полной изоляции. Поэтому поток выступает в качестве регулятора как пространственной и трофической разобщенности, так видového разнообразия и плотности реофильных рыб. В реках III и IV групп (тип 5-7) с типичными порогами поток наиболее структурирован, преобладают крупновалунные фракции грунта, и, соответственно, чаще наблюдаются контактные и контактно-обзорные микростанции молоди лосося в укрытии и короткий тип пищевых бросков без запасных позиций. В реках I и II групп, особенно разветвленных (тип 2, реже 5), встречаются все типы микростанций, но чаще контактные и неконтактные вне укрытий с запасными позициями и протяженными пищевыми бросками рыб. Величина скорости потока в придонном слое воды влияет на проявление молодью того или иного территориального поведения на микростанциях.

Глава 5. Миграционное поведение смолтов

Анализируя данные литературы по миграции смолтов лосося в различных частях ареала (от 45 до 69° с.ш.) и сопоставляя их с нашими данными для рек Восточной Фенноскандии (62-69° с.ш.) можно отметить, что эти характеристики существенно различаются по месяцам прохождения, продолжительности, температурным и световым условиям, размерно-массовым и возрастным показателям смолтов. Выяснилось, что миграция наименее изучена для рек Субарктики (Jensen et al., 1989; Erkinaro et al., 1997). В связи с этим в задачу настоящего раздела входило выявление

ние закономерностей сезонной и суточной миграции смолтов для рек Восточной Фенноскандии, факторов, определяющих ее запуск и регуляции, исследование поведения смолтов при одиночной и стайной миграции в различных по гидрологии реках. Решение этих вопросов позволяет расширить представления о природе механизмов, условиях начала и происхождения миграции, как завершающего этапа речного периода жизни.

Период и сроки миграции. Известно, что географическое положение и гидрологические особенности рек обуславливают различия в динамике факторов, регулирующих сроки миграции рыб (Österdahl, 1969; Solomon, 1978; Thorpe et al., 1994). Из рек Восточной Фенноскандии смолты мигрируют в весенне-летний период в конце мая-июне, реже июле при прогреве воды до 7-14°C, пик длится 3-7 дней (Мельникова, 1970; Бакштанский и др., 1976; Ермолаев, 1980; Veselov et al., 1998). В реках Шотландии, Англии и Южн. Норвегии (51-59° с.ш.) смолты начинают мигрировать при температуре 3-5°C и завершают при 10-12°C (Thorpe et al., 1994; Jensen et al., 1997). В реках Швеции, Сев. Норвегии и Финляндии (62-63° с.ш.) – при температуре выше 8-10°C (Hansen, Jonsson, 1985; Jensen et al., 1997; Etkinaga et al., 1997). Отмеченные различия определяют необходимость изучать миграцию по выделенным группам и типам рек.

Характеристика смолтов. Наши многолетние исследования свидетельствуют, что во многих реках Восточной Фенноскандии минимальный размер смолтов сходен независимо от гидрологии и географической широты (длина 10-12 см, масса 10-20 г). Однако различия по длине тела и другим признакам приводят к смолтификации рыб одной генерации в разные годы и, соответственно, к растянутой на ряд лет миграции. Смолты мигрируют из рек Белого моря в возрасте 2+- 4+, из них 70-85% это рыбы 3+, а 5+ единичны. Размеры мигрантов в р. Варзуга меньше, чем в соседних реках (Казаков и др., 1992; Веселов и др., 1998). Соотношение численности самцов и самок среди смолтов из рек Варзуга, Варзина, Индера переменено, чаще преобладают самки. Среднеголетняя длина смолтов – 10,5-12,9 см, средняя масса – 11,8-13,2 г, величины уменьшаются к концу миграции. Часть пестряток созревает по типу карликовых самцов (3-5%) и остается в реке.

Формирование миграционного поведения. На основе данных литературы нами были проанализированы те изменения, которые отражаются на поведении и отношении смолтов к потоку. Связаны они с эволюционно выработавшимся механизмом, обеспечивающим переход от демерсального к пелагическому, от пресноводного к морскому образу жизни (Ноаг, 1976, 1988; Баранникова, 1975; Варнавский, 1990). В процессе смолтификации и миграции нейроэндокринная система является связующим звеном между циклическими природными явлениями и внутренними органами, тканями, системами, регулирует в целом обмен веществ, осморегуляторные механизмы, окраску, пропорции тела и поведение (Наточин и др., 1970; Мурза, Христофоров, 1982; Saunders et al.,

1989). Ранее установлено, что в условиях Субарктики смолты мигрируют по одиночке или стаями (Владимирская, 1957; Сафонов и др., 1985). Тем не менее, осталось не достаточно исследованной динамика ската и поведение смолтов при переключении с территориального комплекса поведенческих реакций на миграционный (Бакштанский и др., 1980; Нестеров, 1985).

Нами показано, что смолты концентрируются до 30-60 экз., совершая миграции вдоль границ *НВУ* и плеса, часто распадаясь на группы по 2-4 особи. Они теряют связь с грунтом и начинают активно питаться в толще воды. Динамичный тип реореакции смолтов способствует их временному удержанию в потоке на границе порог-плес. Согласованное плавание рыб приводит к выдвигению сменяющихся лидеров, формированию стаи (длина 1,5-3,5 м, ширина 0,6-1 м, расстояние между особями 0,15-0,2 м) и активной миграции к устью реки. Скот происходит в 0,15-0,2 м от поверхности воды. На мелководье направление миграции стай меняется в сторону больших глубин, скоростей течения и меньшего количества препятствий.

Смолты в реках Восточной Фенноскандии активны днем. После 20-22 ч (освещенность меньше 12 тыс. люкс) стаи распадаются, и одиночные смолты проявляют территориальное поведение (Веселов, 1990). В последующие дни ската время повторного образования стай в часы пика сокращается до десятков минут, т.к. возрастает количество мигрантов и, в результате усиления социальной активности, закрепляются стайные рефлексы. Миграция стай на плесах характеризуется направленным перемещением по течению (рис. 19, А, Б, В), а на порогах и перекатах, в т.ч. перед препятствиями, ориентационным поведением, связанным с разворотом рыб против течения и временным переключением с динамичного на статичный тип реореакции (рис. 19, Г, Д).

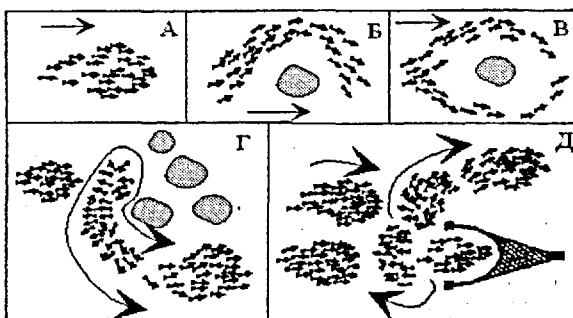


Рис. 19. Схема поведения смолтов в стае при миграции по течению или перед препятствиями: А – ходовая стая; Б, В – обход препятствия на мелководье; Г, Д – ориентационное поведение у препятствий.

Сезонная динамика миграции. В результате многолетних исследований, выполненных на р. Варзуга, было установлено, что продолжительность миграции смолтов составляла 21 ± 5 дней (рис. 20). Начало этого

процесса наблюдалось с 4 по 17 июня. Обычно скат завершался с 29 июня по 5 июля. В ловушку попадало в среднем 3172 смолта (минимум 1002 экз. в 1993 г., и максимум 4490 экз. в 1994 г.). Ежегодно, в период с 17 по 24 июня, при повышении температуры воды от 13 до 17°C, скатывалось 70% рыб.

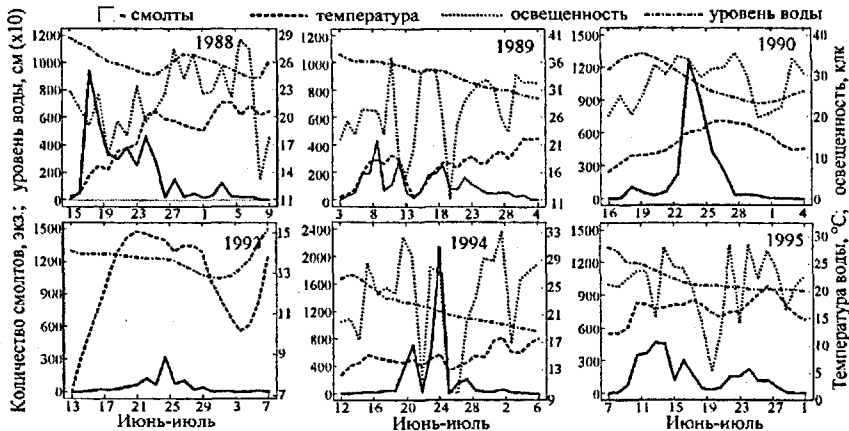


Рис. 20. Динамика миграции смолтов лосося в зависимости от температуры, освещенности и уровня воды в разные годы (1988-1990, 1993-1995 гг.) в р. Варзуга.

Анализ динамики миграции с использованием метода временных рядов показал: интенсивность ската была коррелятивно связана с температурой воды в 1988, 1989 и 1995 гг, причем с 2-3-х дневной задержкой (лагом). В холодную весну 1990 г. задержка увеличивалась до 5 дней. Скат в 1993 г. не имел задержки по отношению к действию температуры, а в 1994 г. корреляция была не достоверна. В теплые 1989, 1995 гг. температура воды повышалась в первую неделю июня, и это способствовало раннему и интенсивному началу миграции (рис. 21). С 9 по 12 июня обычно температура снижалась до 11°C, приостанавливая миграцию. В этот период завершало смолтификацию большое количество пресмолтов. При последующем прогреве воды они устремлялись с *НВУ* к устью реки. Временные понижения температуры не приводили к увеличению общих сроков миграции, а лишь интенсифицировали ее в течение последующих 2-3-х дней. Начиная с 13 и по 22 июня вода постепенно прогревалась до 16°C и это инициировало миграцию в умеренные (1993, 1994) и холодные (1988, 1990) годы. После 22-23 июня температура воды стабилизировалась, и интенсивность ската постепенно снижалась. Независимо

от раннего или позднего начала пик миграции в 1988, 1990, 1993 и 1994 гг. приходился на 23 июня.

Скат смолтов проходил при постоянно снижающемся уровне воды (рис. 21). Интенсивность миграции коррелировала с уровнем воды, повышение которого приводило к 2-3-х или 5-ти дневной задержке миграции с последующим кратковременным увеличением ее интенсивности. В теплые (1989, 1995) годы миграция начиналась при одинаковом уровне. Затем с 8 по 12 июня уровень воды ежегодно стабилизировался и с 13-29 июня продолжал снижаться. В умеренные (1993, 1994) и холодные (1988, 1990) годы миграция начиналась с 13-17 июня при повторном падении уровня. К 29 июня устанавливалась летняя межень, и миграция завершалась.

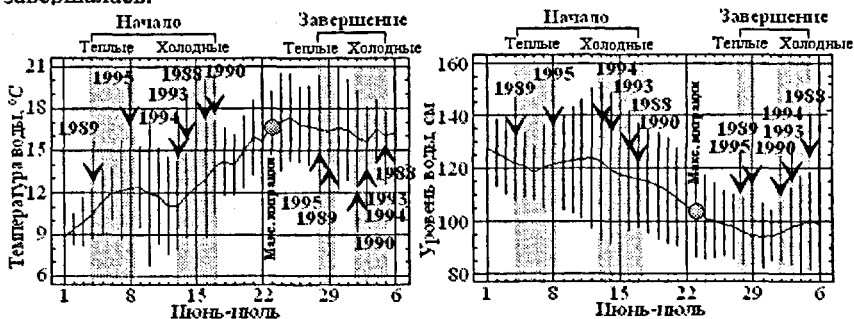


Рис. 21. Влияние температуры и уровня воды на сроки миграции смолтов в теплые и холодные годы в р. Варзуга (1988-1990, 1993-1995 гг.). Стрелками обозначены дни начала и завершения миграций.

Изменение температурного режима мелководных рек Субарктики часто зависело от длительности поступления теплых или холодных воздушных масс. Поэтому освещенность за весь период ската не коррелировала с количеством мигрирующих смолтов.

Предположение о том, что миграцию смолтов «запускает» не пороговое значение температуры, а темп прогрева воды (Бакштанский и др., 1976; Нестеров и др., 1985) в наших исследованиях не подтвердилось, т.к. начало процесса могло быть как при 359,3 (1988), так и при 245,6 градусоднях (1993).

Суточная динамика миграции. В районе Восточной Фенноскандии (62-69° с.ш.), при температуре выше 8-10°C, смолты мигрируют днем (дневной тип) (Яковенко, 1977; Бакштанский и др., 1980; Jensen et al., 1997; Erkinaro et al., 1997). На широтах 51-63° с.ш. – преимущественно ночью (ночной тип) (Митанс, 1975; Thorpe et al., 1994; Thorpe, Moore, 1996; Jensen et al., 1997). Нами показано, что в р.р. Варзуга, Ареньга, Индера, Варзина (66-69° с.ш.) миграция смолтов проявляет дневной тип.

Дисперсионным анализом выявлены существенные пики интенсивности суточной миграции около 18-20 ч. В холодный 1990 г. пик проявлялся в 16-18 ч, т.е. на два часа раньше. Это связано со слабым прогревом воды днем и быстрым ее охлаждением после 18 ч. В 1993 и 1994 гг. отмечены достоверные пики в утренние и вечерние часы, в 1995 г. – только в вечерние. Количество мигрирующих особей за сутки для всех лет коррелировало с суточным изменением температуры воды. От изменения освещенности миграция отставала на 1-2 ч (рис. 22).

В реках Варзуга (тип 2), Ареньга, Индера (тип 1), Варзина (тип 3) скат начинался в диапазоне температур 8,5-13,0°C. Интенсивность миграции после 13°C нарастала лавинообразно и повышение температуры до 20°C уже слабо влияло на количество рыб. Основная миграция смолтов происходит при температуре 14-15°C. Модельными расчетами показано, что миграция 90% смолтов из р. Варзуга должна проходить при температуре 9,8-15,0°C, относительном снижении уровня воды на 38 см и освещенности 21-34 тыс. люкс (Veselov et al., 1998).

Ряд авторов полагают, что сильный дождь стимулирует массовую миграцию смолтов (Митанс, 1968, 1975; Яковенко, 1974; Бакштанский и др., 1976). По нашим данным – дожди и последующее поднятие уровня, как и низкая освещенность и температура, наоборот, снижали интенсивность миграции.

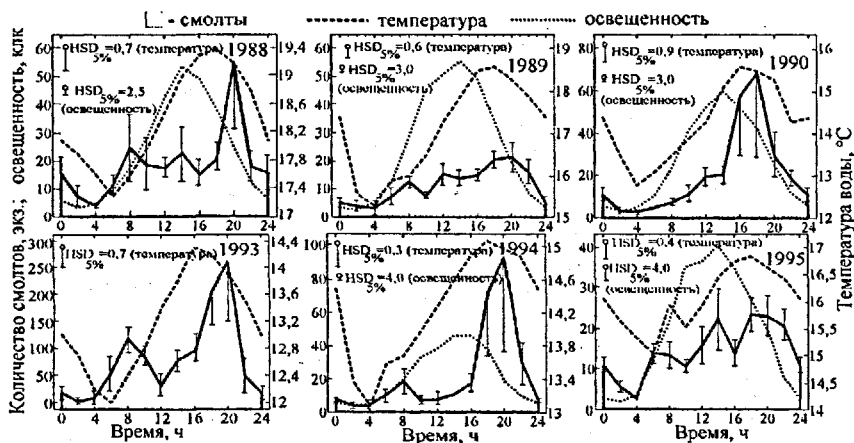


Рис. 22. Суточная динамика миграции смолтов в зависимости от освещенности и температуры воды в разные годы (1988-1990, 1994-1995 гг.).

Схема миграции. Установлено, что в реках Варзуга, Ареньга и Варзина, независимо от их принадлежности к типу и группе, миграция начиналась одновременно со всех порогов. Стаи формировались сначала в низо-

вые рек на крупных *НВУ*, где сосредотачивалось больше смолтов, а затем (с отставанием на 2-7 дней) на меньших по размерам *НВУ* среднего и верхнего течения. В дни пика происходил массовый скат стай со всех *НВУ*, продолжительностью 10 ч/сут. и скоростью 3-4 км/ч. За сутки стаи преодолевали расстояние 20-30 км, что связано с задержками на мелководьях. В р. Варзуга стаи смолтов перемешались на дистанцию 120 км за 5 дней. Затем интенсивность ската снижалась, и миграция прекращалась от верхних к нижним *НВУ* (рис. 23). За 4-7 дней пика реку покидало 40-89% смолтов.

* * *

В качестве общей закономерности для крупных, разветвленных речных систем I и II групп следует отметить, что в нерестовых притоках характер миграции сохраняется таким же как в главном русле, но с задержкой на 1-2 дня, пиком в 1-2 сут. и продолжительностью 12-15 дней. Миграция из малых притоков (4-6 км) начинается на 7-10 дней позже, продолжается до середины июля, а стаи не образуются из-за малого количества смолтов. Это же наблюдается в небольших слаборазветвленных реках III и IV групп. Однако в реках III группы с каскадным расположением озер (тип 7) или стоком из озера (тип 3) миграция начинается позже на 2-7 дней вследствие медленного прогрева озер и может затягиваться до конца июля. В озерно-речных системах (тип 6 и 7) существенно возрастает роль хищников, активно истребляющих смолтов.



Рис. 23. Схема миграции смолтов в реках Субарктики на примере р. Варзуга.

Таким образом, характеристики миграционного процесса смолтов существенно изменяются в широтном плане на всем протяжении ареала вида. Миграция начинается с середины февраля и заканчивается в начале августа, в Восточной Финноскандии – со второй половины мая до начала августа. Ее продолжительность сокращается от 3 мес. (45-55° с.ш.) до 12-36 дней (63-69° с.ш.). Встречается ночной, дневной и смешанный тип миграции. Для Восточной Финноскандии характерен дневной, реже сме-

шанный тип. Диапазон температур миграции: 5-10°C для ночного типа (45-60° с.ш.), 8-14°C для смешанного (60-63° с.ш.), 11-18°C для дневного (63-69° с.ш.). Возраст мигрантов от 1+ (45-55° с.ш.) до 6+ (68-69° с.ш.), модальные группы для рек Восточной Фенноскандии: 2+ (60-63° с.ш., ладожские и онежские), 3+ (63-67° с.ш., беломорские) – 4+ (67-69° с.ш., баренцевоморские). В умеренных широтах (45-55° с.ш.) смолты постепенно мигрируют от верховьев к устью, не образуя стай. В реках Восточной Фенноскандии (62-69°) миграция начинается на всем протяжении рек одновременно с образованием стай в дни пика, что обеспечивает координацию и ускорение миграции. Единичные смолты начинают скатываться одновременно со всех порогов. Образование стай происходит сначала на нижних порогах, где концентрация смолтов выше, а затем на верхних. В результате от нижних к верхним порогам прокатывается «пиковая волна» миграции, продолжительностью 4-6 дней в больших (Варзуга, Варзина) и 1-2 дня в малых (Ареньга, Индера) реках. В течение суток существенные пики миграции регистрируются с 16 до 20 ч и интенсивность миграции положительно коррелирует с освещенностью и температурой. Чем дальше на север расположена река, тем меньше влияет комплекс абиотических модификаторов (температура и уровень воды, освещенность) на миграцию смолтов. Температура становится основным переключателем и регулятором процесса смены территориального комплекса поведенческих реакций на миграционный, который для большинства смолдов завершается перемещением в нагульный водоем (море, озеро) и для некоторых – десмолификацией на одном из участков реки или созреванием на *НВУ* по типу карликовых самцов (незавершенная миграция).

Глава 6. Восстановление воспроизводства атлантического лосося в реках

Проведенные исследования в реках Восточной Фенноскандии позволили установить топографические, гидрологические условия, определяющие формирование биотопов населенных молодь лосося и другими видами рыб, а также выявить в процессе онтогенеза молодежи закономерности обязательных и случайных кочевок, распределения, территориального активного (летнего) и пассивного (зимнего) поведения. Эти две составляющие – абиотическая и биотическая – легли в основу разработки практических методов искусственного формирования высокой численности молоди в разных типах речных биотопов и нового подхода к рекультивации *НВУ* в лесосплавных лососевых реках. Кроме того, проведенная бонитировка и систематизация водотоков позволила выявить, что в 13 реках воспроизводство лосося нестабильно и необходимо восстановление численности стада, а в 39 и вовсе популяции исчезли, но сохранились условия для их воспроизводства.

Известно, что воссоздание стада лосося, вместо утраченных, можно осуществить методом регулярного выпуска заводской молоди лосося на

сохранившиеся или восстановленные *НВУ*. На р. Лососинка нами была успешно апробирована разработанная схема зарыбления *НВУ* молодью лосося разных возрастных групп. Получен возврат производителей в реку, планируется строительство рыбохода для обеспечения миграции производителей к местам нереста. Помимо этого, прошел испытания (реки Умба, Лососинка) новый метод искусственных «нерестовых» гнезд с оплодотворенной икрой. В результате выклев личинок (в зависимости от типа конструкции и места установки) составил от 40 до 95%. Оба эти метода можно эффективно использовать только после гидробиологических исследований *НВУ* планируемой к освоению реки и подготовки заключения о пригодности микробиотопов для нереста производителей и обитания разновозрастной молоди лосося.

В результате бонитировки рек были рассмотрены причины, масштабы и способы деструкции естественных русел при ведении лесосплавных работ. Показано, что пороги разрушались в целях спрямления, углубления русла и отсыпки направляющих стенок из материала грунта. Это нарушало соотношение фракций грунта, глубин на *НВУ* и приводило к возрастанию скорости течения, затруднению нереста производителей и резкому ухудшению условий обитания молоди лосося, что и отразилось на значительном сокращении численности некоторых популяций лосося или их утрате.

В современных условиях реки перестали использовать для лесосплава, поэтому появилась возможность для создания условий расширенного воспроизводства лосося. Воспользовавшись скандинавским опытом, Ю.А. Смирнов впервые осуществил восстановления 5 порогов в р. Сяпса (бас. Онежского озера). На основе этих работ нами были выполнены измерения и проанализирована технологическая цепочка осуществления работ до и после рекультивации. Затем, на базе полученных характеристик различного типа *НВУ* в реках Восточной Фенноскандии, был разработан новый подход к рекультивации рек, учитывающий условия формирования микробиотопов и реализации на них территориальных, кочевых и миграционных поведенческих комплексов молоди лосося (Веселов, Маслов, 1992). Он заключается в следующем: 1). Поддержание устойчивой численности популяции лосося возможно только в реках, где минимальная рекультивируемая и естественная площадь *НВУ* составляет не менее 15000 м², как правило это 3-4 порога длиной 300-500 м. 2). Восстанавливать рельеф *НВУ* необходимо только в местах выхода в русло твердых скальных пород с подъемом, где возникает естественный гидравлический подпор. Это условие стабилизации подвижности насыщенного грунта в паводковые режимы, становления локального биоценоза и фильтрационного режима «нерестового» грунта. 3). Применение карьерного грунта в качестве подсыпки ложа порога не приемлемо, т.к. мелкие песчаные фракции и наличие глины затрудняют возникновение подруслового потока, важного для развития эмбрионов и зимовки молоди. 4).

На подсышке ложа грунтом, взятого из той же реки, необходимо сформировать биотопы для обитания молоди лосося, путем добавки его фракций в пропорциях: песок (0,1-1 мм) до 3%, гравий (1 мм-1 см) 12%, галька мелкая (1-2,5 см) 8%, галька средняя (2,5-5 см) 30%, галька крупная (5-10 см) 47%, и на 1 м² поверхности грунта уложить 10-20 валунов (10-25 см). 5). В межень глубины на *НВУ* должны быть не менее 0,4-0,8 м, поверхностная скорость — 0,6-1,0 м/с.

Результаты инвентаризации рек послужили основой публикуемой в настоящее время серии Каталогов лососевых рек Восточной Фенноскандии, объединяющих их геологические и гидрологические характеристики, как среды воспроизводства атлантического лосося, с особенностями биологии вида. Каталоги и создаваемая на их основе *ГИС* (географическая информационная система) призваны обеспечить информационное, ресурсоэкономное, природоохранное и научное сопровождение разнообразных проектов. Они необходимы для расчета продукционных возможностей рек, прогнозирования колебания численности популяций лосося, для рыбоводных и акклиматизационных мероприятий, а также для координирования научно-исследовательских работ.

* * *

Таким образом, воссоздание стад лосося на базе «пустующих» рек предполагает наряду с механической рекультивацией *НВУ* использование апробированной смешанной технологии заселения речных биотопов молодь лосося разных возрастных групп и установку на зимний период искусственных гнезд-инкубаторов икры. Основопологающим для осуществления результативной рекультивации порогов, т.е. достижения естественного нереста производителей, развития эмбрионов, выхода и расселения личинок, а также обитания мальков лосося является моделирование абиотических условий (уклоны, рельеф, фракции грунта, глубины, скорости течения) естественных высокопродуктивных *НВУ* в местах выхода в русло трудно размываемых скальных пород.

Выводы

1. Установлена связь динамики локомоторных и ориентационных компонент реореакции с проявлением в онтогенезе молоди лосося территориального, кочевого и миграционного комплексов поведенческих реакций. Показано, что реореакция обеспечивает активное перераспределение молоди лосося в первый год жизни и формирование пространственной динамики распределения старших возрастных групп в летний и зимний периоды. Изменение баланса компонент реореакции смолтов влияет на трансформацию территориального поведения в миграционное. Это способствует их пелагическому распределению и успешному скату в наземные водоемы.

2. В нерестовых реках разного типа установлены закономерности формирования территориального, кочевого и миграционного комплексов поведенческих реакций молоди лосося и их качественного изменения в период перехода от личинок к малькам, а также при трансформации пестряток в смолтов. Показано, что усложнение поведения в онтогенезе направлено на освоение пространства с большими градиентами условий обитания и возможностями реализации жизненных стратегий.

3. Скорость течения обуславливает проявление разнообразных территориальных (неконтактных, контактно-обзорных, контактных в укрытии) комплексов поведенческих реакций и их модификаций; обеспечивает межвозрастное и межвидовое разделение микростадий молоди лосося и сопутствующих рыб. Общим для территориального поведения является избирание рыбой определенных микробиотопов, проявление одного из типов микростационального поведения, характеризуемого позами на грунте или совокупностью плавательных движений в толще воды, обеспечивающими минимизацию локомоции и эффективную добычу пищи.

4. Выявлено, что в реках северных широт (62-69°) катадромная миграция смолтов происходит в дневное время. Она начинается при температуре 11-12°C одновременно на всем их протяжении, достигая суточного максимума к 16-20 ч. При этом общая продолжительность ската не превышает 35 суток. Пик миграции наступает через 2-5 дней после начала ската, а в диапазоне температур 13-14°C интенсивность ската нарастает лавинообразно. Дальнейшее повышение температуры с 15 до 20°C не влияет на численность мигрантов. С увеличением широты расположения рек снижается влияние других абиотических факторов на миграцию лосося, таких как освещенность, лунные фазы, морские приливы и отливы. Температура становится основным пусковым фактором и регулятором процесса смены территориального комплекса поведенческих реакций на миграционный. Это и определяет скат смолтов в нагульный водоем и, в некоторых случаях, приводит к их десмолтификации или к созреванию по типу карликовых самцов и продолжению жизни в реке.

5. Миграция 65-75% смолтов в реках Восточной Финноскандии происходит в стаях. Однако в начале и в конце этого процесса они перемещаются по одиночке. Образование стай сначала происходит на нижних участках рек, затем – на средних и верхних. При задержке прогрева воды изменяется характер миграции: сокращается ее продолжительность и повышается интенсивность суточных пиков.

6. В реках Восточной Финноскандии выделены 6 типов нерестово-выростных участков – типичные пороги, мелководные пороги, перекаты, малые притоки, отмелевые косы и протоки. Все они различаются топографическими и гидрологическими показателями, такими как рельеф, уклоны, глубины, фракции грунтов, скорости течения. Этот специфичный комплекс показателей влияет на эффективность нереста производи-

телей, пространственное распределение и поведение молоди лосося, ее выживаемость и миграцию в нагульные водоемы.

7. Предложенная систематизация и классификация нерестовых рек по значимым гидрологическим показателям позволила выделить 7 основных типов и 4 группы водотоков. Эта классификация положена в основу анализа причин разнообразия ряда популяционных характеристик лосося (количество ходовых групп, время захода на нерест и др.) и видового состава сопутствующей ихтиофауны. Выявлены высокопродуктивные реки, реки с расширенным и нестабильным воспроизводством, а также с утраченными популяциями лосося.

8. На основе анализа абиотических факторов, влияющих на воспроизводство лосося, и типов территориального, кочевого и миграционного поведения выдвинут новый методологический подход к рекультивации лососевых рек, на основе которого стало возможным формировать рельефы и обеспечивать гидрологические характеристики, соответствующие естественным высокопродуктивным участкам. Предложена схема создания стад лосося на месте утраченных с использованием апробированной технологии искусственных гнезд-инкубаторов икры, устанавливаемых в реках.

Список основных публикаций по теме диссертации

- Шустов Ю.А., Щуров И.Л., Веселов А.Е. 1989. Влияние температуры на физические способности молоди озерного лосося *Salmo salar sebago* // Вопросы ихтиологии. Т. 29, вып. 4. С. 676-677.
- Веселов А.Е., Шустов Ю.А. 1991. Сезонные особенности поведения и распределения молоди пресноводного лосося *Salmo salar* L. *morpha sebago* Girard в реке // Вопросы ихтиологии. Т. 31, вып. 2. С. 346-350.
- Веселов А.Е. 1991. Особенности поведения молоди пресноводного лосося *Salmo salar* L. *morpha sebago* Girard в реке Лижма (бассейн Онежского озера) // Притоки Онежского озера. Петрозаводск. С. 149-158.
- Веселов А.Е., Маслов С.Е. 1992. Исследование нерестово-выростных участков в аспекте рекультивации // Биологические исследования растительных и животных систем. Петрозаводск. С. 66-78.
- Веселов А.Е. 1993. Распределение и поведение молоди атлантического лосося (*Salmo salar* L.) в потоке воды // Автореф. канд. дис. Петрозаводск. 24 с.
- Веселов А.Е., Кузьмин О.Г. 1993. Распределение молоди атлантического лосося *Salmo salar* L. на различных типах участков речного потока // Контроль состояния и регуляц. функц. Биосистем на разных уровнях организации. Петрозаводск. С. 27-41.
- Веселов А.Е., Кузьмин О.Г. 1993. Распределение пестряток атлантического лосося в реоградиентных условиях на различных типах грунта // Контроль состояния и регуляц. функц. Биосистем на разных уровнях организации. Петрозаводск. С. 41-49.
- Kazakov R.V. Veselov A. Je., Valetov V.A., Kaukoranta M. 1996. State of freshwater Atlantic salmon (*Salmo salar morpha Sebago Girard*) breeding stocks in the rivers of the Ladoga Lake basin // 2-nd International Lake Ladoga Symposium. August. P. 39.

- Kazakov R.V., Veselov A.Je. 1996. The change of behaviour model of Atlantic salmon during parr-smolt transformation // 5th International Workshop on Salmonid smoltification. Muonio, Finland. 9.-13.12.1996. P. 22.
- Веселов А.Е. 1996. Модели поведения молоди атлантического лосося и условия их формирования // Препринт доклада. Изд-во КНЦ РАН. 50 с.
- Казakov Р.В., Веселов А.Е. 1997. Каталог популяций атлантического лосося и географическая информационная система // Тез. докл. на I Всероссийском ихтиол. конгрессе. Изд.-во ВНИРО. С. 516.
- Веселов А.Е. 1998. Распределение и поведение молоди атлантического лосося в летний период // В кн.: «Атлантический лосось». Л.: Наука. С.159-180.
- Казakov Р.В., Веселов А.Е. 1998. Закономерности смолтификации молоди атлантического лосося // В кн.: «Атлантический лосось». Л.: Наука. С.195-241.
- Веселов А.Е., Казakov Р.В., Сыsoева М.И. 1998. Особенности катадромной миграции атлантического лосося // В кн.: «Атлантический лосось». Л.: Наука. С. 242-265.
- Казakov Р.В., Веселов А.Е. 1998. Популяционный фонд атлантического лосося России // В кн.: «Атлантический лосось». Л.: Наука. С. 383-395.
- Веселов А.Е., Казakov Р.В. 1998. Ретроспектива уловов и современная ревизия популяций атлантического лосося (*Salmo salar* L.) в России // Лососевые Европейского Севера России. Изд-во КНЦ РАН, Петрозаводск. С. 3-14.
- Веселов А.Е., Михельсон С.В., Усик М.В., Бахмет И.Н. 1998. Распределение молоди лосося, кумжи и сопутствующих видов рыб на участках совместного обитания // В сб. статей «Лососевые Европейского Севера России» Изд-во КНЦ РАН, Петрозаводск. С. 21-29.
- Kazakov R.V., Veselov A.Je. 1998. Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) catches in Russia // J. Appl. Ichthyol. 14, 65-68.
- Veselov A.Je, Kazakov R.V., Sysoyeva M.I., Bahmet I.N. 1998. Ontogenesis of reotactic and optomotor responses of juvenile Atlantic salmon // Aquaculture. 168, 17-26.
- Veselov A.Je., Sysoyeva M.I., Potutkin A.G. 1998. The pattern of Atlantic salmon smolt migration in the Varzuga River (White Sea Basin) // Nordic J. Freshw. Res. 74, 65-78.
- Веселов А.Е., Валетов В.А., Титов С.Ф. 1999. Популяционный фонд атлантического (*Salmo salar* L.) и пресноводного (*Salmo salar morpha Sebago* G.) лосося в Карелии // Тез. докл. Международн. конф. и выездн. науч. сессии ООБ РАН «Биол. осн. изуч., освоения и охраны жив. и растит. мира, почв. покрова Восточной Фенноскандии». Петрозаводск, 6-10 сентября 1999 г. С. 117-118 и 179 (рус., англ. яз.).
- Primmer C.R., Veselov A.Je., Aho T., Piironen J., Ranta E. 1999. The use of molecular genetic markers in the study of salmonid fishes // International conference and scientific session on the department of General Biology of RAS: "Biol. basis of the study, managem. and protect. of flora, fauna and the soil cover in Eastern Fennoscandia". P. 177-178.
- Антонова В.А., Чуксина Н.А., Студенов И.И., Титов С.Ф., Семенова О.В., Шустов Ю.А., Веселов А.Е., Хренников В.В., Широков В.А., Шуруп И.Л. 2000. Обзор методов оценки лососевых рек. Издательский центр АГМА, Архангельск. 47 с.
- Koskinen M.T., Ranta E., Piironen J., Veselov A., Titov S., Haugen T.O., Nilsson J., Carlstein M., Primmer C.R. 2000. Genetic lineages and postglacial colonization of

- grayling (*Thymallus thymallus*, Salmonidae) in Europe, as revealed by mitochondrial DNA analyses // *Molecular Ecology*. №9, 1609-1624.
- Веселов А.Е., Калюжин С.М. 2001.** Экология, поведение и распределение молоди атлантического лосося // Петрозаводск: Карелия, 2001. 160 с.
- Веселов А.Е., Сысоева М.И., Бахмет И.Н. 2001.** Изменение локомоторной компоненты реореакции в онтогенезе молоди атлантического лосося // Экологические проблемы онтогенеза рыб: физиолого-биохимические аспекты. М.: Изд. МГУ, 2001. С. 125-134.
- Сысоева М.И., Марковская Е.Ф., Веселов А.Е., Сонина А.В., Дементьева Е.Н. 2001.** Адекватность выбора математических методов, соответствующих сложности биологических систем и постановки задач исследования // Тез. докл. Всероссийской науч. школы «Математические методы в экологии», Петрозаводск. С. 334-336.
- Nilsson J., Gross R., Asplund T., Dove O., Jansson H., Kelloniemi J., Kohlmann K., Lölytnoja A., Nielsen E.E., Paaver T., Primmer C.R., Titov S., Vasemägi A., Veselov A., Öst T., Lumme J. 2001.** Matrilinial phylogeography of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in Europe and postglacial colonization of the Baltic Sea area // *Molecular Ecology*. №10, 89-102.
- Веселов А.Е., Лумме Я., Бахмет И.Н., Приммер К.Р., Титов С.Ф., Коскинен М.Т., Потуткин А.Г. 2001.** Лососевые реки бассейнов Белого моря и Онежского озера // Труды Карельского научного центра РАН. Биогеография Карелии. Серия Б. Биология. Вып. 2. Петрозаводск: изд-во КарНИЦ РАН. С. 152-166.
- Koskinen M.T., Nilsson J., Veselov A.Je., Potutkin A.G., Ranta E., Primmer C.R. 2002.** Microsatellite data resolve phylogeographic patterns in European grayling, *Thymallus thymallus*, Salmonidae. *Heredity*, № 88. P. 391-401.
- Зубченко А.В., Веселов А.Е., Калюжин С.М. 2002.** Биологические основы управления запасами семги в реке Варзуге и Варзугском рыбопромысловом районе. Мурманск – Петрозаводск, 77 с.
- Gross R., Nilsson J., Kohlmann K., Lumme J., Titov S., Veselov A. 2003.** Distribution of growth hormone 1 gene haplotypes among Atlantic salmon, *Salmo salar* L. populations in Europe // Atlantic salmon: biology, conservation and restoration. Petrozavodsk. P. 32-37.
- Веселов А.Е., Зубченко А.В., Потуткин А.Г., Калюжин С.М., Бахмет И.Н. 2004.** Нерестово-выростной фонд атлантического лосося реки Варзуги // Биология, воспроизводство и состояние запасов анадромных и пресноводных рыб Кольского полуострова. Изд-во ПИНРО, Мурманск. С. 5-26.
- Зубченко А.В., Веселов А.Е., Драганова Е.Е., Калюжин С.М. 2004.** Значение рыбоучетного заграждения для регулирования промысла и сохранения субпопуляционной структуры атлантического лосося рек Варзуга и Кица // Биология, воспроизводство и состояние запасов анадромных и пресноводных рыб Кольского полуострова. Изд-во ПИНРО, Мурманск. С. 27-38;
- Барышев И.А., Веселов А.Е., Зубченко А.В., Калюжин С.М. 2004.** Беспозвоночные организмы выростных участков молоди атлантического лосося в бассейне реки Варзуги // Биология, воспроизводство и состояние запасов анадромных и пресноводных рыб Кольского полуострова. Изд-во ПИНРО, Мурманск. С. 39-51.
- Asplund, T., Veselov, A., Primmer, C.R., Bakhmet, I., Potutkin, A., Titov, S., Zubchenko, A., Studenov, I., Kaluzhin, S., Lumme, J. 2004.** Postglacial origin of ma-

- ternal lineages of sea-migrating Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the Barents Sea and the White Sea basins // *Ann. Zool. Fennici*. 41, 465-475.
- Зубченко А.В., Веселов А.Е., Калюжин С.М. 2004. Горбуша (*Oncorhynchus gorbuscha*) проблемы акклиматизации на Европейском севере России. Петрозаводск-Мурманск: Фолиум. 82 с.
- Павлов Д.С., Лупандин А.И., Калюжин С.М., Веселов А.Е. 2004. Патент на полезную модель №38532. Устройство для инкубации икры. Заявка №2004109094 от 10 июля 2004 г.
- Tonteri A., Titov S., Veselov A., Zubchenko A., Koskinen M.T., Lesbarrers D., Kaluzhin S., Bakhmet I., Lumme J., Primmer C.R. 2005. Phylogeography of anadromous and non-anadromous Atlantic salmon (*Salmo salar*) from northern Europe // *Ann. Zool. Fennici*. 42: 1-22.
- Павлов Д.С., Лупандин А.И., Калюжин С.М., Веселов А.Е. 2005. Патент на полезную модель №46626. Устройство для инкубации икры. Заявка №2005101500 от 27 июля 2005 г.
- Веселов А.Е., Калюжин С.М. 2005. Лососевые реки бассейна Онежского озера // Серия: Каталог лососевых рек России. Петрозаводск: Фолиум. 135 с.
- Веселов А.Е., Калюжин С.М. 2005. Систематизация рек Мурманской области и Карелии как среды воспроизводства атлантического лосося *Salmo salar* L. // Труды КарНЦ РАН: Биогеография Карелии. Вып. 7. С. 26-33.
- Веселов А.Е., Калюжин С.М. 2005. Сезонная динамика распределения молоди атлантического лосося *Salmo salar* // Материалы докладов Международной конференции «Поведение рыб» (1-4 ноября 2005 г., Борок) М: АКВАРОС. С. 63-70.
- Лупандин А.И., Павлов Д.С., Веселов А.Е., Калюжин С.М. 2005. Искусственное воспроизводство атлантического лосося (*Salmo salar*) в естественных условиях // Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами. М: КМК. С. 434-445.
- Липатов Д.С., Веселов А.Е. 2006. Распределение рыбного промысла в Онежском озере (на примере 2004 года) // Лососевидные рыбы Восточной Фенноскандии. Петрозаводск: С. 63-70.
- Шустов Ю. А., Веселов А.Е. 2006. Современное состояние и пути сохранения озерной кумжи *Salmo trutta m. lacustris* L. в водоемах Карелии // Лососевидные рыбы Восточной Фенноскандии. Петрозаводск. С. 198-210.
- Барышев И.А., Веселов А.Е. 2006. Количественная характеристика зообентоса некоторых рек бассейна Белого моря (Карельский, Терский и Архангельские берега) // Лососевидные рыбы Восточной Фенноскандии. Петрозаводск. С. 23-30.
- Kuusela J., Holopainen R., Meinilä M., Veselov A., Shurov I., Ieshko E., Lumme J. 2006. Potentially dangerous *Gyrodactylus salaris* in Russian Karelia: harmless and harmful combinations of host species and parasite strains // *Salmon fishes of Eastern Fennoscandia*. Petrozavodsk. P. 47-55.
- Lumme J., Asplund T., Kuusela J., Veselov A., Bakhmet I., Potutkin A., Primmer C. 2006. Endemic Karelian strains of brown trout, *Salmo trutta* L.: A preliminary analysis by mitochondrial DNA // *Salmon fishes of Eastern Fennoscandia*. Petrozavodsk. P. 51-63.
- Veselov A., Primmer C.R., Zubchenko A., Potutkin A., Koskinen M.T., Kaluzhin S.M. 2006. Diversity of spawning migration and Genetic population structuring

- of Atlantic salmon, *Salmo salar* in the Varzuga River // Salmon fishes of Eastern Fennoscandia. Petrozavodsk. P. 211-221.
- Веселов А.Е. 2006.** Инвентаризация и систематизация рек Карелии и Кольского полуострова как среды воспроизводства атлантического лосося *Salmo salar* L. // Доклады Академии Наук. Т. 407, №3. С. 1-5.
- Primmer C.R., Veselov A., Zubchenko A., Poututkin A., Bakhmet I., Koskinen M.T. 2006.** Isolation by distance within a river system: genetic population structuring of Atlantic salmon, *Salmo salar*, in tributaries of the Varzuga River in northwest Russia // Journal of Molecular Ecology. 15, 653-666.
- Барышев И.А., Веселов А.Е. 2006.** Сезонная динамика бентоса и дрифта беспозвоночных организмов в притоках Онежского озера // Биология внутренних вод. (В печати).
- Tontcri A., Veselov A., Titov S., Lumme J., Primmer C.R. 2006.** The effect of anadromous and non-anadromous life histories on genetic diversity: lessons from the Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // Journal of Molecular Ecology. (In print).

Изд. лиц. № 00041 от 30.08.99. Подписано в печать 24.04.06.
Формат 60x84¹/₁₆. Бумага офсетная. Гарнитура «Times». Печать офсетная.
Уч.-изд. л. 3,0. Усл. печ. л. 3,0. Тираж 100 экз. Изд. № 38. Заказ № 579

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

