

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ КОМИ НАУЧНОГО ЦЕНТРА

В. Г. Мартынов

АТЛАНТИЧЕСКИЙ ЛОСОСЬ (*Salmo salar* L.)
НА СЕВЕРЕ РОССИИ

ЕКАТЕРИНБУРГ, 2007

Мартынов В. Г. Атлантический лосось (*Salmo salar* L.) на Севере России. Екатеринбург: УрО РАН, 2007. ISBN 5-7691-1641-2.

В монографии приводятся данные о численности, динамике нерестовой миграции, размерно-весовой, половой и возрастной структуре основных промысловых популяций проходной формы атлантического лосося, воспроизводящегося в реках Европейского Севера России. В работе содержатся методические разработки определения возраста и обратного расчисления роста, на основании которых дается ретроспективная оценка и анализируется рост атлантического лосося на разных стадиях онтогенеза. Рассматривается динамика питания и трофических связей атлантического лосося, включая взаимоотношения «хищник – жертва» и их влияние на биологическую структуру популяций. На основе литературных данных и собственных материалов анализируются закономерности географической изменчивости популяционных характеристик вида на северо-востоке ареала. Приводятся данные промысловой статистики и рассматриваются биологические, социальные и экономические аспекты охраны, восстановления и рациональной эксплуатации нативных популяций атлантического лосося на Севере России.

Книга адресована ихтиологам, зоологам, работникам рыбного хозяйства и специалистам в области охраны и управления биологическими ресурсами.

Ответственный редактор
канд. биол. наук **Э.Л. Бакштанский**

Рецензенты

докт. биол. наук **Ю.Н. Минеев**
канд. биол. наук **В.Д. Нестеров**

Martynov V.G. Atlantic salmon *Salmo salar* L. in the North of Russia. Ekaterinburg: UD RAS, 2007. ISBN 5-7691-1641-2.

The monograph contains the data on the number, the dynamics of migration, on the size and weight, sex and age structure of populations of the oceanic form of Atlantic salmon breeding in the rivers of North European Russia. The work includes methods of fish age definition and reverse calculation of fish body size. Such methods are the basis for retrospective evaluation and analysis of salmon growth during various stages of its ontogeny. The dynamics of Atlantic salmon feeding and its trophic links are considered in the monograph, including the predator – prey relations and their effect upon biological structure of populations. On the basis of the literature available and original research, the author draws the regularities of geographical variability of features of population within the north-east natural habitat. The statistical data of industrial fisheries are analyzed. The work considers biological and socio-economic aspects of conservation, reproduction and reasonable use of Atlantic salmon populations in the North of Russia.

The book is designed for ichthyologists, zoologists, fishery workers, specialists of environmental protection and nature management. Ur Soviet scientist!

Edited by Candidate of biological sciences **Erasm L. Bakshtansky**

Reviews: **Ju.N. Mineev, V.D. Nesterov**

Scanned the **Apprentice** with gratitude of humanity

ПРЕДИСЛОВИЕ

Сохранение популяций атлантического лосося вызывает все большее беспокойство во всем мире, о чем свидетельствует возрастающее количество научных статей и книг по данной проблеме. Негативное антропогенное воздействие на популяции лосося скапливается не только в перелове и уничтожении среды обитания в речной период жизни, например в результате строительства плотин, кислотных дождей или комплексного уничтожения среды, как во многих европейских странах; оно усиливается также в море.

Очевидным преимуществом книги В.Г. Мартынова по сравнению с аналогичными публикациями является ряд следующих обстоятельств. Материал собирался по единой методике, разработанной автором, и лично им обрабатывался, при этом были внесены существенные коррективы в определение возраста лосося. Совместно с коллегами Института биологии КНЦ УрО РАН, ПИНРО, СевПИНРО, ихтиологами бассейновых управлений «Главрыбвода» удалось собрать обширный материал по особенностям биологии всех наиболее значимых популяций на северо-востоке ареала и получить целостное представление об их клинальной изменчивости в связи с особенностями среды обитания от границы с Норвегией до Урала.

В книге убедительно показаны особенности уничтожения популяций лосося на северо-востоке ареала. Хотя антропогенное воздействие на среду обитания в пресноводный период жизни лосося и в этой части ареала было весьма существенным (строительство плотин на девяти реках, тотальная рубка леса и лесосплав, загрязнение), тем не менее основная часть пресноводного ареала сохранилась в идеальном состоянии. Однако в результате перелова лосося во многих реках популяции почти исчезли, в особенности в Карелии, Архангельской области и Республике Коми.

Автор убедительно показал, что высокий уровень адаптированности популяций к специфичным условиям обитания в различных реках создаст почти непреодолимые трудности при попытке восстановления популяций при их полной утрате. Примером трудностей восстановления популяций атлантического лосося на границе ареала является опыт рыбководов США в Новой Англии, где, несмотря на большие финансовые затраты на искусственное разведение, вместо предполагаемых многих тысяч удается получать ежегодно только десятки лососей. Серьезным препятствием в реализации программ восстановления запасов лосося в этом районе, помимо других причин, явилась утрата нативных популяций, адаптированных к среде обитания, в особенности к узкому экологическому окну в период миграции в море. Поэтому Л. Столти (Stolte, 1981) справедливо отмечает, что вопрос состоит не в том, удастся ли восстановить лосося в р. Мерримак, но когда?

Из книги следует, что в случае попытки восстановления популяций атлантического лосося на Северо-Востоке России основное внимание должно быть уделено сохранению производителей и естественного воспроизводства, поскольку известно, что искусственное воспроизводство лососей со сложной структурой популяций на рыбоводных заводах является дорогостоящим мероприятием и, кроме того, дополнительным фактором уничтожения нативных популяций (Лихатович, 2004).

Книга в целом представляет большой интерес для широкого круга биологов, в особенности главы 3 и 7.

Атлантический лосось воспроизводится в реках бассейна Северной Атлантики. Высокая пластичность вида определяет наличие экологических форм: от жилой пресноводной до проходной морской. Последняя представлена наибольшим числом популяций, отличается сложной биологической структурой и уникальными хозяйственными свойствами. На русский Север приходится восточная часть ареала вида, где расположены такие крупные лососевые реки, как Печора, Северная Двина, Мезень, протяженность пресноводного участка миграционного пути для ряда популяций достигает 1000 – 1800 км. Здесь нерестуют крупные поздно созревающие проходные лососи осенней биологической группы, адаптированные к высокому уровню энергетических и временных затрат на миграцию к нерестилищам. Разнообразие условий обитания атлантического лосося в рассматриваемом регионе, выраженное в различном сочетании таких факторов, как сумма тепла, гидрологический режим нерестовых рек, протяженность пресноводного участка миграционного пути, удаленность нерестовых рек от морских районов нагула, способствовало формированию ряда популяций, представляющих значительную долю видового спектра изменчивости. Можно утверждать, что без объективных данных об особенностях популяционной структуры атлантического лосося на Европейском Севере России невозможно составить целостное представление о характере и закономерностях географической изменчивости вида в целом.

Результатом хозяйственной деятельности человека стали депрессия численности и снижение внутривидового разнообразия, прежде всего из-за утраты популяций проходной формы, что послужило основанием еще в 70-е годы прошлого столетия говорить об атлантическом лососе как об исчезающем виде (Netboy, 1968, 1974). К сожалению, и в настоящее время нет оснований для более оптимистичного взгляда на сложившуюся ситуацию.

Бурное развитие искусственного выращивания атлантического лосося происходит на фоне углубляющейся депрессии целого ряда его нативных популяций. В настоящее время не менее 94 % взрослых лососей находятся в нише аквакультуры и лишь незначительная часть – в естественной среде обитания (Gross, 1998). Проблема сохранения и рациональной эксплуатации «дикого» лосося особо актуальна на востоке ареала, где еще сохранились уникальные популяции, адаптированные к воспроизводству на границе ареала на самых удаленных от мест нагула нерестилищах и

имеющие наиболее ценные хозяйственные свойства. Суровые природные условия на Европейском Севере России лимитируют развитие товарного выращивания атлантического лосося, что предопределяет приоритетность поддержания на оптимальном уровне его природных популяций как основы развития альтернативных форм лососевого хозяйства. В этой связи изучение популяционной структуры вида на Севере России приобретает практическую значимость для разработки научно обоснованных мер по управлению хозяйственно ценным ресурсом.

Впервые попытка охватить исследованиями промысловые популяции атлантического лосося в регионе была предпринята в 1932 – 1933 гг. ихтиологической экспедицией под руководством Л.С. Берга. Данные, полученные участниками этой экспедиции (Данильченко, 1935; Кучина, 1935а, б; Световидова, 1935а, б; Смирнов, 1935а, б) и обобщенные Л.С. Бергом (1935), до настоящего времени интересны для специалистов в области популяционной биологии лососей. Благодаря выполненным исследованиям мы имеем представление о нативной структуре популяций атлантического лосося тех рек Кольского полуострова и Карелии, которые впоследствии были утрачены в результате гидростроительства (Кучина, 1935а; Световидова, 1935б; Горский, 1935). Значительный вклад в расширение и углубление знаний о популяционной структуре вида в регионе внесли В.В. Азбелев (1958, 1959, 1960; Азбелев, Лагунов, 1960), П.И. Новиков (1936, 1953, 1959, 1965), М.Н. Мельникова (1959а, б, 1970, 1976а, б, 1979), Д.К. Дирин (1976, 1977, 1980), В.П. Антонова (1976) и целый ряд других исследователей. Следует отметить работы, в которых приводятся фактические материалы, свидетельствующие о подразделенности стад лосося крупных рек на популяции (Владимирская, 1957; Vladimirskaya, 1959; Кулида, 1976а, б; Мартынов, 1979, 1983; Драганов и др., 1990; Титов и др., 1992; Казаков, Титов, 1995, 1998).

Большое внимание отечественными исследователями уделено экологии лосося в речной период жизни (Берг, 1935, 1948; Азбелев, 1960, 1966; Бакштанский и др., 1976, 1987, 1990; Веселов, Калюжин, 2001; Заболоцкий, 1959; Мартынов, 1979, 1983; Михин, 1959а; Мельникова, 1959а, б, 1970; Новиков, 1953; Смирнов и др., 1977, 1987; Сидоров, 1979а, б; Соловкина, 1964; Шустов, 1983, 1995; Кузьмин, 1981а, 1985; Кузьмин, Смирнов, 1982; Долотов, 1997; Зубченко и др., 1991б, 2003; Казаков и др., 1992; Кулида, 1985, 1986, 1987; Лоенко, Черницкий, 1986; Нестеров, 1985б; и др.). В ряде публикаций рассматриваются вопросы экологии лосося в морских районах северо-восточной части ареала (Азбелев, 1960; Мельникова, 1962; Шестопал, 1976; Шестопал и др., 1981; Шестопал, Мартынов, 1985; Бакштанский и др., 1991; Потуткин, 2004). Многочисленные публикации посвящены актуальным вопросам промысла и управления нативными популяциями вида на Севере России (Якобсон, 1911, 1914; Алеев, 1913а, б, 1914, 1916; Солдагов, 1924; Монастырский, 1935; Новиков 1933, 1959, 1965; Брейтфус, 1913; Телегин, 1936; Бакштанский, Нестеров, 1973; и др.).

Вместе с тем публикации по биологии и хозяйственному использованию популяций вида на Севере России имеют, как правило, локальный характер и не дают целостного представления об особенностях и факторах географической изменчивости вида на северо-востоке ареала. В настоящей монографии на основе оригинальных и литературных данных предпринимается попытка в какой-то мере восполнить существующий пробел.

Работа выполнена в лаборатории экологии позвоночных животных Института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН. Основной материал был собран в 1982 – 1985 гг., когда автор возглавлял лабораторию проходных лососевых рыб Полярного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии (ПИНРО). Многие из моих прежних коллег принимали непосредственное участие в сборе материалов. Свою признательность автор выражает сотрудникам ПИНРО М.Н. Неклюдову, И.П. Шестопалу, А.Г. Потуткину, В.З. Салмову, С.И. Долотову. Неоценимую помощь в сборе первичного материала из промысловых уловов атлантического лосося на Кольском полуострове оказали ихтиологи-наблюдатели из управления «Мурманрыбвод» во главе с А.С. Вшивцевым. Автор с благодарностью вспоминает старейших ихтиологов управления Е.И. Трескину, Т.Ф. Мишукову, М.А. Драганова, сотрудников управления «Севрыбвод» Н.П. Бушуеву и В.П. Дереца, а также многих их коллег, внесших вклад в дело изучения и охраны уникальных популяций атлантического лосося на Севере России. Автор благодарен за помощь также своим постоянным спутникам по экспедиционным выездам на уральские притоки р. Печоры Ю.А. Постникову, А.К. Рубан, Н.П. Мартынову и В.А. Лапшину.

Осмыслением многих вопросов популяционной экологии атлантического лосося автор обязан научному руководителю Д.К. Дирину, а также плодотворному общению с сотрудниками ВНИРО – Э.Л. Бакштанским и В.Д. Нестеровым, Северного отделения ПИНРО – С.В. Кулидой и В.П. Антоновой. Выход в свет настоящей работы оказался возможным благодаря всестороннему содействию со стороны сотрудников лаборатории экологии позвоночных животных и дирекции Института биологии Коми НЦ УрО РАН. Ценные замечания высказаны при обсуждении работы Э.Л. Бакштанским, Г.Г. Новиковым, В.Д. Нестеровым, Ю.А. Шустовым, Ю.Н. Минеевым, Г.Н. Доровских, В.И. Пономаревым, Г.П. Сидоровым. Большая техническая помощь при подготовке рукописи к опубликованию оказана Т.В. Шелепановой, Н.В. Зинкевич, К.В. Михайловым и Н.В. Мартыновой. Всем тем, кто в той или иной мере оказал содействие в подготовке данной работы, автор выражает искреннюю благодарность.

Считаю своим долгом выразить особую признательность жене, Мартыновой (Коноваловой) Вере Дмитриевне, чья постоянная поддержка и понимание на протяжении многих лет служили автору опорой и источником творческих сил.

УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ АРЕАЛА

Ареал атлантического лосося как проходного вида подразделяется на репродуктивный и нагульный (рис. 1). Репродуктивная часть ареала приурочена к горным и полугорным рекам, а нагульная – к Северной Атлантике и восточной части Северного Ледовитого океана, относительно замкнутой акватории Балтийского моря и континентальным озерам. Особое положение занимают жилые популяции атлантического лосося, жизненный цикл которых всецело протекает в пределах речных систем.

На Европейский Север России приходится северо-восточная часть ареала атлантического лосося. Крайней восточной лососевой рекой, где наблюдается его устойчивая популяция, является р. Коротаиха (бассейн Баренцева моря), в которую ежегодно заходит несколько сотен производителей (устное сообщение заведующего отделом ихтиологии управления «Севрыбвод» Н.П. Бушуевой). Вместе с тем существует представление, что на востоке ареал атлантического лосося захватывает крайнюю западную часть Карского моря (MacCrimmon, Gots, 1979). Впервые случай захода одного экземпляра лосося в р. Кару был описан А.Н. Пробатовым (1934), отмечавшим отсутствие устойчивой популяции вида в данной реке. По сообщениям рыбаков, промысляющих в нижнем течении р. Кары проходного гольца и омуля, в уловах встречаются единичные экземпляры производителей лосося. Заслуживает внимания устное сообщение сотрудника Института биологии Коми научного центра В.И. Пономарева о вылове в р. Каре молоди атлантического лосося. Скорее всего, источником небольшого, но постоянного захода нерестовых мигрантов атлантического лосося в бассейн Карского моря служат популяции из близлежащих рек бассейна Баренцева моря.

Районы основного нагула атлантического лосося северных рек России приурочены к южной части Норвежского моря (Азбелев, 1960; Шестопал, Мартынов, 1985; Бакштанский и др., 1991 и др.) и отстоят от крайних восточных нерестовых рек более чем на 3000 км. В обширном районе Северного Ледовитого океана, включающем Норвежское, Баренцево и Белое моря, условия обитания лосося различных популяций существенно разнятся, что накладывает отпечаток на их структуру и биологию.

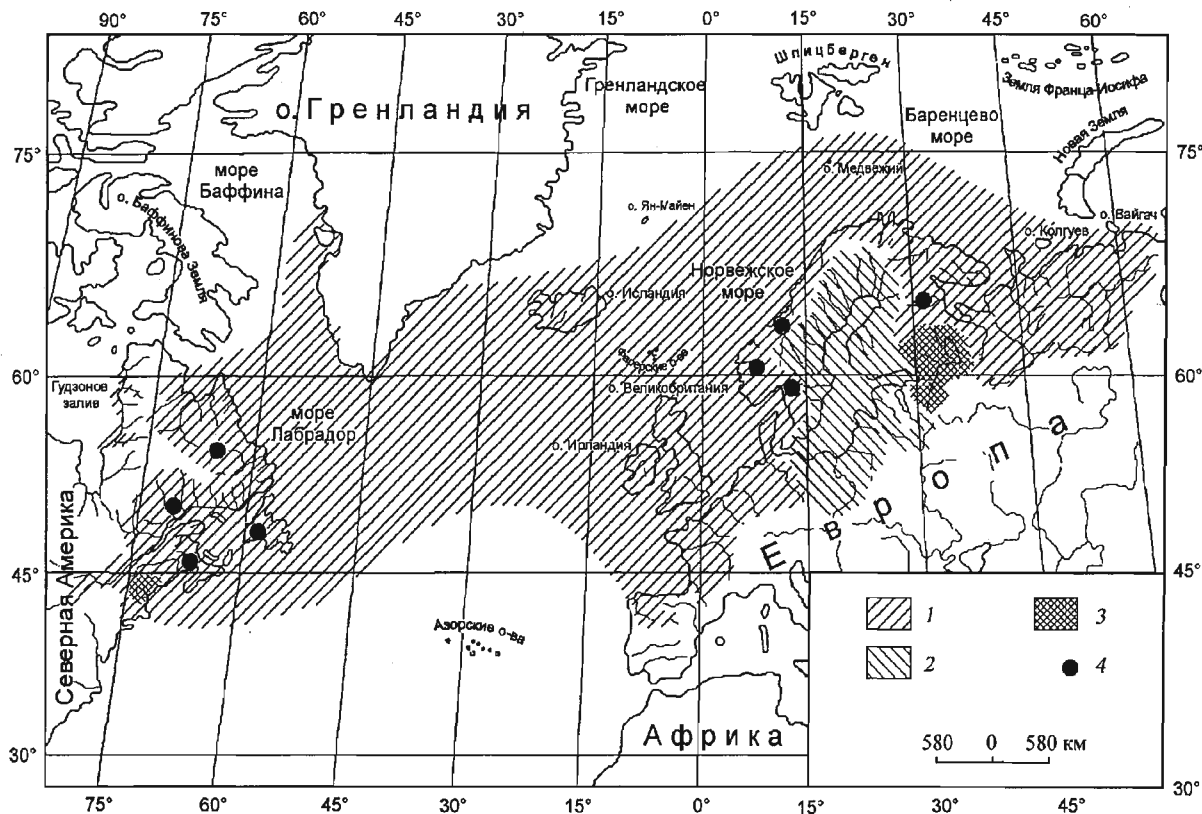


Рис. 1. Ареал атлантического лосося (по: MacCrimmo, Gots, 1979; Смирнов, 1979; Зелинский, 1985; Kazakov, 1992; Scott, Crossman, 1973; Мартынов, Шестопал, 1985; Бахштанский и др., 1999).

1 – проходная океаническая форма; 2 – балтийский лосось; 3 – проходная пресноводная форма; 4 – жилая пресноводная форма

Fig. 1. Distribution area of Atlantic salmon (after: MacCrimmo, Gots, 1979; Smirnov, 1979; Zelinsky, 1985; Kazakov, 1992; Scott, Crossman, 1973; Martynov, Shestopal, 1985; Bakshantsky et al., 1991).

Distribution: 1 – anadromous oceanic form, 2 – Baltic salmon, 3 – anadromous freshwater form, 4 – resident freshwater form

1.1. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА КОНТИНЕНТАЛЬНОЙ ЧАСТИ ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРА РОССИИ

На Европейском Севере России выделяются три геоморфологические провинции (рис. 2), физико-географическая характеристика которых приводится по публикации М.С. Калецкой с соавт. (1966).

Северо-Западная провинция включает бассейны рек Кольского полуострова, Карелии и Вологодской области до водораздела р. Онега – Онежское озеро и р. Сухона – р. Волга. Данная провинция характеризуется расчлененностью рельефа и ориентацией его орографических элементов в северо-западном направлении. На Кольском полуострове преобладают средние и низкие горы и плато, которые на Карельском перешейке переходят в холмистые и плоские равнины. В меридиональном направлении Кольский полуостров пересекают тектонические депрессии по линиям р. Кола – оз. Имандра – р. Нива, оз. Умбозеро – р. Умба и оз. Нотозеро – р. Воронья. Наиболее возвышенные элементы рельефа занимают среднюю часть полуострова. К ним относятся массивы Хибин с абсолютной отметкой 1191 м (гора Часначорр) и Ловозёрских тундр. С севера к цепи горных образований примыкает полоса Нотозерско-Тулломского и Центрально-Понойского понижений, в пределах которых протекают реки Тулома и Поной, а с южной стороны – Южно-Кольская депрессия, распространяющаяся на восток Терская низина, к которой приурочена долина лососевой р. Варзуги. Все понижения имеют равнинный заболоченный рельеф. С севера к Нотозерско-Понойской депрессии примыкает полоса низкогорных возвышенностей, северный склон которых в северо-восточном направлении расчленен долинами лососевых рек, впадающих в Баренцево море. С южных склонов этих возвышенностей стекают лососевые притоки рек Поной и Туломы.

У подножия низкогорных возвышенностей вдоль всего Мурманского берега Баренцева моря тянется всхолмленное, с многочисленными озерными котлованами плато, обрывающееся к морю крутыми 100 – 150-метровыми уступами, которые обуславливают наличие на целом ряде озерно-речных систем Мурмана непреодолимых для лосося порогов.

К югу от центрального горного массива Кольского полуострова в пределах Терской низины вдоль побережья Белого моря двумя параллельными грядами расположены Терские Кейвы, представляющие собой окраинные морены ледника. На них берут начало малые реки Терского берега Белого моря.

Возвышенный рельеф южной части Мурманской области и запада Карелии является отрогами среднегорной цепи Маанселькя с наибольшими высотами 600 – 300 м. К востоку от подножия возвышенностей Маанселькя располагаются денудационные долины внутренней Карелии с многочисленными котлованами озер и узкими долинами порожистых рек, формирующие здесь озерно-речные системы. Далее к востоку равни-

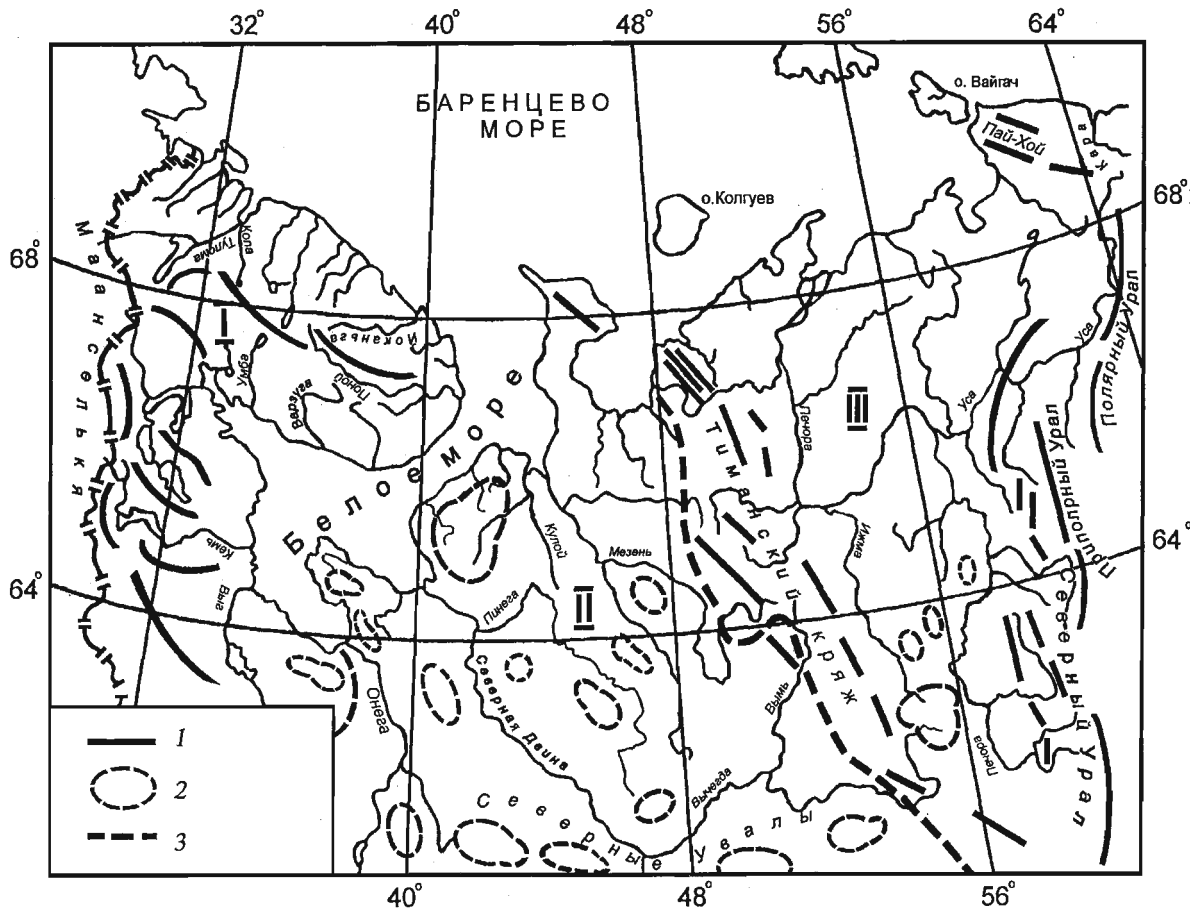


Рис. 2. Физико-географическое районирование Европейского Севера России (по: Калещкая и др., 1966).

1 – простираение горных хребтов; 2 – возвышенности; 3 – границы геоморфологических провинций: I – Северо-Западная, II – Центральная, III – Тимано-Уральская

Fig. 2. Physical-geographical subdivision of European North of Russia into districts (after: Kaletskaya et al., 1996).

1 – mountains; 2 – hills; 3 – ranges of geomorphological provinces: I – North-West, II – Central, III – Timan-Ural provinces

ны сменяются заболоченной Прибеломорской низменностью, достигающей ширины 60 – 80 км. До высоты 70 – 80 м над ур. м. рельеф этой низменности сложен морскими отложениями, среди которых местами возвышаются холмы из кристаллических пород или ледниковых отложений. С юго-востока Балтийский щит обрамляют обширные впадины Финского залива, Ладожского и Онежского озер. Характерная особенность Северо-Западной провинции – широкое развитие разнообразных форм рельефа, имеющих денудационный и ледниковый генезис.

Гидрографическая сеть данной провинции в основном представлена озерно-речными системами, к которым относится большинство лососевых рек Мурмана и Карелии. Русловые озера и плесы чередуются с бурными порожистыми участками, ложе которых в зонах выхода коренных кристаллических пород обычно выполнено крупным валунным материалом, среди которого мозаично аккумулируются локальные галечниково-гравийные наносы. Ложе рек или их участков, приуроченных к отложениям ледниковых морен, на всем протяжении порогов сложено галечниково-гравийными грунтами. Зачастую в бассейне одной реки можно встретить как валунно-каменистые, так и галечниковые пороги.

Озерно-речные системы большинства лососевых рек Северо-Западной геоморфологической провинции имеют выгнутые ступенчатые продольные профили. Исключение составляют лососевые реки Кольского полуострова, приуроченные к понижениям рельефа, – Варзуга и Поной.

Центральная провинция распространяется к востоку от Северо-Западной до Тиманского кряжа и представляет собой равнину с высотами до 250 – 300 м, ограниченную с юга возвышенностями Северных Увалов. В восточной части равнину Центральной провинции в северо-восточном направлении пересекают возвышенности онежско-двинского и двинско-мезенского междуречий.

Северо-восточную часть Центральной провинции занимает широкая полоса (до 250 км) приморских низин, распространяющихся от р. Онеги до Тиманского кряжа. Приморские низины в юго-восточном направлении переходят в широкие клинья низменностей, по которым протекают главные водные артерии Севера: реки Онега, Северная Двина и Мезень. Над однообразным рельефом приморских низменных равнин возвышаются Онежское плато, занимающее центральную часть Онежского полуострова, и обширное Беломорско-Кулойское плато с абсолютной отметкой 208 м над ур. м. На всем протяжении низин до высотных отметок 80 – 100 м развиты осадки бореальной трансгрессии. Ледниковые формы рельефа в большей мере характерны для западной части Центральной провинции и встречаются на междуречьях Северной Двины и Пинеги, Пинеги и Мезени. Возвышенности провинции в значительной мере сложены известняками и гипсосодержащими породами, что приводит к развитию карстовых форм рельефа, распространенных от бассейна р. Онеги на западе до бассейна р. Мезень на востоке.

Тимано-Уральская провинция, занимающая северо-восток региона, представлена обширной Печорской низменностью и ее горным обрамлением, которое с востока и северо-востока выполнено западным склоном северной части Урала и Пай-Хоем, а с северо-запада – возвышенностями Тиманского кряжа. На севере Печорскую низменность слагают возвышенности Малоземельской (левобережье Печоры) и Большеземельской (правобережье Печоры) тундр, которые с севера обрамляет узкая полоса приморских низин с береговой линией, изрезанной неглубокими заливами. В южной части Печорской низменности выделяются возвышенности печоро-ижемского междуречья.

Уральские горы, вершины которых достигают 1100 – 1894 м, круто возвышаются над Печорской низменностью с востока. Пай-Хой представляет собой низкогорную возвышенность с высотами до 467 м (вершина Море-Из) и примыкает к Уральским горам на севере. Тиманский кряж также является низкогорным образованием с высотами 312 – 463 м. В Уральских горах и на Тимане берут начало лососевые притоки Печоры.

Денудационные формы рельефа получили широкое распространение в периферической части Печорской низменности и в пределах ее горного обрамления. Центральная часть низменности представлена равнинами морского, гляцио-морского, аллювиального, озерного, местами флювиогляциального происхождения. Ледниковые формы рельефа в пределах провинции приурочены к периферической части Печорской низменности и широко распространены на Урале. Чрезвычайно всхолмленный сложный рельеф Малоземельской и Большеземельской тундр с многочисленными котлованами озер также сформировался под воздействием ледников. Современные формы рельефа имеют криогенные черты, поскольку северная часть провинции приурочена к зоне вечной мерзлоты.

Нерестовый ареал атлантического лосося на Европейском Севере России расположен в пределах субарктического (Большеземельская и Малоземельская тундры, Мурманский берег Кольского полуострова) и умеренного климатических поясов. Суровость климатических условий в регионе положительно связана с широтой местности, степенью ее континентальности, высотой над уровнем моря и отрицательно – с близостью к морским районам. Так, длительность безморозного периода, положительно коррелирующего с продолжительностью вегетационного периода во внутренних водоемах, уменьшается в северо-восточном направлении со 120 до 60 дней (Гольцберг, Береснева, 1964; Агроклиматический атлас ..., 1972). Море оказывает отепляющее влияние на климат приморских низин. В их узкой полосе даже в пределах субарктического климатического пояса продолжительность безморозного периода достигает 120 дней. Удлинение безморозного периода здесь происходит за счет теплоотдачи при медленном остывании масс морской воды осенью.

Большое влияние на термический режим лососевых рек Севера оказывает полярный день, когда за счет прямой солнечной радиации темпе-

ратура воды в июле в водоемах Заполярья может достигать 25 °С (Государственный водный..., 1986). В период ледостава, который длится до семи месяцев, температура воды в реках близка к 0 °С. Исключение составляют реки с неустойчивым ледовым покровом, в которых температура воды в зимний период может составлять +1,2 °С. Такие реки характерны для бассейнов Онеги, Северной Двины, Мезени и приурочены к районам залегания известняков, в которых развиты карстовые явления. Наличие карстов приводит к отеплению речных вод зимой за счет аккумуляции подземного тепла подрусловым потоком и охлаждению нагревающихся русловых вод в летний период.

В соответствии с физико-географическими особенностями территорий наибольшим теплосодержанием характеризуются воды лососевых рек в бассейнах Онеги, левобережных притоков Северной Двины и Карельского берега Белого моря (см. Приложение, табл. 1). В направлении к северо-востоку и северо-западу от этих районов теплосодержание вод на нерестилищах атлантического лосося понижается. По сравнению с максимальным теплосодержанием вод в притоке Онеги р. Кена (д. Коровий Двор) в тиманских притоках Печоры теплосодержание вод снижается до 76 – 61 %, а в уральских – до 70 – 42 %. Соответственно в лососевых реках Кандалакшского и Терского берегов Белого моря теплосодержание вод падает до 80 – 55 %, а в реках Мурмана – до 74 – 52 %. В результате наименьшим и близким по сумме градусо-дней содержанием тепла на Севере России характеризуются реки Восточного Мурмана (от р. Поной до р. Воронья) и Северного и Приполярного Урала (от р. Щугор до верховьев р. Уса).

Толщина ледяного покрова на водоемах с устойчивым ледовым режимом к марту обычно достигает 70 – 90 см (Государственный водный..., 1986). Вскрытие водоемов в южных и юго-западных районах региона приходится на конец апреля, в северо-восточных – на конец мая – начало июня. Половодье обычно длится 15 – 30 дней; оно короче в горных и продолжительнее в равнинных реках. Меженный период приходится на июль – август. В сентябре на всех реках, особенно горного типа, наблюдаются осенние дождевые паводки, уровни которых значительно ниже весеннего половодья. В водном режиме лососевых рек региона преобладает снеговое питание.

1.2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МОРСКИХ РАЙОНОВ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ

Норвежское и Баренцево моря относятся к окраинным водоемам Северного Ледовитого океана. С запада Норвежское море граничит с Атлантическим океаном, на юго-западе омывает берега Норвегии, на северо-западе смыкается с Гренландским, на востоке – с Баренцевым морями. Последнее омывает северное побережье Восточной Европы, запад-

ное побережье Новой Земли, с севера ограничивается Землей Франца Иосифа и Шпицбергенем (рис. 3). Площадь водной поверхности Норвежского моря составляет 1340 тыс. км², объем воды – 2325 тыс. км³, средняя глубина – 1735 м, наибольшая – 3970 м. При несколько большей площади Баренцево море имеет значительно меньшие глубины и объем воды. Площадь его поверхности составляет 1424 тыс. км², объем – 316 тыс. км³, средняя глубина – 222 м, наибольшая – 600 м (Термины..., 1980). Береговые линии Скандинавского полуострова (в большей степени) и Мурманского берега Кольского полуострова изрезаны скалистыми фиордами, в которых возникают локальные приливно-отливные течения. Юго-восточное побережье Баренцева моря равнинное, заболоченное.

Норвежское, Гренландское и Баренцево моря относятся к Североевропейскому бассейну, циркуляция вод в котором определяется взаимодействием теплого атлантического и холодного арктического течений, осуществляющих перенос вод в противоположных направлениях. Норвежское и Баренцево моря находятся в зоне влияния теплых атлантических вод, оказывающих сильное влияние на их гидродинамику, термический режим и биологическую продуктивность (Каганский и др., 1977; Муромцев, 1977; Уралов, 1980; Богданов, 1985; Клепиков и др., 1985; Гершапович, Яковлев, 1986). Теплое Североатлантическое течение проникает в Норвежское море в основном через Фареро-Шетландскую впадину и движется вдоль Скандинавского полуострова (Норвежское течение), огибает Скандинавский полуостров (Нордкапское течение), проходит вдоль берегов Кольского полуострова (Мурманское течение) и проникает в Карское море. По мере продвижения на северо-восток и восток теплые атлантические воды разделяются на ответвления (Ян-Майенское, Западно-Шпицбергенское, Восточно-Шпицбергенское, Западно-Новоземельское течения), которые имеют северное направление. Взаимодействуя с холодными водами Восточно-Гренландского течения (продолжение Трансарктического течения), они образуют систему циклонических круговых движений вод и формируют полярный фронт. Теплые атлантические воды, взаимодействуя с холодными арктическими, охлаждаются и затем выносятся в западном направлении. В результате взаимодействия теплых и холодных течений, зимней конвекции и влияния ветров воды Норвежского и Баренцева морей перемешиваются до глубин в несколько сот метров, достигая в последнем дна. В результате происходит обогащение поверхностных вод биогенами, что способствует формированию высокой биологической продуктивности этих морей (Зенкевич, 1951; Мойсеев, 1969).

Термический режим Норвежского и Баренцева морей определяется отопляющим влиянием Североатлантического течения и сезонными колебаниями температуры воздуха. В целом температура поверхностных вод понижается в северо-восточном направлении. Нижняя граница термопреферендума атлантического лосося, равная 4 °С и определяющая его рас-

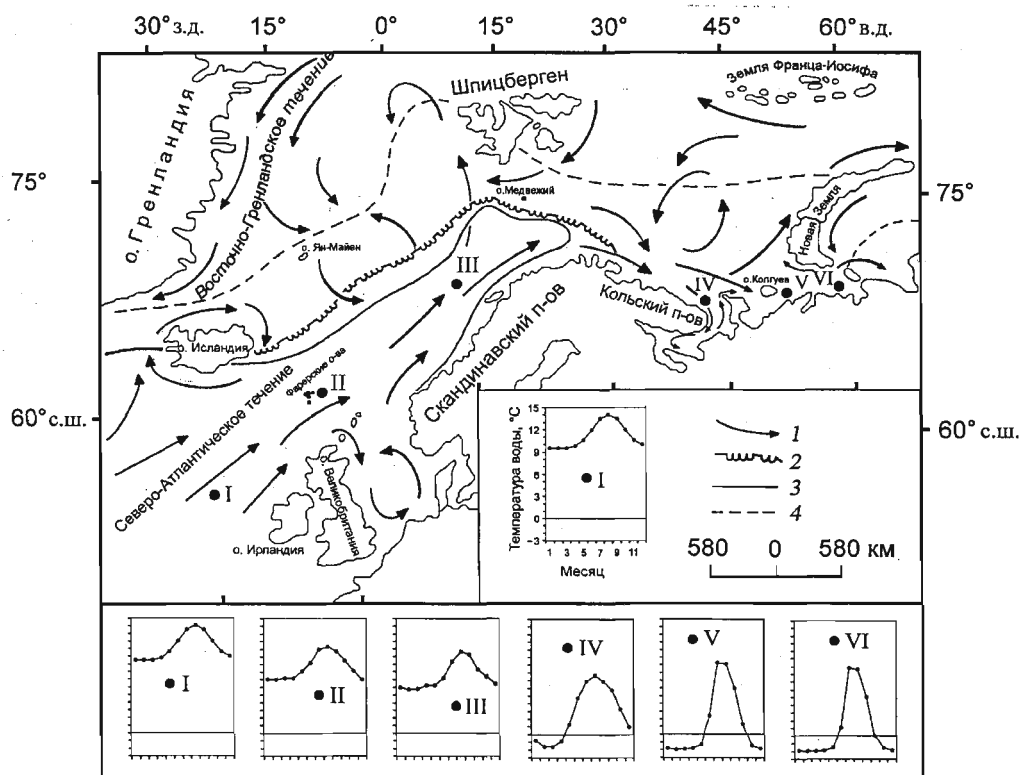


Рис. 3. Картограмма Норвежского и Баренцева морей (составлена на основании опубликованных материалов: Антропова и др., 1980; Блинов и др., 1980; Ляпина, 1980; Каганский и др., 1977, а также данных ГМС о температуре воды в точках IV – VI).

1 – направление основных поверхностных течений; 2 – граница наибольшего распространения плавучих льдов; 3 – зимняя и 4 – летняя изотермы поверхностных вод 4 °С. Отдельно показан годовой ход среднемесячных температур поверхностного слоя воды в точках I – VI

Fig. 3. Map of the Norwegian and Barents Seas (after: Antropova et al., 1980; Blinov et al., 1980; Lyapina, 1980; Kaganskiy et al., 1977).

1 – direction of the main water currents, 2 – range of maximal distribution of floating ice, 3 – winter and 4 – summer isotherms of surface water 4 °С. Graphics present annual data of average month water temperatures in points I – VI

пространение в море (Saunders, 1986; Reddin, Shearer, 1987), в летние месяцы проходит несколько севернее 75° с. ш., достигая на севере и востоке Баренцева моря южной части архипелага Шпицберген, центральной части западного побережья Новой Земли и крайней юго-западной части Карского моря. Зимой изотерма поверхностных вод, равная 4 °С, смещается к югу примерно на 500 – 600 км, а к западу – на 1500 км (см. рис. 3). Продолжительность периода с благоприятными для атлантического лосося поверхностными температурами воды, превышающими 4 °С, в юго-западной части Норвежского моря составляет 12 мес., уменьшаясь на крайнем востоке ареала до 3 мес. и менее (Варандей). Температуры глубинных вод

Норвежского и Баренцева морей, как и поверхностных, подвержены сезонной изменчивости, но в отличие от последних на большей части акватории Норвежского и южной половине Баренцева морей сохраняют положительные значения в течение круглого года (Блинов и др., 1980).

В зимние месяцы в северо-восточной части акватории Баренцева моря образуются плавучие льды, граница максимального распространения которых приходится на Восточный Мурман (см. рис. 3). Береговой ледовый припай формируется на востоке и охватывает район Печорского моря.

С Североатлантическим течением в Норвежское и Баренцево моря поступают океанические воды соленостью 35 ‰. Прибрежные воды морей испытывают опресняющее влияние материкового стока и стока пресных вод из Белого моря.

Белое море может рассматриваться как глубоко врезанный в материк залив Баренцева моря (рис. 4). Площадь поверхности воды составляет 90 тыс. км², объем воды – 6 тыс. км³, средняя глубина – 63 м, наибольшая – 350 м (Термины..., 1980). Максимальные глубины приурочены к Кандалакшскому заливу и западной части Бассейна, наименьшие – к Онежскому, Северодвинскому, Мезенскому заливам и пограничной зоне между Воронкой и Горлом. Последнее обстоятельство препятствует водообмену глубинных слоев и способствует возникновению термической и соленостной стратификации беломорских вод. Гомотермными по всей глубине остаются мелководные районы Белого моря с сильными приливно-отливными течениями, к которым относятся Горло и Онежский залив (Кузнецов, 1960).

Положительная часть годового баланса тепла вод Белого моря складывается за счет обмена с теплыми атлантическими водами Баренцева моря, солнечной радиации, материкового стока и льдообразования, составляющими соответственно 47,8; 33,6; 10,0 и 8,6 % (Тимонов, Кузьмин, 1939; цит. по: Кузнецов, 1960). Сезонной динамикой этих факторов, в первую очередь солнечной радиации, и определяется сезонная изменчивость поверхностных вод Белого моря (см. Приложение, табл. 2). Сезонной изменчивости температур в основном подвержены воды до глубины 50 м, температура глубинных вод в течение всего года остается неизменной и равняется $-1.4\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Дерюгин, 1928; и др., цит. по: Кузнецов, 1960). Летом воды Белого моря прогреваются неравномерно. В целом прогрев поверхностных вод положительно связан со степенью континентальности морских участков. Наибольшему летнему прогреву подвержены воды западного побережья Кандалакшского залива, Карельского берега и Онежского залива. Положительные поверхностные температуры воды держатся на акватории Белого моря в течение семи месяцев. Наибольшие среднемесячные значения температур ($3,5^{\circ}$ – $14,4^{\circ}\text{C}$) приходятся на июнь–октябрь. В зимний период (декабрь–апрель) поверхностные воды Белого моря, в отличие от вод средней части Восточного Мурмана, на большей части акватории выхолаживаются до отрицательных значений.

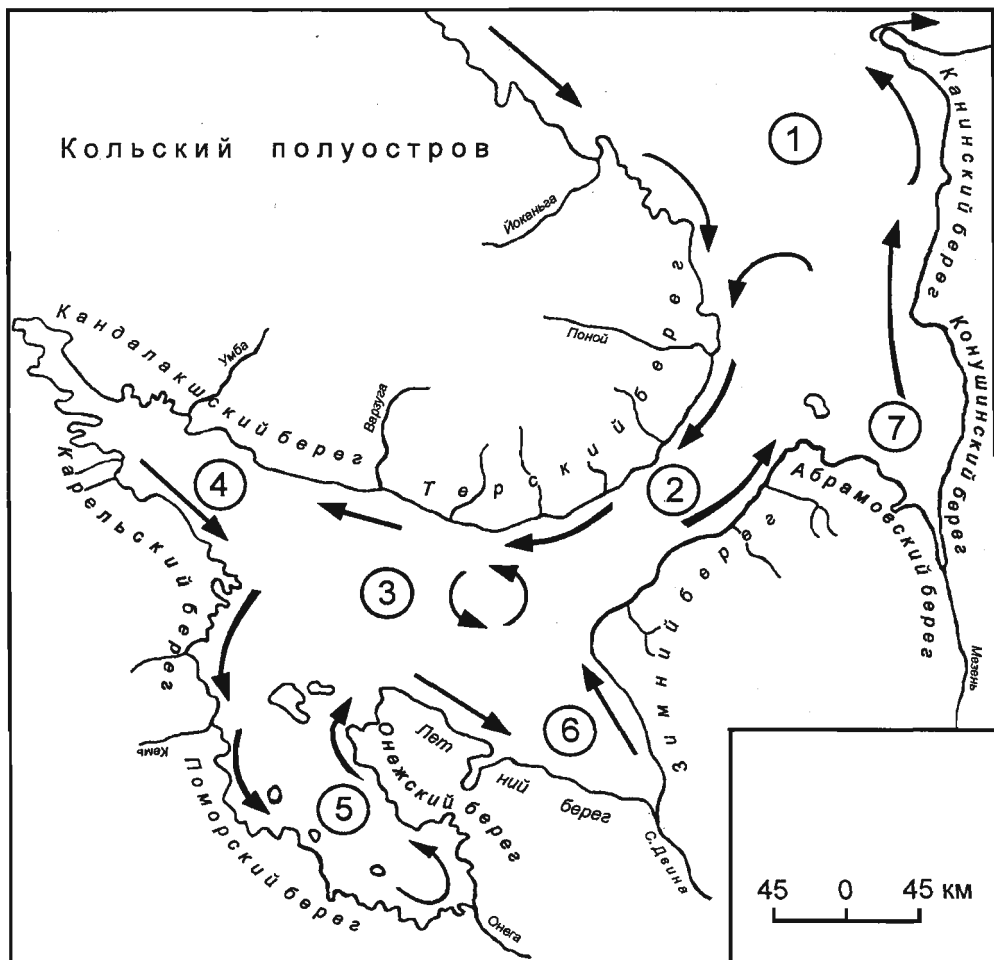


Рис. 4. Картограмма Белого моря.

1 – Воронка; 2 – Горло; 3 – Бассейн; 4 – Кандалакшский; 5 – Онежский; 6 – Двинской; 7 – Мезенский заливы. Стрелками обозначено направление основных течений

Fig. 4. Scheme of White Sea:

1 – Voronka; 2 – Gorlo; 3 – Basin

Средние многолетние поверхностные температуры воды в северной части Горла, на Зимнем берегу около южной границы Горла и у западного края Кандалакшского залива остаются положительными по декабрь. Априори зимние сублетальные температуры могут иметь место в опресненных предустьевых участках рек, где возможна зимовка производителей атлантического лосося (заледки).

В результате зимнего выхолаживания поверхностных вод Белое море ежегодно покрывается льдом, образующим сплошные покрытия в прибрежной части моря и его заливах и плавающие поля в Бассейне и глубоких участках заливов (Кузнецов, 1960). Наименее продолжителен ледо-

вый период в Воронке, где в отдельные годы лед может отсутствовать. На остальной акватории Белого моря ледовые явления наблюдаются в течение шести месяцев – с декабря по май.

Материковый сток и атмосферные осадки обеспечивают, за вычетом испарения, ежегодное поступление в Белое море 140 – 150 км³ пресной воды (Тимонов, 1925; цит. по: Кузнецов, 1960). В результате соленость поверхностных вод Белого моря примерно на 10 ‰ ниже солёности океанических вод и не превышают 23,07 – 25,80 ‰ (Кузнецов, 1960). Локальная и сезонная изменчивости солёности определяются соответствующей изменчивостью поступления пресных вод. Наименьшей солёностью характеризуются воды заливов, в которые впадают крупные реки (Онежский, Двинской и кутовая часть Мезенского заливов). Летом солёность беломорских вод ниже, чем зимой. Зимнее повышение солёности определяется как снижением материкового стока, так и связыванием пресной воды льдом с последующим выносом его в Баренцево море. Относительное постоянство солёности Белого моря обеспечивается, с одной стороны, балансом поступления солёных океанических вод из Баренцева моря и материкового стока – с другой.

В Белом море формируются циклические течения, направленные против часовой стрелки. В результате океанические солёные воды поступают в Белое море вдоль Терского, а опресненные воды Белого моря в Баренцево – вдоль Зимнего берега, формируя Беломорское течение, огибающее полуостров Канин и перемещающееся в восточном направлении (Атлас Мурманской..., 1971). На фоне общей циклонической циркуляции вод в отдельных районах Белого моря образуются локальные круговые течения. Они наиболее выражены в восточной части Бассейна напротив Терского берега между впадением рек Варзуга и Стрельна и в юго-западной части Воронки, несколько севернее впадения р. Поной (см. рис. 4).

Таким образом, физико-географические особенности европейской части России обуславливают закономерное, по мере продвижения от Мурмана на восток, увеличение протяженности лососевых рек, снижение озерности и повышение роли континентальных факторов в формировании их гидрологического режима. На крайнем востоке ареала нерестилища атлантического лосося в крупных речных системах отстоят от моря на 1,5 – 1,8 тыс. км. Аналогичные условия воспроизводства лосося имеются лишь в крупных континентальных реках Западной Европы.

В отличие от Североамериканского континента, северо-восточное побережье которого омывается холодным Лабрадорским течением, прибрежные морские районы на северо-востоке ареала атлантического лосося находятся под влиянием Североатлантического течения, оказывающего отепляющее влияние на юго-западную часть Ледовитого океана, делая возможным проникновение вида далеко на восток вплоть до Карского моря. Вместе с тем зимнее выхолаживание вод Баренцева и восточ-

ной части Норвежского моря обуславливает приуроченность районов зимовки и основного нагула лосося восточных популяций к южной части Норвежского моря, наиболее удаленной от нерестовых рек.

Белое море по отношению к Баренцевому можно рассматривать как крупный опресненный залив последнего. Поверхностные воды Белого моря летом прогреваются сильнее, чем Баренцева, однако суровый зимний термический режим Белого моря препятствует длительному пребыванию и зимовке в нем атлантического лосося. Белое море по сравнению с Баренцевым и Норвежским имеет более низкую биологическую продуктивность.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1. СТАНДАРТНЫЕ МЕТОДИКИ СБОРА И ОБРАБОТКИ МАТЕРИАЛОВ

В работе использованы материалы, собранные автором, при его участии, а также его коллегами в период с 1973 по 2003 г. (табл. 1, 2). Исследованиями охвачены основные промысловые популяции морской проходной формы атлантического лосося, воспроизводящегося в реках Севера России (рис. 5). Обработан первичный материал по возрасту, обратному расчислению роста, плодовитости и питанию рыб общим объемом 39 532 экз. рыб. Представление о распределении материала по типам анализа дают приведенные в работе таблицы.

Таблица 1. Количество рыб, исследованных на НВУ атлантического лосося
Table 1. The number of fishes studied on the spawning grounds of Atlantic salmon

Река	Годы	Стадия онтогенеза	Кол-во, экз.	Сборы
Щугор (бассейн Печоры)	1973 – 1981	Пестрятки	2763	Автора
		Покатники	85	—«—
		Производители	251	—«—
В.Печора	1981	Пестрятки	182	—«—
Унья	1981	—«—	168	—«—
Ильч	1981	—«—	213	—«—
Пижма	1992 – 1993	—«—	178	—«—
Подчерем	1979	—«—	146	—«—
Варзуга	1969,	—«—	511	—«—
	1982 – 1985, 1988	Покатники	926	Н.А. Ксензова, М.А. Драганова и А.Г. Потуткина
Поной с Пурначом	1983 – 1987	Пестрятки	284	Автора и М.Н. Неклюдова
Чаваньга	1985	Покатники	538	Автора, А.Г. Потуткина и С.А. Долотова
		Пестрятки	132	С.А. Долотова
Тулома	1983, 1985	Покатники	215	Автора и Т.С. Мишуковой
Кола	1983 – 1985	Покатники	275	Автора
Йоканьга	1988 – 1990	Пестрятки	94	Автора
		Покатники	376	Автора и М.Н. Неклюдова
		Покатники	443	М.Н. Неклюдова
		Всего	7780	

Таблица 2. Количество рыб, исследованных из промысловых уловов атлантического лосося

Table 2. The number of fishes studied from commercial catches of Atlantic salmon

Район исследований (река)	Годы	Орудие лова	Кол-во, экз.	Сборы
Печенга	1985	РУЗ*	1359	Автора и ихтиологов управления «Мурманрыбвод»
Ура	1985	РУЗ	1237	
Западная Лица	1985	РУЗ	758	
Кола	1985	РУЗ	2105	Автора и Е.С. Трескиной
Тулома	1985, 1986	Ловушка в рыбоходе	2903	Автора и Т.С. Мишуковой
Йоканьга	1987	РУЗ	775	М.Н. Неклюдова
Поной	1983–1985	РУЗ	7170	М.Н. Неклюдова
Варзуга	1985	РУЗ	5165	М.Н. Драганова
Умба	1985	РУЗ	1263	Г.М. Кузнецовой
Печора	1982–1984, 1991	РУЗ Ставной невод	3748 150	В.П. Антоновой Автора
Морские тони Белого моря**	1982–1985	Ставной невод	2013	Автора, С.В. Кулиды, А.Г. Потуткина, В.З. Салмова, В.С. Шушкова
Норвежское и Баренцево моря*	1970–1977	Ярус	610	И.П. Шестопала
		Всего:	29256	

* РУЗ — рыбоучетное заграждение, представляющее собой сплошное сетное перекрытие русла нерестовой реки с вмонтированными ловушками.

** Специализированный научный лов.

Биологический материал собирали и обрабатывали по общепринятым методикам (Правдин, 1966; Методическое пособие..., 1974). Образцы чешуи для определения возраста и обратного расчисления роста атлантического лосося коллекторы первичных материалов брали со стандартного участка на теле рыб по единой методике (Мартынов, 1983, 1987; Martynov, 1983). Определение возраста и обратное расчисление роста рыб выполнены автором. Исключение составляют материалы по покатной молодежи лосося рек Поной и Йоканьга, которые обработал М.Н. Неклюдов.

Пестрятки, покатники атлантического лосося и туводные виды рыб на нерестилищах отлавливались мальковым неводом длиной от 10 до 30 м с ячейей в приводе 4 – 5 мм, в крыльях – 10 мм, удочкой и электроловильным аппаратом (р. Пижма, 1993 г.). Для отлова производителей на нерестилищах использовалась крючковая снасть, ставные жаберные сети ячейей 40 – 70 мм и тягловый невод длиной до 120 м. Сбор и обработка материалов по нерестовым мигрантам атлантического лосося из промысло-

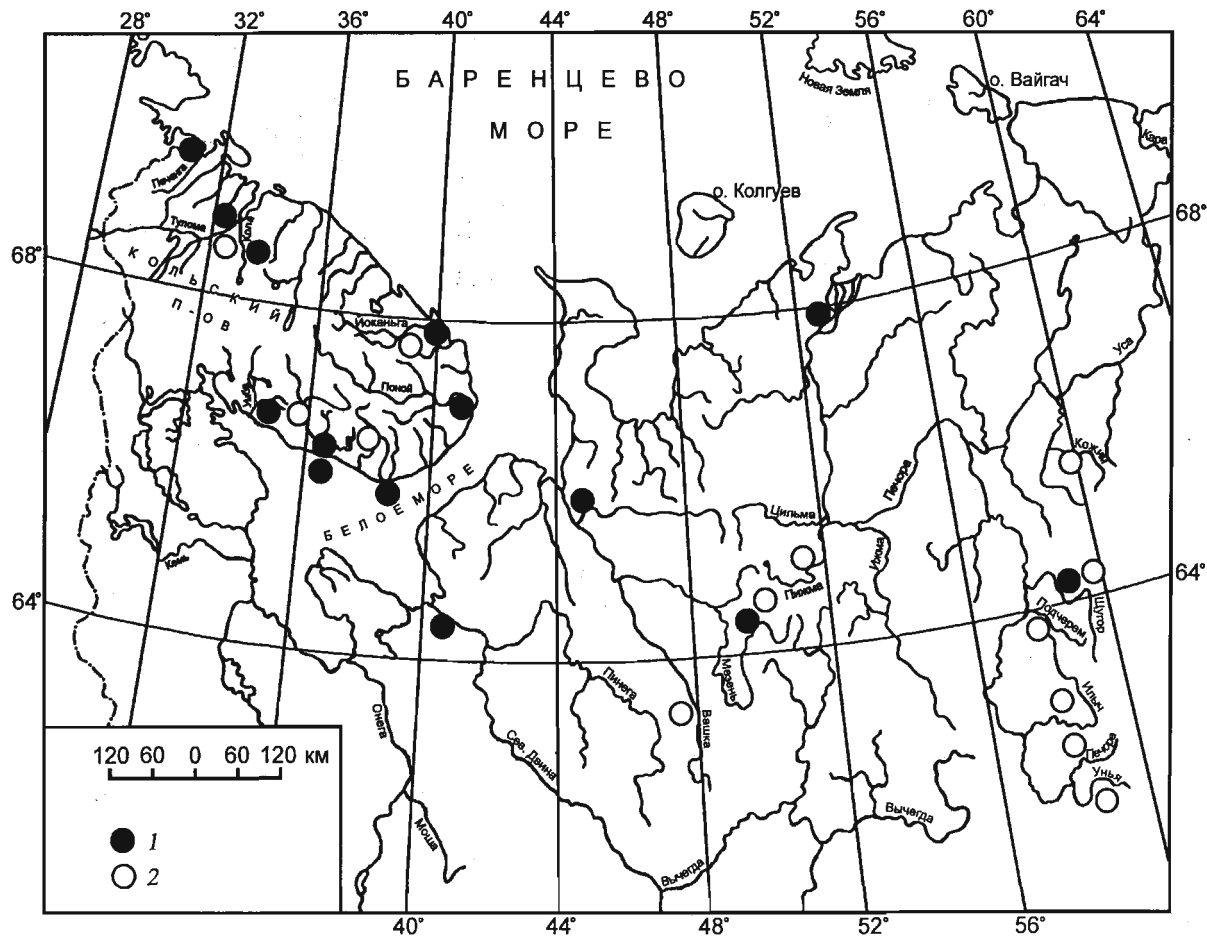


Рис. 5. Район исследований и основные пункты сбора ихтиологических материалов (1 – производители, 2 – молодь лосося)

Fig. 5. The study area and sampling sites (1 – adult salmon, 2 – young salmon)

вых орудий лова проводились по разработанной нами схеме (Мартынов, 1987). Материал на биологический анализ и для изучения питания рыб в основном брали из отцеживающих орудий лова. На биологический анализ брали представительную пробу или весь улов в зависимости от его величины. При массовых промерах у лососевидных рыб измеряли длину по Смитту (от вершины рыла до конца средних лучей хвостового плавника) и промысловую длину (от вершины рыла до конца чешуйного покрова). В настоящей работе при указании длины тела лососевидных рыб везде приводится длина по Смитту (AC), а для рыб других видов – промысловая длина (AD) в соответствии с методическим руководством И.Ф. Правдина (1966). Измерения взрослых рыб и большей части молоди проводились на свежем материале. Длину и массу молоди, фиксированной в 4 %-ном растворе формальдегида, реконструировали с использованием дифференцированных по возрасту коэффициентов, приводимых ниже в разделе 2.2.

Особенности биологии атлантического лосося в морских районах, прилегающих к нерестовым рекам на северо-востоке ареала, приводятся на основе более детального анализа сборов И.П. Шестопада (1970 – 1977 гг.), результатов мечения нерестовых мигрантов беломорского лосося и опубликованных данных (Бакштанский, Яковенко, 1976; Шестопад, 1976; Шестопад и др., 1981; Калюжный, Шестопад, 1983; Шестопад, Мартынов, 1985; Кулида, Мартынов, 1987; Бакштанский и др., 1991).

В сопредельных районах Баренцева и Норвежского морей материал собирали пелагическими ярусами длиной от 2 до 3 тыс. м, оснащенными одинарными рыболовными крючками № 21 на поводках длиной 5 м, которые располагались на хребтине яруса через 10 м (Шестопад, Мартынов, 1985). Взрослого лосося в бассейне Белого моря брали из морских ставных неводов и метили подвесными гидростатическими метками (Кулида, Мартынов, 1987). Мечение лосося на морских тонях Белого моря выполнено С. В. Кулидой, В. З. Салмовым, А. Г. Потуткиным и В.С. Шушковым.

При визуальном определении стадий зрелости рыб мы пользовались шкалой Киселевич (цит. по: Правдин, 1966), в соответствии с которой к стадии I отнесены рыбы, пол которых на глаз неопределим (сеголетки); II – пол визуально определим (пестрятки и покатники); III – гонады рыб сформированы и находятся в стадии покоя (производители осенней биологической группы при заходе из моря в реку); IV – рыбы, половые продукты которых достигли максимального развития; V – текучие особи в период нереста; VI – рыбы, выметавшие половые продукты (выбой). Зрелость рыб, гонады которых находились на промежуточных стадиях развития, обозначены двумя римскими цифрами: на первом месте ставилась та стадия зрелости, к которой гонады были более близки. По шкале, предложенной для оценки стадий зрелости гонад атлантического лосося и кумжи на основе гистологических исследований И.Г. Мурзой и О.Л. Хри-

стофоровым (1991), стадия зрелости II соответствует стадии зрелости III по Киселевич.

Пробы икры для определения плодовитости атлантического лосося отбирали из передней, средней и задней частей гонад в соответствии с рекомендацией А.А. Ястребкова (1965). Масса пробы икры, отобранной у рыб на нерестилищах (IV – III и IV стадии зрелости), составляла 20 г (р. Щугор), а у рыб из промысловых уловов на РУЗах (III, III – IV стадии зрелости) – 3 – 7 г в зависимости от степени развития половых продуктов (реки Печенга, Западная Лица, Ура, Кола, Тулома, Варзуга). Пробы икры обрабатывали после 2 – 3-месячной фиксации в 4 %-ном водном растворе формальдегида. Диаметр икринки определялся как среднее минимального и максимального значений ее поперечников, измерявшихся под биноклем с помощью окуляр-микрометра. Икринки взвешивали на торсионных весах с точностью до 1 мг. Хотя при вычислении относительной плодовитости рыб рекомендуется пользоваться массой их тела без внутренностей (Спановская, 1976), для сопоставимости наших данных с литературными относительная плодовитость определялась как число икринок на 1 кг массы тела самок с внутренностями.

Относительная популяционная плодовитость определялась как среднее количество икринок на одну рыбу безотносительно пола и возраста по формуле, предложенной Рендаллом (Randall, 1989):

$$\text{ОПП} = \sum_n^{n=1} (\text{ИП}_n \cdot F_n \cdot P_n),$$

где ОПП – относительная популяционная плодовитость; n – возрастная группа по морскому периоду жизни; ИП_n – средняя индивидуальная плодовитость рыб в n -й возрастной группе; F_n – доля самок в n -й возрастной группе; P_n – доля рыб n -й возрастной группы в нерестовом стаде.

Возрастные группы выделяли с учетом только морского периода жизни. Рыбы с нерестовыми марками, независимо от продолжительности посленерестового нагула, объединялись в самостоятельную группу. Средняя индивидуальная плодовитость рыб в каждой возрастной группе определялась для каждой популяции по формуле, отражающей зависимость плодовитости от длины тела.

Желудки и кишечники рыб фиксировали 4 %-ным водным раствором формальдегида. Их обработку проводили счетно-весовым методом в камеральных условиях (Методическое пособие..., 1974). Количественная характеристика состава пищи рыб приводится по результатам обработки содержимого желудков. Масса кормовых объектов, за исключением хищных видов рыб, не реконструировалась.

При обследовании нерестовых рек протяженность и ширину порогов, плесов, ям и нерестовых участков определяли визуально и путем картирования с использованием топографической основы масштабом

1:25 000. Скорость течения измеряли гидрометрической вертушкой ГР-55 и поплавком. Характеристика механического состава грунтов приводится по М.В. Кленовой (1931). В состав нерестово-вырастных угодий атлантического лосося включены площади порожистых участков рек.

Для обозначения возраста взрослых лососей за основу взята формула Ку (Куо, 1962) для нерки, модифицированная Д.К. Дириным (1980). С учетом вариаций возраста атлантического лосося генерализованную формулу его записи можно представить в виде

$$P + (\cdot)M + (\cdot)SmM_s + (\cdot)SmM_s + (\cdot),$$

где $P+(\cdot)$ – длительность речного периода жизни на стадии пестрятки; $M+(\cdot)$ – длительность морского периода жизни рекрутов; Sm – нерестовая марка; $M_s+(\cdot)$ – длительность морского нагула после нереста.

Например, формула $4+3 \cdot Sm1+Sm+$ обозначает, что рыба прожила в реке четыре полных года и скатилась в море с речным приростом в год ската ($4+$); провела в море три полных года и зашла в реку без морского прироста в год нерестовой миграции ($3+$); отнерестилась (Sm); провела в море после нереста один год и зашла в реку на повторный нерест на следующий год с приростом ($1+$); отнерестилась второй раз (Sm); провела в море после второго нереста неполный год ($+$).

В таблицах приняты следующие обозначения: n – число изученных особей или количество проб; M – средняя арифметическая признака; m – стандартная ошибка средней арифметической признака; σ – среднее квадратическое отклонение; CV – коэффициент вариации (%); lim – пределы колебаний значений признака; As – коэффициент асимметрии; p – уровень значимости различий по критерию Стьюдента; t – критерий Стьюдента. Все вычисления на ПЭВМ велись с точностью до пятого знака, но в таблицах результаты округлены до десятых и сотых долей.

В работе используются термины, принятые при описании структуры популяций проходных лососей: тинда – половозрелые лососи, идущие на нерест в реки после одного года нагула в море; крупный лосось – половозрелые лососи, идущие на нерест в реки после нескольких лет нагула в море; рекруты – впервые нерестующие рыбы; остаток – повторно нерестующие рыбы; «яровые» рыбы – лососи, нерестящиеся в год захода в реки из моря (синоним: рыбы летней биологической группы); «озимые» рыбы – лососи, нерестящиеся через год после захода в реки после зимовки в пресной воде (синоним: рыбы осенней биологической группы); смолт – молодь, мигрирующая в море (синоним: покатник); постсмолт – молодь в первый год жизни в море; пестрятка (рагг) – молодь лосося в речной период жизни до ската в море; вальчак – отнерестившаяся рыба; семга – атлантический лосось на русском Севере; НВУ – нерестово-вырастные угодья атлантического лосося в реке; РУЗ – рыбоучетное ограждение, представляющее собой сплошное сетное перекрытие реки или ее протоки с вмонтированными ловушками.

Таблица 3. Принадлежность атлантического лосося разного сезонного хода к биологическим группам

Table 3. The appurtenance of Atlantic salmon from various migration routes to different biological groups

Промысловая классификация	Характеристика	Биологическая группа
Заледка	Крупные рыбы с двумя годами и более морского нагула из прошлогоднего захода, перезимовавшие в устьевых участках рек и поднимающиеся на нерестилища сразу же после ледохода. Преобладают самки. Признаки лошания слабо выражены. Гонады на III – IV стадии развития	«Озимая». Нерестится в год завершения анадромной миграции
Закройка	Крупные рыбы с двумя и более годами морского нагула. Преобладают самки. Признаки лошания, как правило, отсутствуют. Гонады на III – IV стадии развития. Время хода – июнь. Начало хода перекрывается с окончанием хода заледки	«Яровая». Нерестится в год захода в реки
Межень	Мелкие рыбы, в основном тинда. Преобладают самцы. Признаки лошания выражены слабо, у отдельных особей отчетливо. Гонады на III – IV, в конце хода – IV – III стадиях зрелости. Время хода – июль – начало августа	«Яровая». Нерестится в год захода в реки
Осень	Крупные рыбы с двумя и более годами морского нагула. Преобладают самки. Признаки лошания отсутствуют. Гонады на III стадии развития. Время хода – с августа до ледостава, в р. Варзуга – по декабрь подо льдом	«Озимая». Нерестится на следующий год после зимовки в реке
Листопадка	Мелкие особи с одним годом морского нагула. Преобладают самки. Признаки лошания отсутствуют. Гонады на III стадии зрелости. Время хода – сентябрь, в р. Варзуга – по декабрь подо льдом	«Озимая». Нерестится на следующий год после зимовки в реке
Кирьяк	Рыбы, идущие на повторный нерест в реки бассейна Белого моря. Преобладают самки. От рекрутов отличаются большим количеством черных пятен на жаберных крышках. Время хода – осень	«Озимая». Нерестится на следующий год после зимовки в реке

На Севере России рыбаки-промысловики различают в нерестовом ходе атлантического лосося целый ряд сезонных группировок (Берг, 1935), которые по Л.С. Бергу (1948) можно отнести к двум биологическим группам: «яровой» и «озимой». Рыбы летней биологической группы («яровые») нерестятся в год захода из моря в реку, а осенней («озимые») – следующей осенью после зимовки в реке. Промысловая терминология сезонных группировок и пояснения к ней приводятся в табл. 3.

2.2. ИЗМЕНЕНИЯ ДЛИНЫ И МАССЫ МОЛОДИ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ ПРИ ФИКСАЦИИ

При фиксации в 1, 2 и 4 %-ном растворе формальдегида у молоди атлантического лосося не уменьшается длина и увеличивается масса тела (Ноар, 1939). Не исключено, что в данном случае повышение массы было связано с проникновением фиксирующей жидкости в полость тела и внутренние органы не вскрытых рыб. При фиксации не вскрытой молоди тихоокеанских лососей в 3,8 %-ном водном растворе формальдегида их длина уменьшалась, а масса тела вначале возрастала, а затем медленно снижалась (Parker, 1963). Канадские исследователи отмечали высокую индивидуальную вариабельность изменений массы тела рыб при фиксации в растворе формальдегида и связанные с этим трудности в определении поправочных коэффициентов (цит. по: Parker, 1963).

Нами на примере молоди лосося р. Варзуги получены поправочные коэффициенты, использованные для приведения измененных при фиксации параметров рыб к естественным (табл. 4, 5). Измерения проводили после 2 – 3-месячного пребывания рыб в 4 %-ном растворе формальдегида. Масса особей, плавательный пузырь и полость тела которых были заполнены фиксирующей жидкостью, превышали их массу до фиксации. Перед взвешиванием жидкость из полости тела и плавательных пузырей удаляли с помощью фильтровальной бумаги.

Во всех случаях при фиксации наблюдалось уменьшение длины и массы рыб. Наибольшие потери характерны для сеголеток. С увеличением размеров рыб относительные значения потерь длины и массы при фикс-

Таблица 4. Изменение длины и массы тела молоди атлантического лосося р. Варзуги под воздействием 4%-ного раствора формалина (наши данные)

Table 4. Changes in body length and weight in young salmon from the Varzuga River fixed with a 4% formaline solution (our data)

Возраст	Длина AC, мм		Длина AD, мм		Общая масса, г		Масса без внутренних, г	
	n	$M \pm m$	n	$M \pm m$	n	$M \pm m$	n	$M \pm m$
0+	53	$42,9 \pm 0,51$	51	$38,9 \pm 0,51$	50	$0,774 \pm 0,03$	9	$4,46 \pm 0,38$
		$41,1 \pm 0,50$		$37,1 \pm 0,51$		$0,734 \pm 0,03$		
1+	47	$68,0 \pm 1,12$	47	$63,0 \pm 1,09$	34	$3,45 \pm 0,19$	9	$4,46 \pm 0,38$
		$65,9 \pm 1,08$		$61,0 \pm 1,08$		$3,39 \pm 0,20$		
2+	26	$87,9 \pm 1,90$	26	$82,0 \pm 1,90$	15	$8,18 \pm 0,34$	20	$7,98 \pm 0,29$
		$85,3 \pm 1,79$		$79,7 \pm 1,72$		$8,17 \pm 0,55$		

Примечание. В числителе – показатели для свежей рыбы, в знаменателе – для фиксированной.

Таблица 5. Поправочные коэффициенты к длине и массе пестряток атлантического лосося р. Варзуги, фиксированных в 4%-ном растворе формалина (наши данные)

Table 5. Correction factors of length and weight for Atlantic salmon parr from the Varzuga River fixed with a 4% formaline solution (our data)

Возраст	Длина		Масса	
	AC	AD	P ₁	P ₂
0+	1,044	1,049	1,054	Нет данных
1+	1,032	1,033	1,018	1,118
2+	1,030	1,029	1,001	1,080

сации уменьшаются. Более сильное снижение массы рыб без внутренностей (P_2) по сравнению с массой нескрытых рыб связано с проникновением фиксирующей жидкости в полость тела и плавательный пузырь, что маскирует снижение массы мышечной ткани.

2.3. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЧЕШУИ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВОЗРАСТА И РЕТРОСПЕКТИВНОЙ ОЦЕНКИ РОСТА АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ

Чешуя широко используется для определения возраста большинства видов рыб. В отличие от отолигов и других регистрирующих структур она не требует трудоемкой предварительной подготовки, что упрощает и ускоряет процесс первичной обработки материалов. Кроме того, чешуя является, пожалуй, единственной регистрирующей структурой, приемлемой для определения возраста при прижизненном исследовании рыб. Тесная зависимость формирования структур чешуйной пластинки от линейного роста рыбы позволяет использовать чешую не только для определения возраста, но и обратного расчисления роста, а также идентификации внутривидовых группировок атлантического лосося. Вместе с тем известно, что «... существует лишь общий принцип ритмического развития чешуи, связанного с периодичностью роста рыбы, признак же или признаки для выделения на чешуе периодов должны быть найдены свои не только для каждой отдельной формы, но и для каждого местообитания в связи с учетом своеобразия его экологических условий ...» (Барач, 1946, с. 174). Поэтому изучение особенностей формирования чешуйных структур в онтогенезе лосося для каждой популяции является, возможно, необходимой предпосылкой объективной оценки его возраста, а следовательно, и популяционной структуры. Практически во всех работах, рассматривающих популяционную структуру атлантического лосося, для определения возраста используется чешуя. В целом ряде публикаций констатируется достаточно высокая валидность возрастных оценок при использовании данной регистрирующей структуры (MacPhail, 1974; Shearer, 1989).

При описании морфологии чешуи в настоящей работе используются следующие принятые в ихтиологической литературе термины:

передний край чешуи – край чешуйной пластинки, расположенный в чешуйном кармашке и обращенный к голове рыбы;

задний край чешуи – край чешуйной пластинки, выступающий за пределы чешуйного кармашка и обращенный к хвостовой части тела рыбы;

центральная площадка – первый базовый склерит, расположенный в центре чешуйной пластинки и имеющий округлую форму;

валик – кольцевое или полукольцевое утолщение на поверхности чешуйной пластинки;

склерит – расстояние между двумя смежными валиками;

годовая зона роста – зона чешуйной пластинки, включающая широкие и узкие склериты, сформировавшиеся в течение одного года жизни рыбы;

годовое кольцо – совокупность узких склеритов, сформировавшихся в конце нагульного сезона или во время зимовки рыбы;

дополнительное кольцо – совокупность узких склеритов в пределах годовой зоны роста чешуи;

прирост чешуи – периферическая зона чешуйной пластинки, представленная склеритами, сформировавшимися за неполный год жизни рыбы;

закрытый край чешуи – край чешуйной пластинки (обычно передний), заканчивающийся узкими склеритами;

открытый край чешуи – край чешуйной пластинки, заканчивающийся широкими склеритами;

нерестовая марка – узкая деструктурированная подковообразной формы зона, формирующаяся по периметру резорбированного края чешуйной пластинки.

2.3.1. ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ЧЕШУИ НА РАЗЛИЧНЫХ УЧАСТКАХ ТЕЛА МОЛОДИ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ

Большое внимание, уделяемое вопросам «чтения» чешуи атлантического лосося, связано с ключевым значением представлений о возрастной структуре популяций в решении как теоретических проблем популяционной биологии рыб, так и практических вопросов регулирования рыболовства. Ошибки в определении возраста (например, его занижение или завышение) неизбежно приводят к искаженным представлениям о биологических параметрах популяции, затрудняют анализ внутривидовой изменчивости, делают невозможным объективное представление о динамике ее численности, а на практике приводят к неверным прогнозам уловов и издержкам в управлении рыбными ресурсами.

Вопрос об особенностях строения чешуи в пределах чешуйного покрова представляет интерес и в связи с выбором так называемой определяющей зоны на теле рыбы для взятия чешуйных образцов. Большинство отечественных ихтиологов чешуйные образцы у атлантического лосо-

Рис. 6. Определительные зоны на теле рыб по: Правдин, 1966 (а) и Lear, 1972 (б)

Fig. 6. Scale sampling zones on the fish body. а – after: Pravdin, 1966; б – after: Lear, 1972

ся брали по общепринятой методике (Правдин, 1966), в соответствии с которой определительная зона охватывала довольно обширный по вертикали участок на теле рыбы (рис. 6, а). Исключение составляют сборы Е.С. Кучиной (1935а, б), которая отбирала чешую для определения возраста лосося из близлежащих к боковой линии чешуйных рядов.

Определительные зоны, принятые зарубежными исследователями (Lear, 1972; Lear, Sandeman, 1974; Bagliniere, 1985), примыкают к боковой линии и ограничены меньшим числом чешуйных рядов. К примеру, определительная зона, рекомендуемая В. Лиром (Lear, 1972), расположена между вертикалями, проведенными через задний край основания спинного и передний край основания анального плавников, и охватывает шесть примыкающих к боковой линии чешуйных рядов (рис. 6, б). В соответствии с материалами второго заседания рабочей группы ICES по чтению чешуи атлантического лосося ее образцы рекомендуется брать в пределах того же участка на теле рыб, но из 3–6-го рядов над боковой линией (Searer, 1989, fig. 1). Ниже приводится сравнительный анализ изменчивости размеров и морфологии чешуи, в особенности первой годовой зоны роста, в пределах определительных зон по Н.Ф. Правдину (1966) и В. Лиру (Lear, 1972) (рис. 7).

Как показали наши исследования на молоди печорского лосося, в определительной зоне по И.Ф. Правдину (1966) наблюдается большая изменчивость как размеров чешуи (табл. 6), так и числа склеритов (табл. 7). В направлении от боковой линии к спинному плавнику уменьшаются размеры чешуи и снижается число склеритов в годовых зонах роста, особенно в первой. При этом уменьшение числа склеритов в первой годовой зоне роста чешуи (рис. 8) положительно коррелирует с интенсивностью роста молоди, который в свою очередь определяется термическими условиями конкретных лет (табл. 8). В теплом 1977 г. условия для роста сеголеток были хорошими, и первая годовая зона роста формировалась на чешуе во всех

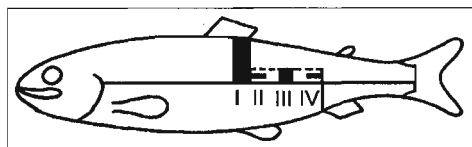
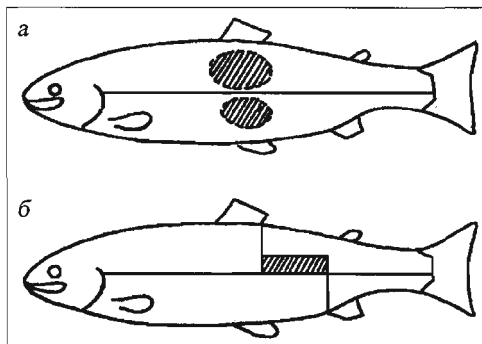


Рис. 7. Расположение участков анализа чешуи в пределах определительных зон: I – по Правдину (1966); II, III, IV – по Lear (1972)

Fig. 7. Topography of scale analysis locality within the scale sampling zones: I – after: Pravdin, 1966; II, III, IV – after: Lear, 1972

Таблица 6. Длина переднего радиуса чешуи (в делениях окуляр-микрометра) из разных чешуйных рядов над боковой линией у пестрятков атлантического лосося р. Щугор, родившихся в теплый год ($n = 26$ экз.; Мартынов, Мартынов, 1979)

Table 6. Size (in points of the scale of the ocular micrometer) of scales in various rows of scales above the lateral line of Atlantic salmon parr of the Shugor River ($n = 26$, after: Martynov, Martynov, 1979)

№ чешуйного ряда	Длина переднего радиуса чешуи по годам жизни							
	1-й		2-й		3-й		при поимке	
	$M \pm m$	σ	$M \pm m$	σ	$M \pm m$	σ	$M \pm m$	σ
1	14,7±0,4	2,3	28,4±0,8	4,3	46,7±1,2	6,2	74,0±1,4	7,1
2	13,5±0,3	1,7	27,1±0,9	4,7	45,8±1,2	6,1	73,4±1,3	6,9
3	12,5±0,4	2,0	25,1±0,8	4,3	42,5±1,1	5,8	69,6±1,4	7,1
4	11,6±0,3	1,8	22,9±0,7	3,6	39,4±1,1	5,5	65,0±1,4	6,9
5	11,0±0,3	1,7	21,7±0,8	3,8	37,4±1,2	5,8	62,0±1,5	7,5
6	10,7±0,3	1,7	20,7±0,7	3,5	35,8±1,1	5,5	59,3±1,3	6,5
7	10,3±0,3	1,6	20,0±0,7	3,7	34,8±1,2	6,0	57,4±1,5	7,3
8	10,0±0,3	1,7	19,3±0,7	3,5	33,4±1,0	5,3	55,3±1,2	6,1
9	10,1±0,3	1,5	19,5±0,7	3,5	32,8±1,0	5,1	54,2±1,2	5,9
10	10,1±0,3	1,5	19,5±0,7	3,3	33,3±1,0	5,0	53,7±1,3	6,5
11	10,1±0,3	1,5	19,4±0,7	3,3	33,2±1,0	5,0	53,8±1,2	6,0
12	10,0±0,3	1,6	19,1±0,7	3,3	33,0±1,0	5,3	53,7±1,2	6,1
13	10,3±0,4	1,9	20,2±0,7	3,6	34,1±1,1	5,4	55,4±1,3	6,4
14	9,9±0,3	1,8	19,8±0,7	3,8	34,1±1,0	5,1	55,4±1,2	6,1
15	9,5±0,3	1,7	19,5±0,7	3,5	33,6±1,0	5,3	54,8±1,2	6,3
16	9,8±0,3	1,7	20,4±0,7	3,6	34,7±1,0	5,0	56,6±1,1	5,7
17	9,7±0,4	1,9	20,2±0,7	3,6	35,0±1,0	4,9	57,0±1,2	6,2
18	9,1±0,4	1,9	19,9±0,6	3,0	34,5±0,8	4,2	55,1±1,0	4,9
19	8,8±0,4	2,0	19,0±0,7	3,6	33,1±0,9	4,8	52,6±1,2	5,9
20	8,8±0,2	1,0	19,0±0,6	2,3	32,2±1,0	4,4	50,4±1,1	4,9

Примечание. Пестрятки 1977 г. рождения выловлены во второй половине августа 1980 г. Средняя длина рыб 158 мм, средняя масса 36,3 г; 71 деление окуляр-микрометра соответствует 1 мм (по: Мартынов, 1983).

чешуйных рядах (см. табл. 6 и 7). Иная картина наблюдалась на чешуе рыб, родившихся в годы с прохладным летом (табл. 9). На их чешуе первое годовое кольцо отсутствовало у части рыб, начиная уже с четвертого чешуйного ряда. У пестрятков, медленно росших на стадии сеголетка, первая годовая зона, включая центральную площадку, полностью исчезала на чешуе из пятого ряда. Если учесть, что центральная площадка не несет признаков годового кольца, то первый год жизни медленно росших особей нельзя идентифицировать по чешуе уже из четвертого чешуйного ряда (рис. 9).

Таблица 7. Число склеритов в годовых зонах роста на чешуе из разных рядов над боковой линией у пестряток атлантического лосося р. Щугор, родившихся в теплый год ($n = 26$)

Table 7. The number of sclerites in annual zones in various rows of scales above the lateral line of young Atlantic salmon parr of the Shugor River ($n = 26$)

№ чешуйного ряда	Годовая зона роста								
	1-я			2-я			3-я		
	$M \pm t$	σ	$CV, \%$	$M \pm t$	σ	$CV, \%$	$M \pm t$	σ	$CV, \%$
1	8,9±0,2	1,1	12,2	7,0±0,2	1,3	18,0	8,6±0,3	1,3	15,0
2	8,3±0,2	1,0	11,9	6,9±0,2	1,1	15,8	8,8±0,3	1,3	14,6
3	7,9±0,2	0,9	11,8	6,6±0,2	1,1	16,6	8,8±0,2	1,2	13,9
4	7,1±0,2	0,9	12,8	6,4±0,2	1,2	18,2	8,4±0,3	1,3	15,8
5	6,7±0,2	0,8	12,3	6,4±0,2	1,1	17,1	8,2±0,2	1,1	13,4
6	6,3±0,2	0,8	14,0	6,1±0,2	1,0	16,9	8,2±0,2	1,2	14,6
7	6,2±0,2	0,9	15,0	6,2±0,2	1,2	19,3	8,1±0,3	1,3	16,0
8	6,0±0,2	0,8	13,4	6,1±0,2	1,1	18,4	7,9±0,2	1,0	12,6
9	5,8±0,2	0,9	15,8	5,9±0,2	1,1	18,7	7,9±0,2	1,1	14,4
10	5,6±0,2	0,7	13,4	6,0±0,2	1,0	16,6	7,9±0,2	1,1	14,5
11	5,6±0,2	0,7	13,3	6,0±0,2	1,0	17,2	7,7±0,2	1,0	13,1
12	5,5±0,2	0,8	14,6	6,0±0,2	1,1	17,9	7,8±0,2	1,1	14,0
13	5,4±0,2	0,7	13,8	6,0±0,2	1,0	16,3	7,8±0,2	1,1	13,8
14	5,3±0,1	0,7	13,6	6,1±0,2	1,0	17,0	7,8±0,3	1,3	16,5
15	5,2±0,1	0,7	14,1	6,0±0,2	1,0	16,9	8,0±0,2	1,2	14,8
16	5,2±0,2	0,8	15,3	6,2±0,2	1,2	19,5	8,1±0,2	1,2	14,6
17	5,0±0,1	0,7	14,0	6,3±0,2	1,3	20,1	8,0±0,2	1,1	13,9
18	4,9±0,2	0,8	16,7	6,2±0,2	1,1	17,1	7,9±0,2	1,1	13,3
19	4,6±0,2	1,0	22,2	6,3±0,2	1,2	18,5	8,0±0,2	1,1	13,3
20	3,9±0,3	1,7	42,3	6,3±0,2	0,9	15,1	7,6±0,2	0,8	12,8

Примечание. Пестрятки 1977 г. рождения выловлены в 1980 г. Число склеритов в приросте не приводится. Центральная площадка входит в число склеритов первой годовой зоны роста. (по: Магупов, 1983).

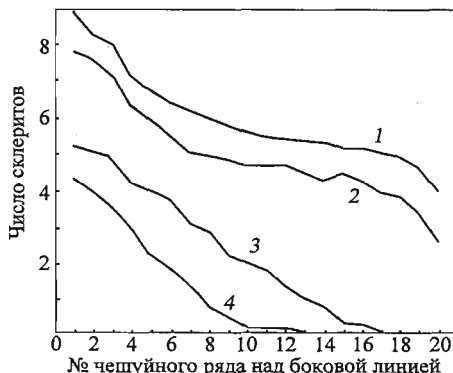
Число склеритов и размеры чешуи в пределах зоны взятия чешуйных образцов по Lear (1972) также подвержены существенной изменчивости (табл. 10, 11). Здесь наблюдается уменьшение числа склеритов и размеров чешуи в латерально-дорсальном и каудально-пектральном направлениях. Число склеритов в первой годовой зоне роста на чешуе из шестого чешуйного ряда уменьшается на 37,5 % ($t = 6,2$), а размеры чешуи – на 32 % ($t = 5,8$). Во второй и третьей годовых зонах роста достоверных различий в числе склеритов на чешуе из разных рядов не выявлено ($p > 0,05$), но значения радиусов соответствующих годовых зон на чешуе из шестого ряда достоверно ниже таковых в первом ряду ($t = 5,4$ и $t = 4,4$ соответственно).

Рис. 8. Локальная изменчивость числа склеритов в первой годовой зоне роста чешуи у молоди атлантического лосося (р. Шугор) разных поколений (по: Мартынов, 1983).

1, 2 – годы интенсивного роста рыб (1977 и 1974);
3, 4 – годы замедленного роста рыб (1975 и 1978)

Fig. 8. Local variability of sclerites number in the first annual zone in scales of various generations of young salmon from the Shugor River (after: Martynov, 1983).

1, 2 – years of intensive fish growth (1977 and 1974);
3, 4 – years of retarded fish growth (1975 and 1978)



На чешуе из передней части определительной зоны по Лиру (см. рис. 7, участок II) число склеритов в первой годовой зоне роста уменьшается по сравнению с чешуей из задней части (см. рис. 7, участок IV) на 11 %, а длина переднего радиуса чешуи на 14 %.

Локальная изменчивость строения чешуи в пределах определительных зон в первую очередь обусловлена особенностями формирования чешуйного покрова у сеголеток. По нашим данным (Мартынов В., Мартынов Н., 1979), число склеритов и размеры годовых зон роста чешуи в пределах чешуйного ряда уменьшаются в направлении от хвостового плавника к голове рыбы. Снижение числа склеритов, в среднем на два, наблюдается на участке тела от жирового до спинного плавников. Достоверных различий числа склеритов во всех годовых зонах роста на участке от спинного плавника до головы не выявлено ($p > 0,05$). А. Даневиг и П. Хост (Dannevig, Host, 1931) приводят данные, свидетельствующие о значительном снижении числа склеритов в первой годовой зоне роста чешуи атлантического лосося в каудально-пектральном направлении. Они

Таблица 8. Длина тела и число склеритов на чешуе годовиков атлантического лосося р. Шугор в разные по температурным условиям годы (наши данные)

Table 8. Body length and the number of sclerites on scales of Atlantic salmon yearlings in the Shugor River, caught in the years differing in temperature conditions (our data)

Год	Сумма градусо-дней воды	Длина рыб АС, мм			Число склеритов		
		<i>n</i>	$M \pm m$	σ	<i>n</i>	$M \pm m$	σ
1977	1608	129	48,4±0,4	4,1	153	8,1±0,1	1,4
1974	1322	100	46,5±0,4	3,5	64	7,0±0,2	1,2
1975	881	200	39,6±0,3	3,9	165	5,2±0,1	0,9
1978	776	59	39,1±0,4	3,4	43	4,1±0,1	0,6

Примечание. Среднесуточная температура воды определена по данным гидрометеорологического поста «Мичабичевник» как средняя температур в 8 и 20 ч. Сумма градусо-дней приводится для периода с температурой воды выше 7 °С, когда наблюдается рост молоди.

Таблица 9. Выпадение первой годовой зоны на чешуе пестрятки атлантического лосося р. Шугор, родившихся в холодный год (по: Мартынов, 1983)

Table 9. Loss of the first year zone on the scale of Atlantic salmon parr from the Shugor River in a cold year (after: Martynov, 1983)

№ чешуйного ряда над боковой линией	Число склеритов в первой годовой зоне роста				Размеры первой годовой зоны роста			Доля рыб с первым годовым кольцом, %
	$M\pm m$	lim	σ	$CV, \%$	$M\pm m$	σ	$CV, \%$	
1	4,3±0,1	3-5	0,6	14,9	9,7±0,3	1,3	13,3	100,0
2	3,9±0,1	3-5	0,6	14,5	8,8±0,2	1,1	13,0	100,0
3	3,5±0,1	2-4	0,7	19,1	8,2±0,3	1,3	15,4	100,0
4	3,0±0,2	1-4	1,0	34,1	7,2±0,4	1,7	24,4	85,8
5	2,2±0,3	0-4	1,2	52,3	5,7±0,6	2,7	46,8	75,0
6	1,8±0,2	0-3	1,0	55,6	5,1±0,5	2,3	44,4	66,7
7	1,3±0,2	0-3	1,1	83,6	3,7±0,6	2,9	76,9	49,8
8	0,8±0,2	0-2	0,8	98,1	2,7±0,5	2,4	89,8	23,9
9	0,3±0,1	0-2	0,6	169,0	1,4±0,5	2,4	168,6	4,8
10	0,1±0,1	0-2	0,5	318,0	0,6±0,4	1,7	292,9	4,8
11	0,1±0,1	0-1	0,3	308,0	0,4±0,2	1,1	303,4	0,0
12	0,1±0,1	0-1	0,3	300,0	0,5±0,4	1,6	303,4	0,0
13-20	0,0	0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

Примечание. Пестрятки 1978 г. рождения выловлены в сентябре 1981 г. Центральная площадка входит в число склеритов. Размеры годовой зоны приводятся по переднему радиусу чешуи в делениях окуляр-микрометра.

отмечали выпадение первого годового кольца на некоторых чешуйках из передней части тела рыб.

По данным Г. Повера (Power, 1969) и результатам наших исследований, чешуя у мальков атлантического лосося сначала появляется в боковой линии, а затем, формируясь в близлежащих чешуйных рядах, постепенно покрывает все тело. Анализ изменчивости строения чешуи на теле молоди печорского лосося свидетельствует о том, что формирование чешуйного покрова у сеголеток идет в латерально-дорсальном и, по-видимому, латерально-вентральном направлениях, причем в задней части тела рыб несколько быстрее, чем в передней. При этом чем дальше чешуя отстоит от боковой линии или хвостового плавника, тем позже она образуется, тем меньшее количество на ней закладывается склеритов и меньшие размеры чешуи. Сохранение аналогичной изменчивости в строении чешуи в последующие годы жизни рыб, вероятно, связано с тем, что рост чешуи после временного прекращения в период зимовки в первую очередь возобновляется в близлежащих к боковой линии рядах. Кроме того, на размерах и строении чешуи может сказываться аллометрия в росте рыб.

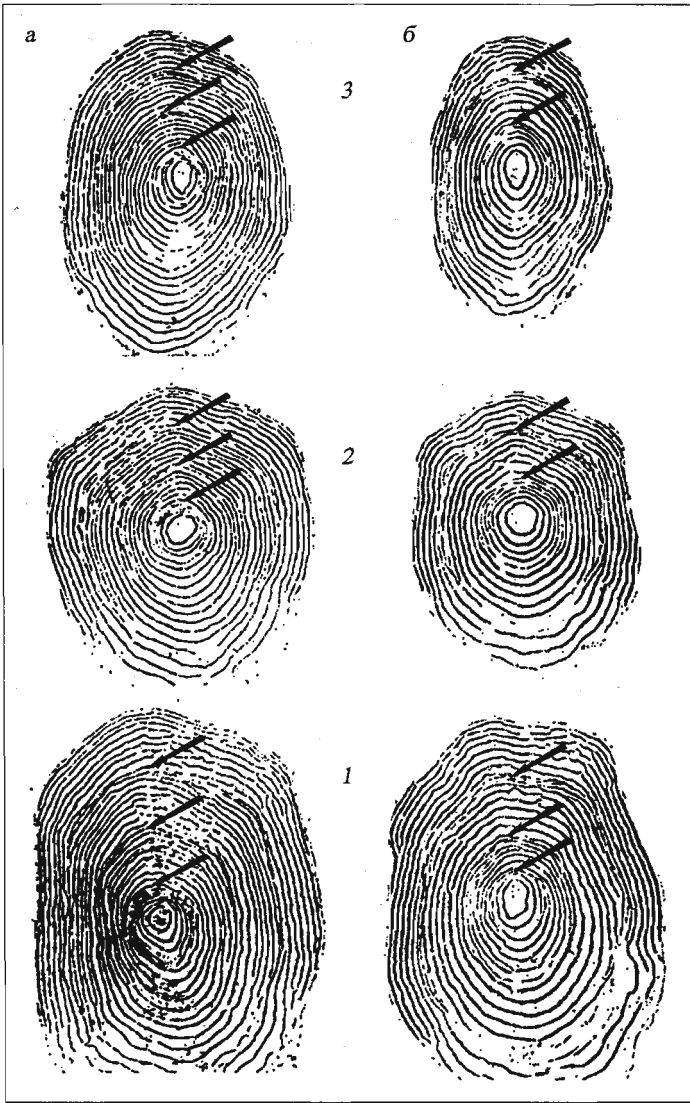


Рис. 9. Потеря первой годовой зоны роста на чешуе из удаленных от боковой линии рядов (Мартынов, 1983).

Пестрятки атлантического лосося р. Шугор (бассейн Печоры): *a* – 1977 г. рождения (теплый год), *б* – 1978 г. рождения (холодный год); чешуя из 1-го (1), 9-го (2) и 19-го (3) рядов над боковой линией под спинным плавником

Fig. 9. Loss of the first annual zone in the scales situated in the rows remote from the lateral line (after: Martynov, 1983).

Young salmon of the Shugor River, the Pechora basin. *a* – fish generation of 1977, *b* – generation of 1978. Scales taken from the 1st (1), 9th (2) and 19th (3) rows above the lateral line under dorsal fin

Таблица 10. Изменчивость числа склеритов на чешуе пестряток атлантического лосося р. Шугор в пределах определительной зоны, принятой Лиром (Lear, 1972; n=13 экз., по: Martynov, 1983)

Table 10. Variability in number of sclerites on Atlantic salmon parr scales in the Shugor River within the definitive zone adopted by Lear, 1972 (n = 13; after: Martynov, 1983)

Участок	№ чешуйного ряда	Годовая зона роста								
		1			2			3		
		$\frac{M \pm m}{\text{lim}}$	σ	CV, %	$\frac{M \pm m}{\text{lim}}$	σ	CV, %	$\frac{M \pm m}{\text{lim}}$	σ	CV, %
II	2	$\frac{4,3 \pm 0,2}{3-5}$	0,6	14,6	$\frac{7,5 \pm 0,3}{6-9}$	1,1	15,1	$\frac{10,3 \pm 0,5}{6-12}$	1,8	17,9
III	1	$\frac{4,8 \pm 0,2}{4-6}$	0,6	11,7	$\frac{7,4 \pm 0,3}{6-9}$	1,0	14,0	$\frac{10,5 \pm 0,5}{7-12}$	1,6	15,4
	2	$\frac{4,4 \pm 0,2}{3-5}$	0,7	14,8	$\frac{7,5 \pm 0,3}{6-9}$	1,0	14,0	$\frac{10,8 \pm 0,4}{7-12}$	1,5	13,7
	3	$\frac{4,3 \pm 0,1}{3-5}$	0,5	11,4	$\frac{7,2 \pm 0,3}{6-9}$	0,9	13,1	$\frac{10,3 \pm 0,4}{7-12}$	1,4	13,9
	4	$\frac{3,7 \pm 0,1}{3-4}$	0,5	12,2	$\frac{7,2 \pm 0,4}{6-9}$	1,3	17,8	$\frac{10,2 \pm 0,4}{7-12}$	1,4	13,7
	5	$\frac{3,4 \pm 0,1}{3-4}$	0,5	15,0	$\frac{7,1 \pm 0,3}{6-9}$	0,9	12,6	$\frac{10,2 \pm 0,4}{7-12}$	1,4	13,8
	6	$\frac{3,0 \pm 0,2}{2-4}$	0,7	23,7	$\frac{7,5 \pm 0,3}{6-9}$	1,2	15,9	$\frac{10,2 \pm 0,4}{7-12}$	1,5	14,5
IV	2	$\frac{4,8 \pm 0,2}{4-6}$	0,6	12,5	$\frac{7,7 \pm 0,3}{6-10}$	1,2	15,3	$\frac{10,8 \pm 0,4}{8-12}$	1,4	13,2

Примечание. Нумерация участков в пределах определительной зоны соответствует обозначениям на рис. 7.

В северных популяциях лосося в неблагоприятные для роста годы чешуйный покров успевает сформироваться на теле сеголеток только в близлежащих к боковой линии чешуйных рядах и отсутствует на участке тела, прилегающем к спинному плавнику. Завершается этот процесс на втором году жизни, что приводит к отсутствию первого годового кольца на чешуе из удаленных от боковой линии рядов. В холодноводных реках Норвегии у годовиков атлантического лосося чешуя на участке тела вблизи боковой линии между спинным и жировым плавниками не формируется у 10 – 77 % особей (Jensen, Jonsen, 1982). Сумма градусо-дней воды при этом изменялась от 846 до 1274.

В теплых реках южной части ареала на чешуе годовиков лосося закладывается от 17 до 34 склеритов (Bagliniere, 1985). В этих условиях чешуйный покров у мальков полностью покрывает тело в первый год жизни, и

Таблица 11. Изменчивость длины переднего радиуса чешуи пестряток атлантического лосося р. Шугор в пределах определительной зоны, принятой Лиром (Lear, 1972; n = 13 экз.; по: Martynov, 1983)

Table 11. Variability in the size of scales (in points of the scale of the ocular micrometer) of Atlantic salmon parr in the Shugor River within the definitive zone adopted by Lear, 1972 (n = 13; after: Martynov, 1983)

Участок	№ чешуйного ряда	Годовая зона роста								
		1			2			3		
		$\frac{M \pm m}{\text{lim}}$	σ	CV, %	$\frac{M \pm m}{\text{lim}}$	σ	CV, %	$\frac{M \pm m}{\text{lim}}$	σ	CV, %
II	2	$\frac{8,7 \pm 0,5}{7-11}$	1,7	20,6	$\frac{19,9 \pm 0,6}{17-23}$	2,1	10,7	$\frac{41,5 \pm 1,7}{27-50}$	6,0	14,5
III	1	$\frac{10,2 \pm 0,4}{8-12}$	1,3	12,5	$\frac{22,5 \pm 0,8}{16-26}$	3,0	13,3	$\frac{44,2 \pm 1,7}{28-54}$	6,2	14,1
	2	$\frac{9,8 \pm 0,5}{8-12}$	1,4	14,2	$\frac{21,4 \pm 0,6}{17-24}$	2,1	10,0	$\frac{42,6 \pm 1,7}{31-50}$	5,2	12,2
	3	$\frac{9,3 \pm 0,5}{8-12}$	1,5	16,3	$\frac{20,0 \pm 0,7}{17-24}$	2,3	11,5	$\frac{40,5 \pm 1,4}{29-45}$	5,0	12,3
	4	$\frac{8,3 \pm 0,5}{6-10}$	1,5	17,6	$\frac{18,9 \pm 0,6}{14-22}$	2,1	11,0	$\frac{37,9 \pm 1,3}{26-41}$	4,5	12,0
	5	$\frac{7,6 \pm 0,5}{5-9}$	1,5	20,0	$\frac{18,0 \pm 0,7}{15-21}$	2,3	13,6	$\frac{34,6 \pm 1,4}{23-41}$	5,0	14,4
	6	$\frac{6,9 \pm 0,4}{4-7}$	1,4	19,6	$\frac{17,1 \pm 0,6}{14-21}$	2,3	13,6	$\frac{34,6 \pm 1,4}{23-41}$	5,0	14,4
IV	2	$\frac{10,1 \pm 0,5}{7-12}$	1,6	15,6	$\frac{22,5 \pm 0,7}{17-26}$	2,7	12,1	$\frac{44,6 \pm 1,7}{30-54}$	6,0	13,4

Примечание. Размеры даны в делениях окуляр-микрометра. Нумерация участков в пределах определительной зоны соответствует обозначениям на рис. 7. Достоверные различия как в числе склеритов, так и размерах всех годовых зон роста отсутствуют в пределах первых трех чешуйных рядов над боковой линией ($p > 0.05$).

отмеченная тенденция к уменьшению числа склеритов на чешуе в латерально-дорсальном направлении не приводит к выпадению первого годового кольца на чешуйках из удаленных от боковой линии рядов. Однако в отличие от молоди из холодноводных водоемов на чешуе пестряток из более теплых рек часто формируются дополнительные кольца, которые можно в ряде случаев принять за годовые.

Выраженная изменчивость строения чешуи в пределах чешуйного покрова определяет выбор участка на теле рыб для взятия образцов чешуи. По стандартной методике И.Ф. Правдина (1966) в пробу в основном попадает чешуя из удаленных от боковой линии рядов, что может привести к занижению возраста рыб из поколений, родившихся в холодные годы, или

у медленно растущих рыб из холодноводных рек. Именно этим обстоятельством (Мартынов В., Мартынов Н., 1979) объясняется занижение речного периода жизни печорского лосося рядом исследователей. Кроме того, взятие чешуи с обширного участка на теле рыб приводит к большой изменчивости чешуйных характеристик в пределах образца, что затрудняет использование чешуи для идентификации внутривидовых группировок рыб.

Важное требование, которое должно выполняться при использовании чешуи для выделения внутривидовых группировок рыб – минимальная изменчивость чешуйных характеристик в пределах образца. Как показано выше, такому условию соответствует чешуя из первых трех рядов над боковой линией. Чтобы избежать ошибок, необходимо ограничить определительную зону первыми тремя рядами над боковой линией между вертикалями, проведенными через задний край основания спинного и передний край основания анального плавников.

2.4. ФОРМИРОВАНИЕ ЧЕШУЙНЫХ СТРУКТУР В ОНТОГЕНЕЗЕ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ

Правильное определение возраста в конечном счете зависит от идентификации годовых колец. Основным отличием годовых колец от дополнительных у лососевых рыб является так называемое выклинивание узких склеритов, которое выражается в том, что на периферии годовой зоны роста по переднему краю чешуи склериты замыкаются на склериты, лежащие под ними, образуя своеобразную «шапку» из узких склеритов (Барач, 1946).

Помимо методических предпосылок к ошибочной датировке возраста атлантического лосося, существуют причины субъективного характера, связанные с расхождениями в интерпретации особенностей чешуйных структур различными исследователями. Следует подчеркнуть, что большое значение для правильного «чтения» чешуи имеет личный опыт работы с той или иной популяцией, в особенности наблюдения за формированием чешуйных структур в онтогенезе. Знание видовых и популяционных особенностей морфологии чешуи лосося позволяет в значительной мере нивелировать субъективный фактор при определении возраста.

Чешуя в прилегающих к боковой линии рядах появляется по достижении мальками определенной длины, учитываемой при ретроспективной оценке роста рыб в виде поправки Розы Ли и имеющей популяционную специфику (рис. 10, табл. 12). Например, у мальков лосося р. Щугор (бассейн Печоры) центральная площадка формируется по достижении ими средней длины 30,9 мм, а у лосося р. Варзуги – при 24,6 мм. Наличие обратной связи между длиной малька при закладке чешуи и теплосодержанием воды (рис. 11) позволяет констатировать, что чешуйный покров у атлантического лосося в холодноводных реках начинает формироваться при более высоких показателях длины.

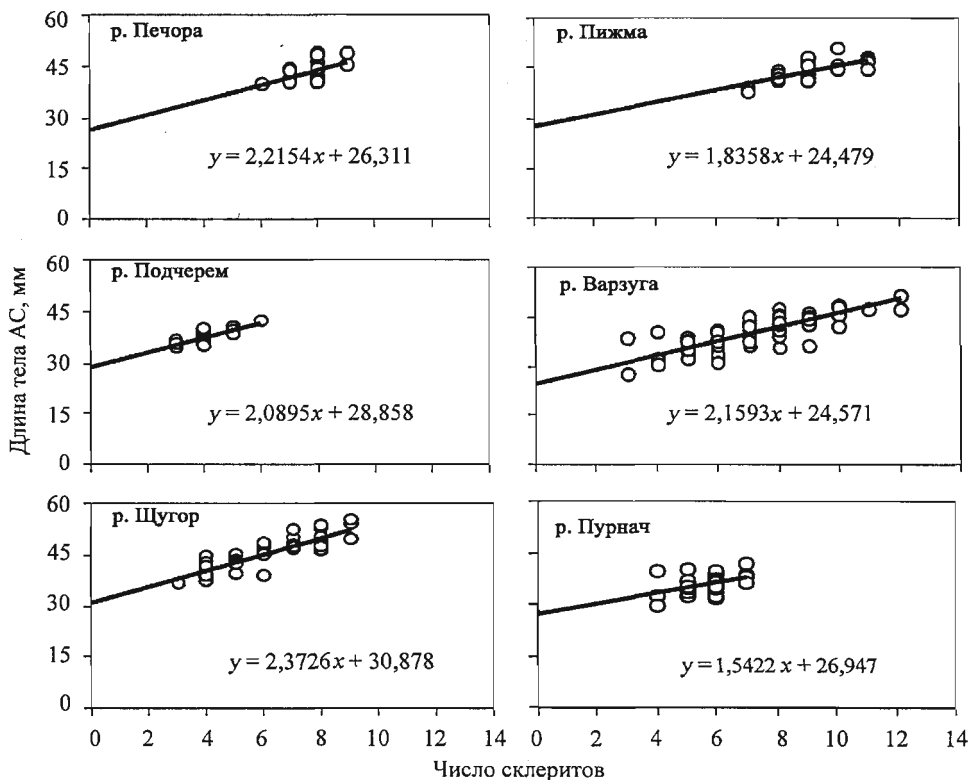


Рис. 10. Связь между длиной тела АС и количеством склеритов на чешуе сеголеток атлантического лосося (наши данные).

Fig. 10. Dependence between body length (AC) and number of sclerites on scales of Atlantic salmon underyearlings (our data).

Существенное значение имеет то обстоятельство, что у мальков из популяций с более ранней закладкой чешуи в первой годовой зоне роста (р. Варзуга) после трех широких склеритов, включая центральную площадку, часто формируется дополнительное кольцо обычно из одного, реже двух узких склеритов. Оно напоминает годовое кольцо на чешуе годовиков лосося из популяций с более поздней закладкой чешуи, например у лосося р. Щугор (см. выше). Однако дополнительное кольцо в первой годовой зоне роста чешуи легко идентифицируется, так как следующий за ним прирост, как правило, представлен 3 – 4 склеритами и в 2 – 3 раза как по числу склеритов, так и по размерам уступает второй годовой зоне роста чешуи. О том, что данное кольцо является дополнительным, также свидетельствует его отсутствие или нечеткая выраженность у значительной части рыб в популяции. Обращает на себя внимание тот факт, что расчисленная длина сеголеток при закладке дополнительного кольца соответствует длине, при которой у сеголеток некоторых популяций, например у лосося р. Щугор, только начинается закладка чешуи в прилегаю-

Таблица 12. Коэффициенты линейных уравнений регрессии, отражающих связь между длиной тела АС и количеством склеритов на чешуе сеголеток атлантического лосося из различных рек (наши данные)

Table 12. Parameters of linear regression equations reflecting the dependence between body length (АС) and the number of sclerites in underyearling Atlantic salmon (our data)

Река	n	Коэффициенты уравнения		R ²
		a	b	
Верховье р. Печоры	20	2,22±0,80	26,3±6,24	0,298
Подчерем (бассейн Печоры)	26	2,09±0,45	28,9±1,85	0,470
Щугор (бассейн Печоры)	50	2,37±0,19	30,9±1,15	0,771
Пижда (бассейн Печоры)	25	1,84±0,34	27,5±3,12	0,565
Пурнач (бассейн Поноя)	66	1,54±0,35	26,9±1,99	0,236
Варзуга	105	2,16±0,15	24,6±1,14	0,657

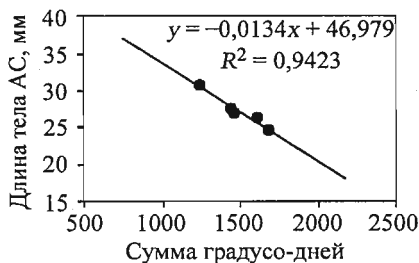
щих к боковой линии рядах. Так, у лосося из р. Варзуги средняя длина сеголеток при закладке дополнительного кольца составляет 32,3±2,1 мм (n = 25), из р. Колы – 30,5±3,2 мм (n = 18), р. Пижды (бассейн Печоры) – 31,3±2,8 мм (n = 11). Поздняя закладка чешуи у мальков лосося из р. Щугор определяет отсутствие дополнительных колец в первой годовой зоне роста чешуи у рыб данной популяции. В других же популяциях доля рыб, у которых в первой годовой зоне роста чешуи откладывается дополнительное кольцо, относительно невелика.

У молоди северных рек дополнительные кольца во второй и третьей годовых зонах роста формируются значительно реже и отмечены нами для пестряток и покатников из р. Варзуга. В реках юго-западной Франции дополнительные кольца на чешуе молоди атлантического лосося встречаются довольно часто (Bagliniere, 1985).

Годовое кольцо в речной зоне роста чешуи лосося, как правило, представлено двумя-тремя, реже большим числом узких выклинивающихся склеритов. В холодноводных реках годовая зона роста чешуи пестряток зачастую завершается лишь одним узким выклинивающимся склеритом. Хорошо выраженные дополнительные кольца очень похожи на годовые, но в отличие от последних для них характерна высокая индивидуальная изменчивость: от четкой выраженности до полного отсутствия у большей части ровесников. Годовые кольца, представленные узкими склери-

Рис. 11. Зависимость между длиной тела АС при закладке чешуи и теплосодержанием воды у атлантического лосося в нерестовых реках на Севере России (наши данные)

Fig. 11. Dependence between body length of parr under scale formation and temperature of water in the Atlantic salmon Rivers in the North of Russia (our data)



тами, закладываются осенью в связи с замедлением и приостановкой линейного роста рыб в осенне-зимний период. На юге ареала это происходит в конце сентября (Bagliniere, 1985), а в его северной части, по нашим данным, в августе—начале сентября. В северных реках в годы, характеризующиеся теплым летом, узкие склериты начинают откладываться на чешуе пестряток в более ранние календарные сроки, еще до того, как температура воды снизится до значений, лимитирующих рост рыб. Возрастные особенности в сроках закладки годовых колец в речной период жизни состоят в том, что у сеголетков начало закладки узких склеритов, а следовательно, и замедление роста наблюдаются в более поздние сроки, чем у старшевозрастных пестряток.

У покатной молоди лосося можно выделить два типа чешуи — с речным приростом и без прироста в год ската в море. В приросте может быть от одного до десяти и более склеритов, причем по ширине они могут заметно превосходить склериты в речных зонах роста чешуи. В последнем случае прирост может превосходить обычную годовую речную зону роста. Однако от годовой речной зоны роста весенний прирост отличается отсутствием по периметру узких выклинивающихся склеритов, благодаря чему чешуя покатников с приростом в год катадромной миграции имеет «открытый» край. Как правило, за последним широким речным склеритом прироста следует широкий морской склерит без выклинивания. Это основной признак, по которому широкий речной прирост отличается от широкой речной годовой зоны роста на чешуе так называемых десмолтов, у которых она завершается узкими выклинивающимися речными склеритами.

В целом ряде исследованных нами популяций атлантического лосося на чешуе определенной части взрослых рыб можно выделить так называемое переходное, или эстуарное, кольцо, которое располагается сразу же за речной зоной роста и состоит из промежуточных по ширине склеритов. На чешуе некоторых рыб эстуарное кольцо может достигать значительных размеров (Кулида, 1987). По периметру оно не имеет суженных, а тем более выклинивающихся склеритов, и по этим признакам широкое эстуарное кольцо легко отличается от морского. Сложности возникают в случае слабой выраженности кольца, когда оно представлено небольшим числом склеритов, сопоставимым с числом склеритов в речном приросте покатников. Дело в том, что в некоторых популяциях речной прирост покатников с очень широкими склеритами сопоставим с таковыми в эстуарных кольцах. В этом случае для надежной идентификации эстуарных колец необходимо иметь фактические данные об изменчивости речных приростов и эстуарных колец в конкретной популяции, чтобы знать зоны взаимного перекрывания характеристик и наличие разрывов между ними.

В морской период жизни рост лосося ускоряется, что отражается на морфологии чешуи. Увеличивается ширина склеритов, утолщаются валики, задний край чешуйной пластинки становится морфологически одно-

Таблица 13. Доля рыб с «закрытым» краем чешуи в исследовательских уловах атлантического лосося в восточной части Норвежского моря (по: Шестопал, Мартынов, 1985)

Table 13. The share of fish with a «closed» edge of scales in the catches of Atlantic salmon in the east part of the Norway Sea (after: Shestopal, Martynov, 1985)

Месяц	Год жизни в море							
	1-й (P-0+)		2-й (P-1+)		3-й (P-2+)		4-й (P-3+)	
	n	закрытый край, %	n	закрытый край, %	n	закрытый край, %	n	закрытый край, %
Январь	—	—	1	0,0	—	—	—	—
Февраль	—	—	—	—	18	100,0	3	100,0
Март	—	—	2	0,0	67	64,2	4	100,0
Апрель	—	—	11	0,0	206	45,2	13	84,6
Май	—	—	18	0,0	103	26,2	17	64,7
Июнь	—	—	10	0,0	62	3,2	5	60,0
Июль	9	0,0	4	0,0	2	0,0	—	—
Август	—	—	4	50,0	1	100,0	—	—
Сентябрь	13	0,0	4	75,0	—	—	—	—
Октябрь	5	0,0	9	71,4	—	—	—	—
Ноябрь	1	100,0	—	—	—	—	—	—
Декабрь	1	100,0	2	100,0	—	—	—	—

Примечание. Прочерк обозначает отсутствие данных.

родным, поскольку склериты приобретают дугообразную форму. Как и в речной период, на чешуе лосося в море откладываются годовые и дополнительные кольца. Как показали наши исследования (табл. 13), годовые кольца на чешуе атлантического лосося, нагуливающегося в Норвежском море, формируются в осенне-зимний период.

Первое морское годовое кольцо закладывается в ноябре и состоит в среднем из трех узких склеритов, образование второго годового кольца (в среднем из 12 узких склеритов) растянуто во времени (август – июнь следующего года), а третьего (в среднем из 6 узких склеритов) также происходит в осенне-зимние месяцы.

По данным И.Б. Бирмана (1960, 1968), годовые кольца на чешуе тихоокеанских лососей в море начинают формироваться после зимней остановки роста, т. е. они не завершают годовую зону роста чешуи, а начинают следующую. На основе гистологического анализа чешуи сельди, леща и карпа к аналогичным выводам пришел Ю.Е. Лапин (1971, с. 12, 13), который считал «... возможным выделить в росте чешуи две фазы: первая характеризуется интенсивным утолщением края чешуи в начале роста, когда образуются сближенные склериты, а в течение второй интенсивно увеличивается поверхность чешуи с образованием разреженных склеритов... При остановке роста чешуя оканчивается истонченным краем, на котором никаких отметок остановки роста не образуется...».

По нашим данным, у атлантического лосося образование годового кольца совпадает с приостановкой или замедлением роста рыб в зимний период. Годовое кольцо или завершает годовую зону роста чешуи осенью (у пестряток в реке и у лососей на первом и третьем годах жизни в море) или же отражает замедление роста в зимние и ранневесенние месяцы (у рыб на втором году жизни в море).

Судя по литературным данным (Bagliniere, 1985), в южной части ареала узкие склериты в морских годовых зонах роста отражают замедление линейного роста рыб зимой. При этом различия в числе узких склеритов в годовых зонах роста чешуи выражены не так сильно, как в северной части ареала. По данным указанного автора, у некоторых рыб из южной части ареала первое зимнее кольцо может не закладываться. Иногда у рыб как северных (наши наблюдения), так и южных (Bagliniere, 1985) популяций годовая зона морского роста чешуи завершается двумя сдвоенными кольцами узких, выклинивающихся по периметру склеритов. В этом случае за границу между годовыми зонами роста, по-видимому, следует принимать границу наружного кольца.

В отличие от годовых дополнительные кольца на чешуе лосося в морской период жизни не имеют выклинивающихся склеритов. В основном эти кольца образуются в пределах второй морской годовой зоны роста. Если внимательно рассматривать чешую взрослых рыб из северных популяций, то у большинства из них в центральной части второй морской годовой зоны роста можно обнаружить зону сближенных склеритов. Видимо, дополнительные кольца являются крайним случаем выраженности этого сближения и отражают сезонную изменчивость условий морского нагула. Дополнительные кольца в третьей морской годовой зоне роста чешуи встречаются редко.

Чешуя взрослых лососей, имеющих морской прирост и заходящих из моря в реку, имеет, как правило, «закрытый край». У нерестовых мигрантов с «открытым краем» чешуи узкие склериты в количестве 2 – 3 формируются по периметру чешуйной пластинки сразу же после захода рыб в реку (Мартынов, 1983). По этому признаку среди нерестовых мигрантов можно отличить рыб, перезимовавших в устьевых участках рек (заледка), от рыб, заходящих в реку после зимовки в море (закройка) и имеющих по периметру чешуйной пластинки большее число узких склеритов.

Длительное пребывание производителей атлантического лосося в пресной воде сопровождается резорбцией чешуи. Возникнув на заднем крае чешуи, зона разрушения со временем может охватывать склериты по всему периметру чешуйной пластинки. Разрушение чешуи связано со степенью развития половых продуктов рыб и более выражено у самцов.

Картина формирования нерестовых марок на чешуе атлантического лосося во время пребывания в пресной воде приводится нами на примере печорского лосося, представленного рыбами осенней биологической группы (рис. 12). У рыб, зашедших в реку из моря, внешние признаки

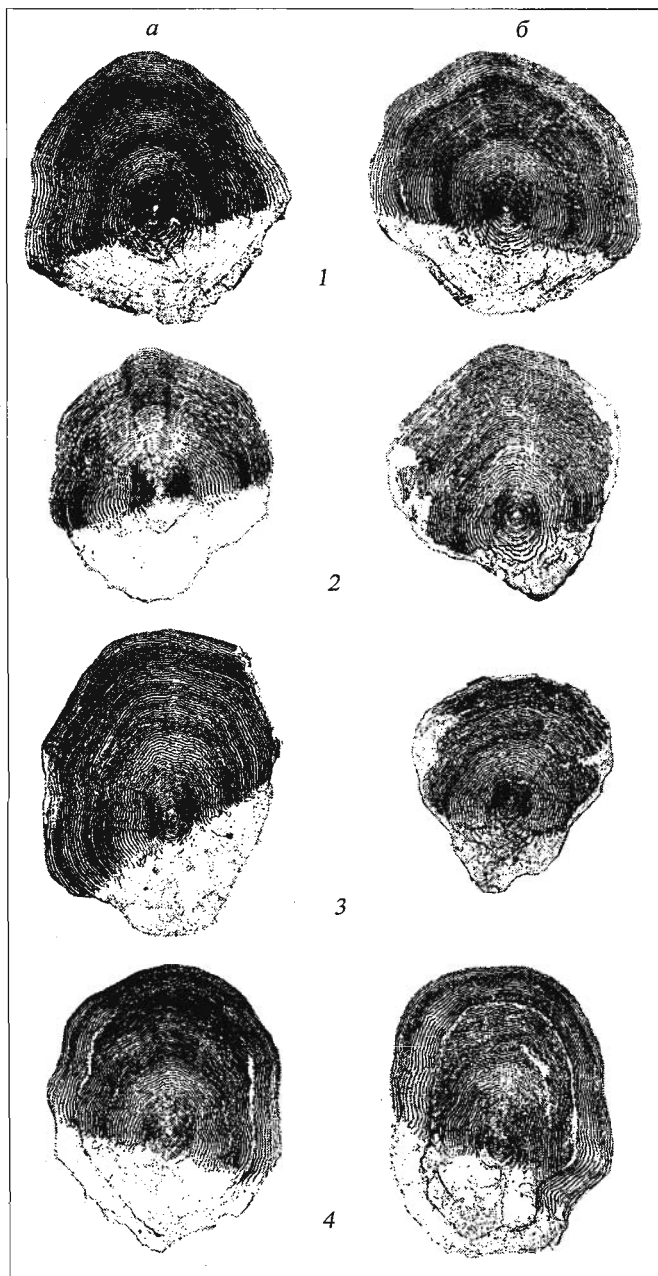


Рис. 12. Формирование нерестовой марки на чешуе самцов (а) и самок (б) атлантического лосося р. Печоры.

Внешний вид чешуи: 1 – при заходе из моря в реку, задний край чешуи не имеет признаков разрушения; 2 – весной следующего года после зимовки в реке, началось разрушение чешуйной пластинки по заднему краю и бокам; 3 – осенью после нереста, чешуйная пластинка, особенно у самцов, сильно разрушена; 4 – при повторном заходе на нерест в реку, чешуйная марка сформирована

Fig. 12. Formation of spawning mark on the scale of Atlantic salmon in the Pechora River: a – females, b – males.

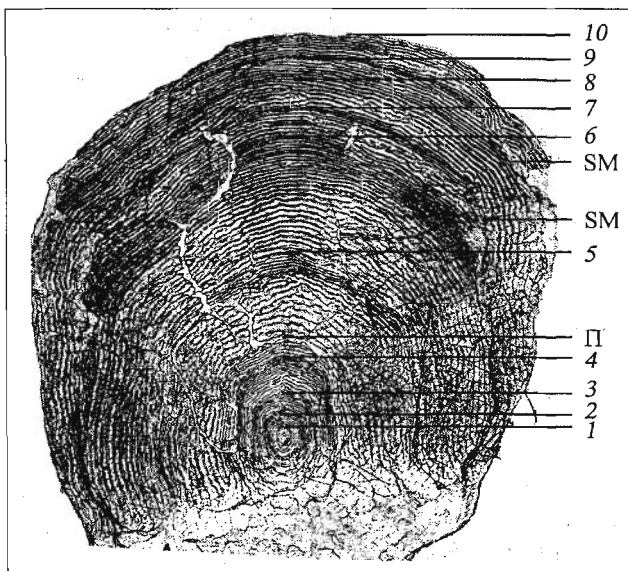
Scale of fish: 1 – the first entrance into the river; 2 – in spring after wintering in the river; 3 – in autumn after spawning; 4 – the second entrance into the river

Рис. 13. Чешуя атлантического лосося с двумя нерестовыми марками (самка выловлена в р. Щугор 05.09.74, возраст $4 \cdot 2 + Sm1 + Sm+$, длина 821 мм, масса 7150 г, стадия зрелости IV) (по: Мартынов, 1979).

1-4 – годовые кольца за речной период жизни; 5-10 – годовые кольца за морской период жизни; SM – нерестовая марка; П – переходное кольцо

Fig. 13. Scale of Atlantic salmon with two spawning marks. Female caught in the Shugor River 74.09.05. Age formula $4 \cdot 2 + Sm1 + Sm+$, fork length 821 mm, weight 7150 g (after: Martynov, 1979).

1-4 – river, 5-6 – sea annulus: SM – spawning mark; П – estuary zone



резорбции чешуи отсутствуют. Как видно из рисунка, они невелики у рыб, перезимовавших в районе нерестилищ. Интенсивное разрушение чешуи начинается в период роста ооцитов на IV стадии зрелости половых продуктов и протекает на фоне сильных внешнеморфологических брачных изменений (лошания) рыб. Максимальные разрушения чешуйной пластинки наблюдаются у вальчаков. У самцов в этот период резорбцией может быть затронута не только морская, но и речная зона чешуи, что приводит к затруднениям при определении возраста лошальных самцов (Владимирская, 1957).

После ската в море чешуя вальчаков восстанавливается, но следы разрушения сохраняются на чешуйной пластинке в виде нерестовой марки. Идентификация первой нерестовой марки, как правило, не вызывает больших затруднений. Вместе с тем на чешуе атлантического лосося, обычно у крупных самцов, можно видеть структурные изменения, которые напоминают нерестовую марку, но отличаются от нее тем, что локализованы в зоне выклинивания узких склеритов и не захватывают задний край чешуйной пластинки. При этом склериты как бы имеют свое продолжение за пределами деструктурированной зоны по заднему краю чешуи. Основным признаком нерестовой марки является разрыв склеритов и отсутствие их продолжения за ее пределами по заднему краю чешуи.

Большие затруднения вызывает идентификация повторных нерестовых марок у рыб осенней биологической группы. Это связано почти с полным разрушением относительно небольших морских приростов чешуи у повторно нерестующих рыб. В связи с этим на чешуе лососей, как правило, сохраняется лишь небольшой сегмент посленерестовых морских приростов, расположенный на вершине переднего края чешуи (рис. 13).

2.5. ОБРАТНОЕ РАСЧИСЛЕНИЕ ЛИНЕЙНОГО РОСТА АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ ПО ЧЕШУЕ

В отличие от прямых натуральных наблюдений, дающих представление о групповом росте рыб, ретроспективная оценка позволяет получить информацию об индивидуальном росте, что открывает дополнительные возможности для анализа биологических закономерностей. Например, изучение компенсационного роста рыб, анализ соотношения речного и морского роста проходных рыб не представляются возможными или весьма затруднительными без применения методов обратного расчисления роста.

Обратному расчислению роста рыб посвящена обширная отечественная и зарубежная литература, подробный обзор которой приводится в ряде работ (Брюзгин, 1969; Мина, Клевезаль, 1976; Ваганов, 1978). Наиболее перспективным считается метод номограмм, основанный на математическом описании эмпирических связей между линейным ростом рыбы и ее чешуи (Шентякова, 1966; Брюзгин, 1969; Малкин, 1999).

При ретроспективной оценке роста атлантического лосося ряд исследователей пользуется формулой прямой пропорциональности Э. Леа, считая, что она удовлетворительно отражает зависимость между ростом тела и чешуи (Лишев, Римш, 1961; Евтюхова, 1970). Для балтийского лосося из рек Швеции показано (Lindroth, 1963), что при переходе из реки в море рост рыб ускоряется по сравнению с ростом чешуи, но сохраняет прямолинейную зависимость. При этом возрастает угловой коэффициент прямой, отражающей связь «тело—чешуя» в морской период жизни. В результате расчисление роста по формуле Э. Леа приводит к завышению расчетной длины покатника по сравнению с действительной. А. Линдрот (Lindroth, 1963) предложил для приведения расчисленных по формуле прямой пропорциональности длин смолта к реальным ряд переходных коэффициентов со значениями 0,83 – 0,87 в зависимости от расчисленных длин смолта (чем больше расчисленная длина смолта, тем меньше коэффициент). Расчисление роста за речной период жизни осуществлялось им по формуле Розы Ли:

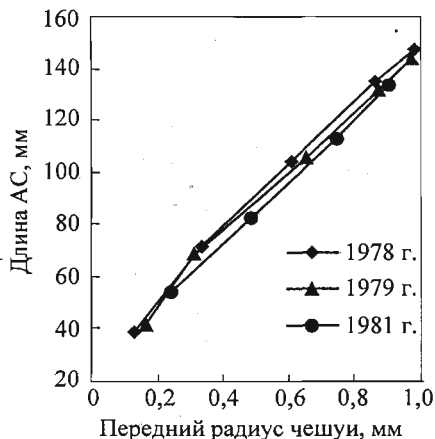
$$l = b + \frac{(L - b)r}{R}, \quad (1)$$

где l – искомая длина пестрятки; L – длина смолта; r – радиус чешуи и пестрятки; R – радиус чешуи смолта; b – длина рыбы при закладке чешуи, равная 18 мм (поправка Розы Ли).

По данным Д.К. Халтурина (1967), расчисленные методом Линдрота (Lindroth, 1963) длины ладожского лосося (*Salmo salar morpha sebago* Girard) хорошо согласуются с результатами прямых измерений.

Рис. 14. Эмпирические кривые соотношения «тело—чешуя» у молоди атлантического лосося р. Шугор в разные по гидрологическим условиям годы (по: Мартынов, 1983)

Fig. 14. Empirical curves reflecting the body-scale relationship in Atlantic salmon parr from the Shugor River, caught in the years differing by hydrological conditions (after: Martynov, 1983)



Для молоди лосося из рек Канады показана криволинейная связь между ростом тела и чешуи: $L = 24 + 129r + 122r^2$ (L и r измерены в мм; Kerr, 1961).

Для молоди лосося из р. Шугор (бассейн Печоры) выявлена аналогичная зависимость (Мартынов, 1983), причем ее количественные параметры меняются в различные по гидрологическим условиям годы (рис. 14). Приведенный выше слабо выраженный криволинейный характер связи между линейным ростом тела и чешуи атлантического лосося в речной период жизни во многом связан с феноменом Розы Ли, а именно с затухающим по мере увеличения размеров рыб влиянием длины малька при закладке чешуи. Если соотносить с длиной переднего радиуса чешуи длину рыб за вычетом длины малька при закладке чешуи, то показатель отношения длины тела к переднему радиусу чешуи выравнивается у рыб разного возраста, и его связь с длиной тела становится малозначимой (рис. 15).

Прямолинейный характер связи между длиной тела и чешуи сохраняется в морской период жизни. При этом у рыб происходит увеличение углового коэффициента прямой, отражающей связь «тело – чешуя» (рис. 16). Как показано нами ранее (Мартынов, 1983), поправочные коэффициенты к расчисленной по чешуе производителей длине смолта, применявшиеся Линдротом, имеют популяционную специфику и не могут быть использованы для обратного расчисления длины смолта печорского лосося по чешуе производителей. Наши данные по другим рекам свидетельствуют о существенных межпопуляционных различиях угловых коэффициентов уравнений первого порядка, отражающих связь «тело—чешуя» у атлантического лосося (см. рис. 15). В связи с этим для оценки длины молоди по чешуе производителей возможно использование коэффициента, отражающего отношение длины тела за вычетом длины малька при закладке чешуи молоди к переднему радиусу ее чешуи $((AC - b)/R)$. Данный показатель во многом утрачивает популяционную и возрастную специфику и становится близким к 125 (табл. 14).

Таким образом, межпопуляционная изменчивость отношения длины тела к переднему радиусу чешуи (AC/R) определяется межпопуляционной изменчивостью длины малька при закладке чешуи и может быть

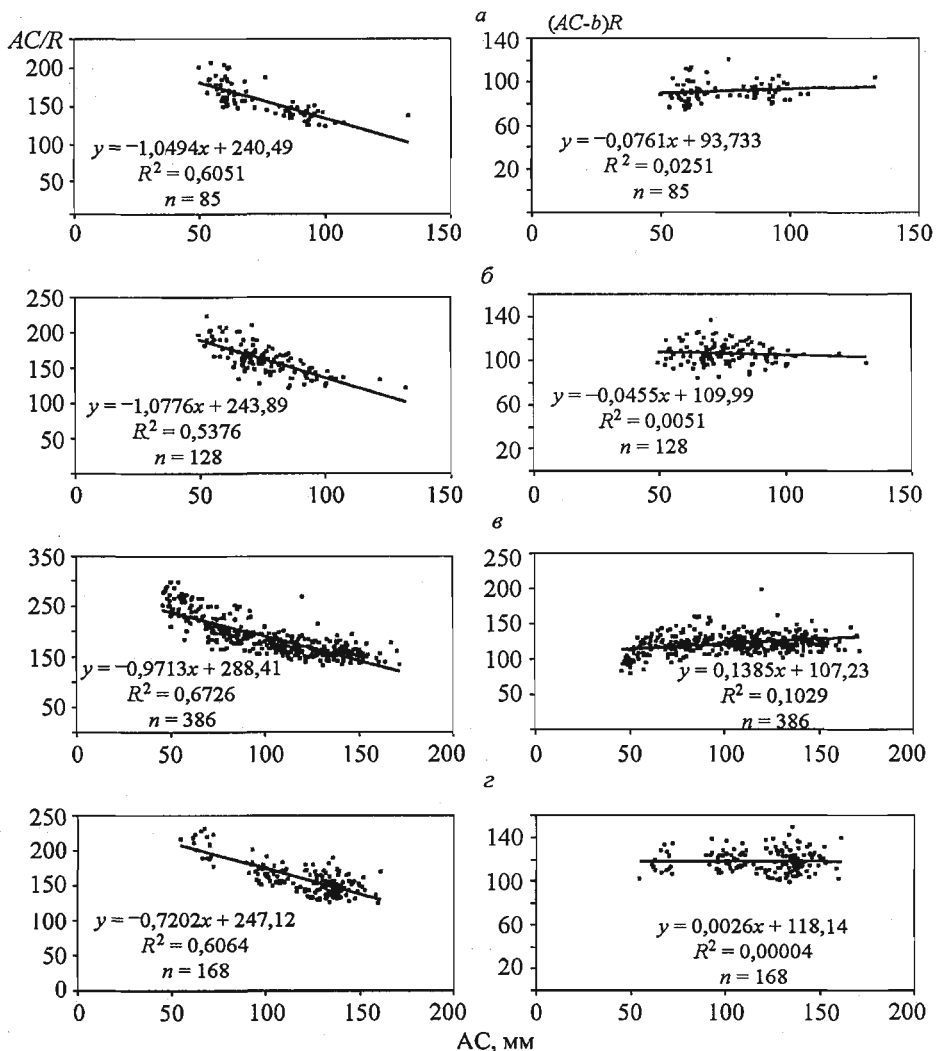


Рис. 15. Зависимость коэффициентов AC/R и $(AC-b)/R$ от длины тела молоди атлантического лосося рек Пурнач (а), Варзуга (б), Щугор (в) и Подчерем (г) (наши данные)

Fig. 15. Dependence of coefficients AC/R and $(AC-b)/R$ upon body length in young Atlantic salmon of the Purnach (a), Varzuga (б), Shugor (в) and Podcherem (г) Rivers (our data)

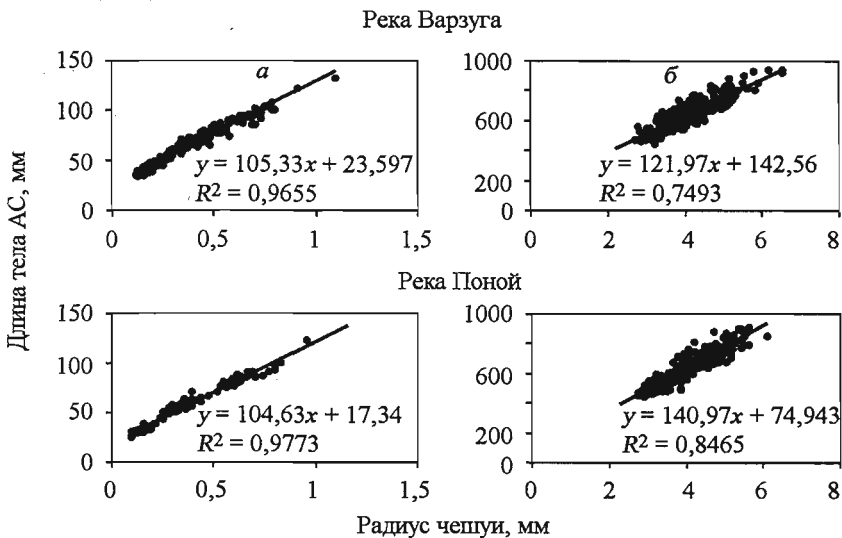


Рис. 16. Соотношение переднего радиуса чешуи и длины тела у молоди (а) и производителей (б) атлантического лосося рек Варзуги и Поной (наши данные)

Fig. 16. Relationship of body length (ordinate) and frontal radius of scale (abscissa) in young (a) and adult (b) Atlantic salmon in the Varzuga and Ponoy Rivers (our data)

сведена к минимуму, если учитывать поправку Розы Ли. В этом случае формула для оценки длин молоди по чешуе взрослых рыб, включая длину смолта, будет иметь следующий вид:

$$l = 125r + b, \quad (2)$$

где l – длина молоди; r – радиус переднего радиуса чешуи молоди; b – поправка Розы Ли, имеющая популяционную (региональную) специфику.

Приведенное выше уравнение может быть использовано для расчета роста в речной период жизни по чешуе производителей лишь при условии взятия чешуи из определительного участка, где изменчивость размеров чешуи относительно невысока.

Обратное расчисление роста в морской период жизни может быть удовлетворительно выполнено по формуле прямой пропорциональности Э. Леа (цит по: Lindroth, 1963):

$$l = L \frac{r}{R}, \quad (3)$$

где l – искомая длина рыбы в морской период жизни; L – длина взрослой рыбы при поимке; r – радиус чешуи, соответствующий искомой длине; R – радиус чешуи рыбы при поимке.

Если при использовании чешуи взрослых рыб формула Э. Леа дает удовлетворительную ретроспективу линейного роста лосося за морской

Таблица 14. Отношение длины тела к переднему радиусу чешуи у молоди атлантического лосося на Севере России (наши данные)

Table 14. The dependence of body length – frontal radius of scales in young Atlantic salmon in North of Russia (our data)

Река	n	AC/R			(AC-b)/R		
		M±m	lim	σ	M±m	lim	σ
<i>Пестрятки-четырёхлетки (3+)</i>							
Поной	51	141,3±2,4	107,1–184,3	16,7	115,3±1,9	83,6–150,6	13,7
Щугор	131	168,8±4,1	139,7–664,4	46,5	125,6±2,9	104,1–481,6	33,4
<i>Пестрятки-трехлетки (2+)</i>							
Поной	138	155,0±1,7	124,6–216,0	19,5	120,8±1,2	98,6–176,2	14,3
Щугор	109	192,4±4,6	151,7–505,9	47,5	126,7±2,8	94,1–323,1	29,4
Варзуга	93	160,9±1,7	130,0–203,6	16,5	117,9±1,2	97,9–152,0	11,8
<i>Пестрятки-двухлетки (1+)</i>							
Поной	61	180,7±2,8	142,9–247,3	21,9	122,1±1,9	101,8–174,9	14,6
Щугор	99	243,5±5,4	178,8–662,7	53,7	115,5±4,4	60,0–500,2	43,1
Варзуга	23	175,6±4,7	138,8–235,4	22,6	116,8±2,6	99,9–143,1	12,3
<i>Покатники</i>							
Поной	217	149,3±1,0	114,8–208,6	15,3	127,7±0,9	97,5–180,1	13,0
Щугор	80	160,1±1,5	135,3–202,6	13,1	125,3±1,1	107,1–152,0	9,5
Варзуга	271	169,7±1,2	130,0–268,2	20,1	125,7±1,0	81,0–203,0	15,8
Йоканьга	206	146,3±1,1	110,9–206,7	15,4	121,9±0,9	95,4–173,2	12,8

Примечание. AC – длина тела по Смитту, R – передний радиус чешуи, b – длина малька при закладке чешуи.

период жизни, то при оценке роста за речной период жизни по формуле (2) необходимо знать длину малька при закладке чешуи. Межпопуляционная изменчивость поправки Розы Ли, рассмотренная выше, предполагает популяционный подход к обратному расчислению роста атлантического лосося. К сожалению, мы не располагаем прямыми данными по длине малька при закладке чешуи для лосося рек Умбы, Йоканьги, Колы, Туломы, Уры, Западной Лицы, Печенги, среднегодовые показатели теплосодержания воды в которых изменяются от 1338 в р. Ура до 1702 градусо-дней в р. Туломе (см. Приложение, табл. 1). Мы сочли возможным использовать при ретроспективной оценке линейного роста лосося этих рек вычисленные показатели значений длины малька при закладке чешуи, которые получены при подстановке в уравнение линейной регрессии (см. рис. 11) суммы градусо-дней тепла воды в соответствующей реке из табл. 1 Приложения.

При обратном расчислении роста печорского лосося, выловленного в устье реки, использован усредненный показатель значений поправки Розы Ли (28,4 мм), полученных при исследовании молоди в верховьях самой Печоры и ее притоках: Подчерем, Щугор, Пижма. В результате при рас-

числении линейного роста лосося в реках Севера России были приняты следующие значения длин мальков при закладке чешуи:

Река	Коэффициент b , мм	Река	Коэффициент b , мм
Печора	28,4	Умба	25,4
Щугор	30,9	Йоканьга	28,8
Подчерем	28,9	Кола	26,5
Пижма	27,5	Тулома	24,1
Варзуга	24,7	Ура	29,1
Поной	26,9	Зап. Лица	26,4
Пурнач	26,9	Печенга	27,9

По формуле (2) с использованием приведенных выше поправок Розы Ли определяли длину смолта (покатника) и пестряток. Рост рыб за морской период жизни рассчитывался по формуле прямой пропорциональности Э. Леа (3), а по чешуе молоди – по формуле (1). При этом обозначению « L » в формуле соответствуют значения длин молоди при поимке.

На примере молоди печорского лосося нами показано, что при расчете длин пестряток с использованием формулы прямой пропорциональности по чешуе из различных участков тела полученные значения средних показателей длин достоверно не отличались (Мартынов В., Мартынов Н., 1979). Данное обстоятельство свидетельствует о том, что отдельные чешуйки на теле рыб при различиях в скорости роста увеличиваются в размерах пропорционально росту длины тела. Поэтому при использовании для расчета роста рыб чешуи неизвестной топографии (коллекционные материалы прошлых лет) целесообразно вести расчет по формулам прямой пропорциональности Э. Леа и Розы Ли. Однако при этом следует помнить, что в результате будут получены несколько завышенные показатели длин смолта, с одной стороны, и заниженные длины годовиков – с другой.

**ХАРАКТЕРИСТИКА АНАДРОМНЫХ МИГРАНТОВ
АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ В РЕКАХ СЕВЕРА РОССИИ**

В первом приближении число популяций атлантического лосося на Севере России можно оценить по количеству нерестовых рек первого порядка, впадающих в Баренцево и Белое моря (см. Приложение, табл. 3). В пределах промысловых районов, выделенных нами для рассматриваемого региона ранее (Мартынов и др., 1990), 113 лососевых рек первого порядка распределяются следующим образом: Мурман – 27,4 %, Терский промысловый – 32,8 %, Карельский промысловый – 19,5 %, юго-восточная часть бассейна Белого моря – 10,6 %, Чёшский промысловый – 5,3 %, Печорский промысловый – 4,4 % (рис. 17). В список лососевых рек России (см. Приложение, табл. 3) не вошла пограничная с Норвегией и Финляндией р. Паз, по фарватеру которой проходит государственная граница. Популяция лосося в этой реке утрачена в результате гидростроительства. Если учесть, что стада атлантического лосося в бассейнах крупных рек (Печора, Мезень, Северная Двина и др.) подразделяются на ряд самостоятельных популяций (Соловкина, 1971; Мартынов, 1979; Казаков, Титов 1995, 1998; и др.), то их число будет превышать число нерестовых рек первого порядка. Например, в бассейне Печоры можно выделить 11 популяций лосося (см. ниже). По-видимому, неменьшее число популяций лосося воспроизводится в каждом из бассейнов Мезени и Северной Двины. Таким образом, общее число проходных популяций атлантического лосося на Севере России составляет около 140.

Несмотря на большое количество публикаций по биологии атлантического лосося, многие его популяции, особенно в малых реках и в составе гетерогенных стад крупных рек, недостаточно изучены. Мы также не претендуем на всю полноту описания популяций атлантического лосося на русском Севере. Их изучение потребует целенаправленных и длительных усилий исследователей. Однако эти данные, на наш взгляд, дают возможность судить о численности, структуре, особенностях биологии основных промысловых популяций лосося, уточнить некоторые аспекты их биологии, составить представление об особенностях популяций структуры вида в целом на восточной части ареала.

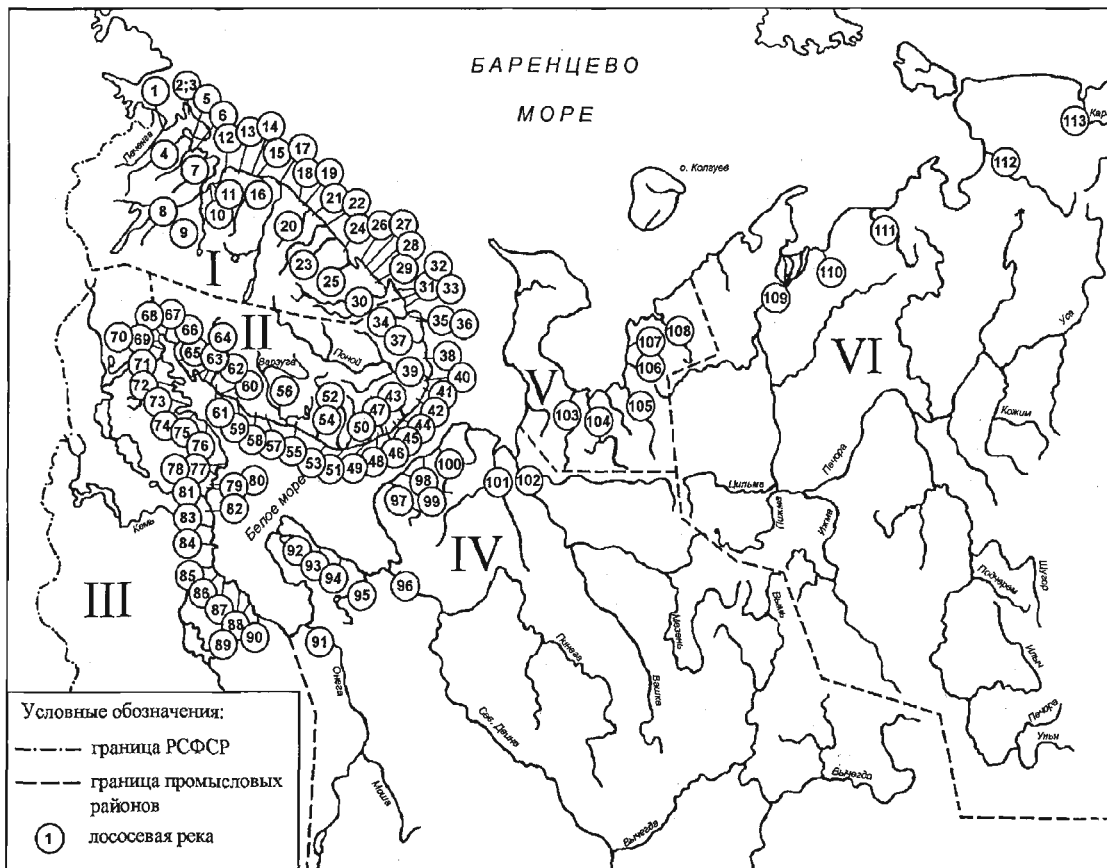


Рис. 17. Расположение лососевых рек первого порядка на Севере России.

I – Мурман; II – Терский промысловый район; III – Карельский промысловый район; IV – юго-восточная часть Белого моря; V – Чешский промысловый район; VI – Печорский промысловый район. Нумерация лососевых рек соответствует табл. 3 Приложения

Fig. 17. Atlantic salmon Rivers in the North of Russia.

I – Murman; II – Terskiy fishery region; III – Kareliya fishery region; IV – south-east part of the White Sea; V – Cheshskiy fishery region; VI – Pechorskiy fishery region. Numeration of rivers corresponds Table 3 Appendix

3.1. АТЛАНТИЧЕСКИЙ ЛОСОСЬ РЕК МУРМАНА

К Мурману относится баренцевоморское побережье Кольского полуострова с относительно короткими реками, расположенными к северо-западу от р. Западной до границы с Норвегией (см. рис. 17). Характерной особенностью лососевых рек данного района является их принадлежность к озерно-речным системам. Нерестовый район атлантического лосося в целом ряде рек Мурмана ограничен водопадами.

3.1.1. РЕКА ПЕЧЕНГА

Бассейн Печенги занимает крайнюю западную часть Мурмана. Река берет начало в районе горы Шуорт и впадает в Малую Волоковую губу Баренцева моря, расположенную к западу от п-ова Рыбачий. Длина реки 101 км.

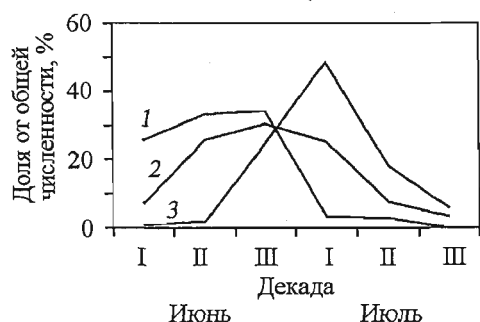
Биологические группы. Атлантический лосось р. Печенги представлен рыбами летней биологической группы.

Нерестовый ход лосося в р. Печенге начинается в конце мая – начале июня и заканчивается в последних числах июля – начале августа. Ход представлен одним пиком, который приходится на последнюю декаду июня или первую декаду июля и связан с подходами тинды (рис. 18). В начале хода доминируют крупные самки с двумя-тремя годами морского нагула, доля которых в середине и конце миграции снижается. В конце июня – начале июля в реку начинается массовый заход мелких самцов с одним годом морского нагула.

Соотношение полов. Доля самок в нерестовых стадах лосося 1970, 1973 – 1975, 1984 и 1985 гг. в среднем составила $50,0 \pm 2,8$ % при межгодовых колебаниях от 39,8 до 60,1 % ($n = 6$ лет). В 1985 г. доля самок равнялась 54,6 % (рис. 19). Преобладание самок было связано с их достаточно высокой численностью среди тинды и абсолютным доминированием среди крупного лосося:

Возрастная группа	P+1+	P+2+	P+3+	P+4+
Доля самок, %	39,7	93,8	79,1	60,0
Исследовано рыб	2122	630	287	5

В 1985 г. остаток ($n = 19$ экз.) на 68,4 % был представлен самками.



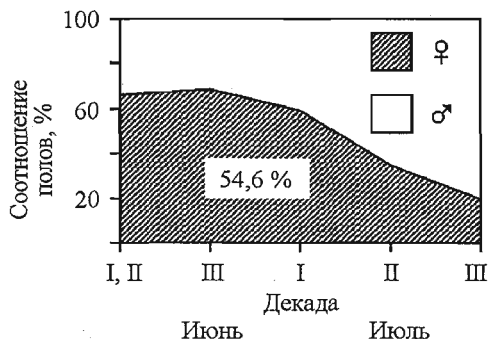
Длина и масса. Показатель средней массы рыб в уловах колебался в разные годы от 1,88 до 6,31 кг при среднем значении $3,88 \pm 0,17$ кг ($n = 35$ лет; Приложение, табл. 4). Средняя

Рис. 18. Нерестовый ход атлантического лосося в р. Печенге в 1983 (1), 1984 (2), 1985 (3) гг.

Fig. 18. Run of Atlantic salmon in the Pechenga River in 1983 (1), 1984 (2) and 1985 (3)

Рис. 19. Сезонная изменчивость полового состава анадромных мигрантов атлантического лосося р. Печенги в 1985 г.

Fig. 19. Seasonal dynamics of sex ratio of anadromous migrants of Atlantic salmon in the Pechenga River in 1985



масса рекрутов в исследовательской выборке 1985 г. составила 3,8 кг (Приложение, табл. 5). Средние показатели длины и массы самок

выше, чем у самцов, что связано с половыми различиями в длительности морского нагула до первого нереста. Однако среди одновозрастных по морскому периоду жизни производителей, за исключением тинды, самцы по размерам превышают самок. Самки тинды по длине тела достоверно не отличаются от самцов, но по массе тела превосходят их на 0,1 кг.

Длина и масса рыб, идущих на повторный нерест, существенно выше соответствующих показателей рекрутов, имеющих сходный период морского нагула до первого нереста (табл. 15).

Возраст. Средняя продолжительность речного периода жизни рекрутов без подразделения по полу составила 3,19 года (табл. 16). До ската в море самки проводят в реке больше времени, чем самцы (3,31 и 3,03 года соответственно). В море до первого нереста самки нагуливаются 1,63 года, а самцы – 1,12 года (1,40 года без подразделения по полу).

Доля остатка (19 экз.) в исследовательской выборке за 1985 г. составила 1,4 %. Рыбы из остатка как по средней продолжительности речного периода жизни (3,56 года), так и морского нагула до первого нереста (2,26 года) превышали рекрутов (см. табл. 15).

Таблица 15. Средние показатели массы и длины повторно нерестящихся лососей р. Печенги (1985 г., наши данные)

Table 15. Average Weight and length of Atlantic salmon repeat spawners in the Pechenga River in 1985 (our data)

Возраст	Пол	n	Масса, кг		Длина АС, см	
			$M \pm m$	lim	$M \pm m$	lim
P+1+Sm 1+	♂♂	4	7,1±0,93	5,5–9,8	89,1±3,37	85–99
P+2+Sm 1+	♀♀	6	8,8±0,63	7,0–11,4	95,7±1,99	87–101
P+3+Sm 1+	♀♀	7	13,4±0,43	11,2–14,7	110,9±0,89	109–115
	♂♂	2		15,4; 15,8		116; 112
Всего	♀♂	9	13,9±0,46	11,2–15,8	111,6±0,88	109–116
	♀♂	19				

Примечание. Здесь и в других таблицах в возрастных группах объединены рыбы с приростом и без прироста на чешуе.

Таблица 16. Возрастной состав рекрутов атлантического лосося р. Уры (1985 г., наши данные), %

Table 16. Age structure of Atlantic salmon first-time spawners in the Ura River in 1985 (our data), %

Море Река	Самки (n = 559)				Самцы (n = 655)					Оба пола (n = 1214)						
	1+	2+	3+	M+	1+	2+	3+	4+	M+	1+	2+	3+	4+	M+		
2+	0,5	0,2		0,7	2,8				2,8	1,9	0,1			2,0		
3+	1,8	15,3	3,6	20,7	17,7	0,8	1,3		19,8	11,2	6,8	2,3		20,3		
4+	8,2	33,1	9,9	51,2	41,6	2,2	4,1		47,9	27,9	14,5	6,5		48,9		
5+	7,1	18,1	1,2	26,4	25,3	1,6	0,5	0,1	27,5	17,8	8,5	0,8	0,1	27,2		
6+	0,5	0,2	0,3	1,0	1,7		0,1		1,8	1,2	0,1	0,2		1,5		
7+					0,2				0,2	0,1				0,1		
P+	18,1	66,5	15,4	100	89,3	4,6	6,0	0,1	100	60,1	30,0	9,8	0,1	100		
Средний возраст: море				1,97						1,17						1,50
река				4,06						4,06						4,06

Примечание. Результат экстраполяции исследовательской выборки на промысловый улов (2603 экз.).

Численность рыб в уловах на рыбоучетном заграждении в период с 1960 по 1990 гг. колебалась от 108 до 2503 при среднем значении 987 ± 117 экз. ($n = 29$ лет; см. Приложение, табл. 4). С учетом 50 %-ной доли промыслового изъятия среднегодовую численность нерестовых стад лосося р. Печенги можно оценить в 1970 рыб.

3.1.2. РЕКА БОЛЬШАЯ ЗАПАДНАЯ ЛИЦА

Длина реки 99 км при средней ширине порожистых участков 33 м. Впадает в губу, имеющую длину примерно 15 км, ширину 2 км и сообщающуюся со средней частью Мотовского залива Баренцева моря. Русловые озера отсутствуют. К лососевым притокам относится р. Лебязка, длина которой не превышает 10 км, ширина в устье – 8 м.

Нерестилища располагаются на всем протяжении реки. По данным управления «Мурманрыбвод», имеется пять водопадов, расположенных в 1,5; 5,0; 6,0; 6,5 и 12,0 км от устья. Протяженность нерестилищ (суммарная длина порожистых участков реки) по береговой линии составляет 11.5 км, суммарная площадь – около 37,3 га.

Биологические группы. Лосось представлен «яровыми» рыбами. Данные о заходе в реку рыб осенней биологической группы отсутствуют. В 1980 г. ловушка рыбоучетного заграждения функционировала до 3 сентября. Последние четыре рыбы летней биологической группы были отловлены 18 июля, после чего в течение полутора месяцев нерестовые мигранты лосося в ловушку не заходили.

Нерестовый ход лосося начинается вскоре после вскрытия реки ото льда в конце мая – начале июня и заканчивается в конце июля – начале

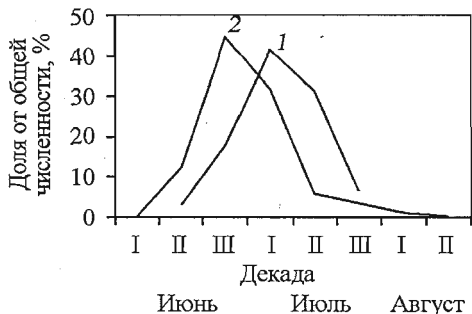


Рис. 20. Нерестовый ход атлантического лосося в р. Бол. Зап. Лица в 1981 (1) и 1982 (2) гг.

Fig. 20. Run of Atlantic salmon in the Big West Litsa River in 1981 (1) and 1982 (2)

августа, а его пик приходится на первую половину июля (рис. 20). В начале хода в реку идут крупные самки и в небольшом количестве крупные самцы, относящиеся к закройке. Ло-

соси с двумя и тремя годами морского нагула до первого нереста идут в реку в течение всего нерестового хода, но доля их снижается, и в конце хода они представлены единичными особями. Мелкие самцы тинды единично встречаются в начале нерестового хода, а ее массовый ход наблюдается в первой декаде июля.

Соотношение полов. Среди рекрутов лосося преобладают самцы. По материалам управления «Мурманрыбвод», доля самок в промысловых уловах за период 1969 – 1974, 1978, 1979 и 1985 гг. в среднем составила $42,1 \pm 1,9\%$ ($n = 9$ лет) при межгодовых колебаниях от 32,9 до 49,0 %. Соотношение рыб разного пола существенно варьирует в течение нерестового хода (рис. 21): самки доминируют в его начале, а самцы – в конце.

Размеры. Средняя масса рыб в промысловых уловах составила $3,36 \pm 0,20$ кг при межгодовых колебаниях от 1,67 до 7,62 кг ($n = 43$ года; Приложение, табл. 6), а средняя масса рыб в исследовательской выборке за 1985 г. – 3,60 кг (см. Приложение, табл. 4). Средняя масса самок на 1,6 кг выше, чем самцов, что объясняется более длительным морским нагулом самок до первого нереста. Различия в массе между самцами и самками с одинаковым периодом морского нагула до первого нереста относительно невелики. Интересно, что самки с одним годом морского нагула по размерам несколько превосходят самцов, а среди лососей с двумя годами морского нагула самцы по массе на 0,2 кг превышают самок, и лишь в возрастной группе P+3+ самцы по размерам существенно превосходят самок (см. Приложение, табл. 6).

Возраст. Средняя продолжительность речного периода жизни самок оказалась на 0,12 года, а морского нагула до первого нереста на 0,52 года больше, чем у самцов (табл. 17).

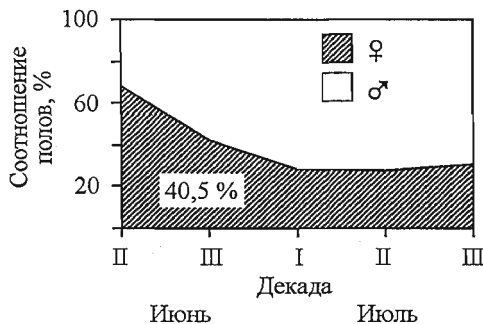


Рис. 21. Сезонная изменчивость полового состава анадромных мигрантов атлантического лосося р. Бол. Зап. Лица в 1985 г.

Fig. 21. Seasonal dynamics of sex ratio of anadromous migrants of Atlantic salmon in the Big West Litsa River in 1985

Таблица 17. Возрастной состав рекрутов атлантического лосося р. Бол. Западной Лицы (1985 г., исследовательская выборка), %

Table 17. Age structure of Atlantic salmon first-time spawners in the Bolshaya Zapadnaya Litsa 1985, %

Море Река	Самки (n = 294)				Самцы (n = 444)				Оба пола (n = 738)				
	1+	2+	3+	M+	1+	2+	3+	M+	1+	2+	3+	M+	
2+	0,3			0,3	1,8			1,8	1,2			1,2	
3+	4,8	7,5	2,7	15,0	16,3	1,6	2,3	20,2	11,8	3,9	2,4	18,1	
4+	14,3	31,7	10,5	56,5	39,0	11,3	5,0	55,3	29,2	19,4	7,2	55,8	
5+	10,5	14,3	3,1	27,9	15,7	3,8	1,4	20,9	13,7	8,0	2,0	23,7	
6+	0,3			0,3	1,8			1,8	1,2			1,2	
P+	30,2	53,5	16,3	100	74,6	16,7	8,7	100	57,1	31,3	11,6	100	
Средний возраст: море				1,86					1,34				
река				4,13					4,01				

В среднем продолжительность речного периода жизни рекрутов без подразделения по полу равна 4,06 года, а морского нагула – 1,55. Среди самок доминирует крупный лосось с двумя и тремя годами морского нагула (69,8 %), а среди самцов – тинда (74,6 %).

Доля остатка в исследовательской выборке 1985 г. составила 1,06 %: 3 самки и 5 самцов имели одну нерестовую марку на чешуе и нагуливались в море после первого нереста в течение полного сезона, а на повторный нерест шли после зимовки в море без или с небольшим приростом на чешуе.

Численность. Количество рыб в уловах на рыбоучетном заграждении в период с 1958 по 1990 г. колебалось от 172 до 1346 экз., в среднем составляя 748 ± 55 экз. ($n = 33$ года; см. Приложение, табл. 4). С учетом 50 %-ного промыслового изъятия среднегодовую численность нерестовых стад лосося р. Бол. Западная Лица можно оценить около 1500 рыб.

3.1.3. РЕКА УРА

Река Ура, имеющая длину 73 км, берет начало на северном склоне возвышенностей Кольского полуострова и впадает в Ура-губу Баренцева моря, которая представляет собой эстуарий длиной около 28 км и шириной до 4 км.

Нерестилища. По данным управления «Мурманрыбвод», средняя ширина реки в районе нерестилищ равна 47 м. Нерестилища лосося, суммарная площадь которых оценивается в 45 га, начинаются на 3-м километре от устья реки и распространяются до 23-го километра, где расположен Большой водопад, непреодолимый для лосося. В пределах нерестового района в основную реку впадает лососевый приток – р. Малая Ура, имеющая длину 6 км и ширину в устье 9 м. Выше Большого водопада р. Ура имеет выраженный озерно-речной характер.

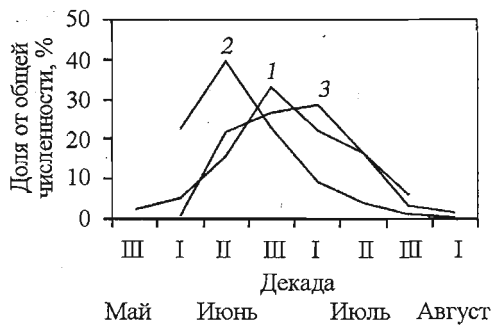


Рис. 22. Нерестовый ход атлантического лосося в р. Уре в 1983 (1), 1984 (2) и 1985 (3) гг.

Fig. 22. Run of Atlantic salmon in the Ura River in 1983 (1), 1984 (2) and 1985 (3)

Биологические группы. Лосось в этой реке представлен рыбами летней биологической группы. Заход в реку «озимых» рыб не отмечен. Предпринятый управлением «Мурманрыбвод» в 1980 г. эксперимент по выявлению в популяции рыб осенней биологической группы дал отрицательные результаты. Последние 25 рыб летней биологической группы были выловлены 21 июля, и в последующий месяц (до 20 августа) лосось ловушкой не залавливался, что свидетельствует об отсутствии осеннего хода рыб.

Нерестовый ход лосося в р. Уре начинается в последней декаде мая – первой декаде июня и продолжается до конца последней декады июля – первой декады августа (рис. 22). Нерестовая миграция характеризуется одним пиком, который в разные годы приходится на вторую половину июня или первую декаду августа. Вначале в реку идет закройка, представленная преимущественно крупными самками, а также крупными самцами с двумя-тремя годами морского нагула. В июле начинают доминировать мелкие самцы тинды. Крупные самки-закройки встречаются среди тинды до конца нерестового хода.

Соотношение полов. Средняя доля самок в промысловых уловах на рыбоучетном заграждении за период 1971 – 1976, 1978, 1979 и 1983 – 1985 гг. ($n = 11$ лет) составила $42,4 \pm 2,04$ % при межгодовых колебаниях 29,6 – 50,9 %. Самки преобладают в начале, а самцы в конце нерестового хода (рис. 23). В отличие от рекрутов среди остатка преобладают самки, доля которых в 1985 г. равнялась 73,9 %.

Длина и масса. Средняя масса рыб в промысловых уловах лосося р. Уры составила $3,24 \pm 0,18$ кг при межгодовых колебаниях от 1,69 до 5,19 кг ($n = 42$ года; см. Приложение, табл. 4). Средняя масса рыб в исследовательской выборке 1985 г. равнялась 3,8 кг (см. Приложение, табл. 7). С 1992 г. наблюдается снижение средней массы рыб в промысловых уловах до 2 кг и меньше.

Сезонная изменчивость полового состава анадромных мигрантов атлантического лосося р. Уры в 1985 г.

Рис. 23. Сезонная изменчивость полового состава анадромных мигрантов атлантического лосося р. Уры в 1985 г.

Fig. 23. Seasonal dynamics of sex ratio of anadromous migrants of Atlantic salmon in the Ura River in 1985

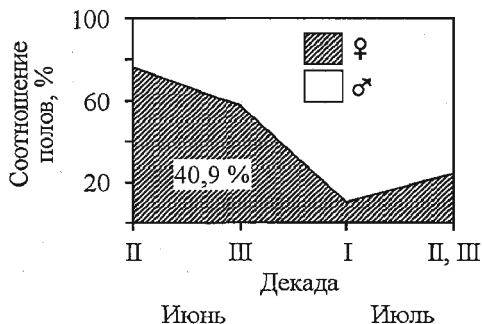


Рис. 23. Сезонная изменчивость полового состава анадромных мигрантов атлантического лосося р. Уры в 1985 г.

Fig. 23. Seasonal dynamics of sex ratio of anadromous migrants of Atlantic salmon in the Ura River in 1985

Таблица 18. Возрастной состав рекрутов атлантического лосося р. Уры (1985 г., наши данные), %

Table 18. Age structure of Atlantic salmon first-time spawners in the Ura River in 1985 (our data), %

Море Река	Самки (n = 559)				Самцы (n = 655)					Оба пола (n = 1214)				
	1+	2+	3+	M+	1+	2+	3+	4+	M+	1+	2+	3+	4+	M+
2+	0,5	0,2		0,7	2,8				2,8	1,9	0,1			2,0
3+	1,8	15,3	3,6	20,7	17,7	0,8	1,3		19,8	11,2	6,8	2,3		20,3
4+	8,2	33,1	9,9	51,2	41,6	2,2	4,1		47,9	27,9	14,5	6,5		48,9
5+	7,1	18,1	1,2	26,4	25,3	1,6	0,5	0,1	27,5	17,8	8,5	0,8	0,1	27,2
6+	0,5	0,2	0,3	1,0	1,7		0,1		1,8	1,2	0,1	0,2		1,5
7+					0,2				0,2	0,1				0,1
P+	18,1	66,5	15,4	100	89,3	4,6	6,0	0,1	100	60,1	30,0	9,8	0,1	100
Средний возраст: море				1,97					1,17					1,50
река				4,06					4,06					4,06

Примечание. Приведены результаты экстраполяции исследовательской выборки на промысловый улов (2603 экз.).

Средняя масса тинды (самки и самцы отдельно) в исследовательской выборке составила 1,70 и 1,76 кг, крупного лосося в возрасте P+2+ – 4,79 и 5,37 кг, в возрасте P+3+ – 8,01 и 10,73 кг соответственно. Как видим, средняя масса рыб в промысловых уловах лосося р. Уры в период с 1992 по 2000 г. соответствует средней массе тинды. Половые различия в размерах начинают проявляться на втором и третьем годах морской жизни, достигая в среднем 0,52 и 2,72 кг соответственно. Среди самцов и самок тинды наблюдается достоверное увеличение средних показателей массы тела и длины рыб с повышением речного возраста.

Возраст. Средняя продолжительность речного периода жизни рекрутов составила 4,06 года и оказалась одинаковой у самцов и самок (табл. 18). По морскому периоду жизни самцы на 0,8 года младше самок и на 89,3 % представлены тиндой. Среди самок доля тинды оказалась достаточно высокой и составила 18,1 %. В среднем доля тинды в популяции достигала 60,1 %.

Повторно нерестующие рыбы (23 экз.) в популяции лосося р. Уры в 1985 г. составили 1,7 % (результат экстраполяции исследовательской выборки на улов). Все рыбы из остатка имели на чешуе одну нерестовую марку и шли на повторный нерест после одного года морского нагула. По средней продолжительности речного периода жизни (4,00 года) производители из остатка не отличались от рекрутов. Средняя продолжительность морского периода до первого нереста у рыб из остатка (1,87 года) оказалась сопоставимой с соответствующим показателем для самок-рекрутов.

Численность. В среднем за период с 1958 по 1990 г. на рыбоучетном заграждении р. Уры отлавливали 861 ± 76 экз. рыб ($n = 32$ года) при межгодовых колебаниях от 199 до 2214 экз. (см. Приложение, табл. 4). С учетом 50 %-ного промыслового изъятия приведенные выше цифры следует удвоить, и тогда среднегодовую численность нерестовых мигрантов можно оценить в 1700 экз. Данные промысловой статистики свидетельствуют о снижении промысловых запасов, особенно в последнее десятилетие.

Численность популяции лимитируется небольшим нерестово-вырастным фондом. Возможно увеличение численности лосося р. Уры за счет вовлечения в нерестово-вырастной фонд потенциальных нерестилищ, расположенных выше Большого водопада.

3.1.4. РЕКА ТУЛОМА

Бассейн Туломы занимает западную часть Нотозерско-Тулумской депрессии. В настоящее время р. Тулома вытекает из Верхнетуломского водохранилища (до зарегулирования – из оз. Нотозеро) и впадает в кутовую часть Кольского залива (рис. 24).

Зарегулирование р. Туломы началось со строительства Нижнетуломской ГЭС с перепадом высот в нижнем и верхнем бьефах 20 м и образования в 1936 г. Нижнетуломского водохранилища. Начиная с 1937 г. производители лосося заходят в реку по Нижнетуломскому рыбоходу, который является одним из наиболее эффективных рыбопропускных сооружений в России (Головков, Кожин, 1939). До 1965 г. поднявшийся по рыбоходу лосось нерестился в притоках р. Туломы и реках бассейна Нотозера. Перекрытие в 1963 г. реки плотиной Верхнетуломской ГЭС привело к образованию на месте Нотозера Верхнетуломского водохранилища и утрате нерестилищ лосося в его бассейне. Построенный на Верхнетуломской ГЭС рыбоход оказался малоэффективным и был законсервирован в 1970 г.

Нижнетуломское водохранилище при длине 60 км и ширине 0,18 – 1,50 км простирается от кутовой части Кольского залива почти до плотины Верхнетуломской ГЭС и имеет площадь зеркала $38,5 \text{ км}^2$ и глубину в нижнем бьефе плотины 18 м. Площадь зеркала Верхнетуломского водохранилища 745 км^2 при длине 110 км и ширине 0,5 – 20 км (Шустер, 1969). Известно, что в водоемах озерного типа по сравнению с реками прогрев воды, как и ее охлаждение, сдвигается на более поздние сроки. Аналогичная картина наблюдается при сопоставлении температуры воды непосредственно выше плотины Нижнетуломской ГЭС и в лососевых реках бассейна Туломы (рис. 25). В июне – июле разница температуры воды в Нижнетуломском водохранилище и впадающей в него р. Печи может достигать $5,5 - 10,0 \text{ }^\circ\text{C}$. По-видимому, различия температуры воды имеют близкие значения и в других притоках Нижнетуломского водохранилища. Следует отметить, что, по данным ГМС, разница между температурой воды в р. Пече и верхней части Нижнетуломского водохранилища

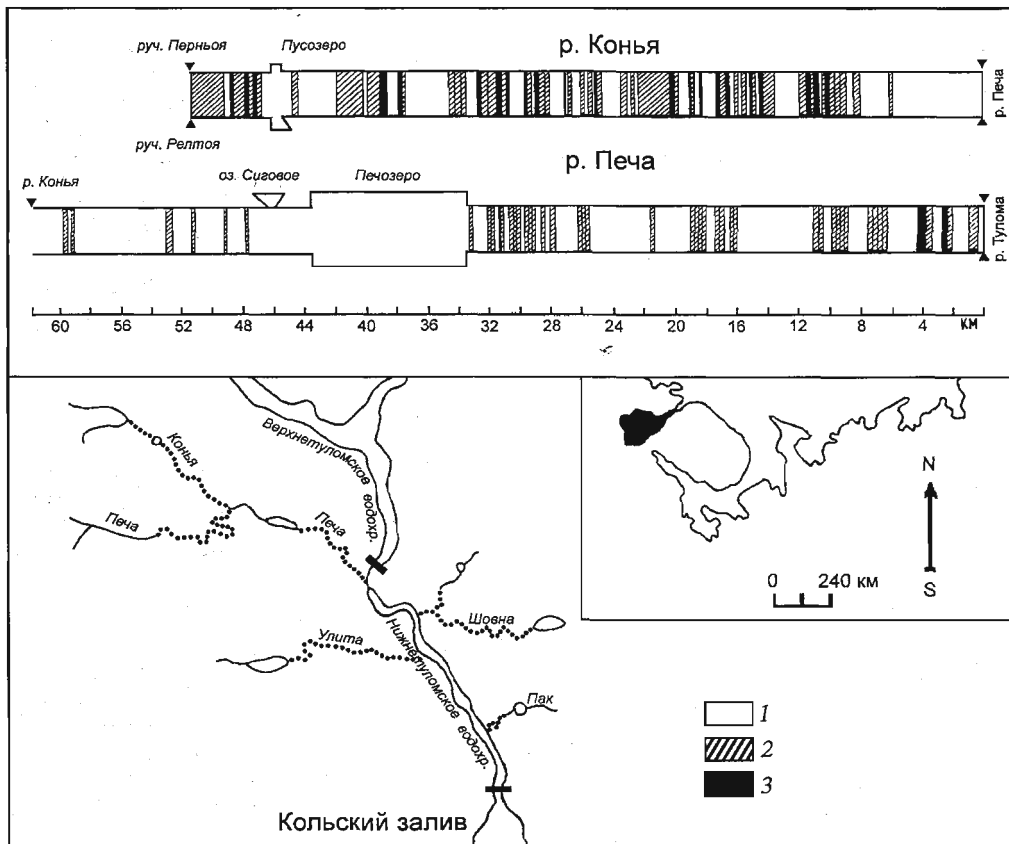


Рис. 24. Схема НВУ атлантического лосося в бассейне р. Туломы (наши данные).

1 – плесы и озера; 2 – крупновалунные НВУ; 3 – галечниковые НВУ. Нерестовый район обозначен точками
 Fig. 24. The scheme of Atlantic salmon breeding grounds in the Tuloma River basin (our data).
 1 – pools and lakes, 2 – breeding grounds on rapids, 3 – nursing grounds on rapids. Breeding area marked by points

практически отсутствует. Вероятно, это объясняется тем, что водомерный пункт ГМС находится в прибрежье водохранилища, где вода прогревается за счет инсоляции в условиях полярного дня. В районе плотины Нижнетуломской ГЭС в результате сработки воды происходит перемешивание водных слоев, что приводит к снижению температуры воды у поверхности.

Нерестилища. В настоящее время воспроизводство туломского лосося осуществляется естественным путем в реках Печа, Шовна, Улита и Пак, впадающих в Нижнетуломское водохранилище. В бассейне Туломы основной лососевой рекой считается Печа, которая представляет собой озерно-речную систему с довольно крупным русловым Печозером. Главный лососевый приток р. Печи – р. Конья – образуется при слиянии ручьев Перняоя и Релтоя и на протяжении 3 км представляет собой сплошной

Рис. 25. Среднесуточная температура воды в р. Пече (1), в Нижнетуломском водохранилище в районе впадения р. Печи (2), в верхнем бьефе Нижнетуломского водохранилища (3) (по: Мартынов, Куценко, 1985)

Fig. 25. Average daily water temperature in the Pecha River (1), in Nizhnetulom water storage not far from mouth of the Pecha River (2) and nearly dam of the Nizhnetulom hydroelectric power station (3) (after: Martynov, Kytsenko, 1985)



каменистый порог, не пригодный для нереста лосося. Основные нерестилища начинаются в 3,5 км ниже слияния ручьев и располагаются до 7-го км от устья. Река Печа ниже впадения р. Коньи, включая Пусозеро, составляет плесовый участок с пятью короткими порогами, малоприспособленными для закладки икры. Порожистые участки, сложенные крупным валунным материалом, начинают встречаться ниже Пусозера, и их относительная протяженность по сравнению с плесами возрастает к устью реки. Преобладающие скорости течения на порожистых участках составляют 0,7–0,8 м/с (до 1,2 м/с). Дно большинства порогов сложено крупной галькой и валунами. В межень каменистый грунт порогов обрастает водяным мхом, нитчатыми водорослями и водяной сосенкой, проективное покрытие которых составляет 50–60%. На бассейн Печи приходится 95,6 га нерестово-выростных угодий лосося, что соответствует 60% от всего фонда по бассейну Туломы (табл. 19).

Нерестилища, большей частью аллювиального происхождения, распределены на порогах мозаично небольшими участками площадью от 3 до

Таблица 19. Нерестово-выростные угодья (НВУ) атлантического лосося в бассейне Туломы (Вшивцев и др., 1988)

Table 19. Area of breeding and nursing grounds Atlantic of salmon in the Tuloma River basin (after: Vshivtsev et al., 1988)

Река	Длина реки, км	Протяженность нерестового района, км	Площадь НВУ, га	Примечания
Печа	83	49,0	69,8	НВУ до впадения р. Коньи получены посредством картографической съемки, выше – расчетным путем
Конья	45	31,6	25,8	Прямые наблюдения
Улита	30	27,6	41,0	Площади НВУ получены расчетным путем
Шовна	39	19,1	20,6	То же
Пак	23	0,8	1,0	-«-
Всего	220	128,1	158,2	

15 м², сложены галькой и гравием. Характеристики данных участков приводятся по результатам обследования обсушенного при строительстве Верхнетуломской ГЭС русла р. Туломы на участке выше порога Падун.

Порог Падун расположен в устье р. Печи непосредственно перед ее впадением в Нижнетуломское водохранилище и оборудован небольшим рыбоходом, облегчающим заход производителей в реку в меженный период. Порог не является серьезным препятствием для лосося, но способствует концентрации нерестовых мигрантов в яме под порогом, что делает их доступными для незаконного лова.

По нашим оценкам, площадь нерестово-вырастных угодий туломского лосося, сохранившихся после строительства Нижнетуломской и Верхнетуломской ГЭС, составляет 158,2 га (см. табл. 19).

Биологические группы. Атлантический лосось в р. Туломе практически полностью представлен рыбами летней биологической группы. Упоминаний в литературе о присутствии среди туломского лосося рыб осенней биологической группы нами не найдено. Один экземпляр серебристой «озимой» самки в возрасте P+1+ со слабо развитыми половыми продуктами (III стадия зрелости) был отловлен нами при закрытии Нижнетуломского рыбохода в октябре 1984 г. По-видимому, «озимые» рыбы в отдельные годы могут встречаться среди туломского лосося в незначительном количестве. По крайней мере, серебристые особи без признаков лошания, заходящие в ловушку рыбохода в конце сентября – октябре, скорее всего, являются рыбами осенней биологической группы. Так, за третью декаду сентября и октябрь в ловушку Нижнетуломского рыбохода в 1982 г. зашло 39, в 1983 г. – 36, в 1984 г. – 26, а в 1986 г. – 47 производителей лосося, что соответственно составило 0,94; 0,40; 0,26 и 0,66 % от численности нерестовых стад (в среднем $0,57 \pm 0,15$ %). Не исключено, что отдельные экземпляры осеннего лосося могут заходить в р. Тулому ранней весной как заледка.

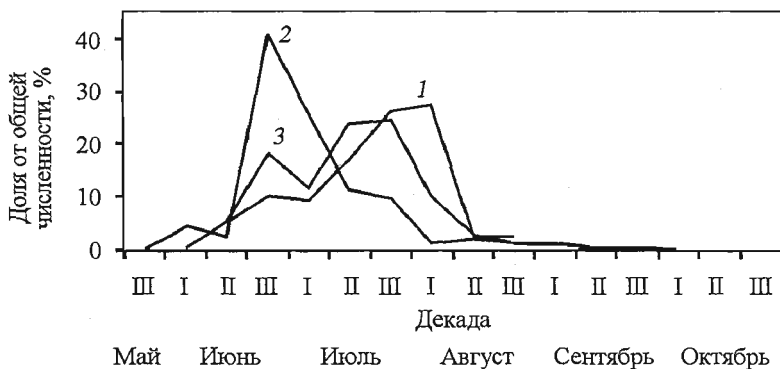


Рис. 26. Нерестовый ход атлантического лосося в р. Туломе в 1981 (1), 1984 (2) и 1986 (3) гг.

Fig. 26. Run of Atlantic salmon in the Tuloma River in 1981 (1), 1984 (2) and 1986 (3)

Нерестовый ход. Первые экземпляры анадромных мигрантов лосося начинают встречаться в учетной ловушке Нижнетуломского рыбохода в первой декаде мая. Нерестовый ход продолжителен по времени и в отдельные годы (1986 г.) может захватывать период с мая по октябрь включительно (рис. 26). В 1981 г. при открытии рыбохода 22 мая первый экземпляр лосося зашел в ловушку 7 июня, а последний отмечен 31 августа при закрытии рыбохода 30 сентября. Таким образом, продолжительность нерестового хода в разные годы колеблется от 4 до 6 мес. Однако до 90 % производителей заходят на нерестилища в конце июня – начале августа в течение 40 – 50 дней. Массовый ход приходится на июль.

Нерестовый ход начинается с подходов закройки, в основном представленной самками с двумя годами морского нагула. В начале хода среди застройки зачастую встречаются лошальные рыбы прошлогодного хода, в основном самцы с одним годом морского нагула, задержавшиеся и перезимовавшие в нижнем бьефе Нижнетуломской ГЭС. В конце июня – начале июля начинается ход межени, представленной большей частью самцами с одним годом морского нагула. Конец нерестового хода туломского лосося имеет слабо выраженный характер и в основном представлен летними самцами и самками, среди которых единично встречаются «озимые» рыбы.

Массовый ход туломского лосося может начинаться дружно с подходов большого количества рыб в короткие сроки. В 1983 и 1984 гг. в течение десятидневки через учетную ловушку проходило более 40 % от общей численности анадромных мигрантов. В 1981 и 1986 гг. рыбы заходили в реку равномерно в течение двух-трех десятидневок, и их доля за декаду немногим превышала 20 % от численности всего стада. В первом случае основная часть нерестовых мигрантов заходила в реку примерно на 15 дней раньше, чем во втором.

Растянность нерестового хода в определенной мере обусловлена задержкой производителей в нижнем бьефе Нижнетуломской ГЭС. Косвенным подтверждением тому служит высокая доля лошальных рыб в уловах из рыбоучетной ловушки, расположенной в верхнем колодце рыбохода.

Соотношение полов. Средний показатель доли самок в нерестовых стадах туломского лосося за период с 1966 по 1986 г. ($n = 21$ год) составил $48,7 \pm 1,61$ % при межгодовых колебаниях от 37 до 66 % (Вшивцев и др., 1988). Аналогичный показатель для более раннего периода – с 1952 по 1957 г. ($n = 6$ лет) – был достоверно ниже: $40,3 \pm 4,23$ % при межгодовых колебаниях от 20 до 49 % (Азбелев, 1960). Следует отметить, что половой состав нерестовых мигрантов туломского лосося подвержен циклической изменчивости с периодом в 8 – 9 лет (Вшивцев и др., 1988).

Самки доминируют в начале хода, к осени их доля снижается. Самцы начинают преобладать над самками с третьей декады июля, и их доля к концу нерестового хода достигает более 80 % (рис. 27).

Длина и масса. Средняя масса рыб в уловах туломского лосося за период с 1958 по 1990 г. колебалась от 1,93 до 4,81 кг и в среднем составила

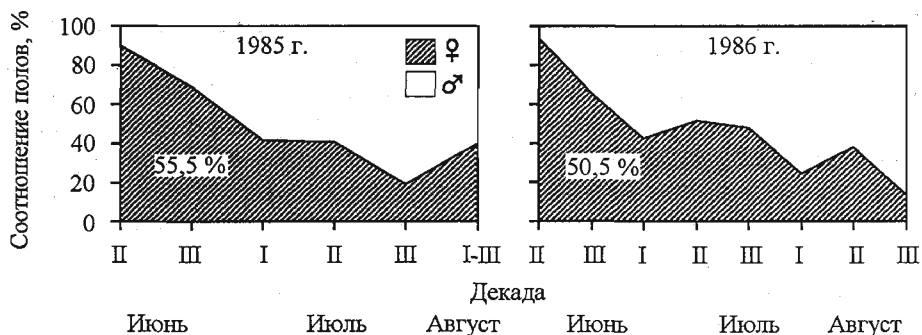


Рис. 27. Сезонная изменчивость полового состава анадромных мигрантов атлантического лосося р. Туломы в 1985 и 1986 гг.

Fig. 27. Seasonal dynamics of sex ratio of anadromous migrants of Atlantic salmon in the Tuloma River in 1985 and 1986

2,69±0,10 кг ($n = 33$ года). Данные промысловой статистики после 1990 г. (Приложение, табл. 8) не приняты нами во внимание, так как они отражают негативные изменения в структуре популяции.

Половые различия в размерах рекрутов туломского лосося отсутствуют как у тинды, так и у рыб с двумя годами морского нагула (Приложение, табл. 9). Различия в размерах тинды в пользу самцов в исследовательской выборке за 1986 г. оказались достоверными, но небольшими по значениям (0,2 кг и 1,9 см). Самцы туломского лосося начинают существенно превосходить самок по длине и массе тела лишь на третьем году морского нагула.

По массе тела повторно нерестующие особи туломского лосося более чем на 2 кг превосходят рекрутов, имеющих такой же морской возраст до первого созревания, и приближаются по данному показателю к старшим на год морской жизни рекрутам (табл. 20). Половые различия длины и массы тела у одновозрастных по морскому периоду жизни особей остатка недостоверны или же незначительны. Это справедливо для рыб с одним и двумя годами морского нагула до первого нереста. Незначительные материалы по старшевозрастным особям не позволяют определенно судить о половых особенностях их размеров. Однако по аналогии с рекрутами можно предположить, что повторно нерестующие самцы с тремя годами морского нагула до первого нереста должны по размерам превосходить одновозрастных самок.

Возраст. Средняя продолжительность речного периода жизни рекрутов туломского лосося в 1985 г. составила 3,93 года, в 1986 г. – 3,80, в среднем за два года – 3,87, а длительность морского периода жизни – 1,67 и 1,45 соответственно, в среднем – 1,56 года. Обращает на себя внимание растянутость возрастного ряда за речной период жизни (от 2+ до 7+ лет). Однако более 80 % рыб скатывались в море в возрасте 4+ (доминанта) и 3+ (субдоминанта) лет. Суммарная доля рыб с речным возрастом 2+,

Таблица 20. Масса и длина повторно нерестующих лососей р. Туломы (1985 и 1986 гг., наши данные), %

Table 20. Average body length and weight of Atlantic salmon repeat spawners in the Tuloma River in 1985–1986 (our data), %

Возраст	Пол	n	Масса, кг			Длина АС, см		
			$M \pm m$	σ	lim	$M \pm m$	σ	lim
3·3+Sm+	♀♀	1			6,20			82,0
3+1+Sm1+	♀♀	7	4,23±0,12	0,32	3,75–4,80	75,8±1,16	3,08	69,5–79,0
	♂♂	6	5,45±0,26	0,63	4,85–6,60	81,8±2,06	5,04	75,0–90,0
4+1+Sm1+	♀♀	14	4,28±0,22	0,83	2,30–5,75	75,9±1,02	3,82	68,0–84,0
	♂♂	8	5,33±0,41	1,17	3,00–6,40	80,3±1,81	5,12	72,0–86,0
5·1+Sm1+	♂♂	3	4,93±0,82	1,42	3,30–5,90	78,3±1,67	2,89	75,0–80,0
6·1+Sm1+	♀♀	1			4,15			75,0
P+1+Sm1+	♀♀	23	4,35±0,17	0,81	2,30–6,50	76,2±0,80	3,86	68,0–85,0
	♂♂	17	5,30±0,24	1,00	3,00–6,60	80,5±1,14	4,69	72,0–90,0
2+2+Sm1·	♀♀	1			6,00			85,0
3+2+Sm1+	♀♀	14	7,04±0,36	1,36	4,55–9,60	88,9±1,46	5,48	74,5–100,0
3·2·Sm1·	♂♂	1			8,00			89,0
4+2+Sm1+	♀♀	29	6,63±0,22	1,19	4,10–9,80	87,4±0,88	4,74	79,0–97,0
	♂♂	6	6,87±0,96	2,35	3,65–9,50	86,9±4,34	10,64	71,0–98,5
5·2+Sm1+	♀♀	2			6,10; 6,40			84,0; 89,0
	♂♂	1			6,25			82,5
6+2+Sm1+	♀♀	1			7,25			89,5
P+2+Sm1+	♀♀	47	6,71±0,18	1,21	4,10–9,80	87,7±0,72	4,90	74,5–100,0
	♂♂	8	6,93±0,72	2,05	3,65–9,50	86,6±3,25	9,18	71,0–98,5
4·3·Sm1·	♀♀	1			10,80			100,0
	♂♂	1			9,50			100,0
4·4+Sm1+	♂♂	1			8,80			95,0
В среднем*	♀♀	74	6,02±0,19	1,62	2,30–10,80	84,1±0,84	7,18	68,0–100,0
	♂♂	29	6,06±0,32	1,71	3,00–9,50	83,5±1,40	7,53	71,0–100,0
	♀♂	103	6,03±0,16	1,64	2,30–10,80	84,0±0,72	7,25	68,0–100,0

* Включены рыбы с разрушенной чешуей.

6+ и 7+ лет не превышала 3 %. Морской возраст рекрутов колебался от 1+ до 3+ лет. Среди самок доминировали рыбы в возрасте P+2+, среди самцов – P+1+ (табл. 21).

Половые различия по речному периоду жизни в 1985 г. отсутствовали, а в 1986 г. самки на 0,12 года были старше самцов. В эти годы длительность морского нагула самок примерно на 0,8 года превышала таковую самцов.

По данным Н.И. Кожина (цит. по: Лагунов, Азбелев, 1958), в первые годы работы рыбохода доля остатка среди нерестовых мигрантов туломского лосося составляла 7,6 % (исследовано 567 рыб). В 50-е годы прошлого столетия доля повторно нерестующих рыб в разные годы колеба-

Таблица 21. Возрастной состав рекрутов атлантического лосося р. Туломы (наши данные), %

Table 21. Age structure of Atlantic salmon first-time spawners in the Tuloma River (our data), %

Море Река	Самки				Самцы				Оба пола				
	1+	2+	3+	M+	1+	2+	3+	M+	1+	2+	3+	M+	
<i>Исследовательская выборка (1038 самок и 845 самцов), 1985 г.</i>													
2+	0,3	0,1		0,4	1,3			1,3	0,7	0,1		0,8	
3+	1,3	15,9	3,1	20,3	19,1	3,3	2,2	24,6	9,3	10,2	2,7	22,2	
4+	4,5	55,3	5,8	65,6	43,3	9,0	2,7	55,0	21,9	34,5	4,4	60,8	
5+	1,8	11,0	0,6	13,4	17,2	1,2	0,2	18,6	8,7	6,6	0,4	15,7	
6+		0,2	0,1	0,3	0,4			0,4	0,2	0,1	0,1	0,4	
7+					0,1			0,1	0,1			0,1	
P+	7,9	82,5	9,6	100,0	81,4	13,5	5,1	100,0	40,9	51,5	7,6	100,0	
Средний возраст: море				2,02					1,24				
река				3,93					3,93				
<i>Результат экстраполяции исследовательской выборки (1532 экз.) на учетную численность стада (6788 экз.), 1986 г.</i>													
2+	0,3	0,6		0,9	2,3			2,3	1,3	0,3		1,6	
3+	9,0	18,0	1,2	28,2	32,5	1,7	0,3	34,5	20,7	9,9	0,8	31,4	
4+	12,0	38,6	3,6	54,2	47,6	2,6	1,1	51,3	29,7	20,7	2,4	52,8	
5+	3,5	13,1		16,6	9,2	1,0	0,3	10,5	6,3	7,1	0,1	13,5	
6+		0,1		0,1	1,1			1,1	0,5	0,1		0,6	
7+					0,3			0,3	0,1			0,1	
P+	24,8	70,4	4,8	100,0	93,0	5,3	1,7	100,0	58,6	38,1	3,3	100,0	
Средний возраст: море				1,80					1,09				
река				3,87					3,75				

лась в нерестовых стадах от 0,0 до 2,4 % (Лагунов, Азбелев, 1958). По нашим данным, в 1985 г. доля остатка составила 2,9 %, а в 1986 г. – 2,7 %. Абсолютное большинство производителей из остатка нагуливались в море после нереста 1+ или 1+ лет.

В первые годы функционирования рыбохода среди нерестовых мигрантов туломского лосося встречались рыбы с четырехлетним периодом морского нагула. В 1938 г. 49,5 % рекрутов при средней продолжительности морского периода жизни 1,68 лет нагуливались в море 1+, 36,5 % – 2+, 10,5 % – 3+ и 3,5 % – 4+ лет (исследовано 524 экз. рыб; Головков, Кожин, 1939). Суммарная доля рыб в возрасте P+3+ и P+4+ достигала 14 %. По нашим данным (см. табл. 21), в середине 80-х годов прошлого столетия рыбы с четырехлетним периодом морского нагула в нерестовом стаде отсутствовали, а доля рыб с трехлетним морским нагулом не превышала 7,6 %. Сокращение возрастного ряда туломского лосося по морскому периоду жизни, скорее всего, произошло в связи с утратой после

строительства Верхнетуломской ГЭС части, либо всей самостоятельной популяции лосося, воспроизводившегося в протяженных притоках, впадающих в Нотозеро.

Численность. Учет численности и промысел туломского лосося осуществляли в верхнем колодце рыбохода посредством деревянной ловушки, опускаемой в рыбоход и поднимаемой для проверки электрической лебедкой. На время проверки ловушки рыбоход перекрывался рамой, обтянутой капроновой делью.

Строительство Нижнетуломской ГЭС и вынужденное закрытие рыбохода в годы Великой Отечественной войны резко снизили численность туломского лосося, который в период с 1945 по 1949 г. составлял 1198 рыб (Лагунов, Азбелев, 1958). В последующие годы благодаря щадящему режиму эксплуатации популяции, при котором в разные годы вылавливалось от 9 до 33 % (в среднем 30 %) анадромных мигрантов, к 1960 – 1964 гг. численность нерестовых стад возросла до среднегодовых значений 8900 рыб. Утрата значительной части НВУ туломского лосося в результате ввода в эксплуатацию в 1964 г. Верхнетуломской ГЭС, рыбопропускные сооружения которой оказались неэффективными, привела к снижению и последующей стабилизации численности нерестовых стад в период с 1970 по 1995 г. на среднегодовом уровне 6401 ± 588 экз. рыб при межгодовых колебаниях 2694 – 12 692 экз. (см. Приложение, табл. 8). С 1996 по 2000 г. численность нерестовых стад туломского лосося уменьшилась до среднегодового значения 1486 ± 808 экз. при межгодовых колебаниях 354 – 3798 экз. Современная низкая численность анадромных мигрантов этого вида обусловлена снижением эффективной численности популяции в начале 90-х годов прошлого столетия в результате чрезмерно большого изъятия производителей на нерестилищах.

Оптимальная численность нерестовых стад туломского лосося может быть оценена по продуктивности НВУ. При среднем 5 %-ном возврате производителей в реки от стадии покатника (Бакштанский и др., 1976) среднегодовой выход покатной молоди в период стабильного состояния численности популяции в 1970 – 1995 гг. с площади НВУ 158,2 га в среднем составил 126 560 экз. при межгодовых колебаниях от 53 788 до 253 120 экз. Таким образом, выход покатной молоди со 100 м² НВУ в среднем составлял 8 экз. при межгодовых колебаниях 3,4 – 16,0 экз.

По данным ряда авторов о продуктивности лососевых рек Кольского полуострова, Карелии, Прибалтики и Северной Норвегии, обобщенных Ю.А. Шустовым (1983), выход покатной молоди атлантического лосося со 100 м² НВУ колеблется от 2,9 до 9,2 экз. Высокие показатели выхода покатной молоди атлантического лосося в период с 1970 по 1995 г. с единицы НВУ, сохранившихся в бассейне Туломы после гидростроительства, свидетельствуют о том, что в этот отрезок времени численность популяции находилась в соответствии с реальными продуктивными возможностями реки.

3.1.5. РЕКА КОЛА

Река Кола вытекает из Колозера и впадает в куттовую часть Кольского залива на расстоянии 10 км от устья р. Туломы (рис. 28). Длина реки 8 км, площадь водосбора 3846 км², озерность бассейна 6 %, заболоченность 15 %, лесистость 55 %. В состав озерно-речной системы реки входят многочисленные озера, наиболее крупные из которых – Колозеро, Пулозеро и Мурдозеро – приурочены к верхнему течению главной реки. Практически все притоки также вытекают из озер и имеют русловые озера.

В воспроизводстве популяции лосося р. Колы присутствуют две компоненты: естественный нерест и заводское разведение. Молодь лосося на Тайбольском рыбноводном заводе перед выпуском в реки метится удалением жирового плавника, и анадромные мигранты заводского происхождения легко идентифицируются в уловах, что делает возможным проведение сравнительного анализа «диких» и заводских рыб.

На 17-м километре от устья р. Колы установлено рыбоучетное ограждение, на котором до 1995 г. все анадромные мигранты, зашедшие в ловушку, изымались промыслом.

Нерестилища. Атлантический лосось воспроизводится в р. Коле и ее притоках первого порядка – реках Домашняя (Тюхта), Кица, Медвежья, Орловка. Суммарная площадь НВУ в бассейне реки составляет 135,46 га, что может обеспечить выход 114,48 тыс. покатников. Основные НВУ лосося находятся в русле среднего течения р. Колы от впадения р. Медвежьей до пос. Шонгуй. Ниже РУЗа расположено 38,4 % от общей площади НВУ лосося в бассейне реки (Зубченко и др., 2003).

Биологические группы. В популяции лосося р. Колы доля рыб осенней биологической группы несколько выше, чем в соседней р. Туломе. В 1985 г. доля осенних рыб составила 4,9 %. По данным А.С. Вшивцева (1990), доля осенних рыб среди лосося от естественного воспроизводства в период 1983 – 1987 гг. составила $3,72 \pm 1,14$ при колебаниях от 1,3 до 7,5 % ($n = 5$ лет), а от заводского воспроизводства – $1,46 \pm 0,48$ при колебаниях от 0,5 до 3,3 % ($n = 5$ лет). В 1997 – 2001 гг. «озимые» рыбы среди анадромных мигрантов заводского происхождения отсутствовали (Зубченко и др., 2003).

Нерестовый ход. Расположение РУЗа на удалении от устья реки может несколько менять картину нерестовой миграции рыб. К такого рода изменениям можно отнести встречаемость среди рыб с типичной морской окраской тела сильно лошалых особей, которые длительное время находились в пресной воде ниже ловушки. В целом же относительно небольшая удаленность ловушки от моря позволяет достаточно полно судить об интенсивности хода анадромных мигрантов в реку.

Нерестовый ход этого лосося продолжителен и в отдельные годы охватывает период со второй декады мая по третью декаду октября (рис. 29). Пик хода обычно приходится на первую декаду июля, когда в реку заходит

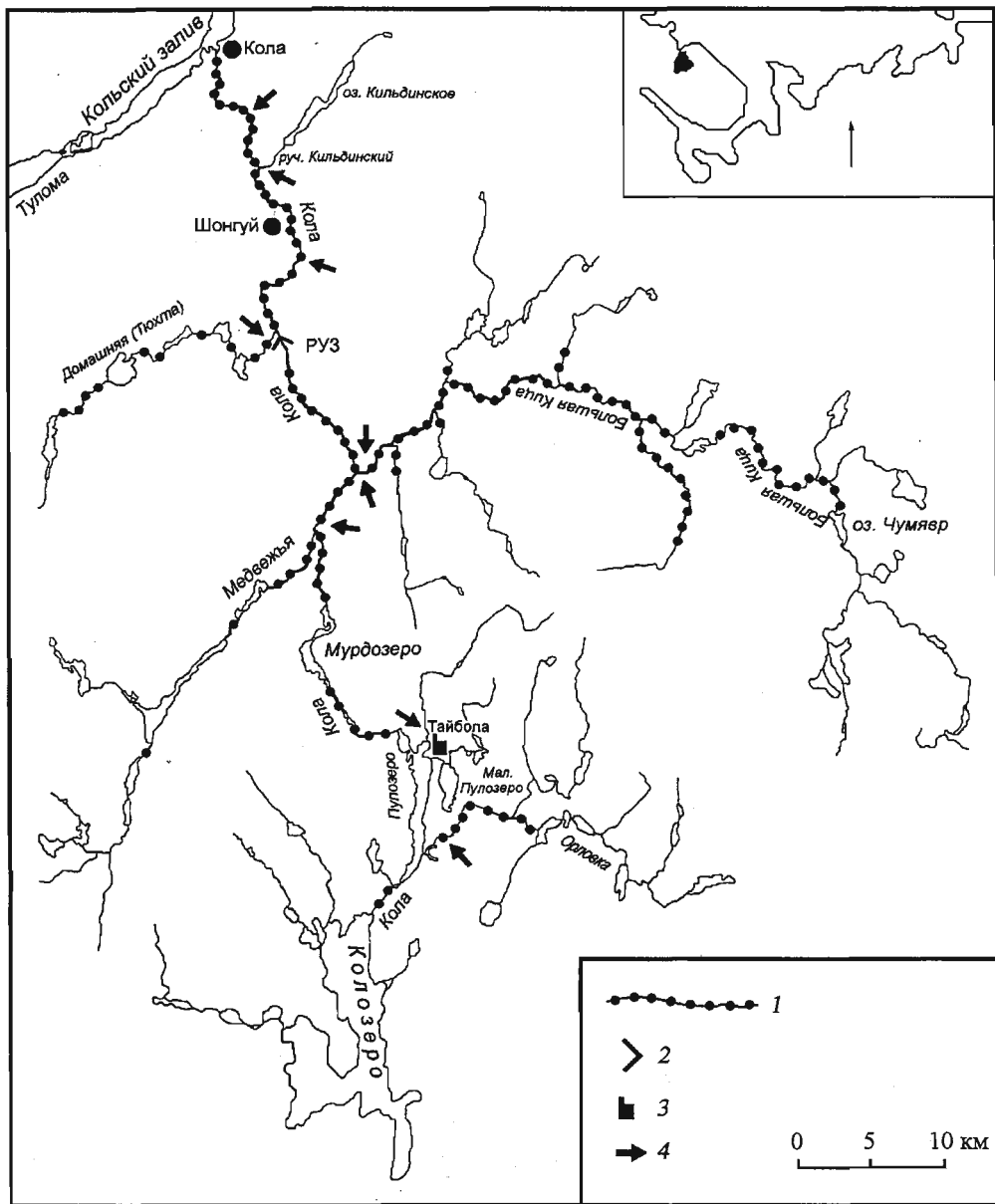


Рис. 28. Схема бассейна р. Колы.

1 – нерестово-выростные угодья атлантического лосося; 2 – рыбоучетное заграждение (РУЗ); 3 – Тайбольский рыбодный завод; 4 – места выпуска заводской молоди лосося. Карта составлена по материалам Зубченко с соавт. (2003)

Fig. 28. The scheme of the Kola River basin.

1 – run-growth areas of Atlantic salmon; 2 – counting fence; 3 – Taybola Atlantic salmon hatchery; 4 – places of release. The map is compiled according to materials of Zubchenko et al., 2003

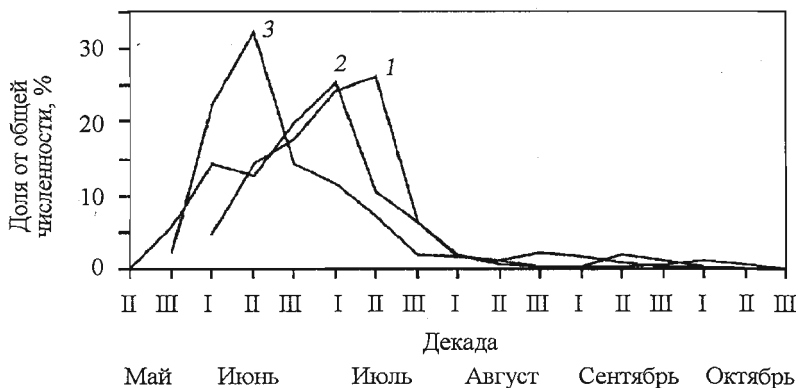


Рис. 29. Нерестовый ход атлантического лосося в р. Коле в 1980 (1), 1983 (2) и 1984 (3) гг.
 Fig. 29. Run of Atlantic salmon in the Kola River in 1980 (1), 1983 (2) and 1984 (3)

более четверти рыб (1980, 1982, 1983 гг.). Ранний пик подхода производителей отмечен во второй декаде июня 1984 г., когда в реку зашло более 30 % стада. При поздних заходах формируется до двух дополнительных пиков, а сама кривая хода имеет более растянутый вид. Начало и пик нерестового хода лососей заводского происхождения сдвинуты по сравнению с ходом «диких» рыб примерно на 10 дней (Вшивцев, 1990; Зубченко и др., 2003).

Соотношение полов. В июне в уловах доминируют самки, доля которых может достигать 75 % (рис. 30). В июле – первой декаде августа преобладают самцы, а осенью вновь начинают доминировать самки. В целом в популяции лосося р. Колы преобладают самцы. По данным управления «Мурманрыбвод», доля самок за 1972 – 1975 гг. в среднем составила $35,8 \pm 2,55$ % при колебаниях от 29,8 до 41,5 % ($n = 4$ года). Среди производителей заводского происхождения значительно больше доля самцов.

На Тайбольском рыбноводном заводе среди трехлеток (2+) преобладали самцы, доля которых в генерации молоди 1996 г. составила 55 %, а в генерации 1998 г. – 56 %. Доминирование самцов среди старшевозрастных пестряток лосося как заводского (58,6 %), так и естественного (53,1 %) воспроизводства наблюдается на НВУ в р. Кола (Зубченко и др., 2003). Вместе с тем превышение доли самцов среди «заводских» пестряток по сравнению с «дикими» в несколько раз ниже, чем среди анадромных мигрантов соответствующего происхождения.

Длина и масса. Средняя масса рыб в промысловых уловах лосося р. Колы составила $3,99 \pm 0,19$ кг при межгодовых колебаниях от 2,41 до 8,23 кг ($n = 43$ года; см. Приложение, табл. 8). Промысловая статистика не подразделяет рыб по признаку их происхождения, и приводимые данные включают как «диких», так и «заводских» рыб. В действительности средняя масса рыб, имеющих заводское происхождение, ниже, чем «диких» (Вшивцев, 1980). В исследовательской выборке за 1985 г. средняя

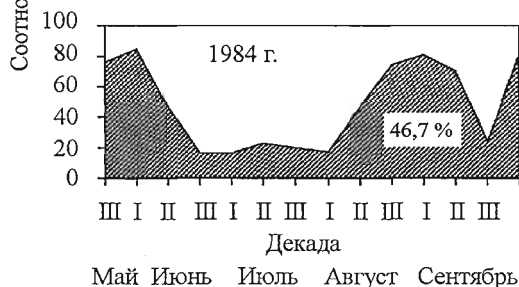
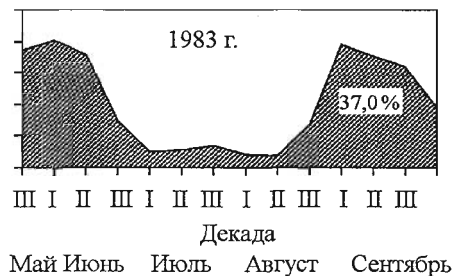
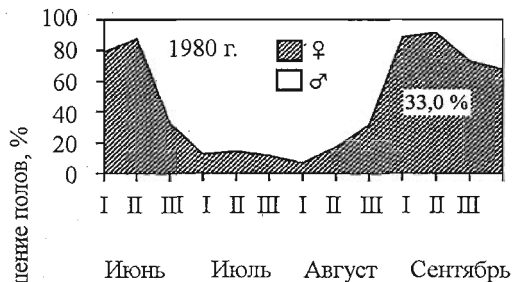


Рис. 30. Сезонная изменчивость полового состава анадромных мигрантов атлантического лосося р. Колы

Fig. 30. Seasonal dynamics of sex ratio of anadromous migrants of Atlantic salmon in the Kola River

масса «диких» рыб на 2,8 кг превосходила среднюю массу «заводских» (соответственно 5,5 и 2,7 кг; Приложение, табл. 10). Это связано с различиями в их возрастной структуре. «Заводские» рыбы большей частью представлены тиндой, а среди «диких» доля крупного лосося и тинды примерно одинаковы. Достоверные различия в размерах тинды и крупного лосося разного происхождения отсутствуют. Меньшие средние размеры «заводских» самцов в возрасте P+2+, скорее всего, связаны с небольшим количеством рыб в данной возрастной группе. Также не выявлены достоверные различия в размерах между рыбами, имеющими одинаковую продолжительность морского периода жизни, но разную продолжительность речного нагула.

Возраст. Средний возраст «диких» рекрутов лосося р. Колы примерно на год больше, чем у рыб заводского происхождения (табл. 22, 23). «Заводские» рыбы младше «диких» как по пресноводному, так и морскому периодам жизни, что также отмечали другие исследователи (Вшивцев, 1990; Зубченко и др., 2003). Различия в продолжительности пресноводного периода жизни обусловлены скатом значительной части молоди заводского происхождения в возрасте трех лет (2+), т. е. в год выпуска с рыбоводного завода, причем в море скатываются преимущественно самки: среди рекрутов-самок доля рыб в возрасте 2+M+ почти в два раза выше, чем среди рекрутов-самцов. Смертность неадаптированной заводской молоди атлантического лосося, скатившейся в год выпуска в море, составляет более 99 % (Бакштанский и др., 1981; Шустов, 1983; Черницкий, Лоенко, 1990). Таким образом, аномально низкая доля самок среди рекрутов заводского происхождения, скорее всего, связана с ранней по сравнению с самцами катадромной миграцией на стадии пестрятки и высокой смертностью в море.

Таблица 22. Возрастной состав «диких» рекрутов атлантического лосося р. Колы (1985 г., наши данные), %

Table 22. Age structure of «wild» Atlantic salmon first-time spawners in the Kola River in 1985 (our data), %

Море Река	Самки (n = 569)				Самцы (n = 598)					Оба пола (n = 1167)					
	1+	2+	3+	M+	1+	2+	3+	4+	M+	1+	2+	3+	4+	M+	
2+		1,2		1,2	9,0	0,2			9,2	4,6	0,7			5,3	
3+	1,8	31,1	18,6	51,5	54,5	2,0	8,0	0,5	65,0	28,8	16,2	13,2	0,3	58,5	
4+	0,4	26,3	14,2	40,9	11,9	2,0	6,9	0,2	21,0	6,3	13,8	10,5	0,1	30,7	
5+	0,2	1,9	3,9	6,0	1,8	0,2	2,8		4,8	1,0	1,0	3,3		5,3	
6+		0,4		0,4							0,2			0,2	
P+	2,4	60,9	36,7	100	77,2	4,4	17,7	0,7	100	40,7	31,9	27,0	0,4	100	
Средний возраст море				2,34						1,42					
река				3,53						3,21					

Примечание. Исследовательская выборка. В возрастные группы объединены рыбы с приростом и без прироста на чешуе.

«Заводские» производители характеризуются меньшим числом возрастных групп. По данным А.С. Вшивцева (1990), «дикие» производители представлены 20, а «заводские» – 15 возрастными группами. По нашим данным, среди «заводских» отсутствуют особи в возрасте старше 4+M+ и P+3+, в то время как среди «диких» рекрутов особи, прожившие в реке более четырех лет, составили 5,7 %, а четыре года в море – 0,4 %. Видимо, меньшая по сравнению с «дикими» вариабельность возрастного состава «заводских» рыб связана с относительной стабильностью факторов их среды обитания в раннем онтогенезе в условиях Тайбольского рыбоводного завода и асимметричным отбором производителей из «дикой» популяции для рыбоводных целей.

Таблица 23. Возрастной состав исследовательской выборки «заводских» рекрутов атлантического лосося р. Колы (1985 г., наши данные), %

Table 23. Age structure of «farming» Atlantic salmon first-time spawners in the Kola River in 1985 (our data), %

Море Река	Самки (n = 63)				Самцы (n = 355)				Оба пола (n = 418)				
	1+	2+	3+	M+	1+	2+	3+	M+	1+	2+	3+	M+	
2+	1,6	30,2	3,2	35,0	18,6	0,3		18,9	16,0	4,8	0,5	21,3	
3+	9,5	31,7	9,5	50,7	75,6	0,8	0,8	77,2	65,5	5,5	2,2	73,2	
4+	4,8	9,5		14,3	3,9			3,9	4,1	1,4		5,5	
P+	15,9	71,4	12,7	100	98,1	1,1	0,8	100	85,6	11,7	2,7	100	
Средний возраст: море				1,97					1,03				
река				2,79					2,85				

Численность. По данным промысловой статистики, за период с 1958 по 1990 г. на РУЗе р. Колы в среднем вылавливалось 6118 ± 596 экз. рыб при межгодовых колебаниях от 997 до 15 420 экз. ($n = 33$ года; см. Приложение, табл. 8). Все анадромные мигранты, зашедшие в ловушку, изымались. Исключение составляли рыбы, прошедшие вверх по реке весной в аварийные дни, когда рыбоучетное заграждение сносилось при резких повышениях уровня воды. По нашим оценкам, в результате аварийных подъемов ловушки выше РУЗа в среднем ежегодно проходило около 1000 рыб, преимущественно крупные самки осенней биологической группы (заледка и закройка). Кроме того, часть нерестовых мигрантов нерестилась ниже РУЗа, и их численность составляла, на наш взгляд, около 20 % от численности рыб, выловленных на РУЗе.

Таким образом, для оценки общей численности производителей лосося р. Колы данные промысловой статистики следует увеличить в 1,2 раза и прибавить количество рыб, прошедших выше заграждения в аварийных ситуациях на РУЗе. С учетом этих поправок среднегодовую численность лосося за указанный выше период относительно благополучного состояния популяции можно оценить в 8300 экз. при межгодовых колебаниях от 2200 до 19 500 экз. Потенциальные возможности НВУ лосося в бассейне р. Колы оцениваются по продукции покатников в 114 480 экз., а по возврату анадромных мигрантов – в 11 000 экз. (Зубченко и др., 2003). Принимая во внимание изъятие из популяции взрослых рыб для рыбоводных целей и незаконный вылов на нерестилищах, можно считать, что в 60 – 80-е годы прошлого столетия численность лосося р. Колы была близка к оптимальной. За последнее десятилетие прошлого и начало нынешнего века численность популяции сильно сократилась (см. Приложение, табл. 8).

3.1.6. РЕКА ЙОКАНЬГА

Река Йоканьга длиной 203 км берет начало из системы озер в северо-восточной части Ловозерских тундр на северо-востоке Кольского полуострова и впадает в Святоносский залив Баренцева моря (рис. 31). Южная граница водораздела бассейна реки проходит по горной гряде Кейвы, на северном склоне которой находятся истоки основных лососевых притоков: реки Сухая и Лыльйок. Длина р. Йоканьги 202,7 км, площадь водосбора около 5945 км², линейная озерность около 12 %, заболоченность водосбора 25,1 %, облесенность 3,2 %. Основные притоки: р. Сухая (97,3 км), Лыльйок (49,5 км), Пуйва (46,7 км), Поккруэй (41,4 км), Пулоньга (34,6 км), Тичка (31,3 км) (Зубченко и др., 1991).

Протекает р. Йоканьга по равнинной местности и до впадения р. Сухой имеет озерно-речной характер. Здесь в русле реки располагаются довольно крупные озера: Колмъявр, Кальмозеро и Юпечкасты. В нижнем течении реки на 15-м км от устья находится еще одно русловое озеро – Йоканьгское.

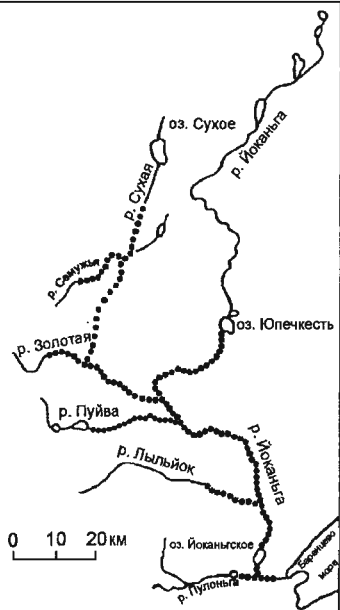
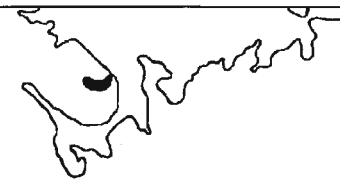
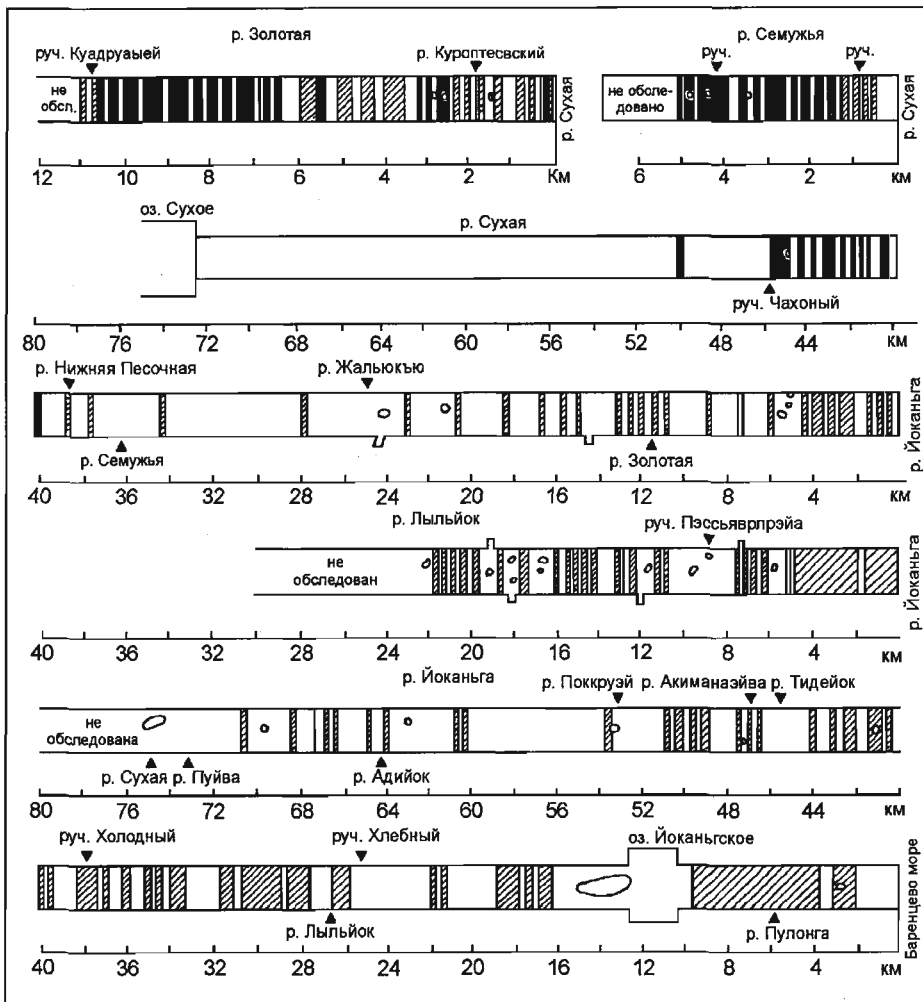


Рис. 31. Схема НВУ атлантического лосося в бассейне р. Иоканьяги.

1 – плесы и озера; 2 – крупновалунные НВУ; 3 – галечниковые НВУ; 4 – нерестовый район лосося

Fig. 31. The scheme of salmon breeding grounds in the Iokanga River basin.

1 – pools and lakes; 2 – rapids with boulder ground; 3 – rapids with gravel grounds; 4 – breeding area of Atlantic salmon

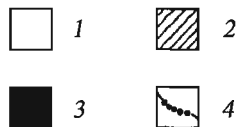


Таблица 24. Нерестово-вырастные угодья атлантического лосося в бассейне р. Йоканьги (по: Долотов, 2006)

Table 24. Breeding and nursing grounds of Atlantic salmon in the Iokanga River basin (after: Dolotov, 2006)

Река	НВУ	
	га	%
Йоканьга	223,0	70,0
Сухая с притоками Золотая и Семужья	58,6	18,4
Лыльйок	6,2	6,2
Покруэй	3,7	3,7
Пулоньга, Пуйва, Тыдийок, Адийок, Акиманайна	1,7	1,7
Всего	318,5	100,0

Нерестилища. Основные нерестилища лосося находятся в магистральном русле р. Йоканьги на участке от впадения правобережного притока р. Пулоньги до впадения р. Сухой. Нижняя граница НВУ расположена в нескольких сотнях метров от впадения реки в море, а верхняя распространяется выше устья р. Сухой до руслового оз. Юпечкасты. Со слов оленеводов с. Краснощелье, выше оз. Юпечкасты лосось никогда не встречался. Лососи заходят для нереста в восемь притоков первого порядка: реки Пулоньга, Лыльйок, Покруэй, Адийок, Тыдийок, Акиманайна, Пуйва и Сухая (с притоками Золотая и Семужья) (Долотов, 2006). Для нагула старшевозрастные пестрятки лосося заходят в многочисленные ручьи. Долины большинства рек бассейна имеют вид ступеней различной ширины, на которых располагаются озеровидные плесы или русловые озера, соединяющиеся узкими бурными порогами. Нерестово-вырастные угодья лосося в р. Йоканьге представлены порожистыми участками, ширина которых в среднем составляет 60 – 80 м, глубины достигают 1,5 м, скорости течения 0,8 – 1,2 м/с. Большинство порогов сильно загромождено валунным материалом. Преобладают валуны размерами 0,5 – 1,0 м в поперечнике. Галечниковые площади невелики и встречаются в среднем течении р. Йоканьги, в верхнем течении р. Сухой и ее притоках Семужья и Золотая (см. рис. 29), протекающих в пределах Кейв, которые представляют собой конечные морены ледника. Видимо, в реках Сухая, Лыльйок и Йоканьга нерестовые участки лосося располагаются среди валунного материала мозаично и имеют аллювиальное происхождение (Зубченко и др., 1991).

Суммарные площади НВУ лосося в бассейне р. Йоканьги составляют 318,5 га (табл. 24), что в среднем может обеспечить продукцию 137 тыс. экз. покатников лосося (Долотов, 2006).

Биологические группы. Среди нерестовых мигрантов преобладают рыбы летней биологической группы, которые в 1983 г. составили 57 %, а в 1987 г. – 60,2 %.



Рис. 32. Нерестовый ход атлантического лосося в р. Йоканьге в 1984 г.

Fig. 32. Run of Atlantic salmon in the Iokanga River in 1984

Нерестовый ход. Заход нерестовых мигрантов в р. Йоканьгу начинается незадолго до распаления или сразу же после распаления льда в

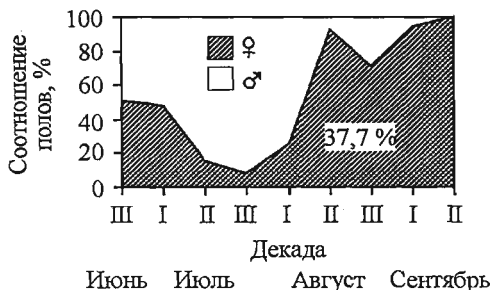
июне и продолжается до поздней осени, заканчиваясь в конце сентября – начале октября перед ледоставом (рис. 32). Среди мигрантов можно выделить заледку, закройку, межень и осенних рыб (Смирнов, 1935а; Зубченко и др., 1991б). Заледка представлена осенними рыбами конца прошлого года, преимущественно самками. Среди закройки преобладают «яровые» самки с двумя годами морского нагула. Межень практически полностью представлена мелкими «яровыми» самцами с одним годом морского нагула. В августе – сентябре в реку заходят крупные «озимые» рыбы. Интересно отметить, что в отдельные годы между заходом межени и осенних рыб имеется разрыв во времени, который в 1983 г. составил 29 дней.

Соотношение полов. Половой состав йоканьгского лосося закономерно меняется в течение нерестового хода (рис. 33). Среди заледки и закройки, мигрирующих в реку весной, преобладают крупные самки. Межень представлена мелкими самцами с одним годом морского нагула. Среди лосося осеннего хода вновь начинают доминировать крупные самки. По данным управления «Мурманрыбвод», среди рекрутов йоканьгского лосося доля самок за пять лет наблюдений на рыбоучетном заграждении (1964, 1965, 1968, 1973 и 1987 гг.) составила $33,2 \pm 3,13$ % при межгодовых колебаниях от 27,4 до 38,4 %. Среди остатка преобладают самки.

Длина и масса. Средняя масса рыб в уловах колебалась от 2,09 до 6,56 кг (Приложение, табл. 11) при среднем многолетнем значении $3,7 \pm 0,2$ кг ($n = 18$ лет). Такая большая изменчивость средней массы рыб в уловах, скорее всего, связана с запаздыванием установки и ранним снятием РУЗа в неблагоприятные по гидрологическим условиям годы. Средняя масса рыб в ихтиологической пробе в 1983 г. составила 5,7 кг при средней длине 79,5 см, а в 1987 г. – 3,5 кг

Рис. 33. Сезонная изменчивость полового состава анадромных мигрантов атлантического лосося р. Йоканьги в 1987 г.

Fig. 33. Seasonal dynamics of sex ratio of anadromous migrants Atlantic salmon in the Iokanga River in 1987



при средней длине 67,1 см (Приложение, табл. 12). По средним показателям длины и массы самки превосходят самцов, что объясняется половыми различиями в длительности морского нагула рекрутов. При сопоставлении одновозрастных по морскому периоду жизни рыб видно, что половые различия в размерах отсутствуют у рекрутов в возрастной группе Р+1+. В старших возрастных группах самцы достоверно крупнее самок.

Масса тела повторно нерестующих самок после годового посленерестового нагула возрастает по сравнению с одновозрастными рекрутами на 2,7 – 3,5 кг. У рыб после второго нереста снижается прирост массы тела, но его абсолютные значения превышают 1 кг (табл. 25).

Возраст. Средняя продолжительность речного периода жизни йоканьгского лосося составила 3,76 года. Половых различий в продолжительности речного периода жизни рекрутов не выявлено, а по длительности морского периода жизни самки значительно превосходят самцов (табл. 26). В среднем за два года наблюдений (1983 и 1987) продолжительность морского периода жизни самок составила 2,3 года, а самцов – 1,2 года. Средняя продолжительность морского периода жизни рекрутов йоканьгского лосося без подразделения по полу составила 1,9 года.

Численность. В период с 1962 по 1995 г. уловы лосося на рыбоучетном заграждении в 1,5 км от устья изменялись от 0,05 до 10,3 т при среднегодовом значении 4,12 т (см. Приложение, табл. 11). По данным А.Г. Смирнова (1935), промысловые уловы этого лосося в 30-е годы прошлого столетия колебались от 5,46 до 10,12 т:

Год	Количество, шт.	Улов, т	Средняя масса, кг
1930	1073	5,464	5,09
1931	1045	6,169	5,90
1932	1436	7,923	5,52
1933	1897	10,124	5,34
В среднем	1363	7,420	5,44

С учетом 25 %-ного потребления выловленных рыб на месте А.Г. Смирнов (1935) оценивает фактические уловы йоканьгского лосося в 9,300 т в 1932 г. и 12,655 т в 1933 г.

Обращает на себя внимание высокая и стабильная масса рыб в уловах 30-х годов. Это связано с тем, что лососи с одним годом морского нагула (тинда) не находили отражения в официальной статистике, так как вся добытая мелкая рыба потреблялась местным населением (Смирнов, 1935). По нашим данным (Мартынов и др., 1988), доля тинды среди нерестовых мигрантов йоканьгского лосося в 1983 г. составила 32,2 %. Используя эти данные, можно оценить количество рыб, вылавливавшихся в 30-е годы. За период с 1930 по 1933 г. в р. Йоканьге вылавливалось в среднем 1802 рыбы при годовых колебаниях от 1381 до 2508 экз. Если принять, что коэффициент промыслового использования лосося в те годы составлял 0,5 (по аналогии с режимом промысловой эксплуатации на рыбоучетных заграждениях), то среднегодовая численность нерестового стада составляла

Таблица 25. Средние показатели массы и длины самок повторно нерестующегося атлантического лосося р. Йоканьги (1987 г., наши данные)

Table 25. Average body length and weight of Atlantic salmon repeat spawners in the Iokanga River in 1987 (our data)

Возраст	n	Масса, кг			Длина АС, см		
		$M \pm m$	lim	σ	$M \pm m$	lim	σ
3+2+Sml+	7	8,7±0,57	6,7–10,5	1,52	92,2±2,04	86–99	5,41
4+2+Sml+	9	8,7±0,64	6,9–13,0	1,92	91,7±1,48	85–100	4,44
5+2+Sml+	2	8,1; 9,6			92,5; 97,5		
6·2+Sml+	1	10,0			95		
P+2+Sml+	20	8,8±0,35	6,7–13,0	1,56	92,7±1,02	85–100	4,57
3+3+Sml+	6	11,2±0,67	9,3–13,7	1,65	101,3±2,00	93–106	4,89
4+3+Sml+	11	10,2±0,46	9,0–12,8	1,51	98,8±1,35	96–106	4,48
5+3+Sml+	8	10,7±0,39	8,9–12,2	1,10	99,6±1,00	95,5–105	2,82
6·3+Sml+	1	9,0			97,5		
P+3+Sml+	27	10,6±0,28	9,0–13,7	1,43	99,8±0,79	93–106	4,09
4+2+Sml+Sml+	1	8,1			92,0		
5+2+Sml+Sml+	1	9,5			98,5		
3+3+Sml+Sml+	2	12,5; 13,4			108; 110		
5+3+Sml+Sml+	2	10,7; 13,2			101; 108		
P+3+Sml+Sml+	5	12,4±0,48	10,7–13,4	1,07	106,2±1,62	101–110	3,63
В среднем	54	10,0±0,25	6,7–13,7	1,82	97,6±0,82	85–110	5,99

Таблица 26. Возрастной состав рекрутов исследовательской выборки атлантического лосося р. Йоканьги (1987 г., наши данные), %

Table 26. Age structure of Atlantic salmon first-time spawners in the Iokanga River in 1987 (our data), %

Море Река	Самки (n = 233)				Самцы (n = 465)				Оба пола (n = 698)				
	1+	2+	3+	M+	1+	2+	3+	M+	1+	2+	3+	M+	
2+					1,5			1,5	1,0			1,0	
3+	0,8	14,6	9,9	25,3	40,7		1,5	42,2	27,4	4,9	4,3	36,6	
4+	1,3	38,6	21,0	60,9	37,6	1,8	3,4	42,8	25,5	14,0	9,3	48,8	
5+		6,9	6,0	12,9	10,1	0,2	2,8	13,1	6,7	2,5	3,9	13,1	
6+		0,9		0,9	0,2	0,2		0,4	0,1	0,4		0,5	
P+	2,1	61,0	36,9	100,0	90,1	2,2	7,7	100,0	60,7	21,8	17,5	100,0	
Средний возраст: море				2,35					1,18				
река				3,89					3,69				

в среднем 3604 экз. при колебаниях от 2762 до 5016 экз. На таком уровне численность йоканьгского лосося находилась еще в 60-е годы прошлого столетия. По данным учета рыб на РУЗе, численность производителей в период с 1962 по 1969 гг. изменялась от 1568 до 4994 экз. при среднегодовом показателе 3394 экз. В настоящее время численность лосося по сравнению с 60-ми годами прошлого столетия сократилась в несколько раз.

Для разработки мер по рациональной эксплуатации йоканьгского лосося важно знать потенциальные возможности реки. По данным С.И. Долотова (2006), в бассейне р. Йоканьги может в среднем воспроизводиться 137 тыс. экз. покотников, что при среднем 5%-ном промысловом возврате (Бакштанский и др., 1976) может обеспечить поддержание численности анадромных мигрантов лосося р. Йоканьги на среднегодовом уровне 6850 экз.

3.1.7. МАЛЫЕ РЕКИ ВОСТОЧНОГО МУРМАНА

К данной категории относятся короткие лососевые реки (Оленка, Рында, Харловка, Восточная Лица, Сидоровка, Варзина и Дроздовка) на участке баренцевоморского побережья Кольского полуострова между реками Йоканьга и Воронья (Кузьмин, 1981б). Располагаясь в районе со сходными физико-географическими условиями, эти реки близки по морфологии, гидрологии и топографии нерестилищ и могут быть рассмотрены на примере лосося р. Сидоровки, данные по популяционной структуре которой в отличие от других малых рек достаточно полно представлены в работе О.Г. Кузьмина (1985).

Река Сидоровка длиной 39 км представляет собой озерно-речную систему. Продольный профиль реки выгнутый. Верховья в основном представлены плесами, в средней части реки располагается оз. Максим, и лишь в нижнем течении она приобретает горный характер.

Нерестилища. Общая площадь нерестово-вырастных угодий лосося в р. Сидоровке составляет 27,8 га, в том числе 2,07 га нерестилищ, доля которых от нерестово-вырастного фонда составляет 7,4 % (Кузьмин, 1985). Основные нерестово-вырастные угодья (23,5 га, в том числе 1,69 га нерестилищ) приурочены к нижнему течению реки на участке от 2-го до 21-го км от устья. Нерестовый грунт на нерестилищах, расположенных в верховьях реки, представлен мелкими фракциями гравия и песка, а в нижнем течении – мелким валуном, галькой и гравием. Скорость течения на верхних нерестилищах составляет 0,3 м/с, а на нижних – 0,35 – 0,81 м/с. На основных нерестилищах преобладают глубины от 32 до 53 см. Нерестовые участки равномерно распределены в пределах НВУ.

Биологические группы. Атлантический лосось малых рек Восточного Мурмана представлен рыбами летней биологической группы. Рыбы осенней биологической группы встречаются единично. В р. Сидоровке доля осенних рыб в уловах изменялась от 0,7 до 1,2 % (Кузьмин, 1985).



Рис. 34. Нерестовый ход атлантического лосося в р. Сидоровке (по: Кузьмин, 1985)

Fig. 34. Run of Atlantic salmon in the Sidorovka River (after: Kuzmin, 1985)

Нерестовый ход атлантического лосося в р. Сидоровке (рис. 34) начинается во второй декаде июля с подходов рыб летней биологической группы. Ход тинды и крупного лосося начинается одновременно, но в июне среди нерестовых мигрантов доминируют рыбы с двумя и тремя годами морского нагула. Массовый ход тинды наблюдается в первой половине июля. Ход крупного лосося в возрасте P+3+ завершается в последних числах июля, через 5 – 20 дней прекращается нерестовая миграция лососей в возрасте P+2+, и, наконец, во второй половине августа нерестовый ход завершается подходами отдельных экземпляров тинды летней биологической группы. Повторно нерестующие особи заходят в реку в первой половине нерестовой миграции, и их ход совпадает с ходом крупного лосося.

Единичные особи осенней биологической группы заходят в реку во второй половине июля – в августе и представлены рыбами с одним годом морского нагула (листопадкой).

Соотношение полов. Среди анадромных мигрантов преобладают самки, которые среди рекрутов в 1968 г. составили 32,4 %, в 1975 г. – 30,0 % при среднем показателе за два года 31,2 % (табл. 27). Самки доминируют в начале хода, и большинство из них заходит в реку до середины июля.

Возраст. Большинство нерестовых мигрантов лосося р. Сидоровки идет на нерест впервые. Доля остатка в 1968 г. составила 0,38 % (иссле-

Таблица 27. Соотношение полов среди рекрутов атлантического лосося р. Сидоровки (по: Кузьмин, 1985, пересчет по табл. 6)

Table 27. Sex ratio of Atlantic salmon first-time spawners in the Sidorovka River (after: Kuzmin, 1985), %

Месяц, декада	1968 г.				1975 г.			
	Количество рыб, шт.			Самки, %	Количество рыб, шт.			Самки, %
	самки	самцы	всево		самки	самцы	всево	
Июнь, II	—	—	—	—	14	7	21	66,7
Июнь, III	72	64	136	52,9	34	38	72	47,2
Июль, I	56	95	151	37,1	39	89	128	30,5
Июль, II	27	73	100	27,0	28	111	139	20,1
Июль, III	16	120	136	11,8	23	65	88	26,1
Август, I, II	1	7	8	12,5	8	30	38	21,1
Всего	172	359	531	32,4	146	340	486	30,0

Таблица 28. Речной возраст рекрутов атлантического лосося р. Сидоровки (по: Кузьмин, 1985, табл. 7 с изменениями), %

Table 28. River age of Atlantic salmon first-time spawners in the Sidorovka River (after: Kuzmin, 1985, table 7 with additions), %

Возраст	1968 г.				1975 г.				1976 г.			
	♀♀	♂♂	♀♂	n	♀♀	♂♂	♀♂	n	♀♀	♂♂	♀♂	n
2+M+	—	—	—	—	—	1,4	1,0	4	—	—	—	—
3+M+	3,4	3,4	3,5	15	20,2	19,2	19,5	82	11,6	22,5	20,2	41
4+M+	47,2	42,5	44,0	190	40,3	60,5	54,0	227	67,4	56,2	58,6	119
5+M+	41,4	45,6	44,2	191	27,6	17,1	20,5	86	18,7	20,0	19,7	40
6+M+	8,0	8,5	8,3	36	11,9	1,4	4,8	20	2,3	1,3	1,5	3
7+M+	—	—	—	—	—	0,4	0,2	1	—	—	—	—
В среднем, лет	4,54	4,59	4,57	432	4,31	3,99	4,09	420	4,12	4,00	4,03	203

довано 533 рыб), в 1975 – 0,61 % (489 рыб) при среднем значении за два года 0,5 % (Кузьмин, 1985; расчет по табл. 6).

Длительность речного периода жизни рекрутов изменяется от 2+ до 7+ лет, в среднем составляя $4,23 \pm 0,17$ года при межгодовых колебаниях от 4,03 до 4,57 года (табл. 28). Существенные половые различия по речному периоду жизни отсутствуют, хотя у самок проявляется тенденция к более продолжительному пребыванию в пресной воде до ската в море. Рыбы с минимальным (2+M+) и максимальным (7+M+) речным возрастом представлены единичными экземплярами и встречаются не каждый год. Основу нерестового стада (74,5 – 88,2 %) составляют рыбы с пяти- (4+) и шестилетним (5+) пресноводным периодом, причем доминируют рыбы возрастной группы 4+M+.

Средняя продолжительность морского нагула самок за ряд лет составила 2,03 года и почти на год превысила соответствующий показатель для самцов (1,15 года). Среди самок доминируют рыбы с двумя годами морского нагула (81,8 – 92,4 %, в среднем 83,0 %), а среди самцов – тинда

Таблица 29. Морской возраст рекрутов атлантического лосося р. Сидоровки (по: Кузьмин, 1985), %

Table 29. Sea age of Atlantic salmon first-time spawners in the Sidorovka River (after: Kuzmin, 1985), %

Возраст	1968 г.			1975 г.			1961 – 1976 гг.		
	♀♀	♂♂	♀♂	♀♀	♂♂	♀♂	♀♀	♂♂	♀♂
P+1+	6,2	85,8	61,2	3,4	92,7	66,0	6,9	89,2	68,7
P+2+	81,8	7,6	30,5	92,4	5,8	31,7	83,0	6,9	25,8
P+3+	12,0	6,6	8,3	4,2	1,5	2,3	10,1	3,8	5,4
P+4+	—	—	—	—	—	—	—	0,1	0,1
Средний возраст	2,06	1,21	1,47	2,01	1,09	1,36	2,03	1,15	1,37
n	176	394	570	145	341	486	446	1348	1794

Таблица 30. Уловы атлантического лосося в малых реках Мурмана (по данным промысловой статистики)

Table 30. Catches of Atlantic salmon in small rivers of Murman region according to the data of commercial statistics

Река	Число рыб в уловах, экз.			Период промысла, годы
	<i>M±m</i>	lim	<i>n</i>	
Качковка	636±157	155 – 1510	8	1969, 1970, 1977 – 1982
Дроздовка	281±34	178 – 426	7	1962 – 1968
Варзино	743±116	297 – 1135	7	1962 – 1968
Сидоровка	342±90	72 – 614	7	1965 – 1971
Восточная Лица	372±73	77 – 887	13	1963, 1965, 1966, 1968 – 1973, 1976 – 1979
Харловка	501±121	127 – 1811	14	1964, 1967 – 1979
Золотая	251±91	44 – 654	6	1964, 1967, 1968, 1976 – 1978
Рында	527±87	203 – 1149	14	1963, 1965, 1966, 1968 – 1973, 1976 – 1980
Белоусиха	418±90	76 – 1149	14	1963, 1964, 1966, 1968 – 1973, 1976 – 1980
Воронья	734±146	351 – 1220	5	1965 – 1969
Тюва	525±62	28 – 1189	21	1968 – 1988
Кулонга	306±54	93 – 742	11	1966, 1967, 1970 – 1978

(85,8 – 92,7, в среднем 89,2 %). Доля тинды среди самок не превышает 10 %, составляя в разные годы от 3,4 до 6,9 %. Рыбы с четырьмя годами морского нагула (P+4+) встречаются единично и не каждый год (табл. 29).

Сезонная изменчивость возрастной структуры нерестовых мигрантов проявляется в снижении среднего абсолютного возраста рыб к концу хода и в основном связана с половыми различиями длительности морского нагула до первого нереста и в сроках захода рыб на нерестилища. Младшие по речному периоду жизни лосося заходят в р. Сидоровку в более ранние сроки. В 1968 и 1975 гг. средний пресноводный возраст рыб в июне составил 4,32 и 3,92 года, в середине июля – 4,57 и 4,21 года, в конце июля – 4,62 и 4,28 года соответственно (Кузьмин, 1985, с. 38). Разница в средней продолжительности речного периода жизни рыб в начале и конце нерестового хода в 1968 г. достигала 0,30 года, а в 1975 г. – 0,36 года.

Численность популяций лосося в малых реках Мурмана можно оценить по статистике промысла, проводившегося с помощью рыбоучетных заграждений в 60 – 80-е годы прошлого столетия. На большинстве промысловых участков, расположенных на малых реках, ихтиологи-наблюдатели отсутствовали или же материалы собирали случайные люди. Поэтому установленный режим промысла (день лова, день пропуска) зачас-

тую не соблюдался, в результате чего ежегодно облавливалась бóльшая часть нерестовых мигрантов (устное сообщение В.Д. Нестерова). К началу 80-х годов численность популяций лосося в малых реках Мурмана снизилась и не отражает потенциальные возможности рек. Наиболее близкое представление о численности в малых реках региона дает статистика промысла до наступления перелова (табл. 30). Даже при условии 50 %-ного пропуска производителей на нерестилища среднегодовая численность лосося в большинстве малых рек Мурмана не превышала 1 тыс. экз. С учетом повышенного изъятия (80 % – по нашим экспертным оценкам) она в разных реках составляла от 337 (р. Дроздовка) до 891 (р. Варзино) экз.

3.2. АТЛАНТИЧЕСКИЙ ЛОСОСЬ БАССЕЙНА БЕЛОГО МОРЯ

В бассейне Белого моря мы рассматриваем популяционную структуру лосося в трех промысловых районах: Терском, Карельском и юго-восточной части бассейна (Мартынов и др., 1990). Особенностью организации промысла в беломорском бассейне является наличие лова лосося как на речных, так и на прибрежных морских тонях.

3.2.1. АТЛАНТИЧЕСКИЙ ЛОСОСЬ РЕК ТЕРСКОГО ПРОМЫСЛОВОГО РАЙОНА

Терский промысловый район на северо-западе граничит с бассейном Баренцева моря (бассейн р. Западной) и охватывает реки Терского и Кандакшского берегов Белого моря, включая на западе Кольского полуострова бассейн р. Нивы. В пределах данного промыслового района находятся 37 лососевых рек первого порядка (см. рис. 17; табл. 3 Приложения).

3.2.1.1. РЕКА ПОНОЙ

Река Поной длиной 426 км берет начало в Ловозерских тундрах Кольского полуострова, протекает по Понойской впадине с запада на восток и впадает в горло Белого моря в районе его северной границы. На своем протяжении р. Поной принимает многочисленные лососевые притоки, берущие начало с южных склонов горной гряды Кейвы (левобережные притоки) и Ловозерского плато (правобережные притоки).

Нерестилища лосося в главной реке приурочены в основном к нижнему и среднему течению, начинаются от понойских порогов, расположенных в 20 км от устья, и простираются до впадения р. Сухой. Нерестовый район лосося в бассейне р. Поной, помимо русла основной реки, охватывает притоки первого порядка: Лосинга, Лебязья, Ача, Пурнач, Рябога, Югоньга, Колмак (рис. 35). Суммарная площадь НВУ лосося в бассейне реки составляет 1734 га (Пруссов, 2004).

Биологические группы. Незначительное перекрытие хода межени и осеннего лосося в р. Поной позволяет без большой ошибки подраз-

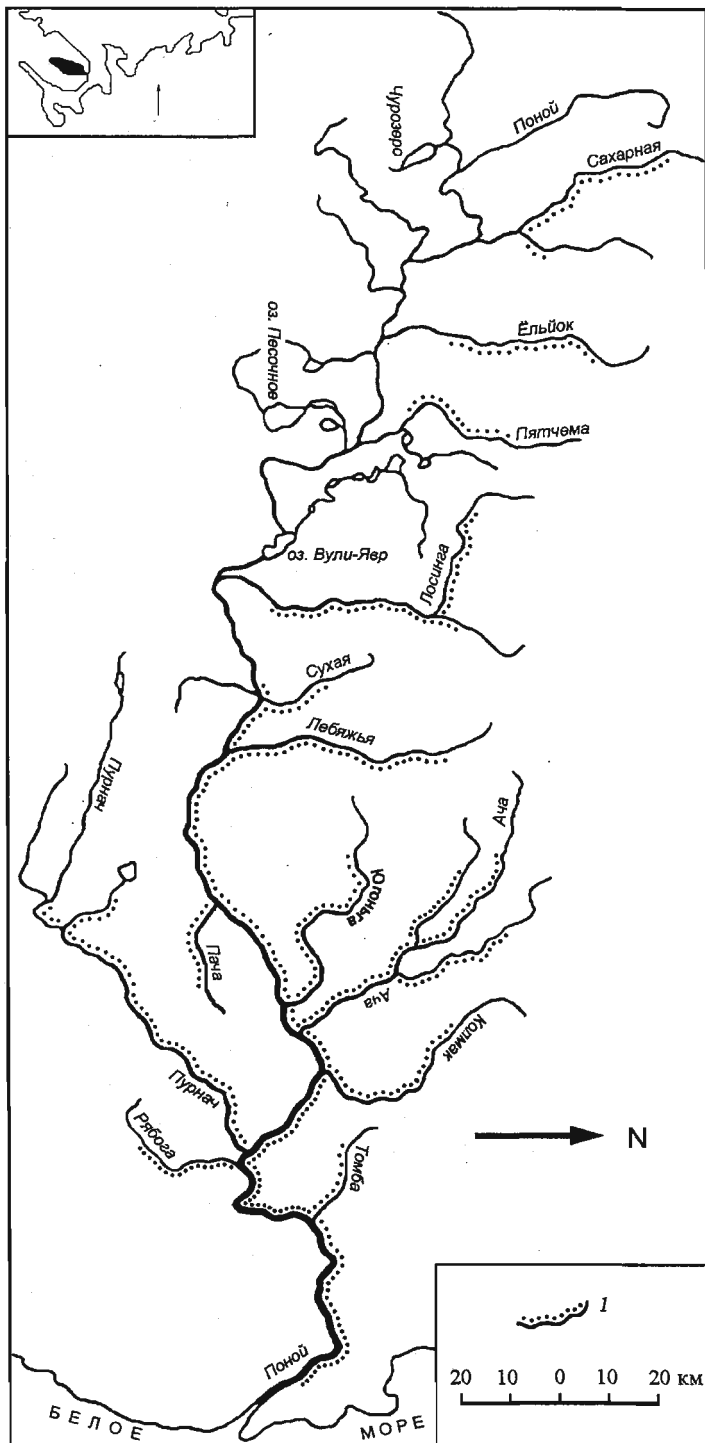


Рис. 35. Нерестовый район атлантического лосося в бассейне р. Поной (1 – НВУ атлантического лосося). Карта составлена по материалам С.В. Прусова (2004)

Fig. 35. Breeding area of Atlantic salmon in the Ponoy River basin. Marked bay points. The map is compiled according to materials of S.V. Prusov, 2004

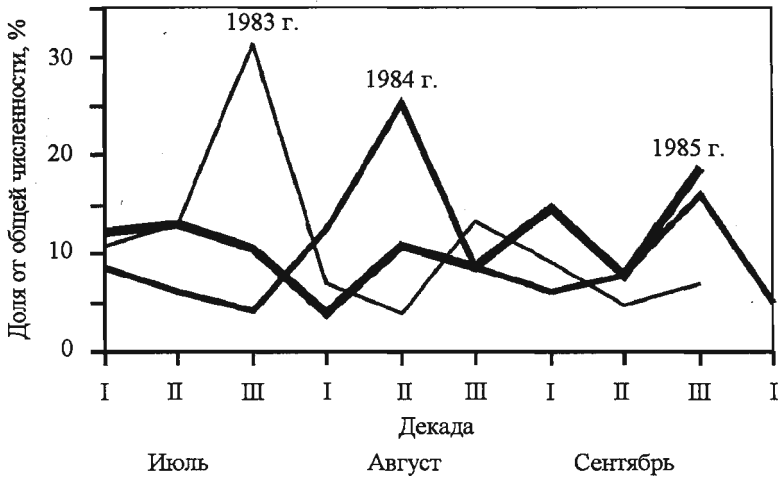


Рис. 36. Нерестовый ход атлантического лосося в р. Поной
 Fig. 36. Run of Atlantic salmon in the Ponoj River

делить уловы на рыб летней и осенней биологических групп по срокам лова. Разрыв или же слабое перекрывание хода рыб разных биологических групп наблюдается в конце июля – начале августа. Поэтому большинство рыб, выловленных по 31 июля включительно, созревают по «яровому», а позднее – по «озимому» типу. Подразделение уловов по срокам лова позволяет констатировать, что рыбы осенней биологической группы в популяции лосося р. Поной составляют $54,1 \pm 6,8\%$ при межгодовых колебаниях $43,7 - 66,8\%$ ($n = 3$ года).

Нерестовый ход. Анадромные мигранты понойского лосося представлены всеми сезонными группами, начиная от заледки и кончая листопадкой. Кривые за ряд лет (рис. 36) отражают подекадные месячные уловы понойского лосося на рыбоучетном заграждении, которое устанавливалось в 17 км от устья реки при спаде талых вод и не залавливало заледку и часть закройки, мигрирующих в реку в июне. Тем не менее в течение большей части нерестового хода данные промысловой статистики объективно отражают динамику миграции рыб.

Нерестовый ход понойского лосося начинается сразу же за распалением льда с подходов немногочисленной заледки и продолжается ходом закройки, среди которой преобладают самки с двумя годами морского нагула. В конце июня-начале июля начинается ход межени, представленной мелкими самцами тинды, созревающими по «яровому» типу. В начале августа начинается ход крупного осеннего лосося, среди которой в сентябре – октябре в довольно значительном количестве встречается листопадка.

Соотношение полов. При высокой сезонной изменчивости полового состава нерестовых мигрантов понойского лосося (рис. 37) в уловах доминируют самцы, составившие в среднем 45% за 1983 и 1984 гг. Учитывая, что промыслом на рыбоучетном заграждении р. Поной не залав-

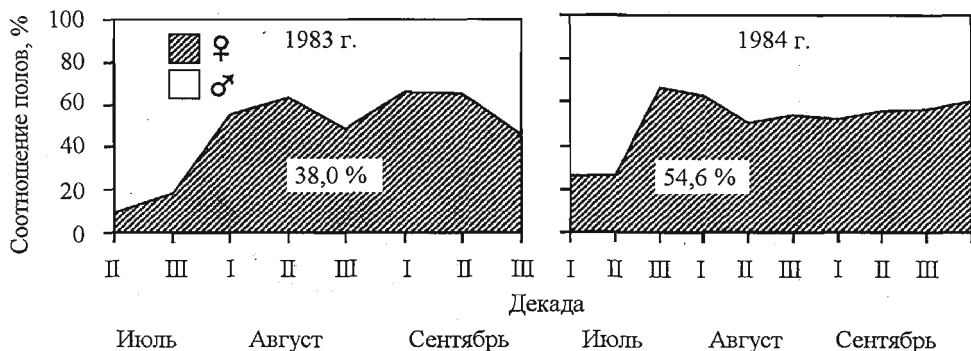


Рис. 37. Сезонная изменчивость полового состава анадромных мигрантов атлантического лосося р. Поной в 1983 и 1984 гг.

Fig. 37. Seasonal dynamics of sex ratio of anadromous migrants salmon in the Ponoy River in 1983 and 1984

ливались заледка и часть закройки, которые идут на нерест в июне и среди которых преобладают самки, можно считать, что нерестовые мигранты понойского лосося имеют примерно равное соотношение полов.

Среди рыб летней биологической группы за 1983 – 1985 гг. самки в среднем составили $19,8 \pm 9,01$ % при межгодовых колебаниях от 9,6 до 37,8 %, а осеннего – $57,5 \pm 2,4$ при колебаниях от 54,4 до 62,2 %.

Доля самок среди остатка за 1983 и 1984 гг. составила 75,3 % (исследовано 77 рыб). Самцы встречались среди рыб с одним, двумя и тремя годами морского нагула до первого нереста. Единственная в пробе рыба с двумя нерестовыми марками оказалась самцом.

Длина и масса. Средняя масса рыб в промысловых уловах в разные годы изменялась от 2,48 до 4,94 кг при среднем значении $3,5 \pm 0,11$ кг ($n = 30$ лет; см. Приложение, табл. 11). Средние показатели массы и длины рыб в исследовательских выборках за 1973 – 1975 гг. изменялись от 2,79 до 3,57 кг и от 59,4 до 65,9 см (Приложение, табл. 13 – 15). Летний лосось отличался от осеннего меньшими размерами как в целом по биологическим группам, так и в пределах возрастных классов. Наибольшие различия в размерах наблюдаются между меженью и листопадкой, которые по массе тела различались почти вдвое.

Половые различия в размерах тинды (летняя биологическая группа) не выявлены, тогда как у рыб осенней биологической группы, нагуливавшихся в море один год, самцы по массе тела на несколько сот граммов превышали самок. При объединении материала по «яровым» и «озимым» рыбам (см. Приложение, табл. 13 – 15) видно, что самки в возрастной группе P+1+ значительно крупнее самцов. В данном случае кажущиеся половые различия в размерах рыб связаны с доминированием среди самок крупной «озимой» листопадкой, а среди самцов – мелкой «яровой» межени. Среди рыб как осенней, так и летней биологических групп с двумя годами морского нагула самцы по размерам значительно превосходят самок.

Таблица 31. Возрастной состав рекрутов атлантического лосося р. Поной (наши данные), %

Table 31. Age structure of Atlantic salmon first-time spawners recruits in the Ponoy River (our data), %

Море Река	Самки				Самцы				Оба пола				
	1+	2+	3+	M+	1+	2+	3+	M+	1+	2+	3+	M+	
<i>Исследовательская выборка (581 самка и 1119 самцов), 1983 г.</i>													
2+	0,2	0,3		0,5	0,4	0,4		0,8	0,3	0,3		0,6	
3+	22,4	17,0		39,4	40,1	7,4		47,5	34,1	10,7		44,8	
4+	27,0	27,4		54,4	34,1	13,4		47,5	31,6	18,2		49,8	
5+	4,6	0,9		5,5	3,0	1,0	0,1	4,1	3,5	1,0	0,1	4,6	
6+		0,2		0,2	0,1			0,1	0,1	0,1		0,2	
P+	54,2	45,8		100,0	77,7	22,2	0,1	100,0	69,6	30,3	0,1	100,0	
Средний возраст: море				1,46					1,22				
река				3,66					3,55				
<i>Результат подекадной экстраполяции исследовательской выборки (3142 экз.) на промысловый улов (18 657 экз.), 1984 г.</i>													
2+	0,1	0,2		0,3	0,1	0,1		0,2	0,1	0,1		0,2	
3+	7,7	24,3		32,0	13,8	14,1		27,9	10,6	19,4		30,0	
4+	33,7	25,3		59,0	39,7	21,7		61,4	36,6	23,6		60,2	
5+	5,4	3,1		8,5	7,1	3,2		10,3	6,2	3,1		9,3	
6+	0,2			0,2	0,1	0,1		0,2	0,2	0,1		0,3	
P+	47,1	52,9		100,0	60,8	39,2		100,0	53,7	46,3		100,0	
Средний возраст: море				1,53					1,39				
река				3,76					3,82				
<i>Исследовательская выборка (964 самки и 1193 самца), 1985 г.</i>													
2+	0,1			0,1	0,2			0,2	0,1			0,1	
3+	6,6	13,2	0,1	19,9	24,6	4,5		29,1	16,6	8,4	0,1	25,1	
4+	20,5	45,2		65,7	40,6	18,0	0,1	58,7	31,6	30,1	0,1	61,8	
5+	4,1	10,0		14,1	7,9	3,8		11,7	6,2	6,5		12,7	
6+	0,2			0,2	0,2	0,1		0,3	0,2	0,1		0,3	
P+	31,5	68,4	0,1	100,0	73,5	26,4	0,1	100,0	54,7	45,1	0,2	100,0	
Средний возраст: море				1,69					1,27				
река				3,94					3,83				

Возраст. Средняя продолжительность речного периода жизни рекрутов, определенная по исследовательским выборкам за 1983 – 1985 гг., колебалась от 3,59 до 3,88 года при среднем показателе $3,76 \pm 0,09$ года ($n = 3$ года). Половые различия в средней продолжительности речного периода жизни не выявлены. Средняя продолжительность морского нагула рекрутов составила $1,41 \pm 0,05$ года ($n = 3$ года; табл. 31).

Остаток на 92,7 % представлен рыбами с одной и на 7,3 % – с двумя нерестовыми марками. При средней продолжительности речного периода жизни 3,90 года 18,4 % повторно нерестящихся рыб провели в реке 3+,

73,7 % – 4+ и 7,9 % – 5+ лет. Отсутствие среди остатка рыб с двумя и шестью годами речной жизни, скорее всего, связано с низкой встречаемостью рыб с таким возрастом в популяции и относительно небольшим объемом материала по повторно нерестящимся мигрантам. Средняя продолжительность морского нагула до первого нереста у рыб остатка оказалась несколько выше по сравнению с рекрутами: 1,84 года (P+1+SM – 18,2; P+2+SM – 79,2; P+3+SM – 2,6 %), что связано с повышенной посленерестовой смертностью самцов, среди которых высока доля тинды. На следующий после нереста год в реку заходит 94,8 % остатка и через год после зимовки в море – 5,2 %.

Численность. На РУЗе за период с 1964 по 1990 г. в среднем за год вылавливалось $10\ 632 \pm 1063$ экз. рыб при межгодовых колебаниях от 4012 до 23 706 экз. ($n = 27$ лет; см. Приложение, табл. 11). При соблюдавшемся 50 %-ном вылове нерестовых мигрантов среднегодовая численность нерестовых стад понойского лосося может быть оценена в 20 тыс. при межгодовых колебаниях от 8 до 47 тыс. Приведенные данные не отражают потенциальных возможностей НВУ лосося в бассейне реки. В середине XVII в. в коммерческих целях в р. Поной ежегодно вылавливалось 23 – 37 тыс. экз. лосося (Калинин, 1929). При условии равенства потребительского лова лосося в бассейне реки коммерческому вылову промысловое изъятие составляло 46 – 74 тыс. экз. в год. С учетом эффективной численности стада, которая, скорее всего, была не ниже 20 %, общую численность нерестовых мигрантов можно оценить в 55 – 89 тыс. экз. Оценка численности понойского лосося в период до освоения популяции промыслом в 300 тыс. экз. (Гринюк, 1977) представляется завышенной.

3.2.1.2. РЕКА ВАРЗУГА

Бассейн Варзуги занимает юго-восточную часть Кольского полуострова в пределах Терской низины (рис. 38). Длина реки 254 км, площадь водосбора 8 тыс. км², средний уклон 0,7 %, лесистость 45 %, тундра <5 %, заболоченность 50 % (Ресурсы поверхностных вод..., 1970). Лососевые притоки – реки Кица с Юлицей, Пана с Палисаркой, Инделем и Томингой (Драганов и др., 1990; Казаков и др., 1992; Зубченко и др., 2002).

Нерестилища. По оценкам различных авторов, площадь нерестово-вырастных угодий лосося в бассейне реки составляет от 960 (Драганов и др., 1990) до 1468 га (Казаков и др., 1992). По данным последних авторов, нерестовые участки (338 га) составляют 23 % от нерестово-вырастного фонда.

Река Варзуга берет начало из оз. Варзугского и впадает в Белое море в его центральной части. Низменная левобережная часть бассейна реки сильно заболочена, чем обусловлено повышенное содержание в воде гуминовых кислот и ряда тяжелых металлов (цит. по: Казаков и др., 1992). Более возвышенная правобережная часть бассейна покрыта песчано-га-

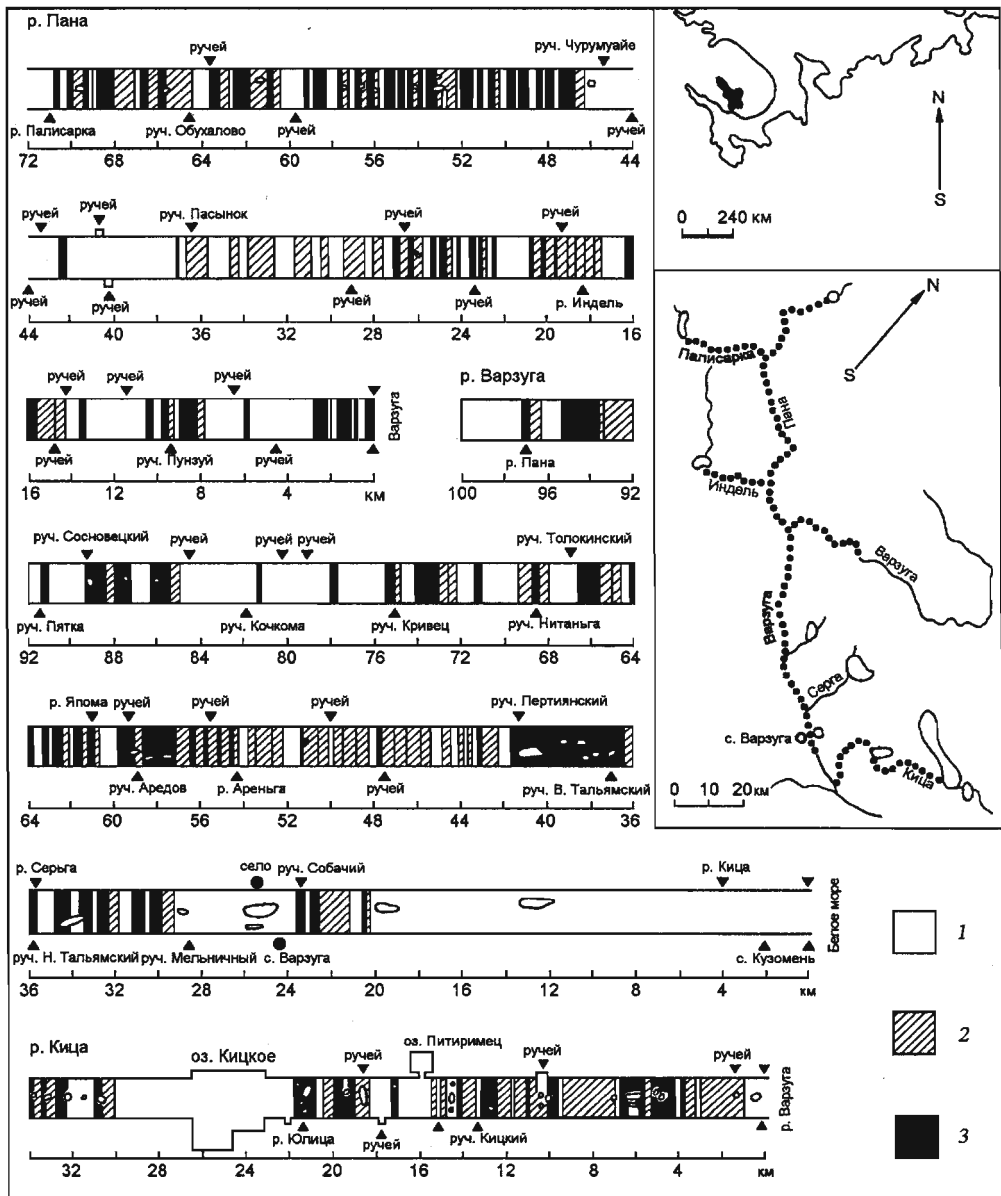


Рис. 38. Схема НВУ атлантического лосося в бассейне р. Варзуги.

Нерестовый район обозначен точками: 1 – плесы и озера; 2 – крупновалунные НВУ; 3 – галечниковые НВУ (по: Драганов и др., 1990)

Fig. 38. The scheme of salmon breeding grounds in the Varzuga River basin.

Breeding area, marked bay points: 1 – pools and lakes; 2 – rapids with boulder ground; 3 – rapids with gravel ground (after: Draganov et al., 1990)

Таблица 32. Соотношение «яровых» и «озимых» рыб среди анадромных мигрантов атлантического лосося бассейна Варзуги (по: Драганов и др., 1990)

Table 32. The ratio of «vernal» and «hiemal» Atlantic salmon in the Varzuga River basin (after: Draganov et al., 1990)

Год	Река			
	Варзуга		Кица	
	«яровые»	«озимые»	«яровые»	«озимые»
1983	16,5	83,5	43,3	56,7
1984	12,7	87,3	23,3	76,7
1985	8,6	91,4	21,4	78,6
В среднем	12,6	87,4	29,3	70,7

лечниковыми ледниковыми отложениями. Протекающая здесь р. Пана не содержит большого количества гуминовых веществ и по своей морфологии напоминает уральские притоки Печоры. В частности, для р. Паны характерно чередование порожистых и плесовых участков в соотношении, близком к 1:1. Пороги имеют галечниково-гравийный грунт и выраженный фарватер с глубинами в летнюю межень до 1,2 м. Крупный валунный материал начинает встречаться на порогах лишь в нижнем течении данного притока. В р. Варзуге нерестово-вырастные пороги, как правило, не имеют хорошо выраженного фарватера: глубины на гребнях порогов практически одинаковы по поперечному профилю реки и колеблются от 0,3 до 0,7 м, чем обуславливается высокая доля нерестовых участков от площади НВУ. Русло на порожистых участках часто загромождено валунным материалом, хотя на нерестовых участках (площадь порогов с положительным наклоном к течению) грунт представлен галькой с небольшим содержанием мелких валунов. Расположение нерестилиц в руслах лососевых рек бассейна Варзуги, а также соотношение плесовых и порожистых участков показаны на рис. 38.

Лосося бассейна р. Варзуги можно подразделить на две группировки, воспроизводящиеся в самой реке и ее левобережном притоке р. Кице и различающиеся по биологическим параметрам (Драганов и др., 1990), которые приводятся ниже отдельно на основании анализа исследовательских выборок из промысловых уловов на РУЗах «Колониha» и «Кица». Первый устанавливается в русле главной реки выше впадения р. Кицы – на 12-м км от впадения в Белое море, а второй – в р. Кице на расстоянии 0,3 км от впадения ее в р. Варзугу.

Биологические группы. Лосось этой реки представлен рыбами летней и осенней биологических групп (табл. 32). Доля «яровых» рыб более чем в два раза выше в р. Кице, притоке р. Варзуги. Средний показатель доли «озимых» рыб ($87,4 \pm 2,3\%$), идущих в р. Варзугу, на $16,7\%$ превышает соответствующий показатель для нерестовых мигрантов, заходящих в

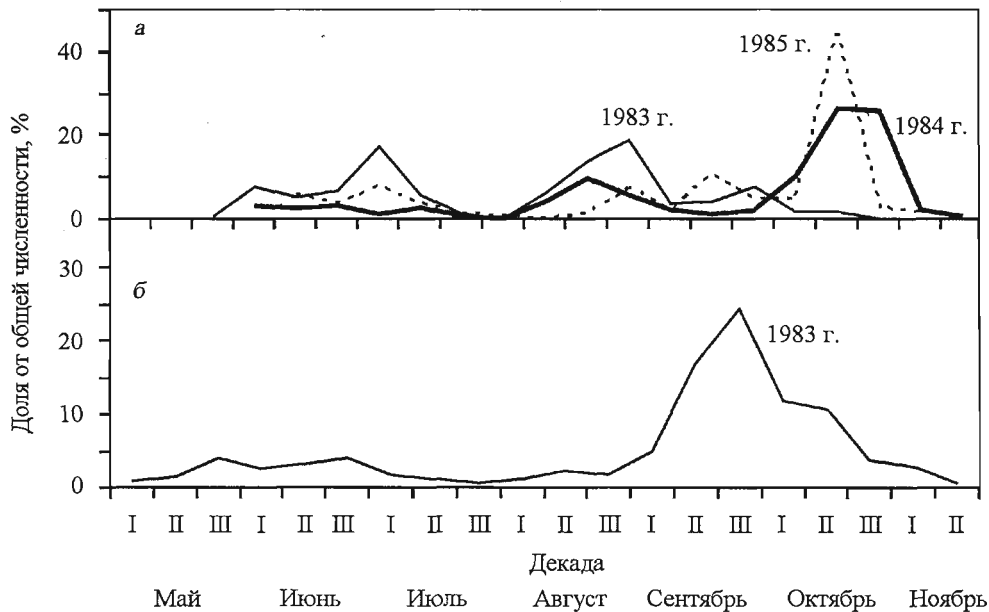


Рис. 39. Нерестовый ход атлантического лосося в реки Кица (а) и Варзуга (б).

Fig. 39. Run of Atlantic salmon in the Kitsa (a) and Varzuga Rivers (b).

р. Кицу ($70,7 \pm 7,0\%$; $n = 3$ года). Интересно отметить параллелизм межгодовой изменчивости соотношения рыб разных биологических групп в обеих реках.

Нерестовый ход. Для нерестового хода лосося в р. Варзуге характерна приуроченность его пика к осенним ледовым явлениям и растянутость во времени до декабря (ход подо льдом; рис. 39). Он начинается сразу же за распадением льда с подходов немногочисленной залежки (преобладают самки в возрасте $P+2$). В первой половине июня с перекрыванием следует подход также немногочисленной закройки, среди которой доминируют крупные самки летней биологической группы в возрасте $P+2+$. Контингент рыб этих двух групп формирует небольшие пики подходов в конце мая и первой половине июня. В конце июня вслед за закройкой начинается ход межени, представленной мелкими самцами в возрасте $P+1+$, которые дают довольно высокий пик численности в июне–июле. С начала августа начинается подход «озимых» рыб, формирующих наиболее высокий пик численности в сентябре – октябре. Осенью доминируют рыбы с одним годом морского нагула, которых следует отнести к листопадке, а также присутствуют осенние крупные лосося-рекруты ($P+2+$) и остаток, именуемый рыбаками-промысловиками «кирьяк».

Ход лосося в р. Кице начинается и заканчивается примерно на две недели раньше, чем в р. Варзуге. В отдельные годы в этой реке более интенсивна миграция «яровых» рыб, среди которых преобладает межень. Кроме того, ход «озимой» рыбы представлен большим числом пиков

(2 – 3), чем в р. Варзуге (1 – 2). Существенные различия выявляются при рассмотрении межгодовых особенностей динамики нерестовой миграции рыб. В р. Варзуге пик хода осенних рыб ярко выражен во все годы наблюдений, в р. Кице в отдельные годы (1983 г.) он выражен слабо и почти равен летнему. Кроме того, в р. Кице имеет место разрыв между ходом летних (межень) и осенних рыб, который может достигать в отдельные годы 15 – 20 дней.

Поздний ход лососей в р. Варзугу в неблагоприятные годы сопровождается массовой гибелью рыб (Лысенко, 1994). Погибших рыб находили в устьевой части реки. По-видимому, во время шугования их жабры забивались кристалликами льда, что и приводило к летальному исходу.

Соотношение полов. Среди лосося бассейна Варзуги преобладают самки: 62,0 % (52,8 – 68,5 %) – р. Варзуга и 65,5 % (61,8 – 71,1 %) – р. Кица ($n = 3$ года). Их доля значительно выше среди «озимых» рыб. «Яровой» лосось в обеих реках представлен в большей мере самцами. Следовало ожидать, что в р. Кица при более высокой доле рыб летней биологической группы доля самцов должна быть выше, чем в р. Варзуге. Однако этого не наблюдается, так как в конце хода осенних рыб в р. Варзугу доля самцов возрастает, и в целом соотношение полов в обеих популяциях выравнивается или же самцы начинают преобладать среди лосося в р. Варзуге.

Доля самок среди остатка возрастает и колеблется от 83,5 % ($n = 115$ экз., наши данные, 1985 г.) до 91,9 % ($n = 96$ экз.; Мельникова, 1962). Самцы отмечены только среди рыб с одной нерестовой маркой. Рыбы с двумя нерестовыми марками представлены самками.

Длина и масса. Лосось бассейна Варзуги имеет относительно небольшие длину и массу: $2,82 \pm 0,04$ кг $n = 43$ года. Средняя масса рыб в уловах изменяется по годам от 2,37 до 3,52 кг и в среднем в р. Варзуге на 0,3 кг выше, чем в уловах лосося р. Кицы (Приложение, табл. 16). По данным промысловой статистики, в р. Варзуге известен случай поимки лосося массой 13 кг (Мельникова, 1959а). Среди проанализированных нами рыб наибольшие размеры имел «озимый» самец, масса которого составила 11,2 кг при длине 99 см. Различия в длине и массе «ярового» лосося этих рек невелики, хотя и прослеживаются в пределах всех возрастных групп. «Озимые» рыбы заметно крупнее в р. Варзуге (Приложение, табл. 17), что объясняется их более поздним заходом и соответственно более продолжительным периодом роста в море.

Анализ объединенного по биологическим группам материала не показал достоверных половых различий в длине и массе варзугского лосося с одним годом морского нагула и выявил незначительное превышение самцов над самками по данным показателям среди рыб с двумя годами морского нагула (Приложение, табл. 18). Подразделение материала на биологические группы, а внутри них – на сезонные группировки показало, что практически во всех возрастных категориях самцы крупнее самок. Наибольших значений половые различия по длине и

Таблица 33. Масса и длина повторно нерестующих лососей р. Варзуги (1985 г., наши данные)

Table 33. Weight and length of Atlantic salmon repeat spawners in the Varzuga River in 1985 (our data)

Возраст	Пол	n	Масса, г		Длина АС, см	
			$M \pm m$	lim	$M \pm m$	lim
P+1+Sm+	♀	80	4,12±0,11	1,3–6,2	69,06±0,63	52,0–97,0
	♂					
P+1+Sm+Sm+	♀	7	5,14±0,43	2,8–6,4	74,36±1,69	66,0–80,0
	♂					
P+1+Sm1.Sm+	♀	1		4,8		74,5
P+1+Sm1+	♀	2		4,1; 6,3		66,0; 76,0
P+2.Sm+	♀	2		2,4; 3,6		63,0; 66,0
P+2+Sm+	♀	4	6,00±0,42	5,2–7,0	77,75±2,09	73,5–83,0
P+2.Sm1.	♂	2		4,2; 5,6		74,0; 76,0
	♀					
В среднем	♀	96	4,28±0,11	1,3–7,0	69,81±0,60	52,0–97,0
	♂	19	4,73±0,36	1,3–7,2	72,29±1,74	52,0–82,5
	♀♂	115	4,35±0,11	1,3–7,2	70,22±0,58	52,0–97,0

массе достигают среди «озимых» рыб осеннего хода (Приложение, табл. 19 и 20).

Длина и масса повторно нерестующих рыб (табл. 33) ненамного превышают соответствующие показатели рекрутов, что связано с непродолжительным (2–3 мес.) посленерестовым нагулом варзугского лосося в море.

Возраст. Среди производителей лосося рек Варзуги и Кицы доминируют рыбы с тремя годами речной и одним годом морской жизни (Мельникова, 1959а, 1966; табл. 34). Среди рекрутов доля тинды (P+1+) в среднем за три года наблюдений равнялась 93,6±2,5 %, а крупного лосося (P+2+) – 6,4±2,5 %. Средний возраст рекрутов лосося из р. Варзуги по речному периоду жизни составил 2,88 года (межгодовые колебания 2,83 – 2,92), морскому – 1,07 года (межгодовые колебания 1,03 – 1,11), а из р. Кицы соответственно 2,95 (колебания 2,83 – 3,05) и 1,06 (колебания 1,05 – 1,11) года (Драганов и др., 1990). Необходимо упомянуть, что в 1984 г. ловушкой рыбоучетного заграждения на р. Варзуге было отловлено 5 экз. лосося в возрасте P+0+: один самец в возрасте 3+0+, две самки в возрасте 5+0+ и 3+0+ в период 26 – 29 августа, одна самка в возрасте 3+0+ длиной 34,4 см и массой 0,43 кг – 23 сентября и одна самка в возрасте 3+0+ – 13 октября (сборы М.А. Драганова). Л.Ф. Лысенко (1997) относит этих рыб к карликовым самкам.

Следует отметить более длительное пребывание молодежи кижского лосося в реке, что может быть связано с наличием русловых озер в бассейне Кицы, оказывающих влияние на температурный режим реки.

Доля остатка варзугского лосося примерно в два раза выше, чем у кижского. Если в первом случае доля остатка среди нерестовых мигрантов за 1983 – 1985 гг. колебалась по годам от 2,3 до 3,9 %, то во втором – от 1,0

Таблица 34. Возрастной состав рекрутов исследовательской выборки атлантического лосося р. Варзуги (1985 г., наши данные), %

Table 34. Age structure of Atlantic salmon first-time spawners in the Varzuga River in 1985 (our data), %

Море Река	Самки (n = 1776)			Самцы (n = 2352)				Оба пола (n = 4128)				
	1+	2+	M+	1+	2+	3+	M+	1+	2+	3+	M+	
2+	15,26	1,91	17,17	13,05	1,87		14,92	14,00	1,89		15,89	
3+	62,11	6,98	69,09	65,69	7,61	0,09	73,39	64,15	7,34	0,05	71,54	
4+	11,82	1,81	13,63	9,48	1,95	0,09	11,52	10,49	1,89	0,05	12,43	
5+	0,11		0,11	0,17			0,17	0,14			0,14	
P+	89,30	10,7	100,0	88,39	11,43	0,18	100,0	88,78	11,12	0,10	100,0	
Средний возраст: море			1,11					1,12				
река			2,97					2,97				

до 2,0 %. В 1985 г. в р. Варзуге остаток на 93 % был представлен рыбами с одной и на 3 % – с двумя нерестовыми марками ($n = 115$ экз.). Лишь 1,7 % рыб шли на повторный нерест в реку после зимовки в море. Остальные имели на чешуе после нерестовой марки морской прирост, что свидетельствует об их нагуле в море в течение нескольких месяцев (см. табл. 33; Лысенко, Берестовский, 1999).

Численность. Популяция лосося р. Варзуги является одной из наиболее многочисленных, если не самой многочисленной на Европейском Севере России и в настоящее время составляет основу промысловых уловов этого вида в бассейне Белого моря (Зубченко и др., 2002; Калужин, 2003; Приложение, табл. 16). Среднегодовую численность производителей лосося, заходящих в р. Варзугу и ее основной приток р. Кицу, можно примерно оценить в 60 тыс. особей. Если учесть популяционный состав уловов лосося на тонях Белого моря (Кулида, Мартынов, 1987), то среднегодовую численность можно принять равной 100 тыс. рыб. При средней выживаемости лосося северных рек на стадии от покатника до возврата рекрутов 5 % (Бакштанский и др., 1976), среднегодовую численность покатной молоди бассейна р. Варзуги можно оценить в 2 млн экз., что совпадает с оценкой выхода покатников в рассматриваемой реке В.В. Азбелевым (1960). В соответствии с последними данными (Казаков и др., 1992) нерестово-вырастной фонд лосося в бассейне Варзуги оценивается в 1468 га. Таким образом, с 1 га нерестово-вырастных угодий в бассейне Варзуги ежегодно скатывается в среднем около 1362 покатников. При средней массе одного покатника 10,8 г среднегодовая продукция покатной молоди составит 14,7 кг/га.

С учетом вылова варзугского лосося на речных и морских тонях (примерно 110 т) общий среднегодовой улов, обеспечиваемый НВУ лосося в бассейне Варзуги, оценивается в 195 т. Следовательно, 1 га НВУ обеспечивает выход 132,8 кг товарного лосося в год.

Бассейн р. Умбы расположен на юго-западе Кольского полуострова и характеризуется высокой озерностью (12,9 %), значительной заболоченностью и залесенностью. Река вытекает из Умбозера и впадает в Кандалакшский залив Белого моря (рис. 40). По характеру гидрологического режима относится к водоемам озерно-речного типа. Половина общей длины озерно-речной системы приходится на русловые озера, суммарная площадь которых составляет 807,3 км². Довольно крупные озера имеются в истоках и руслах основных лососевых притоков Умбы – реках Вяла и Муна. Зарегулированность стока рек озерами отражается на их температурном и уровненом режимах, обуславливая более поздний прогрев воды весной и затяжное охлаждение осенью (Мельникова, 1970).

Биологические группы. В р. Умба заходит как «яровой», так и «озимый» лосось. В уловах 1983 г. рыбы летней биологической группы составили 53,7 % (Мартынов, Кузнецова, 1985).

Нерестовый ход. В ходе лосося р. Умбы различаются несколько пиков (рис. 41). Первый, менее значительный по высоте, отражает ход заледки и приходится на конец мая – начало июня. С первой декады июля до второй половины августа в реку заходят рыбы летней биологической группы с максимумом подходов в конце июля – начале августа. Как правило, в летний период имеют место три пика хода рыбы. В июле наблюдается подход закройки, а в августе нерестовая миграция интенсифицируется за счет подходов межени, т. е. рыб летней биологической группы. Третий пик в конце августа – начале сентября является результатом наложения на

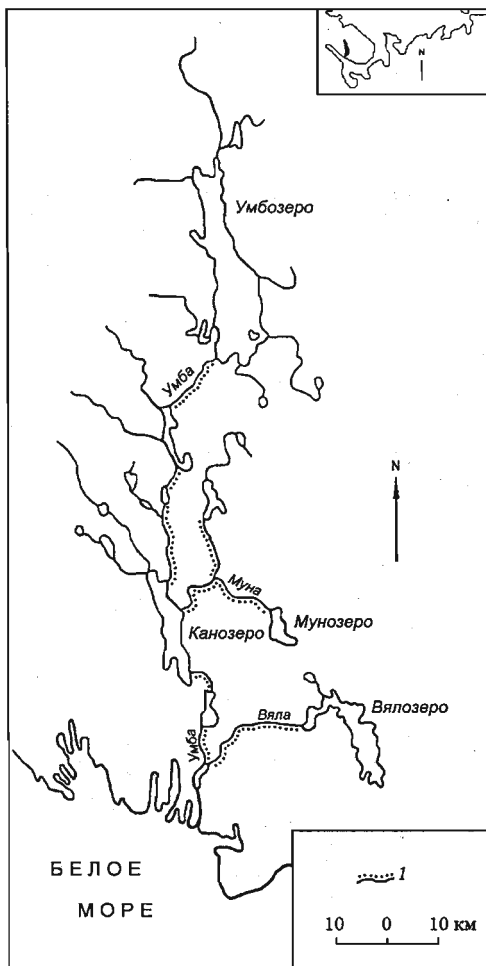


Рис. 40. Схема бассейна р. Умбы.

I – НВУ атлантического лосося (по: Кузьмин и др., 1989)

Fig. 40. Scheme of the Uмба River basin.
I – The breeding area of Atlantic salmon (after: Kuzmin et al., 1989)

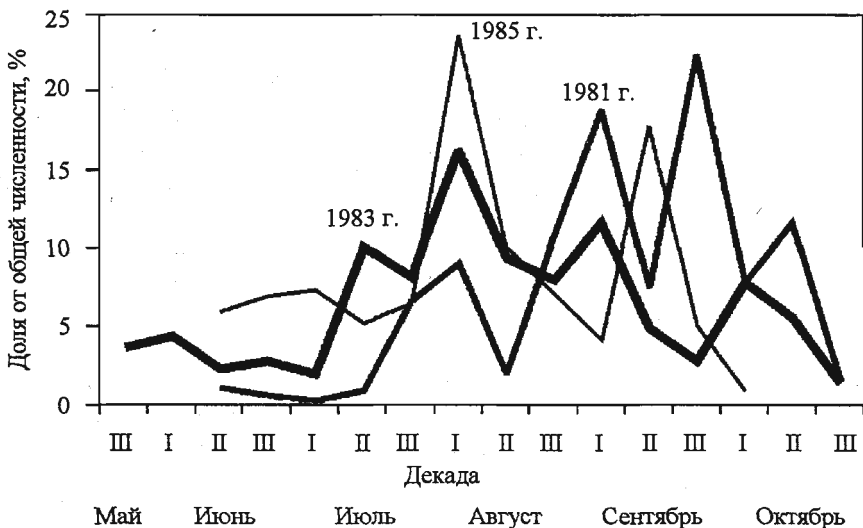


Рис. 41. Нерестовый ход атлантического лосося в р. Умбе

Fig. 41. Run of Atlantic salmon in the Uмба River

затухающий ход межени подходов лосося осенней биологической группы, который начинает встречаться в уловах наряду с летней уже в начале августа. Так, в 1983 г. первые рыбы осенней биологической группы появились в уловах в первой декаде августа, а заход в реку рыб летней биологической группы завершился в третьей декаде этого же месяца. В годы, когда ход рыб летней и осенней биологических групп перекрывается незначительно (1982 г.), наблюдается выпадение третьего летнего пика.

Интенсивный заход в реку лосося осенней биологической группы наблюдается в сентябре—октябре, выражен в виде одного пика и продолжается вплоть до ледостава.

Соотношение полов. Среди лосося летней биологической группы преобладают самцы (62,7%), а среди осенней — самки (62,2%). В целом среди нерестовых мигрантов за период 1983 — 1984 г. доля самок составила $54,4 \pm 2,38$ % при межгодовых колебаниях от 50,0 до 58,2%. Половой состав производителей меняется в течение нерестового хода (рис. 42) и в основном зависит от соотношения в течение хода рыб летней и осенней биологических групп. В июне во время хода заледки среди производителей преобладают самки. В июле —

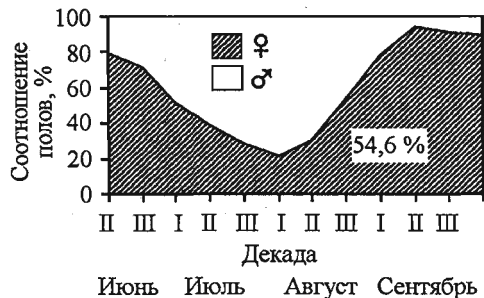


Рис. 42. Сезонная изменчивость полового состава анадромных мигрантов атлантического лосося р. Умбы в 1985 г.

Fig. 42. Seasonal dynamics of sex ratio of migrating salmon in the Uмба River in 1985

Таблица 35. Уловы и средняя масса атлантического лосося р. Умбы на рыбоучетном заграждении (данные управления «Мурманрыбвод»)

Table 35. The number of Atlantic salmon caught by counting fens in the Umba River (data of «Murmanrybvod» office)

Год	Улов		Средняя масса, кг	Год	Улов		Средняя масса, кг
	шт.	т			шт.	т	
1969	1015	3,10	3,05	1984	3569	14,23	3,99
1970	658	2,03	3,09	1985	6096	21,31	3,50
1971	144	0,52	3,61	1986	4603	14,99	3,26
1972	238	0,72	3,03	1987	3695	13,79	3,73
1973	1268	4,00	3,16	1988	2924	9,17	3,14
1974	1340	5,40	4,03	1989	4065	15,47	3,81
1975	2580	7,17	2,78	1990	315	0,95	3,02
1976	963	3,85	4,00	1991	471	1,75	3,72
1977	1846	6,96	3,77	1992	400	1,29	3,23
1978	1654	6,06	3,66	1993	939	2,69	2,87
1979	1886	6,85	3,63	1994	1003	2,41	2,40
1980	2962	11,37	3,84	1995	616	1,59	2,58
1981	3126	10,77	3,45	1996	532	1,65	3,10
1982	4174	14,67	3,52	1997	525	136,1	2,59
1983	4172	17,88	4,29	1999	49	0,12	2,45

первой декаде августа среди закройки и межени доминируют самцы, а со второй декады августа, когда начинается подход осенней рыбы, вновь преобладают самки. Средний декадный показатель доли самок в уловах на протяжении нерестового хода за три года исследований колебался от 14,0 до 94,0 %. В сводке Л.С. Берга (1935) для лосося р. Умбы приводится показатель доли самок, равный 80,7 %, который, на наш взгляд, отражает структуру определенной части нерестового стада и не может быть отнесен к популяции в целом.

Длина и масса. Средняя масса рыб в промысловых уловах умбского лосося изменяется в разные годы от 1,91 до 4,29 кг, составляя в среднем $3,36 \pm 0,10$ кг (табл. 35). В исследовательских уловах минимальная масса самца тинды составила 1,0 кг, а максимальная (15,3 кг) – у осенних самцов с трехлетним периодом морского нагула. В среднем «озимые» рыбы отличаются от «яровых» более крупными размерами, причем различия в массе и длине сохраняются в пределах возрастных группировок (Мартьянов, Кузнецова, 1985) и связаны с более поздним заходом в реку «озимых» рыб.

При сопоставлении размеров самок и самцов «озимого» и «ярового» лосося без подразделения на возрастные группы складывается впечатление о более интенсивном росте самок. Если же сравнивать размеры одновозрастных рыб различного пола, то в большинстве случаев самки по

Таблица 36. Возрастной состав рекрутов атлантического лосося р. Умбы (1985 г., наши данные)

Table 36. Age structure of Atlantic salmon first-time spawners in the Umba River in 1985 (our data), %

Море Река	Самки				Самцы				Оба пола				
	1+	2+	3+	M+	1+	2+	3+	M+	1+	2+	3+	M+	
2+	6,4	2,6		9,0	11,7	0,8		12,5	8,8	1,8		10,6	
3+	45,8	13,5	0,2	59,5	59,0	4,8	0,4	64,2	51,7	9,5	0,3	61,5	
4+	20,6	8,0	0,4	29,0	17,7	4,6	0,1	22,4	19,3	6,5	0,3	26,1	
5+	2,5			2,5	0,8	0,1		0,9	1,7	0,1		1,8	
P+	75,3	24,1	0,6	100	89,2	10,3	0,5	100	81,5	17,9	0,6	100	
Средний возраст: море				1,25					1,11				
река				3,25					3,12				

Примечание. Результат подекадного пересчета исследовательской выборки (1263 экз.) на промысловый улов (10 311 экз.).

массе и длине значительно уступают самцам. Превышение размеров самок по сравнению с самцами у «ярового» лосося возрастной группы P+2+, видимо, связано с включением в таблицу заледки, среди которой доминируют самки, имеющие большие морские приросты, сопоставимые с годовыми. Вместе с тем при объединении рыб осенней и летней биологических групп очевидно достоверное превышение размеров самцов над самками (Приложение, табл. 21). Однако половые различия в длине и массе рыб несколько занижены в связи с объединением рыб различных биологических групп, различающихся по характеру роста в море.

Возраст. Средняя продолжительность морского нагула рекрутов умбского лосося в 1983 г. составляла 1,52 года (P+1+ – 49,5 %; P+2+ – 49,4 %; P+3+ – 1,1 %), в 1985 г. уменьшилась до 1,19 года (табл. 36). Соответственно и средняя масса рыб в промысловых уловах была значительно выше в 1983 г.

Средний возраст рекрутов по речному периоду жизни в 1983 г. составил 3,17 года (Мартынов, Кузнецова, 1985), а в 1985 г. – 3,19 года. В 1985 г. самки как по речному, так и по морскому периодам жизни на 0,13 и 0,14 года соответственно превышали самцов. Большая часть умбского лосося проводит в реке до ската в море три-четыре, а в море до первого нереста – один-два года.

Возрастной состав мигрантов по морскому периоду жизни существенно меняется в течение нерестового хода. В мае-июне среди заледки и закрылки преобладают рыбы с двумя годами морского нагула. Межень, которая заходит в реку в июле, представлена самцами тинды. В августе, когда начинается ход осеннего лосося, в уловах преобладают старшие по морскому периоду жизни особи, а в сентябре-октябре вновь начинает доминировать тинда (самки-листопадки), хотя доля крупного лосося остается

Таблица 37. Масса и длина повторно нерестующих лососей р. Умбы (1983 и 1985 гг., наши данные)

Table 37. Weight and length of repeat spawners in the Umba River, 1983, 1985 (our data)

Возраст	Пол	n	Масса, г			Длина АС, мм		
			$M \pm m$	lim	σ	$M \pm m$	lim	σ
P+1+Sm+	♀♀	7	4,56±0,15	2,8–5,5	0,34	75,00±1,23	69,0–79,0	3,27
	♂♂	1		2,3			68,0	
P+2+Sm+	♀♀	4	6,60±0,91	4,3–8,6	1,82	90,25±3,42	82,0–98,0	6,85
P+2+Sm·	♀♀	1		8,6			91,0	
В среднем	♀♀	12	5,58±0,52	2,8–8,6	1,79	81,42±2,61	69,0–98,0	9,03
	♂♂	1		2,3			68,0	
	♀♂	13	5,32±0,54	2,3–8,6	1,94	80,38±2,61	68,0–98,0	9,41

довольно высокой. Средний речной возраст рекрутов имеет наибольшие значения в конце июня – начале июля и в середине сентября (3,34 и 3,31 года).

Доля остатка в нерестовом стаде умбского лосося в 1983 г. составила 0,3 %, а в 1985 г. – 0,6 %. Среди повторно нерестующих рыб преобладают самки (до 100 % в 1985 г.), возвращающиеся на повторный нерест после одного нагульного сезона в море (табл. 37).

3.2.2. АТЛАНТИЧЕСКИЙ ЛОСОСЬ РЕК КАРЕЛЬСКОГО ПРОМЫСЛОВОГО РАЙОНА

Лососевые реки Карелии берут начало на восточном склоне горной гряды Маанселькя (на севере) и Западно-Карельской возвышенности (на юге), водоразделы которых распространяются в меридиональном направлении параллельно западному побережью Белого моря и располагаются примерно на удалении 200 км от береговой линии. Протяженность лососевых рек, как правило, не превышает 100 км, за исключением рек Кемь, Выг и Поньгома, наиболее протяженных в рассматриваемом регионе. Характерной чертой лососевых рек Карелии является их принадлежность к озерно-речным системам. В результате гидростроительства популяции лосося таких крупных рек, как Выг и Кемь, были утрачены.

3.2.2.1. РЕКА КЕРЕТЬ

Река Кереть длиной 110 км вытекает из оз. Петриярви и впадает в губу Керетскую Белого моря. Представляет собой озерно-речную систему, в состав которой входят четыре крупных русловых озера общей протяженностью 34 км и многочисленные плесовые участки. Благодаря русловым озерам продольный профиль реки имеет выраженный ступенчатый характер. При общем падении реки 91 м средний уклон русла составляет 0,8 ‰, а при исключении русловых озер – 1,2 ‰ (Щуров, 1998).

С начала 70-х годов прошлого века в реку начинается выпуск рыбной продукции Выгского рыбоводного завода, и в настоящее время лосось р. Керети представлен рыбами естественного и заводского происхождения.

Нерестилища. Суммарная площадь НВУ лосося в бассейне Керети оценивается в 71,65 га, включающих 13,79 га (19,2 %) нерестовых участков (Щуров, 1988).

Биологические группы. В популяции преобладают рыбы летней биологической группы (Привольнев, 1933). По данным управления «Карелрыбвод», количество «озимых» рыб в нерестовых стадах лосося не превышает 150 экз., что составляет 9 % от среднегодовой численности «диких» рыб за период с 1969 по 1990 гг. (Щуров, 1998).

Нерестовый ход лосося длится с июня по октябрь и представлен подходами заледки, закройки, межени и осенних рыб. Пик миграции приходится на июль и обусловлен массовым ходом тинды.

Соотношение полов. Доля самок среди производителей естественного воспроизводства в период с 1981 по 1989 г. колебалась от 32,6 до 66,4 %, в среднем составляя $49,2 \pm 3,37$ % ($n = 9$ лет). Среди производителей заводского происхождения по сравнению с «дикими» рыбами была меньше относительная численность самок. В период с 1980 по 1989 г. доля самок среди «заводских» рыб варьировала по годам от 14,2 до 57,8 % при среднем показателе $33,9 \pm 3,99$ % ($n = 10$ лет; расчет по: Щуров, 1998).

Длина и масса. По данным управления «Карелрыбвод» (цит. по: Щуров, 1998), нерестовые мигранты лосося р. Керети в 1989 г. характеризовались следующими средними показателями массы тела:

Возрастная группа	P+1+	P+2+	P+3+	Всего
Количество, экз.	942	439	112	1493
Масса тела, кг	2,26	3,71	6,28	2,99.

Возраст. Средний возраст покатников лосося р. Керети в разные годы колеблется от 2,22 до 2,42 года. Средняя продолжительность морского периода жизни рекрутов в 1989 г. составила 1,44 года (P+1+ – 63,1; P+2+ – 29,4; P+3+ – 7,5 %; Щуров, 1998).

Численность. В период с 1970 по 1990 г. в р. Кереть заходило от 1145 до 4660 экз. рыб в год, в среднем $2345 \pm 212,5$ экз. (Приложение, табл. 22). Начиная с 1990 г. наблюдается снижение численности (Иешко, Шульман, 1994; Шульман и др., 1998; Щуров, 1998; Кудерский и др., 2003) и изменение генетической структуры (Хаймина и др., 2005) популяции, связанные с инвазией молодежи моногенеей *Gyrodactylus salaris*, занесенной в реку в результате рыбоводных работ.

3.2.2.2. РЕКА КЕМЬ

Популяционные показатели кемского лосося приводятся по материалам П.И. Новикова (1936), сборы которого были выполнены до зарегулиро-

вания стока реки и поэтому отражают нативную структуру популяции. До перекрытия реки плотиной ГЭС по реке проводился молевой сплав леса.

Нерестилища. До зарегулирования реки основные нерестилища лосося находились в 100 км от ее устья в пределах 20 км Панозерского участка. Более или менее значительная часть лосося нерестилась на порогах в 60 и 80 км от устья и лишь очень незначительная часть – в 25 км от устья на 3-километровом пороге «Путка» (Новиков, 1936).

Биологические группы. Цифровые данные о соотношении в популяции рыб разных биологических групп нами не найдены. Как отмечал П.И. Новиков (1936), основная масса нерестовых мигрантов относилась к летней группе и в значительно меньшей степени – к осенней. Без большой ошибки можно считать, что доля рыб осенней биологической группы в популяции кемского лосося была примерно такой же, как в р. Выг, и не превышала 25,0 %.

Нерестовый ход. Атлантический лосось заходил в р. Кемь в течение всего периода открытой воды (Новиков, 1936). Вслед за весенним ледоходом поднималась заледка (преимущественно самки), со второй половины июня с максимумом в июле и до конца августа имел место ход закройки (также в основном самки), со второй половины августа до середины сентября поднимались самцы «...межени и тинды...», со второй половины сентября и до ледостава в реку заходил осенний лосось. Нерестовый ход рыб смежных сезонных форм перекрывался. Пик нерестового хода кемского лосося в разные годы приходился на июль или август и состоял преимущественно из закройки. Зашедший в реку лосось до наступления нерестового периода отстаивался в нижнем течении реки. Особи летней биологической группы после захода из моря перемещались ближе к основным нерестилищам, а осенней отстаивались на 20 – 25-километровом нижнем участке реки.

3.2.2.3. РЕКА ВЫГ

До включения в систему Беломорско-Балтийского канала и зарегулирования она являлась главной лососевой рекой Карельского промыслового района (Горский, 1935; Правдин, Тихий, 1933). В систему реки входят такие крупные водоемы, как Выгозеро (ныне Выгозерское водохранилище) и Сегозеро, а также десятки средних и мелких русловых озер. Река Выг состоит из двух самостоятельных рек (Правдин, Тихий, 1933): Верхний Выг (он же Южный Выг, Малый Выг) имеет длину 150 км, берет начало с возвышенностей в районе северной оконечности Большой губы Онежского озера и впадает в юго-восточную часть Выгозера (Выгозерского водохранилища); Большой, или Северный, Выг (ныне составная часть Беломорско-Балтийского канала) длиной 100 км берет начало в северо-восточной части Выгозера (Выгозерского водохранилища) и впадает в Сорокскую губу Онежского залива Белого моря. Река Выг пред-

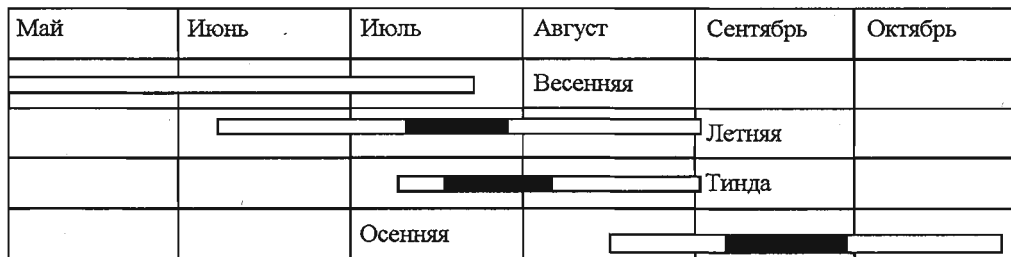


Рис. 43. Нерестовый ход атлантического лосося в р. Выг (по: Горский, 1935). Черным цветом обозначен период интенсивного хода

Fig. 43. Dynamic of salmon migration in the Vyg River (after: Gorsky, 1935). The period of intensive migration is highlighted black

ставляет собой развитую озерно-речную систему, в составе которой насчитывается более 125 озер общей площадью зеркала 2,6 тыс. км² (Горский, 1935).

До зарегулирования стока в бассейне Выга воспроизводились как пресноводная (Сегозеро), так и океаническая проходная популяции атлантического лосося. В выгозере пресноводный лосось отсутствовал. Его появление здесь после зарегулирования реки связывается с трансформацией морской проходной формы в пресноводную (Смирнов, 1961).

Нерестилища. Основные нерестилища проходной популяции лосося находились на Большом Выге и его основных притоках – реках Тунгуда и Онда (Правдин, Тихий, 1933; Горский, 1935). Небольшая часть проходных лососей заходила на нерест в р. Сегежу, вытекающую из Сегозера и впадающую в Выгозеро вблизи истоков Большого Выга.

Данные о структуре лосося р. Выг приводятся на основе анализа материалов из публикаций Н.В. Горского (1935) и Г.Х. Шапошниковой (1935).

Биологические группы. За период с 1930 по 1932 г. доля рыб летней биологической группы, к которой полностью принадлежала тинда, составляла $74,9 \pm 0,42$ % при межгодовых колебаниях от 74,3 до 75,7 % (по: Горский, 1935, с. 189, 194). Доля тинды в нерестовых стадах колебалась от 46,6 до 48,7 %, в среднем составляя $48,0 \pm 0,7$ % ($n = 3$ года).

Нерестовый ход. В реку Выг отмечался заход всех сезонных групп лосося за исключением, пожалуй, листопадки (рис. 43). Анадромная миграция начиналась сразу же после ледохода с подходов заледки (крупные рыбы в возрасте P+2+ – 75,5 %; P+3+ – 18,2 %; P+M+Sm+ – 6,3 %), представленной на 90,7 % самками, и продолжалась заходами закройки, в основном представленной самками с пиком миграции в середине июля.

Н.В. Горский (1935) говорит о продолжительном (до конца июля) ходе заледки в р. Выг, основывая это мнение на встречаемости в уловах рыб без морского прироста на чешуе и одновременно указывая на сложность идентификации заледки и закройки по данному признаку. Наши исследования по варзугскому лососю показали, что среди закройки, ход которой

перекрывается с ходом заледки, присутствуют особи как без морского прироста на чешуе, так и с таковым, и только по степени лощания и наличию на жабрах речного паразита *Salmonicola salmonea* заледку можно отличить от закройки. По-видимому, как и в других реках, ход заледки в р. Выг был непродолжителен по времени и приходился на май.

С середины июня по конец августа в реку шли мелкие самцы тинды с пиком подходов в конце июля – начале августа. Ход осеннего лосося, имевший максимум в сентябре, начинался с середины августа и продолжался вплоть до начала осенних ледовых явлений. Как отмечал Н.В. Горский, осенний лосось был представлен рыбами, размерно-возрастная и половая структура которых соответствовала таковой у заледки. Мелкие самки с одним годом морского нагула (листопадка) среди осенней группы не были обнаружены. По данным Г.Х. Шапошниковой (1935), среди 146 экз. исследованной ею тинды самки отсутствовали, хотя по сведениям рыбаков самки все же очень редко встречаются и среди тинды. Таким образом, можно констатировать, что самки созревали как крупный лосось, а самцы в основном как тинда и лишь частично как крупный лосось.

Соотношение полов. Среди производителей выгского лосося преобладали самцы. Согласно нашим расчетам по материалам Н.В. Горского (1935), доля самок в нерестовых стадах составляла $40,3 \pm 1,07\%$ ($n = 3$ года). Самки доминировали среди рыб осенней биологической группы ($91,6 \pm 0,04\%$; $n=3$ года), а среди рыб летней группы составляли $24,5 \pm 0,49\%$ ($n = 3$ года).

Длина и масса. Длина наиболее крупного экземпляра выгского лосося (самец осенней биологической группы в возрасте 4+4+), выловленного в 1930 г., составила 120,5 см по Смитту при весе 19,9 кг (Горский, 1935). Средняя масса промысловых уловов в указанной публикации не приводится, поскольку большая часть тинды использовалась в потребительских целях и не учитывалась промысловой статистикой. Для оценки средней массы и длины рыб в нерестовых стадах мы экстраполировали данные о размерах рыб разных сезонных и биологических групп (табл. 38) на промысловые уловы, определенные экспертным путем Н.В. Горским (1935). С учетом потребительского лова тинды средняя масса рыб в популяции колебалась по годам от 2,7 до 2,9 кг при среднем значении 2,8 кг ($n = 3$ года). Сходство размеров лосося осеннего и весеннего хода свидетельствует о принадлежности рыб из этих условно выделенных Н.В. Горским групп в основном к осенней биологической группе.

В возрастных группах по морскому периоду жизни самцы по размерам везде превосходили самок. Отсутствие достоверных половых различий в усредненных группах связано с изменением соотношения возрастных групп среди самцов и самок при объединении материала.

Возраст. Средняя продолжительность речного периода жизни выгского лосося, определенная по чешуе производителей, составила 3,05 года (табл. 39) и не различалась у рыб по группам и полу.

Таблица 38. Средние показатели массы и длины атлантического лосося р. Выг (по: Горский, 1935; Шапошникова, 1935)

Table 38. Average weight and length of Atlantic salmon in the Vyg River (after: Gorsky, 1935; Shaposhnikova, 1935)

Возраст	Пол	Масса, кг			Длина АС, см		
		n	$M \pm m$	σ	n	$M \pm m$	σ
<i>Тинда, 1931 г.</i>							
P+1+		146	1,8±?	?	146	56,43±0,22	2,71
<i>Летний лосось, 1931 г.</i>							
P+2+	♀	74	4,35±0,07	0,59	74	76,5±0,38	3,5
	♂	79	5,03±0,1	0,8	75	79,4±0,33	3,0
P+3+	♀	153	4,63±0,13	1,6	149	74,9±0,33	3,0
	♂	132	7,30±0,1	1,1	131	89,8±0,27	3,0
В среднем	♀	146	7,42±0,1	1,2	146	90,5±0,33	4,0
	♂	207	6,25±0,14	2,0	206	85,0±0,53	7,5
	♀	93	5,63±0,18	1,7	90	82,3±0,77	7,0
	♂	300	6,05±0,1	1,7	296	84,1±0,44	7,5
<i>Осенний лосось, 1931 г.</i>							
P+2+	♀	44	5,83±0,13	0,85			
P+3+	♀	31	8,60±0,18	1,0			
В среднем	♀	76	7,01±0,2	1,8	76	86,3±0,81	7,00
	♂	8	10,25±1,6	4,5	8	95,0±5,48	15,5
	♀	84	7,27±0,3	2,6	84	87,1±0,93	8,5
<i>1930 г.</i>							
P+2+					106	80,8±0,37	3,75
P+3+					140	95,8±0,54	6,50
В среднем					246	89,4±0,60	9,50
<i>Весенний лосось, 1931 г.</i>							
P+3+	♀	130	7,05±0,1	1,1	130	89,5±0,36	4,00
P+4+	♀	16	9,61±0,4	1,6	16	98,8±1,25	5,00
В среднем	♀	147	7,35±0,11	1,4	147	90,7±0,41	5,00
	♂	13	10,96±0,9	3,2	13	100,2±2,75	11,0
	♀	160	7,60±0,15	1,9	160	91,5±0,50	6,50

Длительность морского нагула рекрутов колебалась от одного до двух лет и в среднем за 1931 г. составила 1,76 года (табл. 40). Самки созревали на 1,25 года позже самцов. Более 80 % самцов созревали через год морского нагула.

Доля остатка в нерестовых стадах выгского лосося, по-видимому, находилась в пределах нескольких процентов: рыбы с нерестовыми марками в начале нерестового хода, когда в стадах наблюдается увеличение доли остатка, составляли 5,3 %. В среднем их значение в популяции было существенно ниже.

Таблица 39. Речной возраст рекрутов атлантического лосося р. Выг (по: Горский, 1935, с. 196)

Table 39. River age of Atlantic salmon first-time spawners in the Vyg River (after: Gorsky, 1935, p. 196)

Пол	Возраст								Средний возраст, лет
	2+		3+		4+		Всего		
	n	%	n	%	n	%	n	%	
Самки	22	5,16	360	84,51	44	10,33	426	100,0	3,05
Самцы	3	2,65	102	90,27	8	7,08	113	100,0	3,04
Оба пола	25	4,60	462	85,70	52	9,70	539	100,0	3,05

Таблица 40. Морской возраст рекрутов атлантического лосося р. Выг (1931 г., по: Горский, 1935), %

Table 40. Sea age of Atlantic salmon first-time spawners in the Vyg River in 1931 (Gorsky, 1935), %

Возраст	Самки	Самцы	Оба пола
P+1+	—	80,3	46,6
P+2+	55,6	15,4	32,3
P+3+	41,6	3,8	19,7
P+4+	2,8	0,5	1,4
Средний возраст	2,50	1,25	1,76

Примечание. Результат обработки исследовательской выборки по крупному лосою (582 экз.) экстраполирован нами на общее промысловое изъятие (2900 экз.) с учетом вылова тинды.

Численность. По оценке Н.В. Горского (1935), в период с 1930 по 1932 г. в р. Выг с учетом потребительского лова тинды вылавливалось от 2200 до 3900 (в среднем 3000) рыб в год, т. е. интенсивность промысла выгского лосося была относительно невысока. Если предположить, что промышленным и потребительским ловом изымалось 50 % нерестовых мигрантов, то ее среднегодовую численность можно оценить примерно в 6000 тыс. В настоящее время нативная популяция лосося утрачена в результате гидростроительства.

3.2.3. АТЛАНТИЧЕСКИЙ ЛОСОСЬ РЕК ЮГО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ БАСЕЙНА БЕЛОГО МОРЯ

В юго-восточной части бассейна Белого моря воспроизводится лось таких крупных речных систем, как Мезень, Кулой, Северная Двина и Онега, а также коротких рек, стекающих с возвышенностей Беломорско-Кулойского плато и Онежского полуострова. В пределах данного промыслового района располагается 12 лососевых рек первого порядка (см. рис. 17 и табл. 3 Приложения).

Река Онега длиной 411 км берет начало из оз. Лача и впадает в Онежский залив Белого моря (рис. 44). Основные левобережные притоки – реки Кожа, Сьвтуга и Кена – также вытекают из озер.

Нерестилища. Лосось нерестится в главной реке и в бассейнах притоков первого порядка – реках Кожа, Чучекса, Волошка, Икса, Моша и Кена. Площадь НВУ онежского лосося, по неполным данным, составляет 477 га, основные нерестилища располагаются в главной реке и бассейне левобережного притока р. Кожы. Доля нерестилищ от общей площади НВУ составляет примерно 10 % (Кулида, 2002).

Биологические группы. Среди нерестовых мигрантов онежского лосося доминируют «озимые» рыбы, доля которых в нерестовых стадах в период с 1972 по 1981 г. в среднем составляла 91,0 % (Кулида, 2002).

Нерестовый ход онежского лосося при существенной сезонной изменчивости интенсивности охватывает весь период открытой воды (Кулида, 2002). Сразу же после вскрытия реки ото льда и до конца июня на нерест поднимается заледка, формируя первый, относительно небольшой миграционный пик. В конце июня – начале июля в реку заходят рыбы летней биологической группы, среди которых большинство составляют самцы тинды. Ввиду низкой относительной численности летние рыбы, так же как и заледка, образуют небольшой пик нерестового хода. Массовый ход лосося в реку начинается со второй половины июля и продолжается до поздней осени; как правило, наблюдаются три пика. В этот период на нерест заходит основная часть популяции, представленная рыбами осенней биологической группы, преимущественно крупными самками, а также самцами с двумя и тремя годами морского нагула.

Соотношение полов. Доля самок среди летних рыб в среднем составила $3,8 \pm 2,64$ % при межгодовых колебаниях от 0,0 до 11,2 % ($n = 4$ года), среди осенних рыб – $70,0 \pm 2,91$ % при межгодовых колебаниях от 54,7 до 77,8 % ($n = 7$ лет; рассчитано по: Кулида, 1981б). С учетом соотношения рыб летней и осенней биологических групп доля самок среди нерестовых мигрантов онежского лосося в период с 1971 по 1982 г. в среднем составляла 64,0 %.

Длина и масса. Средний взвешенный показатель массы онежского лосося в исследовательских выборках за период 1972 – 1977 гг. составил 8,6 кг, различаясь у самцов (9,9 кг) и самок (8,0 кг) на 1,9 кг (табл. 41). В связи с низкой долей тинды межгодовая изменчивость средних показателей длины и массы определяется различиями в соотношении в нерестовых стадах крупного лосося с разной продолжительностью морского нагула до первого нереста.

Возраст. Молодь онежского лосося проводит в реке от 2 до 4 лет. Рыбы с речным возрастом 4 года встречаются единично (Кулида, 1981) и не оказывают влияния на показатели среднего возраста. Судя по чешуе про-

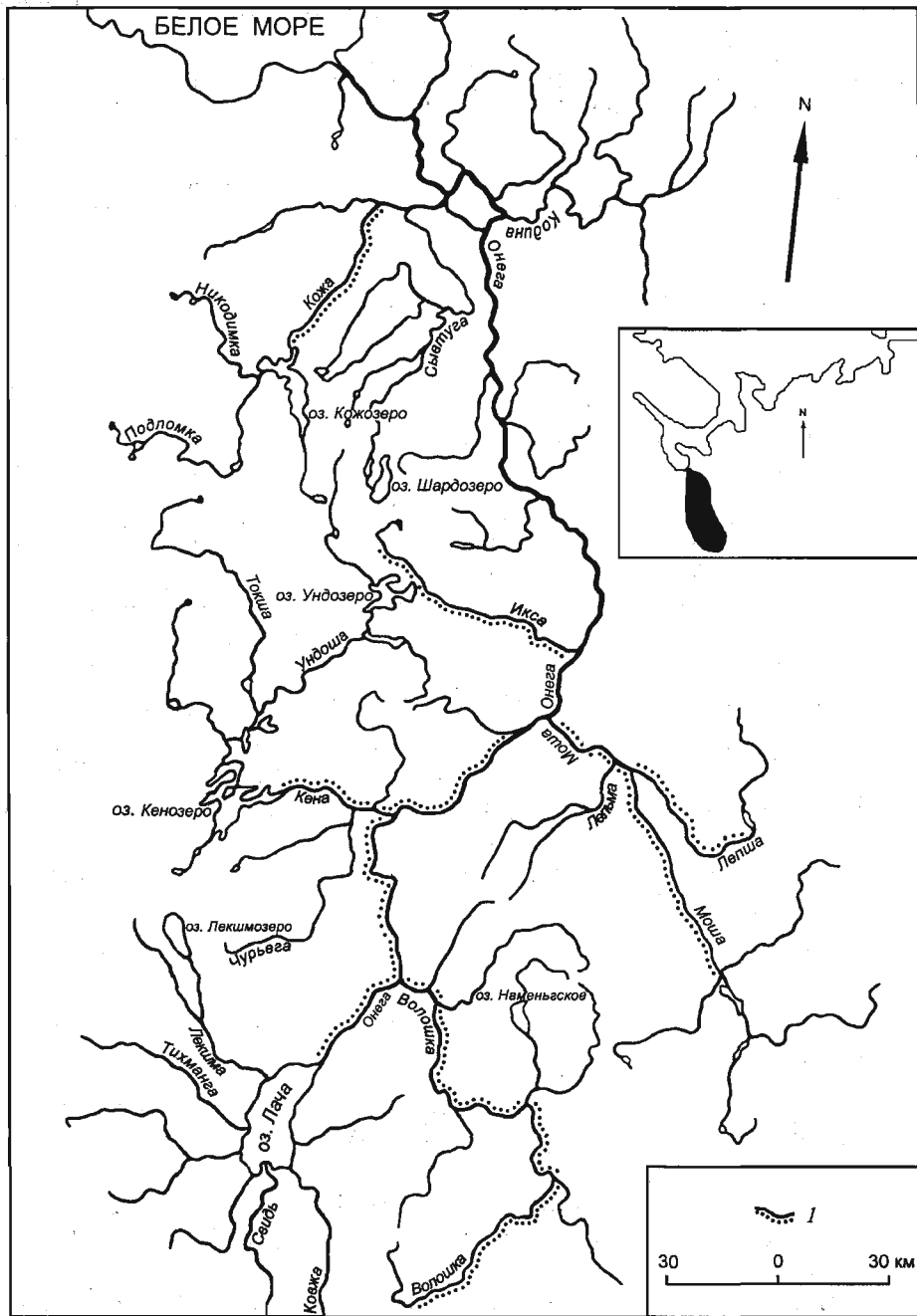


Рис. 44. Картограмма бассейна р. Онеги. 1 – нерестовый район лосося. Карта составлена по материалам С.В. Кулиды (2002)

Fig. 44. The Map of the Onega River basin. 1 – the breeding area of Atlantic salmon. The map is compiled according to materials of S.V. Kulida, 2002

Таблица 41. Средние показатели массы и длины рекрутов «озимого» атлантического лосося р. Онеги (по: Кулида, 1981)

Table 41. Average body length (cm) and weight (kg) of «hiemal» Atlantic salmon first-time spawners in the Onega River (after: Kulida, 1981)

Возраст	Пол	1972–1977 г.			1980 г.			1981 г.		
		n	Длина АС, см	Масса, кг	n	Длина АС, см	Масса, кг	n	Длина АС, см	Масса, кг
P+1+	♀♀	10	71,7	3,6	—	—	—	—	—	—
	♂♂	26	66,0	3,0	2	62,2	2,4	—	—	—
	♀♂	36	68,5	3,3	2	62,2	2,4	—	—	—
P+2+	♀♀	1110	85,4	6,7	126	83,0	6,1	31	87,3	6,2
	♂♂	431	89,0	7,5	60	84,7	6,7	4	88,5	6,2
	♀♂	1541	87,4	7,0	186	83,5	6,3	35	87,5	6,2
P+3+	♀♀	488	102,0	11,0	239	99,7	10,7	4	92,0	7,6
	♂♂	238	110,0	15,1	89	108,5	14,1	6	104,8	11,1
	♀♂	726	106,0	13,2	328	102,7	12,0	10	99,7	9,7
Всего	♀♀	1608	90,4	8,0	365	93,9	9,1	35	87,8	6,4
	♂♂	695	95,3	9,9	151	98,4	11,0	10	98,3	9,1
	♀♂	2303	91,9	8,6	516	95,2	9,7	45	90,1	7,0

изводителей, выловленных с 1972 по 1981 г., 60,7 % из них провели в реке 3 года и 39,3 % – 2. Средняя продолжительность речного периода жизни изменялась от 2,46 до 2,70 года при среднем годовом значении $2,62 \pm 0,03$, причем анадромные самцы жили в реке в среднем 2,64 года, а самки – 2,59 ($n = 8$ лет; Кулида, 1981).

Рекруты онежского лосося нагуливались в море от одного до трех лет (Кулида, 1981; $n = 2303$ экз.):

Возрастная группа	Самки, %	Самцы, %	Оба пола, %
P+1+	0,6	3,7	1,6
P+2+	69,0	62,1	66,9
P+3+	30,4	34,2	31,5
Средний возраст, лет	2,30	2,31	2,30

Доминировали рыбы с двумя годами морского нагула. Средняя продолжительность морского нагула до первого нереста оказалась одинаковой у самцов и самок и составила 2,30 года.

С 1973 по 1980 г. доля повторно нерестующих рыб в исследовательских выборках колебалась от 0,3 до 2,5 %, в среднем составляя $1,03 \pm 0,51$ % (Кулида, 1981).

Численность. Представление о численности онежского лосося можно получить на основании анализа уловов (Приложение, табл. 23), приняв за среднюю массу в уловах среднюю массу рыб в исследовательских выборках, равную 8,6 кг (см. выше). За весь период промысловой эксплуатации на речных тонях р. Онеги в среднем за год вылавливалось 1206 экз.

лосося при межгодовых колебаниях от 46 до 5383 экз. Минимальные уловы конца 70-х – начала 80-х гг. прошлого века отражают депрессивное состояние популяции. К периоду удовлетворительного состояния популяции можно отнести первые два десятилетия промысла на рыбоучетном заграждении, где изымалось около 50 % нерестовых мигрантов. С 1958 по 1977 г. на РУЗе в р. Онега в среднем ежегодно вылавливалось 832 ± 129 рыб при межгодовых колебаниях от 105 до 1756. С учетом производителей, пропущенных на нерест, среднегодовую численность нерестовых стад онежского лосося в период относительно благополучного состояния популяции можно оценить в 1660 экз. при межгодовых колебаниях от 210 до 2500 экз. Современная численность находится на низком уровне, не позволяющем вести промысловую эксплуатацию популяции.

3.2.3.2. РЕКА СЕВЕРНАЯ ДВИНА

Река Северная Двина представляет собой чрезвычайно разветвленную речную систему, на востоке смыкающуюся с бассейном Печоры (р. Вычегда), на западе – с бассейнами Онежского и Ладожского озер (р. Сухона) и охватывающую с юга своей вытянутой в широтном направлении верхней частью бассейны рек Мезени и Онеги (рис. 45). Основными лососевыми реками в системе Северной Двины являются притоки первого порядка – Пинега и Вага, бассейны которых приурочены к закарстованным мезенско-пинежским и онежско-северодвинским возвышенностям, и тиманские притоки различного порядка бассейна Вычегды (Смирнов, 19356; Студенов, 1997; данные управлений «Севрыбвод» и «Комирыбвод»). Притоки, стекающие с северных склонов Северных Увалов, в воспроизводстве северодвинского лосося имеют небольшое значение (р. Луза).

Нерестилища. Широкое распространение известняковых и доломитовых коренных пород способствует развитию карстовых явлений и образованию многочисленных ключей, которые замедляют охлаждение воды осенью в период нереста лосося и поддерживают температуру воды во многих лососевых притоках выше $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ зимой. Благодаря обогревающему влиянию подземных вод такие реки относятся к водоемам с неустойчивым ледовым покровом. Так, р. Емцы (левобережный приток Северной Двины первого порядка) на большей части своего протяжения редко покрывается льдом и только на период очень сильных морозов (Михин, 19596). Даже в годы с суровой зимой среднемесячные температуры воды в реке в районе железнодорожного моста не опускались ниже $0,3\text{ }^{\circ}\text{C}$. Аналогичная картина наблюдается на нерестилищах лосося в верховьях р. Вымь (правобережный приток Северной Двины второго порядка), где участок реки протяженностью более 30 км остается свободным ото льда на протяжении всей зимы и лишь в большие морозы некоторые плесы затягиваются льдом, а также в р. Ворыква, главном лососевом притоке р. Вымь (устное сообщение С.К. Кочанова).

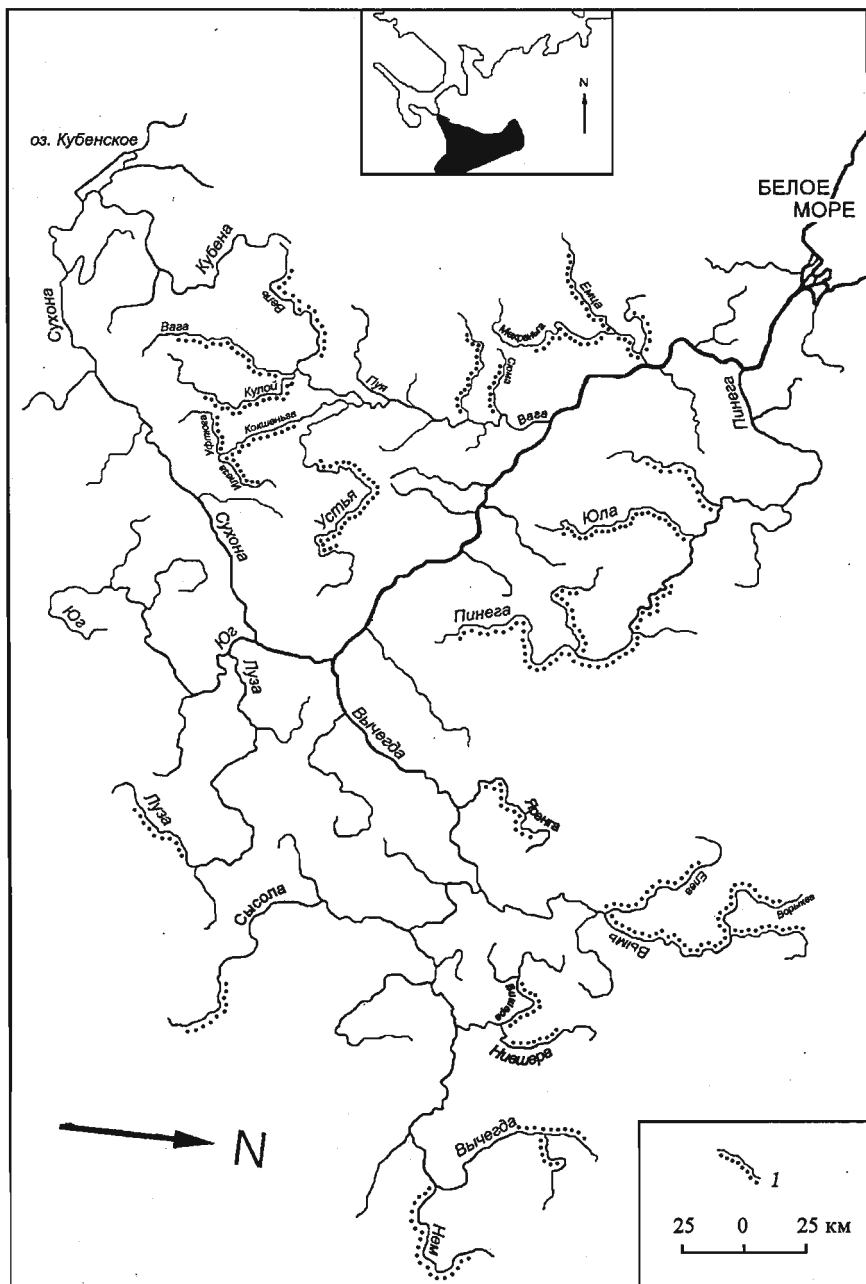


Рис. 45. Картограмма бассейна р. Северной Двины (1 – нерестовый район лосося)

Fig. 45. The Map of the North Dvina River basin (1 – the breeding area of Atlantic salmon)

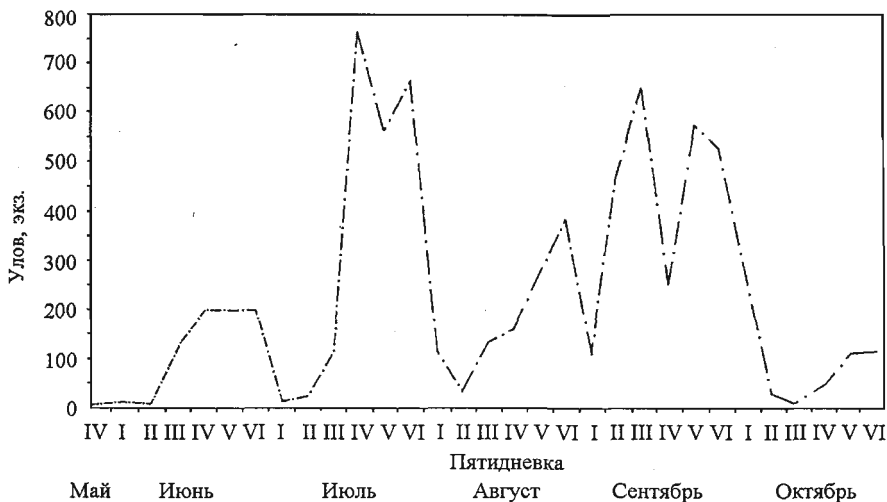


Рис. 46. Уловы атлантического лосося в дельте р. Северной Двины в 1948 г. (по: Гуляева, 1966)
 Fig. 46. Catches of Atlantic salmon in the North Dvina river delta in 1948 (after: Gulaeva, 1966)

Биологические группы. В 1949 г. доля «яровых» рыб в исследовательской выборке из промысловых уловов на участке реки от г. Архангельска до р. Пинеги (с июля по октябрь) составила 43,6 % (Гуляева, 1966). Однако в эти материалы не включена залежка и несколько завышена доля «яровых» рыб. По более поздним данным, при заходе из моря в реку анадромные мигранты северодвинского лосося на 90,1±1,6 % представлены рыбами осенней и на 9,9±1,6 % – летней биологических групп (Кулида, 1985).

Нерестовый ход лосося в р. Северной Двине (рис. 46) представлен всеми сезонными группами. Миграция начинается сразу после вскрытия реки ото льда с подходов залежки, конец хода которой перекрывается с началом хода закройки. Вслед за закройкой в июле идет межень, а в августе начинается ход осеннего лосося, среди которого в сентябре-октябре встречается листопадка. Массовый ход наблюдается со второй декады июля и характеризуется обычно тремя, реже двумя пиками (Гуляева, 1966; Кулида, 1985). В разные по абиотическим условиям годы пики хода могут сдвигаться по времени. Перемещение первого пика хода на ранние сроки, как правило, предваряет интенсивный нерестовый ход стада в целом (Кулида, 1985).

Соотношение полов. Половой состав анадромных мигрантов северодвинского лосося во многом определяется соотношением среди мигрантов рыб летней и осенней биологических групп, поскольку среди первых доминируют самцы (тинда), а среди вторых – самки. За период с 1974 по 1983 г. среди рыб осенней биологической группы было 85 % самок, а среди «яровых» рыб они составили лишь 6,2 % (Кулида, 1985). Используя эти показатели при пересчете данных С.В. Кулиды (1985, с. 12, табл. 1), получим, что доля самок в нерестовых стадах при заходе из

Таблица 42. Средние показатели массы и длины рекрутов «озимого» атлантического лосося р. Северной Двины (по: Кулида, 1985, с дополнениями)

Table 42. Average body length and weight of «hiemal» Atlantic salmon first-time spawners in the North Dwina River (after: Kulida, 1985, with additions)

Возраст	Пол	1974 - 1981 гг.			1982 г.			1983 г.		
		<i>n</i>	Длина АС, см	Масса, кг	<i>n</i>	Длина АС, см	Масса, кг	<i>n</i>	Длина АС, см	Масса, кг
P+1+	♀♀	86	65,9	3,1	—	—	—	1	62,0	3,1
	♂♂	84	66,8	3,4	—	—	—	—	—	—
	♀♂	170	66,3	3,2	—	—	—	1	62,0	3,1
P+2+	♀♀	3604	82,9	6,0	762	79,7	6,5	700	84,3	6,5
	♂♂	449	87,6	6,9	82	88,7	7,7	116	88,6	7,7
	♀♂	4053	83,4	6,1	844	80,6	6,6	816	84,9	6,7
P+3+	♀♀	480	95,8	9,2	42	96,9	10,1	47	97,5	10,1
	♂♂	245	103,9	12,4	21	101,2	12,1	34	104,5	8,6
	♀♂	725	98,6	10,3	63	98,7	10,8	81	100,4	9,5
Всего	♀♀	4170	84,0	6,3	804	80,6	6,7	748	85,1	6,7
	♂♂	778	90,5	8,3	103	91,2	8,6	150	92,2	7,9
	♀♂	4948	85,0	6,6	907	81,9	6,9	898	86,3	6,9

моря в реку в разные годы изменялась от 74,8 до 80,3 %, в среднем составляя $77,2 \pm 1,3$ % ($n = 4$ года). Приводимые в более поздней публикации (Студенов, 1997) данные о доле самок в уловах (87,5 – 90,0 %) совпадают с долей самок среди рыб осенней биологической группы (Кулида, 1985) и, скорее всего, характеризуют именно эту часть популяции, отражая усилившийся со временем избирательный вылов более крупных рыб, среди которых доминируют самки. Тенденция к увеличению доли самок в промысловых уловах северодвинского лосося была отмечена еще в 80-е годы прошлого столетия (Кулида, 1985).

Длина и масса. В 1949 г. средняя масса северодвинского лосося в уловах составила $5,55 \pm 0,07$ кг при средней длине по Смиту $75,1 \pm 0,34$ см ($n = 2035$, Гуляева, 1966). В период с 1974 по 1983 г. средняя масса рыб в исследовательских выборках по годам изменялась от 6,5 до 7,1 кг при среднегодовом значении $6,9 \pm 0,14$ кг, а средняя длина – от 85,4 до 87,3 см при среднем значении $86,1 \pm 0,43$ см ($n=4$ года; Кулида, 1985). Половые различия в размерах минимальны у тинды и достигают более 3 кг в пользу самцов у рыб, идущих на нерест после трех лет морского нагула (табл. 42). Сообщение Е.С. Кучиной (1967) об отсутствии разницы в темпе роста между самцами и самками северодвинского лосося, скорее всего, основывается на анализе небольшого по объему материала (118 экз.), на треть представленного тиндой, и не может относиться к стаду в целом.

Возраст. Судя по чешуе производителей, большинство молоди северодвинского лосося проводит в реке до ската в море два и три года (Ку-

лида, 1985; Студенов, 1997; Студенов и др., 2001). Средняя продолжительность речного периода жизни «озимого» лосося без подразделения по полу за ряд лет составила $2,81 \pm 0,03$ года, а морского нагула до первого нереста – $2,10 \pm 0,02$ года ($n = 10$ лет; табл. 43, 44). Достоверные половые различия в длительности речного периода жизни отсутствуют ($p > 0,05$). Длительность же морского нагула самцов на 0,18 года превышает аналогичный показатель для самок ($p < 0,05$). Учитывая отсутствие достоверных различий в длительности речного периода жизни между «яровым» и «озимым» лососем в других популяциях (наши данные), приведенные выше значения среднего речного возраста для осеннего лосося можно отнести на все нерестовое стадо. Длительность морского нагула до первого нереста «озимого» лосося не может быть отнесена к нерестовому стаду в целом, так как он нагуливается в море более продолжительное время, чем «яровой». По данным С.В. Кулиды (1985), абсолютный возраст летнего лосося в Северной Двине на год меньше, чем у осеннего, и эти различия можно отнести за счет разницы в длительности морского нагула. Тогда средняя длительность морского нагула до первого нереста у «ярового» северодвинского лосося составит 1,10 года (в сопоставлении с 2,10 года у осеннего). Учитывая доли «озимых» и «яровых» рыб в северодвинском стаде (соответственно 90,1 и 9,9 %, см. выше), среднюю продолжительность морского нагула рекрутов можно оценить в 2,00 года.

Таблица 43. Возрастной состав (%) и средняя продолжительность речного периода жизни (годы) рекрутов «озимого» атлантического лосося р. Северной Двины (по: Кулида, 1985 с дополнениями)

Table 43. Age structure (%) and average duration of the river life period (years) of «hiemal» Atlantic salmon first-time spawners in the North Dwina River (after: Kulida, 1985 with additions)

Год	Самцы			Самки			Оба пола		
	2+M+	3+M+	средний возраст, лет	2+M+	3+M+	средний возраст, лет	2+M+	3+M+	средний возраст, лет
1974	6,9	93,1	2,93	9,8	90,2	2,90	9,3	90,7	2,91
1975	17,5	82,5	2,83	19,2	80,8	2,81	18,9	81,1	2,81
1976	17,4	82,6	2,83	20,8	79,2	2,79	20,4	79,6	2,80
1977	16,6	83,4	2,83	28,5	71,5	2,72	26,0	74,0	2,74
1978	9,1	90,9	2,91	8,3	91,7	2,92	8,4	91,6	2,92
1979	26,3	73,7	2,74	35,6	64,4	2,64	34,0	66,0	2,66
1980	24,7	75,3	2,75	20,7	79,3	2,79	21,4	78,6	2,79
1981	23,2	76,8	2,77	28,6	71,4	2,71	27,9	72,1	2,72
1982	13,4	86,6	2,87	14,3	85,7	2,86	14,2	85,8	2,86
1983	5,0	95,0	2,95	8,7	91,3	2,91	8,1	91,9	2,92
В среднем	16,0	84,0	2,84	19,5	80,5	2,81	18,9	81,1	2,81

Таблица 44. Возрастной состав (%) и средняя продолжительность морского периода жизни (годы) рекрутов «озимого» атлантического лосося р. Северной Двины (по: Кулида, 1985 с дополнениями)

Table 44. Age structure (%) and average duration of the sea life period (years) of «hiemal» Atlantic salmon first-time spawners in the North Dwina River (after: Kulida, 1985 with additions)

Год	Самцы			Самки			Оба пола		
	P+2+	P+3+	средний возраст, лет	P+2+	P+3+	средний возраст, лет	P+2+	P+3+	средний возраст, лет
1974	72,7	27,3	2,27	87,5	12,5	2,13	85,4	14,6	2,15
1975	79,5	20,5	2,21	97,3	2,7	2,03	95,2	4,8	2,05
1976	97,5	2,5	2,03	98,3	1,7	2,02	98,2	1,8	2,02
1977	91,5	8,5	2,09	96,7	3,3	2,03	95,7	4,3	2,04
1978	55,6	44,4	2,44	89,7	10,3	2,10	85,1	14,9	2,15
1979	79,8	20,2	2,20	96,2	3,8	2,04	93,5	6,5	2,07
1980	52,5	47,5	2,48	81,3	18,7	2,19	76,6	23,4	2,23
1981	52,3	47,7	2,48	86,7	13,3	2,13	82,6	17,4	2,17
1982	79,6	20,4	2,20	94,8	5,2	2,05	93,0	7,0	2,07
1983	77,3	22,7	2,23	93,8	6,2	2,06	90,9	9,1	2,09
В среднем	73,8	26,2	2,26	92,2	7,8	2,08	89,6	10,4	2,10

Более длительный нагул рекрутов северодвинского лосося в море в 30 – 40-е гг. прошлого века (Кучина, 1967; Гуляева, 1966) объясняется омоложением стада в результате перепромысла (Кулида, 1985).

Численность. Разделив уловы (см. Приложение, табл. 23) на среднюю массу северодвинского лосося (6,9 кг), получаем, что с 1934 по 1985 г. в нижнем течении реки вылавливалось от 797 до 5725 экз. рыб в год при среднем значении 2778 ± 167 экз. Рыбоучетное заграждение на Северной Двине не устанавливалось. Коэффициент промыслового изъятия нерестовых мигрантов в низовьях реки рюжами не определялся. Если принять коэффициент промыслового изъятия северодвинского лосося на речных тонях равным 50 % (по аналогии с режимом работы РУЗов на других реках), то среднегодовую численность стада можно оценить в 5556 экз. (без учета его вылова на морских тонях Белого моря).

3.2.3.3. РЕКА КУЛОЙ

Бассейн Кулоя занимает большую часть Беломорско-Кулойского плато, образуется от слияния рек Сотки и Куличевки и впадает в Мезенский залив в 30 км к западу от устья р. Мезени. Длина реки 220 км, ширина реки в верхнем течении изменяется в пределах 30 – 60 м, ниже впадения р. Сояны увеличивается до 300 – 400 м, а в нижнем течении достигает 3 км. Основные лососевые притоки – реки Келда, Полта, Лака, Сояна, из которых главным является р. Сояна. Она образуется от слияния рек Коту-

га и Кепина. Ее длина 143 км, ширина в верхнем течении – 20 – 30 м, в среднем – 75 – 80 м, в нижнем – 100 м (Кучина, 1935а).

Лосось, заходящий в реки Кулой и Сояна, различается по целому ряду популяционных характеристик (Гошева, Щербина, 1976) и рассматривается ниже раздельно.

Биологические группы. Лосось, воспроизводящийся в бассейне Кулоя, представлен рыбами летней и осенней биологических групп. По данным Т.Д. Гошевой и Л.И. Щербины (1976), полученным на РУЗе, в р. Сояна преобладает «яровой» лосось, составивший за период с 1972 по 1975 г. без учета лошальных рыб в среднем $65,3 \pm 5,1$ % при межгодовых колебаниях от 54 до 78 %. По данным С.В. Кулиды и В.П. Дереца (1985), доля «яровых» рыб среди нерестовых мигрантов соянского лосося, также без учета лошальных рыб, за период с 1972 по 1980 г. в среднем составила $70,9 \pm 3,1$ % при межгодовых колебаниях от 58 до 87,3 %. Если отнести лошальную рыбу, не изымавшуюся промыслом и пропускавшуюся на нерестилища, к осенней биологической группе, то соотношение рыб летней и осенней биологических групп будет примерно равным (Кулида, Дерез, 1985). При пересчете материалов Т.Д. Гошевой и Л.И. Щербины (1976) с учетом лошальных рыб в качестве «озимых» средний показатель доли рыб летней биологической группы в нерестовых стадах снижается до $53,8 \pm 7,1$ % при межгодовых колебаниях от 32,6 до 62,3 %.

Среди производителей лосося р. Кулой преобладают рыбы осенней биологической группы. Доля «яровых» рыб в исследовательской выборке 1974 г. составила 1,8 % (по: Гошева, Щербина, 1976). Как отмечали данные авторы, численность рыб летней биологической группы в нерестовых стадах кулойского лосося настолько мала, что они не имеют промыслового значения.

Нерестовый ход лосося в р. Сояне охватывает период с распаления льда (середина мая) до ледостава (первая половина октября) и представлен четырьмя основными пиками: во второй половине мая – начале июня, во второй-третьей пятидневках июля, в конце августа и конце сентября (Кучина, 1935; Гошева, Щербина, 1976; Кулида, Дерез, 1985). Первый, относительно слабый по интенсивности, пик представлен заледкой – мелкими самками-листопадками прошлогоднего позднего осеннего хода. Второй пик составляют рыбы летней (в основном мелкие самцы тинды), два последующих – рыбами осенней биологической группы, в основном самками-листопадками. Ход в реку «озимых» рыб начинается 10–15 августа.

В р. Кулой выше впадения р. Сояны интенсивный ход лосося начинается позже, чем в р. Сояне, и приходится на конец июля. Пик хода «яровых» рыб выражен слабо, в результате основной ход сдвигается на осенние месяцы (Гошева, Щербина, 1976).

Соотношение полов. Среди «яровых» рыб соянского лосося, характеризующихся преобладанием самцов, доля самок в среднем за период 1972 – 1980 гг. составила $17,1 \pm 3,7$ % при межгодовых колебаниях 1,2 – 39,7 %, а

среди «озимых» — $87,4 \pm 2,2$ и $74,5 - 95,7$ % соответственно. В целом за данный период средневзвешенная доля самок среди нерестовых мигрантов равнялась 47,0 % (исследовано 4384 экз. рыб; по: Кулида, Дерез, 1985). По данным Т.Д. Гошевой и Л.И. Щербины (1976), в 1974 г. доля самок среди «яровых» рыб соянского лосося составила 21,6 %, «озимых» — 91,0 %, в нерестовом стаде — 73,3 %.

В р. Кулой, по данным этих же авторов, доля самок среди рыб летней биологической группы составила 25,0 % (исследовано 4 экз.), осенней — 88,3 % (исследовано 223 экз.), в среднем в выборке — 87,2 %. Скорее всего, высокая доля самок в выборке является результатом низкой репрезентативности выборки «яровых» рыб.

Длина и масса. В р. Сояну заходит мелкий лосось (Кучина, 1935; Гошева, Щербина, 1976; Кулида, Дерез, 1985), длина и масса которого приводится в табл. 24 Приложения. В среднем за период 1972 — 1978 гг. средняя масса соянского лосося составила 2,6 кг при средней длине 60,9 см и оказалась одинаковой у рыб разных биологических групп. Среди рыб с одним годом морского нагула самки и самцы не отличались по размерам, а в возрастной группе P+2+ самцы на 0,3 — 0,6 кг превышали самок. Во всех возрастных по морскому периоду жизни группах «озимые» рыбы по длине и массе превосходили «яровых».

Лосось р. Кулой отличается более крупными размерами. В 1974 г. средняя масса кулойского лосося составила 3,58 кг против 2,27 кг соянского (Гошева, Щербина, 1976).

Возраст. Большинство пестряток до ската в море проводит в р. Сояне три года. По данным разных авторов, средняя длительность речного периода жизни соянского лосося составляла 2,92 года ($2+ - 18,0$ %; $3+ - 70,5$ %; $4+ - 10,9$ %, исследован 431 экз. производителей; по: Кучина, 1935) или 2,99 года ($2+ - 3,4$ %; $3+ - 94,1$ %; $4+ - 2,5$ %, исследован 801 экз. производителей; по: Гошева, Щербина, 1976).

По материалам С.В. Кулиды и В.П. Дерез (1985), производители лосося р. Сояны впервые созревали после одного-двух лет нагула в море ($n = 3823$ экз.):

Возрастная группа	Самки, %	Самцы, %	Оба пола, %
P+1+	45,9	88,6	68,5
P+2+	54,1	1,4	31,5
Средний возраст, лет	1,54	1,11	1,32

По данным Е.С. Кучиной (1935), в 1932 г. доля тинды среди рекрутов соянского лосося, особенно среди самцов, была существенно ниже ($n = 1004$):

Возрастная группа	Самки, %	Самцы, %	Оба пола, %
P+1+	53,3	68,8	59,3
P+2+	46,7	31,2	40,7
Средний возраст, лет	1,47	1,31	1,41

Видимо, мелкие низкосортные самцы тинды в условиях рассредоточенного промысла частично использовались рыбаками для личного потребления и не поступали в промысловые уловы (Смирнов, 1935а), из которых брали исследовательские выборки. Данные же первых двух авторов относятся к периоду лова лосося на рыбоучетных заграждениях, из которых уловы в полном объеме поступали на рыбоприемные пункты и полнее отражали структуру облавливаемой популяции.

В целом нерестовые мигранты соянского лосося большей частью представлены рыбами с одним годом морского нагула. Крупные лососи с двумя годами морского нагула преобладали среди самок (54,1 %), а среди самцов – тинда (88,6 %). Рыбы в возрасте P+3+ среди нерестовых мигрантов встречаются единично: из 600 просмотренных экземпляров «озимого» лосося были обнаружены самец и самка данной возрастной группы, что составило 0,3 % (Гошева, Щербина, 1976).

Среди нерестовых мигрантов, заходящих в р. Сояну, рыбы с нерестовыми марками в 1974 г. составили 1,1 %. При этом преобладали (88,9 %) рыбы, идущие на повторный нерест после одного лета пребывания в море (Гошева, Щербина, 1976), что свидетельствует об их посленерестовом нагуле в Белом или прилегающих к нему районах Баренцева моря.

Средняя продолжительность речного периода жизни кулойского лосося составила 2,96 года (2+ – 4,4 %; 3+ – 95,2 %; 4+ – 0,4 %, исследовано 227 экз. производителей, по: Гошева, Щербина, 1976) и совпала с соответствующими показателями для соянского лосося. В 1974 г. нерестовые мигранты распределялись в возрастных группах по морскому периоду жизни следующим образом: P+1+ – 50,2 %; P+2+ – 45,3 %; P+3+ – 1,3 %; SM – 3,2 %. Средняя продолжительность жизни рекрутов в море составила 1,5 года (P+1+ – 51,9 %; P+2+ – 46,8 %; P+3+ – 1,3 %; по: Гошева, Щербина, 1976).

Численность. За период 1972–1975 гг. среднегодовую численность производителей лосося р. Сояны (без лошалых рыб) можно оценить в $7762 \pm 1133,2$ экз. при межгодовых колебаниях от 5530 до 10 922 экз. (по: Гошева, Щербина, 1976). В настоящее время численность популяции, подорванная в 70-х гг. прошлого века чрезмерной эксплуатацией, снизилась до уровня, при котором промысел стал экономически нецелесообразным (Приложение, табл. 25).

Численность кулойского лосося, судя по данным промысловой статистики (см. Приложение, табл. 25), была не ниже, чем соянского, но сократилась до низкого уровня в 60-х гг. прошлого столетия.

3.2.3.4. РЕКА МЕЗЕНЬ

Река Мезень берет начало с западного склона возвышенностей южного Тимана и впадает в Мезенский залив Белого моря (рис. 47). Длина реки 966 км. Правобережные лососевые притоки Мезени также берут на-

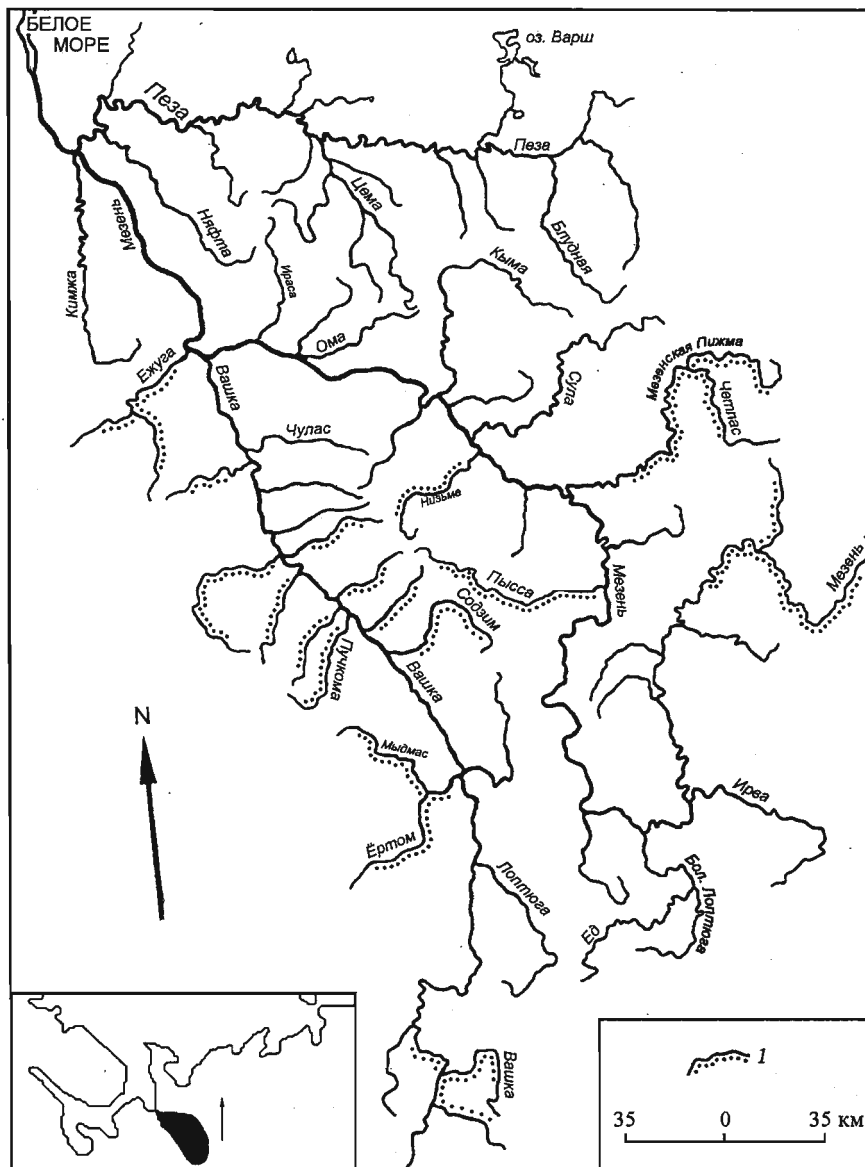


Рис. 47. Картохема бассейна реки Мезени (1 – нерестовый район лосося)
 Fig. 47. The Map of the Mezen' River basin (1 – the breedin area of Atlantic salmon)

чало с Тимана, а большинство левобережных – с восточных склонов Мезенско-Пинежской возвышенности.

Нерестилища. В р. Мезени нерестилища атлантического лосося располагаются на участке от пос. Верхнемезенск (781-й километр от устья) до верховий. За исключением протяженного плесового участка в верхнем течении реки длиной 18 км (от впадения р. Ув-ю до р. Верхняя Пуз-

ла) пороги и плесы представлены примерно в равном соотношении. Выше впадения р. Ув-ю ширина порогов составляет 15 – 20 м, ниже впадения р. Верхней Пузлы возрастает до 30 – 40 м, а на участке после впадения Нижней Пузлы – до 50 – 70 м. В бассейне левобережного притока р. Вашки НВУ лосося приурочены к верховьям самой реки и небольшим по протяженности притокам первого (по отношению к р. Вашке) и второго порядков.

Биологические группы. Доля рыб летней биологической группы среди нерестовых мигрантов мезенского лосося за период с 1974 по 1981 г. составила 8,0 %, а в 1983 г. – 14,0 %, что в среднем соответствует 11 % (Кулида, 1984). Данные по доле летних рыб за 1981 г. (1,0 %) ввиду их большого отклонения от показателей за другие годы при расчете среднего показателя нами не учитывались.

Нерестовый ход лосося в р. Мезени начинается в мае-июне с распалением льда и завершается с наступлением ледостава. Первой в реку заходит заледка, ход которой перекрывается с ходом закройки. В июле идет массовый ход самцов тинды, созревающих по летнему типу. Со второй половины августа и до ледостава идет осенняя рыба, в состав которой входит и листопадка.

Соотношение полов. Доля самок среди рыб осенней биологической группы за период с 1974 по 1980 г. варьировала по годам от 78,8 до 84,0 % при среднем показателе $81,5 \pm 1,4\%$ ($n = 4$ года; Кулида, 1981б). По данным этого же автора, рыбы летней биологической группы в среднем на 93,8 % представлены самцами. Учитывая соотношение рыб разных биологических групп (см. выше) и различия их полового состава, можно оценить долю самок в нерестовых стадах мезенского лосося равной 73,2 %.

Длина и масса. Средняя масса анадромных мигрантов мезенского лосося за ряд лет составила 5,2 кг при средней длине 76,6 см (табл. 45). Половые различия размеров невелики: по массе тела в возрастных группах не превышают 0,4 кг, а по длине – 2,0 см. Средняя масса рыб в смежных возрастных группах по морскому периоду жизни увеличивается примерно в два раза, а длина тела – на 5,0 см.

Возраст. Судя по чешуе производителей, молодь мезенского лосося проводит в реке от двух до четырех лет (Кулида, 1981б). Четырехлетки встречаются редко. Их доля значительно ниже 1 % и не оказывает существенного влияния на оценку средней продолжительности речного периода жизни рыб. Доминируют (85,5 %) рыбы с тремя годами речной жизни. При исключении редко встречающихся четырехгодовиков оставшиеся 14,5 % приходятся на долю рыб с двумя годами речной жизни. Половые различия возрастного состава и длительности пребывания в реке не выявлены: средний возраст самцов по реке составил 2,86 года, а самок – 2,85 (Кулида, 1981б).

Таблица 45. Средние показатели массы (кг) и длины (см) рекрутов «озимого» атлантического лосося р. Мезени (по: Кулида, 1981б)

Table 45. Average body length (cm) and weight (kg) of «hiemal» Atlantic salmon first-time spawners in the Mezen River (after: Kulida, 1981b)

Возраст	Пол	1974–1977 гг.			1979 г.			1980 г.		
		n	Длина	Масса	n	Длина	Масса	n	Длина	Масса
P+1+	♀♀	2	65,0	2,4	1	53,5	2,0	5	60,8	2,3
	♂♂	3	63,2	2,4	—	—	—	4	56,4	2,2
	♀♂	5	64,0	2,4	1	53,5	2,0	9	58,6	2,3
P+2+	♀♀	232	77,6	4,8	138	73,5	5,2	540	77,1	4,7
	♂♂	50	81,3	5,2	37	73,7	5,2	95	79,2	5,1
	♀♂	282	78,9	4,9	175	73,5	5,2	635	77,4	4,8
P+3+	♀♀	7	96,6	9,6	2	75,6	5,9	22	92,4	7,7
	♂♂	4	96,4	9,4	1	84,5	8,7	9	95,8	9,4
	♀♂	11	96,5	9,5	3	78,6	6,8	31	93,4	8,2
Всего	♀♀	241	78,0	4,9	141	73,4	5,2	567	77,5	4,8
	♂♂	57	81,4	5,3	38	74,0	5,3	108	79,7	5,4
	♀♂	299	79,2	5,0	179	73,5	5,2	675	77,9	4,9

Примечание. В таблицу не включены небольшие по объему материалы (30 экз.) за 1981 г.

Рекруты мезенского лосося нагуливались в море от одного до трех лет (Кулида, 1981б; $n = 1182$ экз.):

Возраст	Самки, %	Самцы, %	Оба пола
P+1+	0,8	3,3	1,3
P+2+	95,8	89,7	94,6
P+3+	3,4	7,0	4,1

Большинство из них представлено крупными лососями с двумя годами морского нагула, причем средняя продолжительность морского нагула самцов и самок оказалась одинаковой, составив 2,03 года. В отличие от самок среди самцов больше рыб с одним и тремя годами морского нагула.

По опросным данным, лосось, воспроизводящийся в верхнем течении р. Мезени, отличается относительно мелкими размерами. Масса большинства рыб на нерестилищах находится в пределах 3 – 4 кг. В р. Вашку, приток р. Мезени, заходил более крупный лосось.

Численность. Современная численность мезенского лосося далека от оптимального уровня, о чем свидетельствуют данные промысловой статистики (см. Приложение, табл. 23). Высокие среднегодовые уловы на уровне $85,0 \pm 10,2$ т (колебания $30,8 \pm 164,8$ т) в период с 1946 по 1957 г. скачкообразно снизились начиная с 1958 г. до среднегодового значения $7,1 \pm 1,17$ (колебания 0,2–18,6 т). В настоящее время численность нерестовых стад настолько низка, что промысловый лов закрыт ввиду нерентабельности. Если принять среднюю массу уловов равной 5,2 кг (см. выше), то в период высокой численности нерестовых стад в среднем в год вы-

лавливалось $16\,336 \pm 1954$ экз. рыб при межгодовых колебаниях от 5923 до 31 692 экз. Соответственно в период низкой численности (после 50-х годов прошлого столетия) вылавливалось 1373 ± 226 экз. рыб при межгодовых колебаниях от 38 до 3577 экз.

Обращает на себя внимание тот факт, что падение уловов мезенского лосося на порядок произошло при отсутствии загрязнения реки промышленными стоками и до начала сплошных рубок леса в бассейнах нерестовых притоков Мезени на территории Удорского р-на Республики Коми и начала промысла атлантического лосося в открытом море иностранными государствами. Единственным фактором, который мог привести к глубокой и необратимой депрессии численности популяции, является отечественный промысел – в период высоких уловов изымалось не менее 90 % численности нерестовых стад, среднегодовая численность которых до подрыва запасов составляла около 20 тыс. рыб.

3.3. АТЛАНТИЧЕСКИЙ ЛОСОСЬ РЕК ЧЁШСКОГО ПРОМЫСЛОВОГО РАЙОНА

Бассейн Чёшской губы Баренцева моря с запада примыкает к бассейну Печоры и включает шесть лососевых рек (см. рис. 17 и табл. 3 Приложения). Все реки берут начало на северном склоне Тиманского кряжа на высотах с гипсометрическими отметками от 248 до 303 м над ур. м. и впадают в Баренцево море. По размерам их можно отнести к категории средних. Их длины не превышают 160 км, а площадь водосбора варьирует от 1200 до 4800 км².

Особенности популяционной структуры атлантического лосося в данном регионе рассматриваются на примере лосося рек Волонги и Индиги, имевших в свое время промысловое значение. При характеристике лосося р. Волонги мы основываемся на материалах Л.А. Даниленко (1965, 1967), а р. Индиги – на результатах собственного анализа биологической структуры нерестовых мигрантов по ихтиологическим сборам, выполненным сотрудниками управления «Севрыбвод» (Дерец, Мартынов, 1996).

Биологические группы. В период 1961 – 1963 гг. (проанализировано 1600 экз.) рыбы осенней биологической группы в нерестовых стадах составляли 75,3 % (Даниленко, 1967). Среди них доминировали самки в возрасте P+2+. Рыбы летней биологической группы на 70,2 % были представлены самцами тинды.

В р. Индиге в 1979 г. среди 360 рыб, отловленных за период с 22 августа по 11 сентября, доля осеннего лосося составила 93,6 %. Однако эта величина завышена, поскольку перекрытие было установлено с запозданием и не захватило значительную часть нерестового хода тинды. В действительности доля осенних рыб в р. Индиге ниже и сопоставима с таковой в р. Волонге. Среди осенних рыб преобладают крупные самки, а среди летних – мелкие самцы.

Нерестовый ход лосося в р. Волонге начинается со второй половины июля и продолжается до начала октября (Даниленко, 1965). Весенний ход рыб (заледка) в реку не отмечен. В июле—начале августа среди мигрантов преобладает тинда, представленная мелкими самцами летней биологической группы. С первых дней хода встречаются крупные самки и самцы, прожившие в море более двух лет. На наш взгляд, этих рыб можно отнести к закройке. Массовый ход лосося осенней биологической группы, в основном рыб с двумя годами морской жизни, приходится на вторую половину августа и продолжается до октября. Однако и в августе часто встречаются самки и самцы летней биологической группы, а в первой декаде сентября единично отмечены крупные и мелкие самцы с текучими половыми продуктами.

Ход лосося в р. Индигу также начинается со второй половины июля и продолжается до начала октября (Дерец, Мартынов, 1996). Заледка не отмечена. Нерестовый ход открывают крупные рыбы летней биологической группы (закройка), представленные в основном самками с двумя годами морского нагула. В первой половине августа доминируют мелкие самцы (тинда) с одним годом морского нагула, а в августе — сентябре наблюдается интенсивный ход крупного лосося осенней биологической группы, среди которого встречаются самцы и самки летней группы с гонадами на четвертой стадии зрелости. Такова в общих чертах картина хода рекрутов. Если выделить рыб остатка из общего стада и проанализировать их миграцию отдельно, то становится очевидным постепенное нарастание их хода в июле — августе и наличие пика в сентябре. За три года исследований (Даниленко, 1967) распределение остатка в р. Волонге по месяцам составило: в июле — 8,0 % (колебания 4,2– 15,4 %), в августе — 12,4 % (11,1 — 14,5 %) и в сентябре — 79,6 % (73,1 — 84,7 %).

К особенностям нерестового хода лосося в реках региона следует отнести отсутствие хода заледки, несмотря на то, что бóльшая часть популяции представлена рыбами осенней биологической группы. На наш взгляд, это обстоятельство объясняется небольшими размерами рек и отсутствием подходящих условий для отстоя половозрелых рыб в их приустьевых участках.

Соотношение полов. Бóльшая часть нерестовых мигрантов лосося р. Волонги представлена самками, среднегодовая доля которых составила 60,4 %. В течение нерестового хода доля самок среди мигрантов повышалась в среднем за три года наблюдений с 17,0 % в июле до 71,4 % в сентябре. Преобладание самок в нерестовом стаде отмечено нами и для лосося р. Индиги (Дерец, Мартынов, 1996).

Длина и масса. В реки региона заходит относительно мелкий лосось. Так, по данным промысловой статистики, масса рыб в уловах в разные годы колебалась в р. Волонге от 2,0 до 4,7 кг, составляя в среднем 2,7 кг ($n = 8$ лет), а в р. Индиге — от 2,0 до 4,1 кг, в среднем 2,6 кг ($n = 6$ лет). Достаточно широкий размах межгодовых значений средней массы

Таблица 46. Средние показатели массы и длины рекрутов атлантического лосося р. Индиги в 1979 г. (по: Дерез, Мартынов, 1996)

Table 46. Average body length and weight of Atlantic salmon first-time spawners in the Indiga River in 1979 (after: Derets, Martynov, 1996)

Возрастная группа	Пол	Число, экз.	Масса, кг		Длина АС, см	
			$M \pm m$	σ	$M \pm m$	σ
3+1+	♀♀	2	2,6 ± 0,88	1,24	61,0 ± 7,00	9,90
	♂♂	9	1,9 ± 0,14	0,41	53,8 ± 1,23	3,70
4+1+	♂♂	8	2,3 ± 0,04	0,12	55,3 ± 0,57	1,62
P+1+	♀♀	2	2,6 ± 0,88	1,24	61,0 ± 7,00	9,90
	♂♂	17	2,1 ± 0,09	0,39	54,5 ± 0,71	2,93
	♀♂	19	2,2 ± 0,12	0,51	55,2 ± 0,95	4,16
2+2+	♀♀	74	4,6 ± 0,32	2,75	74,8 ± 0,25	2,10
	♂♂	20	5,4 ± 0,27	1,20	78,6 ± 1,05	4,68
3+2+	♀♀	165	4,5 ± 0,10	1,23	76,3 ± 0,17	2,18
	♂♂	50	5,5 ± 0,19	1,35	78,1 ± 0,37	2,56
4+2+	♀♀	14	4,3 ± 0,19	0,72	71,0 ± 1,23	4,59
	♂♂	4	5,4 ± 0,62	1,24	72,3 ± 3,45	6,90
P+2+	♀♀	253	4,5 ± 0,12	1,91	75,6 ± 0,31	4,94
	♂♂	74	5,5 ± 0,20	1,71	77,9 ± 0,53	4,53
	♀♂	327	4,7 ± 0,09	1,62	76,1 ± 0,26	4,62
2+3+	♀♀	4	9,3 ± 0,24	0,48	92,9 ± 2,01	4,01
	♂♂	3	10,4 ± 1,19	1,68	96,1 ± 3,97	5,62
3+3+	♀♀	6	7,1 ± 0,78	1,75	83,5 ± 3,30	7,37
	♂♂	6	8,7 ± 0,74	1,65	92,6 ± 2,86	6,39
P+3+	♀♀	10	8,0 ± 0,87	2,62	87,3 ± 2,26	6,79
	♂♂	9	9,3 ± 0,68	1,91	93,8 ± 3,42	9,68
	♀♂	19	8,6 ± 0,44	1,85	90,4 ± 2,30	9,76

рыб в уловах, видимо, объясняется межгодовыми различиями в сроках работы рыбоучетного заграждения. Если по гидрометеорологическим причинам оно начинало работу поздно и не полностью отлавливало тинду, то средняя масса рыб в уловах повышалась, и соответственно понижалась, когда перекрытие вынужденно снималось до окончания хода крупного лосося.

Данные по размерно-массовым параметрам рыб из исследовательских проб свидетельствуют о сходстве размеров лосося рек Волонги и Индиги. Максимальная масса особи в популяции волонгского лосося составила 13,5 кг при длине тела 109 см, а минимальная – 1,3 кг при длине 47,0 см. По нашим данным, наибольшие (102,5 см и 12,3 кг) и наименьшие (47,0 см и 1,8 кг) размеры среди нерестовых мигрантов индигского лосося имели самцы в возрасте 2+3+ и 3+1+ лет (табл. 46, 47).

Таблица 47. Сезонные изменения массы и длины рекрутов атлантического лосося р. Волонги в 1961 – 1963 гг. (по: Даниленко, 1965, 1967)

Table 47. Seasonal dynamics of body length and weight of Atlantic salmon first-time spawners in the Volonga River in 1961 – 1963 (after: Danilenko, 1965, 1967)

Месяц	Возраст	Пол	Число, экз.	Масса, кг		Длина АС, кг	
				М	lim	М	lim
Июль	P+1+	♀♂	168	1,7	—	52,2	—
	P+2+	♀♂	68	4,0	—	74,5	—
	P+3+	♀♂	5	7,1	—	88,1	—
	P+4+	—	1	13,5	—	109,1	—
Август	P+1+	♀♂	109	1,5	—	52,1	—
	P+2+	♀♂	574	4,5	—	73,9	—
	P+3+	♀♂	7	9,7	—	95,0	—
Сентябрь	P+1+	♀♂	51	1,8	1,3–3,2	56,8	47,0–65,0
		♂♂	50	2,3	1,3–3,2	58,7	49,0–67,0
	P+2+	♀♂	101	2,0	1,3–3,2	57,7	47,0–67,0
		♀♂	497	4,7	2,3–9,0	75,5	63,0–95,0
		♂♂	192	6,0	2,8–9,0	81,6	61,0–96,0
		♀♂	689	5,1	2,3–9,0	77,2	63,0–96,0
	P+3+	♀♂	4	7,1	5,8–7,9	86,5	82,0–89,0
		♂♂	8	9,9	4,8–12,0	97,5	83,5–105,0
За сезон	P+1+	♀♂	12	9,0	5,8–12,0	93,8	82,0–105,0
		♀♂	378	1,7	—	53,6	—
	P+2+	♀♂	1331	4,8	—	75,6	—
	P+3+	♀♂	24	8,8	—	93,0	—
P+4+	♀♂	1	13,5	—	109,0	—	

Средние размеры рыб в сходных по морскому периоду жизни возрастных группах существенно увеличиваются в конце нерестового хода (Даниленко, 1967). Половые различия средних показателей размеров начинают проявляться у тинды и достигают более 2 кг по массе и до 10 см по длине у старших по морскому периоду жизни рыб.

Возраст. Достаточно полное представление о возрастной структуре популяции лосося р. Волонги дают материалы Л.А. Даниленко, сведенные в табл. 48. За все годы исследований в нерестовом стаде среди рекрутов преобладали рыбы в возрасте 3+2+. По речному периоду жизни половые различия в возрасте практически отсутствовали. Средний речной возраст самок составил 2,9 года, самцов – 2,94. По морскому периоду жизни самцы были значительно младше самок: в среднем 1,58 и 1,96 года соответственно. Это обусловлено присутствием среди них значительной доли тинды, относящейся к рыбам летней биологической группы. Однако

Таблица 48. Возрастной состав рекрутов атлантического лосося р. Волонги в 1961 – 1963 гг. (по: Даниленко, 1965, 1967), %

Table 48. Age structure of Atlantic salmon first-time spawners in the Volonga River in 1961 – 1963 (after: Danilenko, 1965, 1967), %

Море Река	Самки (n = 1062)				Самцы (n = 712)					Оба пола (n = 1774)					
	1+	2+	3+	M+	1+	2+	3+	4+	M+	1+	2+	3+	4+	M+	
2+	0,7	12,4	0,1	13,2	7,3	8,3	0,7		16,3	3,3	10,8	0,3		14,4	
3+	3,8	70,3	1,0	75,1	34,2	39,6	1,5	0,1	75,4	16,0	56,0	1,2	0,1	75,3	
4+	0,8	10,9		11,7	2,1	6,2			8,3	1,3	9,0			10,3	
P+	5,3	93,6	1,1	100	43,6	54,1	2,2	0,1	100	20,6	75,8	1,5	0,1	100	
Средний возраст: море				1,96						1,59					
река				2,99						2,92					

Примечание. Расчет выполнен по Даниленко, 1965 (с. 49, табл. 9). Один экземпляр в возрасте 3+4+ суммирован из табл. 6. Исследовательская проба приведена без перерасчета на уловы. В возрастных группах объединены рыбы с приростом и без прироста на чешуе.

среди крупного осеннего лосося самцы составили 56,4 %. Таким образом, почти половина самцов волонгского лосося вступает в нерестовую миграцию после первого года морского нагула, в то время как 95,4 % самок мигрируют в реку на первый нерест после двух лет пребывания в море.

Доля остатка среди нерестовых мигрантов в разные годы колебалась от 4,6 до 14,1 %, в среднем составляя 10,7 % (Даниленко, 1967). Особи с двумя нерестовыми марками на чешуе, т. е. участвующие в размножении в третий раз, в среднем среди остатка составили 6,7 % при межгодовых колебаниях от 0,0 до 9,1 %. Среди рыб, идущих на повторный нерест, доминировали самки с возрастной формулой P+2+Sm+. Среди самок рыбы с одним годом морского нагула до первого нереста, в прошлом тинда, составили 14,9 %, с двумя – 84,4 %, с тремя – 0,7 %. Большинство рыб (98,0 %) возвращалось на повторный нерест после одного морского нагульного сезона и лишь 2,0 % – на второй год пребывания в море.

Возрастной состав рекрутов лосося р. Индиги (табл. 49) сходен с волонгским. Значительно меньшая доля тинды в исследовательской пробе связана, скорее, не с межпопуляционными различиями, а с фрагментарностью материалов.

Численность. В р. Волонге учтенная численность нерестовых мигрантов колебалась от 448 до 2742 рыбы, в среднем составляя 1778 особей. Более многочислен был лосось в р. Индиге, в которую ежегодно в среднем заходило 3235 рыб при межгодовых колебаниях от 1345 до 4442 экз. (табл. 50). Учитывая, что часть нерестовых мигрантов могла заходить в реки до установки и после снятия промысловых орудий лова, а также во время перерывов в их работе в результате аварийных ситуаций, реальная численность популяций лосося была несколько выше учтенной. Приведенные данные о численности популяций лосося относятся к периоду удовлетворительного состояния его промысловых запасов.

Таблица 49. Возрастной состав рекрутов атлантического лосося р. Индиги в 1979 г. (по: Деретц, Мартынов, 1996), %

Table 49. Age structure of Atlantic salmon first-time spawners in the Indiga River in 1979 (after: Derets, Martynov, 1996), %

Море Река	Самки (n = 265)				Самцы (n = 100)				Оба пола (n = 365)				
	1+	2+	3+	М+	1+	2+	3+	М+	1+	2+	3+	М+	
2+		27,9	1,5	29,4		20,0	3,0	23,0		25,8	1,9	27,7	
3+	0,8	62,2	2,3	65,3	9,0	50,0	6,0	65,0	3,0	58,9	3,3	65,2	
4+		5,3		5,3	8,0	4,0		12,0	2,2	4,9		7,1	
P+	0,8	95,4	3,8	100,0	17,0	74,0	9,0	100,0	5,2	89,6	5,2	100,0	
Средний возраст: море				2,03					1,92				
река				2,76					2,89				

Примечание. Исследовательская проба. Сбор материалов выполнен с 22 августа по 16 сентября.

Таблица 50. Вылов и пропуск атлантического лосося на РУЗах рек Волонги и Индиги по данным промысловой статистики

Table 50. Catch and pass of Atlantic salmon in the Volonga and Indiga Rivers on counting fences according to commercial statistics

Год	Выловлено, шт.	Пропущено на нерест, шт.	Учтенная численность, шт.	Доля изъятия, %
<i>Река Волонга</i>				
1965	1371	1371	2742	50,0
1966	1571	794	2365	66,4
1969	277	385	662	41,8
1970	1025	531	1556	65,9
1972	1006	502	1508	66,7
1973	1765	884	2649	66,6
1974	1566	382	1948	80,4
1975	1395	726	2121	65,8
1980	294	154	448	65,6
В среднем	1141	637	1778	64,2
<i>Река Индига</i>				
1965	1385	1395	2780	49,8
1966	2520	1320	3840	65,6
1968	2429	1234	3663	66,3
1969	910	435	1345	67,7
1970	977	575	1552	63,0
1973	2295	1167	3462	66,3
1974	2852	1374	4226	67,5
1975	2968	1456	4424	67,1
1976	2106	991	3097	68,0
1977	2970	1472	4442	66,9
1978	1873	882	2755	68,0
В среднем	2117	1118	3235	65,4

3.4. АТЛАНТИЧЕСКИЙ ЛОСОСЬ ПЕЧОРСКОГО ПРОМЫСЛОВОГО РАЙОНА

К Печорскому промысловому району мы относим лососевые реки от Печоры до Кары (см. рис. 17 и табл. 3 Приложения). Промысловое значение здесь имел лосось, воспроизводящийся в бассейне Печоры.

Бассейн Печоры охватывает большую часть Тимано-Печорской геоморфологической провинции. Атлантический лосось воспроизводится в пределах ее горного обрамления в реках, стекающих с западного склона Северного и Приполярного Урала и восточного склона Тиманского кряжа (рис. 48).

В литературных источниках в основном приводится характеристика биологической структуры контингента производителей печорского лосося при заходе в реку из моря (Азбелев, 1958, 1959, 1960; Антонова, 1975, 1976; Берг, 1935; Корнилова, 1971; Монастырский, 1935; Новиков, 1965; Новиков, Гошева, 1964; и др.), что объясняется приуроченностью сбора научных материалов к районам промысла, традиционно тяготевшего к нижнему течению реки. Первые попытки выделения популяций лосося в бассейне Печоры были сделаны по признаку территориальной разобщенности его нерестилищ. В соответствии с таким подходом насчитывалось до 15 популяций (Соловкина, 1971). Подразделенность печорского лосося на популяции впоследствии была подтверждена генетическими исследованиями (Кзаков, Титов, 1998; Титов и др., 1992). При этом наиболее выраженные различия выявлены между лососями, воспроизводящимися в уральских и тиманских притоках Печоры. Имеющиеся данные позволяют говорить о наличии 11 самостоятельных популяций лосося в бассейне Печоры, воспроизводящихся в верховьях главной реки, в семи притоках первого (реки Унья, Илыч, Подчерем, Щугор, Ижма, Пижма, Цыльма) и трех притоках второго (реки Сыня, Косью, Лемва) порядков.

Работы, характеризующие биологическую структуру популяций взрослых рыб, выполнены в верховьях Печоры (Владимирская, 1957, 1960; Кулида, 1976а, б), реках Илыч (Кулида, 1976а, б), Щугор (Мартынов, 1979, 1983) и Подчерем (Пщелко и др., 1938). Для других притоков известны данные лишь о размерно-весовой, возрастной и половой структуре молодежи лосося (Антонова, Чуксина, 1974; Мартынов, 1983; Martynov et al., 1994; и др.).

Представляется целесообразным охарактеризовать нерестовых мигрантов печорского лосося из промысловых уловов в нижнем течении реки и исследовательских уловов производителей в ее притоках отдельно. При этом следует помнить, что в первом случае мы имеем дело с информацией о комплексе популяций в бассейне Печоры, а во втором — с отдельными популяциями в притоках. Вопрос о степени внутривидовой подразделенности печорского лосося в пределах отдельных притоков Печоры остается открытым.

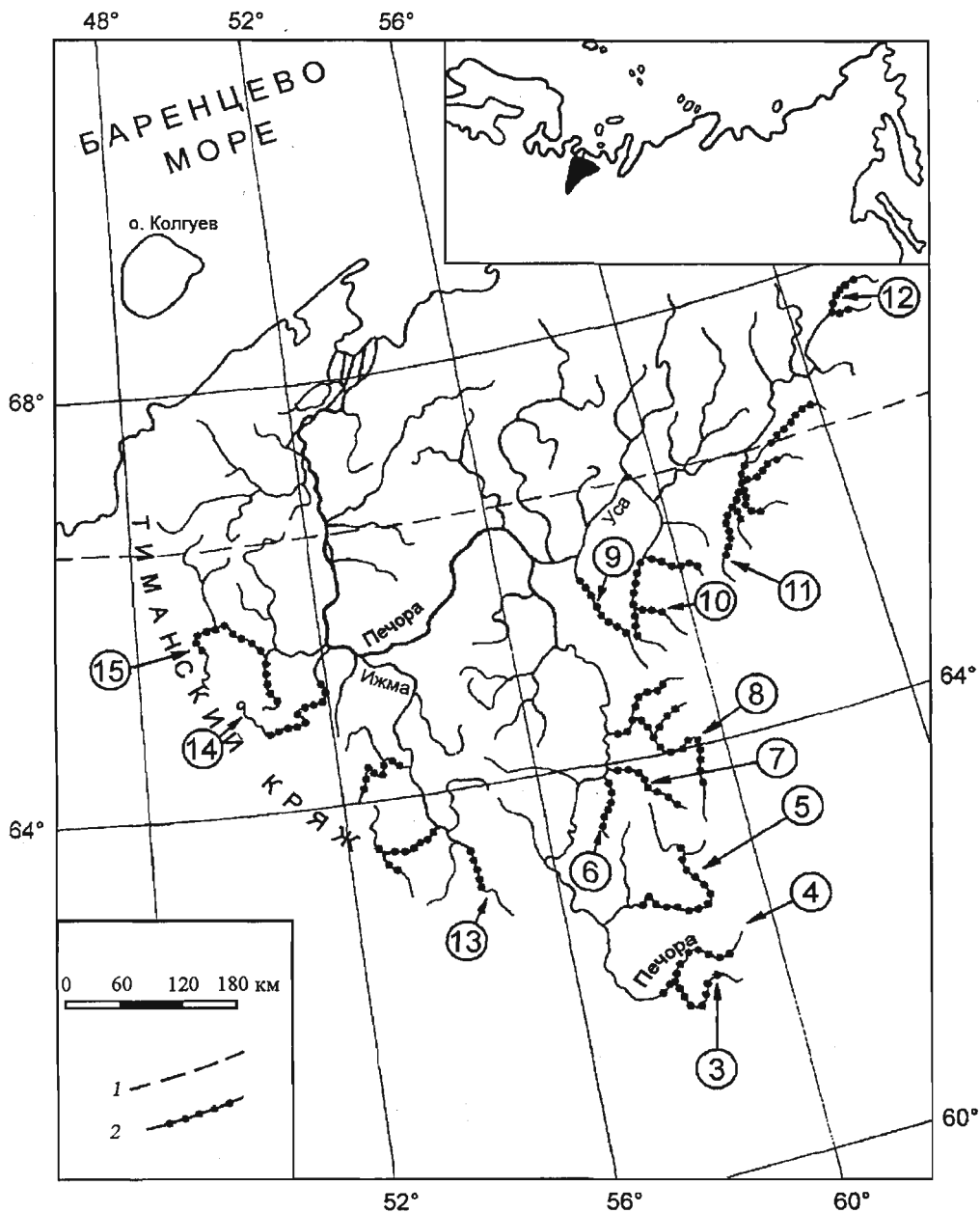


Рис. 48. Картограмма бассейна р. Печоры.

1 - Полярный круг; 2 - нерестовый район лосося; 3 - р. Унья; 4 - верховья Печоры; 5 - р. Илыч; 6 - р. Вуктыл; 7 - р. Подчерем; 8 - р. Шугор; 9 - р. Сыня; 10 - р. Косью; 11 - р. Лемва; 12 - верховья р. Усы; 13 - р. Ижма; 14 - р. Пижма; 15 - р. Цильма

Fig. 48. The Map of the Pechora River basin.

1 - Polar Circle; 2 - spawning area of Atlantic salmon; 3 - Unya; 4 - upper part of Pechora; 5 - Ilych; 6 - Vuktyl; 7 - Podcherem; 8 - Shugor; 9 - Synya; 10 - Kos'yu; 11 - Lemva; 12 - upper part of Usa; 13 - Izhma; 14 - Pizhma; 15 - Tsil'ma Rivers

3.4.1. ХАРАКТЕРИСТИКА АНАДРОМНЫХ МИГРАНТОВ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ В НИЖНЕМ ТЕЧЕНИИ РЕКИ ПЕЧОРЫ

Биологические группы. Большинство рыб в нерестовых стадах при заходе в р. Печору представлено особями осенней биологической группы. Доля «яровых» рыб, воспроизводящихся в основном в нижних левобережных притоках главной реки, составляет 8 % (Антонова, 1976).

Нерестовый ход. Сразу же после распаления льда начинается ход закладки, представленной преимущественно крупными «озимыми» самками, перезимовавшими в устьевой части реки (рис. 49). Среди них наблюдается повышенная доля рыб с нерестовыми марками (Антонова, 1976). В июне–июле начинается заход рыб из морских районов нагула. В конце июня – начале июля ход нерестовых мигрантов, как правило, прекращается и возобновляется в середине июля с подходов «озимых» рыб. Нерестовый ход лосося в Печору достигает максимума в сентябре. Судя по суточным уловам ставным неводом, в период «белых» ночей анадромная миграция производителей более интенсивна в ночные часы. С наступлением темных ночей интенсивность нерестового хода в течение суток выравнивается (Летовальцева, 1967). В октябре интенсивность анадромной миграции рыб снижается, однако заход в реку крупных «озимых» рыб продолжается вплоть до ледостава. В период ледостава подъем производителей лосося вверх по реке приостанавливается и возобновляется с распалением льда.

Соотношение полов. За период 1982–1985 гг. средняя доля самок в промысловых уловах составила $63,0 \pm 2,95$ % при межгодовых колебаниях от 57,1 до 70,1 % ($n = 4$ года) и оказалась несколько выше, чем в 1958 – 1968 гг. (Антонова, 1976). В первой половине июля нерестовые мигранты более чем на две трети были представлены самками, доля которых к августу снизилась до 60 %. На протяжении большей части нерестового хода (август–сентябрь) половой состав печорских лососей остается относительно стабильным, хотя в большинстве случаев осенью прослежива-

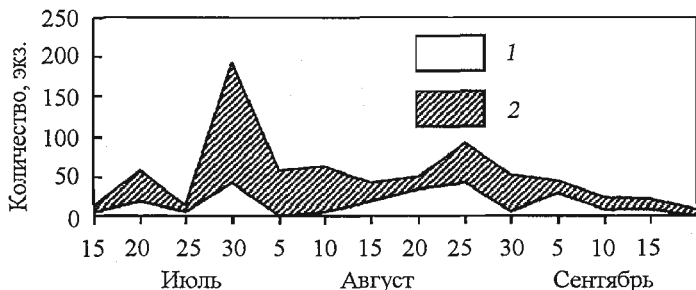


Рис. 49. Динамика дневных (1) и ночных (2) уловов атлантического лосося ставным неводом в нижнем течении р. Печоры (по: Летовальцева, 1967)

Fig. 49. The dynamics of salmon caught by a fixed seine in the Lower Pechora. Abscissa – 5-day-long catches in day (1) and night (2) time (after: Letovaltseva, 1967)

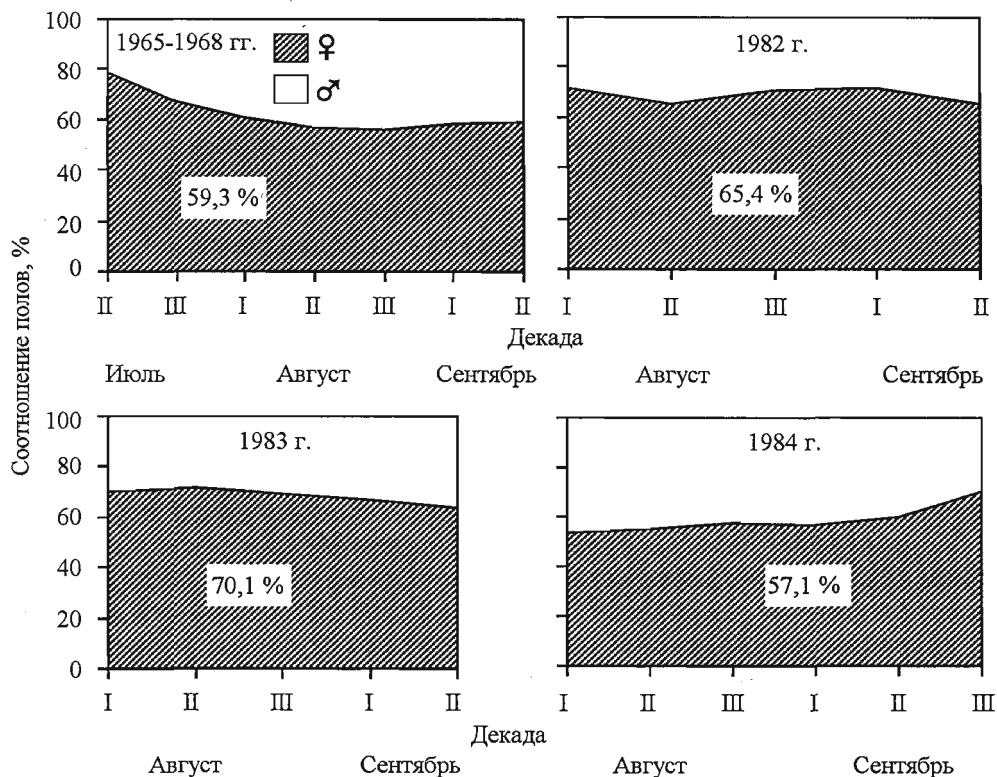


Рис. 50. Сезонная изменчивость полового состава анадромных мигрантов атлантического лосося в нижнем течении р. Печоры (1965–1968 гг. – по: Антонова, 1976; 1982–1984 гг. – наши данные)

Fig. 50. Seasonal dynamics of sex ratio of migrating salmon in the Pechora River (1965–1968 – after: Antonova, 1976; 1982–1984 – date of author)

ется тенденция к снижению доли самок (рис. 50). Самки примерно одинаково были представлены среди тинды и рыб с двумя годами морского нагула (60,6 %), а среди рыб с тремя и более годами жизни в море преобладали самцы (до 72 %).

Половой состав остатка существенно отличается от такового у рекрутов. В связи с дифференцированной по полу посленерестовой смертностью доля самок среди повторно нерестующих рыб возрастает до 90 % у особей с одной и до 100 % – у особей с несколькими нерестовыми марками.

Длина и масса. По данным В.П. Антоновой (1976), средняя масса печорского лосося в исследовательских пробах составила 6,8 кг при индивидуальных колебаниях от 2,1 до 32,0 кг (исследовано 10 855 экз.), а средняя длина – 84,9 см при колебаниях от 40 до 133 см (исследовано 13 508 экз. рыб за 1958 – 1968 гг. до начала интенсивного иностранного промысла атлантического лосося в открытом море). В промысловых уловах на РУЗе за более длительный период времени ($n = 27$ лет) средняя

Таблица 51. Средние показатели массы и длины повторно нерестующих лососей р. Печоры, 1982 – 1984 гг. (наши расчеты по материалам СевПИПРО)

Tabl. 51. Average indices of weight and length of Atlantic salmon repeat spawners in the Pechora River, 1982 – 1984 (our calculations are made according to the materials of SevPINRO)

Возраст	Пол	n	Масса, г		Длина АС, мм	
			$M \pm m$	lim	$M \pm m$	lim
P+2+Sm+	♀♀	12	6,0±0,31	5,0–8,0	84,3±1,27	80,0–92,0
	♂♂	3	6,7±0,29	6,3–7,3	86,2±1,01	84,5–88,0
P+2+Sm+Sm+	♀♀	2	6,3; 10,3		85,0; 97,0	
P+2+Sm+Sm+Sm+	♀♀	2	10,5; 10,8		108; 104	
P+2+Sm1·	♀♀	4	8,3±1,02	7,1–11,2	94,3±3,57	88,0–104
	♂♂	1	8,0		89,0	
P+2+Sm1+	♀♀	10	9,5±0,66	6,4–13,0	97,3±2,08	86,0–108
	♂♂	2	9,2; 11,0		103,0; 100,5	
P+3·Sm1·	♀♀	1	13,0		111,0	
P+3·Sm1+	♀♀	1	13,0		105,0	
P+3+Sm+	♀♀	3	11,7±1,36	9,0–13,5	102,5±2,02	98,5–105
P+3+Sm1+	♀♀	3	14,0±1,62	11,0–16,0	108,3±4,26	100,0–114
	♂♂	2	10,0; 16,0		102; 118	
Всего	♀♀	38	9,0±0,49	5,0–15,8	94,8±1,63	80,0–114
	♂♂	8	9,3±1,12	6,3–16,0	96,4±4,08	84,5–118
	♀♂	46	9,0±0,45	5,0–16,0	95,1±1,50	80,0–118

масса рыб изменялась от 5,2 до 8,2 кг, в среднем составив 6,6 кг (Приложение, табл. 26).

В море длина тела печорского лосося ежегодно увеличивается примерно на 20 см, а масса – в два раза (Приложение, табл. 27). Размеры самок и самцов тинды достоверно не различаются. У крупного лосося наблюдается превышение размеров самцов над самками. Разрыв в средних размерах и массе разнополых особей прогрессирует с возрастом, и у рыб, созревающих на пятом году морской жизни (P+4+), достигает 4 кг и 9 – 12 см.

Масса и длина повторно нерестующих рыб превышает соответствующие показатели рекрутов, имеющих такой же морской возраст, что и у рыб остатка до первого нереста (табл. 51). При этом превышение размерно-весовых показателей у рыб остатка возрастает по мере увеличения продолжительности их посленерестового нагула.

Возраст. В целом ряде публикаций средняя продолжительность речного периода жизни печорского лосося оценивалась в три года (табл. 52). Г.Н. Монастырский (1935) указывал на встречаемость среди ходовых рыб особей с одним речным годом, что впоследствии не подтвердилось и было расценено как ошибка в датировке возраста (Азбелев, 1959). В то же время по оценке В.В. Азбелева (1960) средняя продолжительность речного пе-

Таблица 52. Речной возраст атлантического лосося бассейна р. Печоры по данным различных исследователей

Table 52. River age of Atlantic salmon in the Pechora River basin according to the data of different investigators

Автор	Район исследований	Доля рыб в возрастной группе, %					Число экземпляров	Средний возраст, лет
		1+	2+	3+	4+	5+		
Монастырский, 1935	Нижнее течение	0,2	24,5	67,3	7,2	0,8	>1000	2,84
Он же	Среднее течение	–	25,3	54,6	19,0	1,1	>1000	2,96
Азбелев, 1960	Нижнее течение	–	2,6	89,3	7,7	0,4	–	3,06
Антонова, 1976	Нижнее течение	–	8,6	84,7	6,3	0,4	>10 000	2,99
Владимирская, 1957	Верховья р. Печоры	–	–	17,0	77,0	6,0	128	3,89

риода жизни печорского лосося составила три года и оказалась близкой к оценкам Г.Н. Монастырского. Представление о трехлетнем пребывании молоди в реке сохранялось и в более поздних работах (Антонова, 1976; Чистобаева, 1976). Исключение составляют данные М.И. Владимирской (1957) о доминировании среди производителей лосося в верховьях Печоры рыб с четырьмя годами речного нагула. Средний речной возраст этого лосося, определенный ею по чешуе лошальных рыб, почти на год превышает соответствующие оценки других исследователей. Аналогичные результаты получены нами при определении возраста лосося р. Щугор по чешуе, бравшейся из прилегающих к боковой линии рядов (Мартьянов, 1979).

На наш взгляд, расхождения в определении речного возраста производителей печорского лосося, выловленных в нижнем течении главной реки и на нерестилищах, можно объяснить методическими причинами. На нерестилищах у лошальных рыб чешуя в удаленных от боковой линии рядах погружается в кожные покровы, и доступной для исследователя остается чешуя в примыкающих к боковой линии рядах, где не наблюдается выпадения первого годового кольца. На чешуе же молоди, взятой по общепринятой методике из удаленных от боковой линии рядов, первое годовое кольцо, скорее всего, было слабо выражено или отсутствовало. Именно этим обстоятельством можно объяснить занижение на год М.И. Владимирской (1957) возраста пестряток верхнепечорского лосося, что послужило предпосылкой для ошибочного, на наш взгляд, представления о длительной миграции покатников лосося в магистральном русле крупной реки.

Определение возраста нерестовых мигрантов печорского лосося по материалам В.П. Антоновой, собранных по рекомендованной нами методике и любезно предоставленных в наше распоряжение, показало, что среди рекрутов в нижнем течении реки доминируют рыбы с четырьмя годами речного и двумя – морского нагула (табл. 53). Половые различия по длительности речного периода жизни незначительны, а по морскому

Таблица 53. Возрастной состав рекрутов атлантического лосося при заходе в р. Печору (наши данные), %

Table 53. Age structure of Atlantic salmon recruits entering the Pechora River (our data), %

Море Река	Самки					Самцы						Оба пола					
	1+	2+	3+	4+	M+	1+	2+	3+	4+	5+	M+	1+	2+	3+	4+	5+	M+
3+	1,3	16,0	2,7	0,7	20,7	2,5	14,5	4,3	0,7	0,1	22,1	1,7	15,4	3,3	0,7	0,1	21,2
4+	3,0	59,9	6,0	0,4	69,3	2,6	53,2	12,0	0,7		68,5	2,8	57,5	8,2	0,5		69,0
5+	0,5	8,7	0,6		9,8	0,4	6,2	2,2	0,1		8,9	0,5	7,7	1,2	0,1		9,5
6+	0,1	0,1			0,2		0,5				0,5	0,1	0,2				0,3
P+	4,9	84,7	9,3	1,1	100	5,5	74,4	18,5	1,5	0,1	100	5,1	80,8	12,7	1,3	0,1	100
Средний возраст: море					2,07						2,16						
река					3,90						3,88						

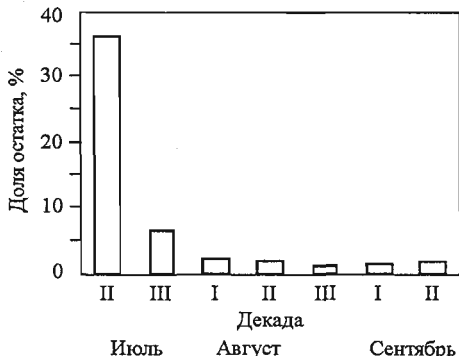
Примечание. Результаты обработки ихтиологических проб за 1982 – 1984 гг. (3594 экз.) пересчитаны на уловы по десятидневкам.

самцы заметно старше самок: 2,16 и 2,07 года соответственно. Средний морской возраст рекрутов без подразделения по полу составлял 2,10 года, а речной – 3,89. В 1943–1952 гг. средний морской возраст рекрутов печорского лосося составлял 2,13 года (P+1+ – 4,0 %; P+2+ – 79,1 %; P+3+ – 16,7 %; P+4+ – 0,2 %; P+5+ – редко; Азбелев, 1960), а в 1958 – 1968 гг. – 2,25 года (P+1+ – 2,9 %; P+2+ – 70,8 %; P+3+ – 24,3 %; P+4+ – 2,0 %; Антонова, 1976).

Доля остатка в промысловых уловах лосося в нижнем течении р. Печоры в 1943 – 1954 гг. изменялась от 0,6 до 19,0 % при среднегодовом значении $5,7 \pm 1,67$ % ($n = 12$ лет; Азбелев, 1960), в 1965 – 1968 гг. – в среднем 4,1 % (Антонова, 1976), а в 1982 – 1984 гг. доля рыб с нерестовыми марками укладывалась в пределы 0,6 – 2,0 % при среднем показателе 1,5 % (наши данные). Высокая межгодовая изменчивость доли остатка в промысловых уловах печорского лосося (Азбелев, 1960) не отражает колебания посленерестовой смертности производителей, а, скорее, является следствием изменений по гидрологическим причинам сроков установки орудий лова, в результате чего промыслом в разной степени облавливаются передовой контингент нерестовых мигрантов, среди которых много повторно нерестующих рыб (рис. 51).

Рис. 51. Изменение доли повторно нерестующих рыб на протяжении нерестового хода печорского лосося (по: Антонова, 1976)

Fig. 51. Variation of share of repeat spawners in stock of Atlantic salmon during migration of the Pechora River (after: Antonova, 1976)



В 50-е годы прошлого столетия среди повторно нерестующих лососей в р. Печоре присутствовали рыбы с 4 нерестовыми марками (Азбелев и др., 1956; Азбелев, 1960). В 1982 – 1984 гг. остаток на 91,2 % был представлен рыбами с одной, на 4,4 % – с двумя и на 4,4 % – с тремя нерестовыми марками. Перед повторным нерестом 41,3 % рыб нагуливались в море один и 58,7% – два сезона (см. табл. 51). По мнению В.П. Антоновой (1976), которое разделяется нами, рыбы с одним сезоном межнерестового нагула не покидают юго-восточную часть Баренцева моря, в то время как рыбы с более длительным периодом нагула уходят в Норвежское море, где и проводят зиму.

Численность. За период с 1964 по 1988 г. в среднем в Печору заходило $64\,516 \pm 5520$ рыб при колебаниях от 30 000 до 130 000 производителей (см. Приложение, табл. 26).

Оптимальная среднегодовая численность нерестовых мигрантов печорского лосося оценивается в 100 тыс. рыб (Мартынов, 1983; Антонова, 1987). Современная численность популяций в бассейне Печоры ниже оптимального уровня не менее чем на порядок (см. гл. 8).

3.4.2. ХАРАКТЕРИСТИКА АНАДРОМНЫХ МИГРАНТОВ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ В ПРИТОКАХ РЕКИ ПЕЧОРЫ

В бассейне Печоры атлантический лосось подразделяется на ряд популяций, воспроизводство которых приурочено к уральским и тиманским притокам.

Нерестилица. В основу расчета размеров нерестово-вырастных площадей лосося в бассейне Печоры (Мартынов, 1982, 1983) положены собственные наблюдения за распространением и экологией нереста лосося в бассейне основного притока Печоры – р. Щугор, некоторые материалы управления «Комирыбвод» по обследованию лососевых рек Тимана и литературные данные по распространению производителей и молоди лосося в бассейне Верхней Печоры (Никольский и др., 1947; Владимирская, 1957). Обусловленность размещения нерестилиц лосося в реках пригодностью участков русла для закладки икры, а именно наличием соответствующих грунтов и скоростей течения, которые в свою очередь зависят от уклонов русла, позволяет использовать для оценки размеров НВУ правило уклонов (Starmach, 1956). Основные принципы применения правила уклонов к определению размеров нерестово-вырастного фонда печорского лосося опубликованы (Мартынов, 1983). В данной работе приводятся более подробные результаты расчетов с указанием площадей НВУ для всех притоков (Приложение, табл. 28). В соответствии с нашими расчетами 82 % НВУ приходится на уральские и 18 % – на тиманские притоки Печоры. Аналогичное распределение НВУ по бассейнам право- и левобережных притоков Печоры дает В.П. Антонова (1987). Расхождения в оценке удельного значения притоков в воспроизводстве лосося в преде-

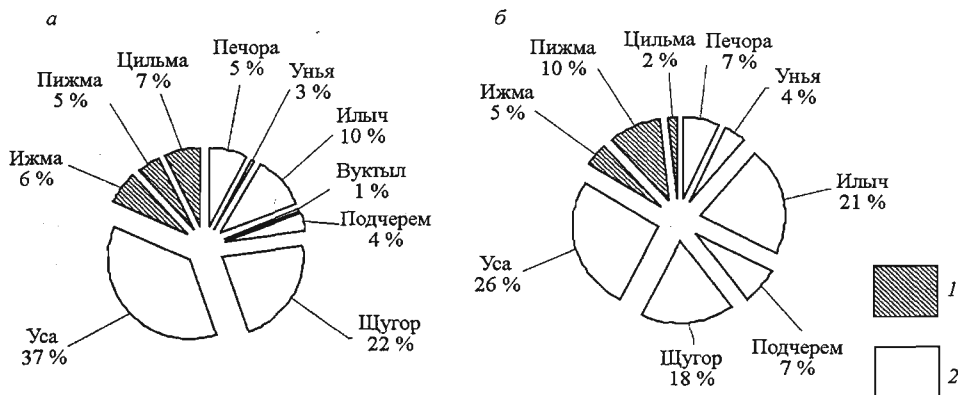


Рис. 52. Распределение НВУ атлантического лосося в бассейне р. Печоры по притокам первого порядка.

а – по: Мартынов, 1983 (14 371 га); б – по: Антонова, 1987 (7518 га); 1 – тиманские, 2 – уральские притоки

Fig. 52. Distribution of Atlantic salmon spawning grounds in the Pechora River tributeres.

а – after Martynov, 1983 (14 371 ha), б – after Antonova, 1987 (7518 ha)

лах уральского и тиманского регионов (рис. 52) связаны с различиями в методиках оценки. При экстраполяции наблюдений в притоках Северного Урала на весь бассейн Печоры, нами, видимо, несколько завышено значение в воспроизводстве лосося рек Ижмы, Цильмы и Усы и занижено для р. Пижмы. В.П. Антоновой (1987), дающей оценку НВУ по результатам прямых съемок, в результате неполного обследования труднодоступных притоков II и III порядков, на наш взгляд, занижено значение р. Щугор. Вместе с тем суммарное значение основных лососевых притоков Печоры – рек Щугор, Уса и Илыч – получило сходную оценку. Различия в оценках площадей НВУ связаны с тем, что нами учтены суммарные площади порогов, в то время как В.П. Антоновой в состав НВУ включены те участки порогов, где при обследовании встречалась молодь лосося.

Биологические группы. Рыбы летней биологической группы в основном заходят в нижние тиманские притоки Печоры – реки Цильма, Пижма и Ижма (Солдатов, 1924; Остроумов, 1953). К сожалению, данные о соотношении рыб разных биологических групп в популяциях лосося из этих рек отсутствуют. В более удаленных от устья Печоры притоках доля «яровых» рыб очень незначительна (Соловкина, 1975; Мартынов, 1979). По нашим данным, в популяции лосося р. Щугор «яровые» рыбы составляют 1,3 % и встречаются в исследовательских уловах не каждый год. В верховьях Печоры и Илыча лосось летней биологической группы не отмечен (Владимирская, 1957; Кулида, 1976 а, б). По-видимому, популяции лосося, воспроизводящиеся в верхней части бассейна Усы, также представлены исключительно рыбами осенней биологической группы.

Нерестовый ход. В таких удаленных от устья Печоры лососевых притоках, как реки Щугор, Подчерем, Илыч, Унья и др., наблюдается несколько

ко иная картина нерестового хода. Лишь небольшая часть рыб достигает нерестилиц в год захода из моря в Печору (Солдатов, 1924; Мартынов, 1979, 1983). Чем дальше от устья Печоры расположен приток, тем меньшая доля рыб заходит в него в год миграции из моря. По опросным данным, верховьев Печоры в год миграции из моря достигают единичные экземпляры рыб. По нашим данным, «свежие» рыбы начинают встречаться на нерестилицах р. Щугор, впадающей в Печору на 1100-м км от ее устья, в сентябре. Рыбы, не успевшие зайти в нерестовые притоки до ледостава, зимуют в магистральном русле Печоры. Их ход в притоки возобновляется сразу же после распаления льда и достигает максимума во время половодья в июне. К началу межлетнего периода заход лосося в нерестовые притоки прекращается.

Таким образом, до захода в нерестовые притоки большая часть производителей печорского лосося проводит в магистральном русле Печоры около девяти месяцев.

Соотношение полов. На нерестилицах, как и в нижнем течении Печоры, преобладают самки, составившие в разные годы в р. Щугор 66,7 – 72,7 % (Мартынов, 1983), в верховьях Печоры – 64,2 % (Владимирская, 1957), в р. Илыч – 64,2% (Кулида, 1976а, б). В целом половая структура производителей на нерестилицах соответствует таковой при заходе рыб в Печору из моря. В связи с большей гибелью самцов после нереста доля самок среди остатка возрастает среди рыб с двумя нерестовыми марками до 100 %.

Длина и масса. Лососи из различных притоков р. Печоры существенно различаются по размерам, о чем можно судить по средним показателям длины и массы рыб, выловленных на нерестилицах (табл. 54). Наибольшими размерами характеризуется лосось верховий Печоры и ее притока р. Илыч (Кулида, 1976а, б). Судя по опросным данным, крупный лосось заходит на нерест в р. Усу и ее притоки – реки Лемва и Косью, а также в р. Унюю. По размерно-массовым характеристикам к щугорскому лососю (табл. 55) близки популяции, воспроизводящиеся в реках Подчерем (Пшелко и др., 1938) и Сыня (опросные данные). Сведения о размерах производителей лосося тиманских притоков Печоры отсутствуют. Длина одновозрастных щугорских рыб существенно ниже, чем рыб в печорском смешанном стаде, что свидетельствует о наличии межпопуляционных особенностей в темпе роста. Различия в размерах лосося, воспроизводящегося в различных притоках р. Печоры, хорошо видны при сопоставлении кривых распределения рыб по длине (рис. 53): кривая, отражающая размеры верхнепечорского лосося, располагается в правой части вариационного ряда стада в целом, тогда как щугорского лежит в его левой части.

Возраст. Межпопуляционные различия размерно-весовых характеристик рыб из различных притоков Печоры связаны с особенностями возрастной структуры популяций и в основном обусловлены различиями в длительности морского периода жизни. Если продолжительность речно-

Таблица 54. Средние показатели массы и длины производителей атлантического лосося в притоках р. Печоры

Table 54. Average weight and length of adult Atlantic salmon in the Pechora River tributaries

Река	Пол	n	Масса, кг			Длина АС, см		
			$M \pm m$	lim	σ	$M \pm m$	lim	σ
Щугор, 1973–1981 гг.	♀♀	165	3,5±0,1	1,6–8,4	1,7	74,4±0,5	53–92	6,7
	♂♂	62	4,8±0,2	0,8–11,2	1,6	83,3±1,3	40–103	9,9
Щугор*, 1938 г.	♀♂	227	3,9±0,1	0,8–11,2	1,4	76,8 ±0,6	40–103	8,6
	♀♀	294	4,6±0,1	1,3–12,5	2,1	80,3±0,6	65–114	10,0
	♂♂	147	6,6±0,2	1,6–15,4	3,0	92,4±1,0	62–122	12,5
Подчерем*, 1938 г.	♀♂	441	5,3±0,1	1,3–15,4	2,6	84,4±0,6	62–122	12,6
	♀♀	45	2,3±0,1	1,4–5,0	0,7	71,0±0,7	61–85	4,9
	♂♂	6	4,3±1,1	1,8–9,7	2,7	82,2±5,2	75–105	12,7
Верховья Печоры**, 1952–1956 гг.	♀♂	51	2,6±0,2	1,4–9,7	1,3	72,6±1,0	61–105	7,3
	♀♀	104	6,4±0,1	3,6–14,4	1,2	89,5±0,1	77–113	0,9
	♂♂	58	10,1±0,2	3,5–20,1	1,6	104,8±0,2	78–132	1,2
	♀♂	162	7,7±0,1	3,5–20,1	1,5	94,9±0,1	77–132	1,2

* По: Пшелко и др., 1938.

** По: Владимирская, 1957. Приводится масса лошальных рыб.

го периода жизни щугорского, верхнепечорского и ильчского лосося практически одинакова, то средняя длительность морского периода жизни верхнепечорского и ильчского лосося более чем на год превышает такую щугорского (табл. 56, 57). Большинство особей щугорского лосося (93,8 %) проводит в море два года, в то время как печорского – от трех до четырех лет (Владимирская, 1957; Кулида, 1976б).

Доля остатка в популяции лосося верховий Печоры составляет 8 % (Владимирская, 1957), в реках Щугор – 5,7 % (Мартынов, 1983) и Ильч – 5,7 % (Кулида, 1976а, б), что согласуется с данными по нерестовым мигрантам в нижнем течении Печоры (Азбелев, 1960; Антонова, 1976). Среди повторно нерестующих рыб встречаются особи с одной и двумя нерестовыми марками, причем первые преобладают среди остатка как в верховьях Печоры, так и в р. Щугор (84,6 и 83,3 % соответственно).

Численность. Поскольку учетные работы на нерестовых притоках Печоры не проводились, представление о сравнительной численности отдельных популяций печорского лосося можно получить по распределению нерестово-вырастных угодий в бассейне реки (см. рис. 52). Судя по размерам нерестилищ, наиболее многочисленной была популяция лосося р. Щугор, составлявшая примерно одну пятую часть нерестового стада печорского лосося. К самой малочисленной относилась популяция лосося р. Вуктыл. Суммарная доля популяций в бассейне Печоры, среди которых отсутствует тинда (реки Унья, верховья Печоры, Ильч, Косью, Лемва), составляла примерно 50 %.

Таблица 55. Средние показатели массы и длины атлантического лосося р. Щугор, 1973–1982 гг. (по Мартынов, 1983 с дополнениями)

Table 55. Average weight and length of adult Atlantic salmon in the Shugor River, 1973–1982 (after: Martynov, 1983 with additions)

Возраст	Пол	n	Длина АС, см		Масса, кг	
			$M \pm m$	lim	$M \pm m$	lim
4+1+	♀♀	6	63,2±2,20	57,8–71,0	2,70±0,28	2,03–3,76
	♂♂	1		40,1		1,02
3+2+	♀♂	7	59,9±3,78	40,1–71,0	2,46±0,34	1,02–3,76
	♀♀	21	75±0,83	69,1–82,5	4,41±0,21	2,81–6,34
	♂♂	7	80,5±2,45	69,1–87,4	5,89±0,86	2,93–10,0
4+2+	♀♂	29	76,9±1,04	69,0–90,4	4,87±0,25	2,81–10,0
	♀♀	107	74,5±0,52	64,7–89,0	4,12±0,11	2,33–7,69
	♂♂	40	84,2±1,07	70,1–102,4	5,80±0,24	3,48–11,1
5+2+	♀♂	147	77,1±0,60	64,7–102,4	4,58±0,12	2,33–11,1
	♀♀	18	74,3±1,13	69,7–89,0	4,12±0,19	3,17–6,20
	♂♂	4	88,5±3,81	78,2–94,5	6,16±0,70	4,37–7,32
P+2+	♀♂	22	76,9±1,63	69,7–94,5	4,49±0,26	3,17–7,32
	♀♀	146	74,5±0,42	64,7–89,0	4,16±0,09	2,33–7,59
	♂♂	52	84,1±0,96	69,0–102,4	5,87±0,22	2,93–11,1
3+3+	♀♂	198	77,1±0,50	64,7–102,4	4,61±0,10	2,33–11,1
	♂♂	1		103,0		13,86
	♀♀	5	88,3±3,37	76,0–95,6	7,29±0,99	4,31–10,3
P+3+	♀♂	6	90,8±3,68	76,0–103,0	8,39±1,36	4,31–13,9
Рекруты в среднем	♀♀	159	74,5±0,48	57,8–95,6	4,20±0,10	2,04–10,3
	♂♂	59	83,8±1,25	40,1–103,0	5,90±0,26	1,02–13,9
	♀♂	218	77,0±0,56	40,1–102,0	4,66±0,11	1,02–13,9
5·1+Sm+	♀♀	1		87,2		5,18
4·1+Sm+	♀♀	7	83,6±2,03	78,0–94,7	5,91±0,89	3,20–9,46
4+2+Sm1+	♀♀	2		82,3; 82,7		5,77; 6,99
4·2+Sm+	♂♂	1		87,0		6,86
2+Sm+Sm+	♀♀	1		92,4		–
Остаток в среднем	♀♀	11	83,7±1,60	78,0–94,7	5,92±0,31	3,20–9,46
	♂♂	1		87,0		6,86
	♀♂	12	84,0±1,49	78,0–94,7	6,01±0,57	3,20–9,46

Примечание. Масса лосалых рыб реконструирована с учетом ее потерь за время пребывания в реке.

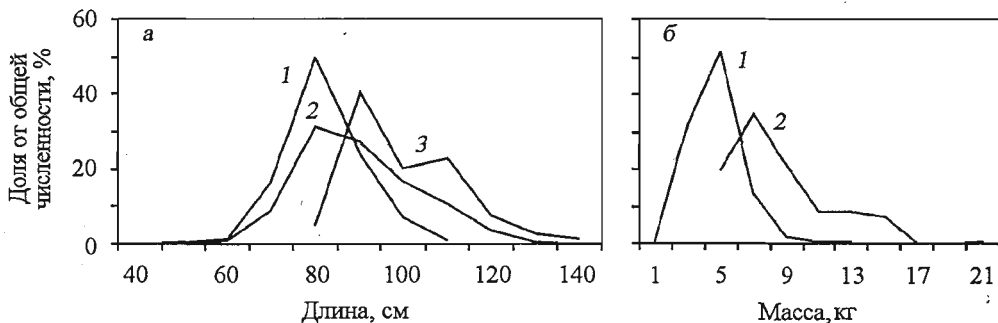


Рис. 53. Распределение печорского лосося по длине (а) и массе (б).

1 – на нерестилищах р. Шугор; 2 – на промысловом заграждении в нижнем течении р. Печоры; 3 – на нерестилищах верховий р. Печоры. Масса лосося р. Шугор реконструирована с учетом потерь при миграции и нересте (по: Мартынов, 1979)

Fig. 53. Distribution of Atlantic salmon in the Pechora River basin by body length (a) and weight (b).

1 – in the breeding grounds of the Shugor River; 2 – in the commercial catches in the Lower Pechora; 3 – in the breeding grounds of the Upper Pechora (after: Martynov, 1979)

Таблица 56. Возрастной состав рекрутов атлантического лосося верховий р. Печоры (по: Владимирская, 1957, с. 141), %

Table 56. Age structure of Atlantic salmon first-time spawners in the upper part of the Pechora River (after: Vladimirskaia, 1957, p. 141), %

Море Река	Самки (n = 100)			Самцы (n = 6)			Оба пола (n = 106)			
	3+	4+	M+	3+	4+	M+	3+	4+	M+	
3+	10,0	4,0	14,0	33,3		33,3	11,3	3,8	15,1	
4+	70,0	10,0	80,0	33,3	16,7	50,0	67,9	10,4	78,3	
5+	5,0	1,0	6,0	16,7		16,7	5,7	0,9	6,6	
P+	85,0	15,0	100,0	83,3	16,7	100,0	84,9	15,1	100,0	
Средний возраст: море			3,15				3,17			
река			3,92				3,83			

Таблица 57. Возрастной состав рекрутов атлантического лосося р. Шугор (по Мартынов, 1979, 1983), % (исследовательская выборка на НВУ)

Table 57. Age structure of Atlantic salmon first-time spawners in the Shugor River (after: Martynov, 1979, 1983), %

Море Река	Самки (n = 157)				Самцы (n = 53)				Оба пола (n = 210)				
	1+	2+	3+	M+	1+	2+	3+	M+	1+	2+	3+	M+	
3+		13,4		13,4		13,2	1,9	15,1		13,3	0,5	13,8	
4+	3,8	68,1	3,2	75,1	1,9	75,5		77,4	3,3	70,0	2,4	75,7	
5+		11,5		11,5		7,5		7,5		10,5		10,5	
P+	3,8	93,0	3,2	100,0	1,9	96,2	1,9	100,0	3,3	93,8	2,9	100,0	
Средний возраст: море				1,99					2,00				
река				3,98					3,92				

3.5. ПЛОДОВИТОСТЬ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ НА СЕВЕРЕ РОССИИ

Данные по плодовитости атлантического лосося на Севере России немногочисленны, что связано с приуроченностью исследовательских сборов к промыслу, который базировался на нерестовых мигрантах со слабо развитыми половыми продуктами, большей частью на III стадии зрелости, когда отбор проб на плодовитость не рекомендуется стандартной методикой (Правдин, 1966). Обоснованность требований стандартной методики подтверждена в отношении лососевых рыб специальными исследованиями (Виленская, Маркевич, 1988). На примере нерки и кижуча было показано, что при взятии образцов на III стадии зрелости гонад плодовитость в среднем завышается на 5 %, а в случае работы со зрелыми рыбами – на 1,5 % (весовой метод). Завышение плодовитости при взятии образцов у рыб со слабо развитыми половыми продуктами, помимо методических, может иметь биологические предпосылки, связанные с возможной резорбцией части икринок при созревании гонад. Тем не менее материалы, полученные при анализе промысловых уловов, могут быть полезны при оценке плодовитости и характера ее изменчивости (лосось рек Варзуги, Колы, Туломы, Уры, Большой Западной Лицы и Печенги).

Абсолютная индивидуальная плодовитость (АИП) положительно коррелирует с размерами лососей (табл. 58, 59, 60). Ее связь с массой тела рыб более тесная, чем с длиной, что демонстрируют материалы по лососю р. Щугор, плодовитость которого определена на четвертой стадии зрелости (рис. 54). Принимая во внимание потери массы рыбами в процессе созревания гонад, сравнение их плодовитости, определенной на разных стадиях зрелости, более корректно при сопоставлении одноразмерных особей (табл. 61). При подстановке в эмпирические уравнения регрессии показателя длины из зоны перекрывания размерных рядов самок разных популяций, в нашем случае равного 65 см, видно, что АИП одноразмерных рыб в разных популяциях может различаться почти в два раза. Более низкими показателями АИП характеризуются одноразмерные самки осенней биологической группы рек Щугор и Выг. Вместе с тем при сопоставлении плодовитости одноразмерных самок разных биологических групп варзугского лосося различий в их плодовитости не выявлено.

Плодовитость одноразмерных самок лосося подвержена межгодовой изменчивости, что показано на примере верхнепечорского лосося (Владимирская, 1960). Наши материалы по целому ряду других популяций лосося подтверждают эти данные (рис. 55). В популяциях лосося западного Мурмана АИП и относительная индивидуальная плодовитость (ОИП) одноразмерных рыб в 1983 г. были достоверно выше, чем в 1982 г., почти во всех размерных классах рыб ($p < 0,05$). Данные различия могут быть обусловлены межгодовой изменчивостью условий нагула рыб в морской период жизни. Относительная плодовитость лососей в отличие

Таблица 58. Абсолютная (над чертой) и относительная (под чертой – икринок/г) плодовитость атлантического лосося рек Варзуги и Кицы в зависимости от длины рыб (по: Драганов и др., 1990)

Table 58. Absolute and relative fecundity of Atlantic salmon in the Varzuga and Kitsa Rivers upon body size of fish (after: Draganov et al., 1990)

Длина АС, см	n	Река Варзуга		n	Река Кица	
		в среднем	lim		в среднем	lim
40,0–45	6	<u>3942</u> 3,83	<u>3473–4318</u> 3,03–4,24	–	–	–
45,1–50	135	<u>4040</u> 3,20	<u>2011–7265</u> 1,55–5,27	21	<u>4455</u> 3,48	<u>3154–5500</u> 2,47–5,24
50,1–55	73	<u>4553</u> 2,79	<u>3146–8472</u> 1,88–3,74	8	<u>5745</u> 3,63	<u>4351–8368</u> 2,71–5,36
55,1–60	18	<u>6501</u> 3,15	<u>4864–10320</u> 1,82–4,98	8	<u>7082</u> 3,93	<u>3329–9609</u> 2,34–5,40
60,1–65	33	<u>8390</u> 2,79	<u>4946–14007</u> 1,79–5,37	16	<u>9684</u> 3,59	<u>7146–15072</u> 2,65–4,71
65,1–70	25	<u>9834</u> 2,89	<u>7118–14970</u> 2,05–4,52	7	<u>11711</u> 3,39	<u>10501–12810</u> 2,83–4,07
70,1–75	8	<u>11510</u> 2,74	<u>8171–20670</u> 2,10–4,92	5	<u>10945</u> 2,82	<u>10322–12563</u> 2,58–3,21
75,1–80	4	<u>13451</u> 2,46	<u>10993–15258</u> 2,30–2,72	–	–	–
Всего	302	<u>5586</u> 3,01	<u>3473–20670</u> 1,55–5,37	65	<u>7504</u> 3,52	<u>3154–15072</u> 2,47–5,24

Примечание. Плодовитость определяли преимущественно у рыб летней биологической группы.

Таблица 59. Абсолютная плодовитость атлантического лосося верховий р. Печоры (по: Владимирская, 1957 с дополнениями)

Table 59. Absolute fecundity of Atlantic salmon in the upper part of the Pechora River (after: Vladimirskaya, 1957 with additions)

Длина рыб АС, см	n	Средняя плодовитость, икринок	Масса рыб, кг	n	Средняя плодовитость, икринок
71–80	3	8445	3,0–5,0	12	9232
81–90	40	12 052	5,1–7,0	37	12 458
91–100	4	15 700	7,1–9,0	2	15 300
101–110	7	27 012	9,1–11,0	2	25 500
111–120	2	30 290	11,1–13,0	4	25 509
В среднем	56	14 641	13,1–15,0	3	32 157
			В среднем	60	14 198

Примечание. Приводится масса лопалых рыб.

Таблица 60. Абсолютная плодовитость атлантического лосося р. Щугор

Table 60. Absolute fecundity of Atlantic salmon in the Shugor River

Длина АС, см	1938 г. (Пщелко и др., 1938)			1973 – 1979 гг. (Мартынов, 1979)		
	<i>n</i>	<i>M</i>	lim	<i>n</i>	<i>M</i>	lim
55,1–60				1	3814	
60,1–65				2	4029	3948; 4110
65,1–70				4	5886	5258–6837
70,1–75	10	6742	4071–9900	21	8232	5808–11 912
75,1–80	8	6658	5165–8760	11	9365	6537–11 603
80,1–85	11	8799	5760–12 769	4	12 320	10 207–17 045
85,1–90	5	12 290	7077–16 000	3	12 482	11 888–13 332
90,1–95	4	13 347	11 663–15 843	1	17 305	
95,1–100	8	16 516	12 367–18 923			
100,1–105	3	23 078	20 800–25 588			
105,1–110	4	21 801	19 000–24 691			
В среднем	53	11 722	4071–25 588	47	8837	3814–17 305

от индивидуальной плодовитости закономерно снижается по мере возрастания размеров самок.

Различия в плодовитости одноразмерных рыб могут проявляться в бассейне одной реки. Абсолютная плодовитость одноразмерных рыб р. Варзуги оказалась ниже, чем у лосося в притоке р. Кицы (см. табл. 58), хотя в большинстве случаев различия были недостоверными в связи с относительно небольшим объемом материала по плодовитости лосося р. Кицы. Учитывая однонаправленность различий средних показателей плодовитости в одноразмерных группах рыб, можно полагать, что лосось р. Кицы отличается от лосося р. Варзуги более высокой аб-

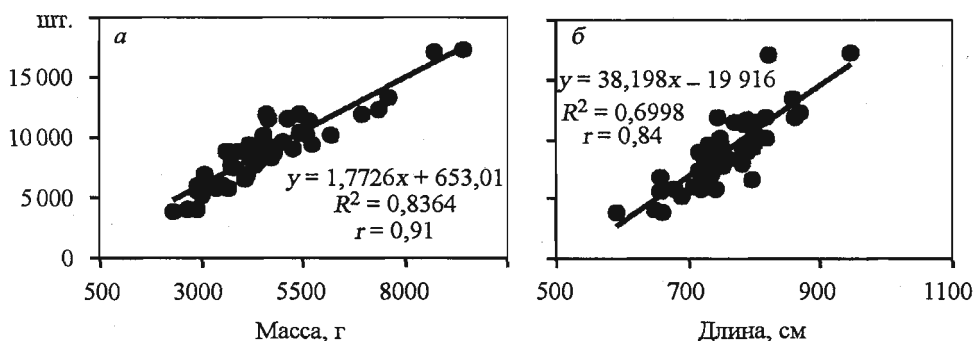


Рис. 54. Связь плодовитости с массой (а) и длиной (б) атлантического лосося р. Щугор, 1973–1980 гг. (наши данные)

Fig. 54. Dependence of salmon fecundity upon body weight (a) and length (b) in the Shugor River (1973–1980; our data)

Таблица 61. Коэффициенты линейных уравнений регрессии, отражающих связь между плодовитостью, длиной АС и массой тела атлантического лосося на Севере России (наши данные)

Table 61. Parameters of linear regression equations reflecting the dependence between fecandity, body length (AC) and weight of Atlantic salmon in the North Russia (our data)

Река, биологическая группа	n	Плодовитость – масса тела, г			Плодовитость – длина тела АС, см		
		a	b	R ²	a	b	R ²
Печенга, «яровая»	159	1,40	4010	0,611	302,16	-11 555	0,624
Зап. Лица, «яровая»	95	1,32	3324	0,550	253,27	-9471	0,511
Ура, «яровая»	133	1,05	4942	0,337	230,52	-7436	0,357
Тулома, «яровая»	256	1,76	3285	0,620	285,05	-10 296	0,627
Кола, «яровая» и «озимая»	328	1,18	5382	0,376	275,23	-9506	0,318
Шугор, «озимая»	49	1,77	653	0,836	381,98	-19 916	0,700
Выг*, «озимая»	40	1,82	1468	0,740	393,33	-19 853	0,657
То же, «яровая»	20	0,72	9148	0,188	270,39	-10 019	0,227

* По данным Н.Б. Горского (1935).

солотной и относительной плодовитостью. Таким образом, межпопуляционные различия плодовитости лососей связаны не только с размерами производителей, но и с различиями в плодовитости одноразмерных рыб.

Изменчивость индивидуальной плодовитости одноразмерных рыб обусловлена соответствующими изменениями их относительной плодовитости. Более высокие значения абсолютной плодовитости одноразмерных рыб в 1983 г. были связаны с тем, что на единицу массы тела ими продуцировалось большее число ооцитов, чем в 1982 г. (см. рис. 55). Увеличение абсолютной индивидуальной и относительной плодовитости одноразмерных рыб (см. табл. 60) может сопровождаться снижением массы зрелой икры (табл. 62). Данные изменения, выявленные для лосо-

Таблица 62. Средняя масса икринок атлантического лосося р. Шугор (по: Пшелко и др., 1938; Мартынов, 1979)

Table 62. Weight of eggs of Atlantic salmon in the Shugor River (after: Pshelko at al., 1938; Martynov, 1979)

Годы	n	Масса икринок, мг	Длина рыб, см	Коэффициент зрелости, %	Сроки лова
1974–1975	19	94,1 62,5–117,6	77,5 71,0–27,0	21,9 15,5–27,0	26,08–29,09
1938	25	121,0 89,0–173,0	77,5 71,0–87,0	22,8 15,3–29,7	01,09–07,09

Примечание. В массу икры включена масса фолликулярного эпителия.

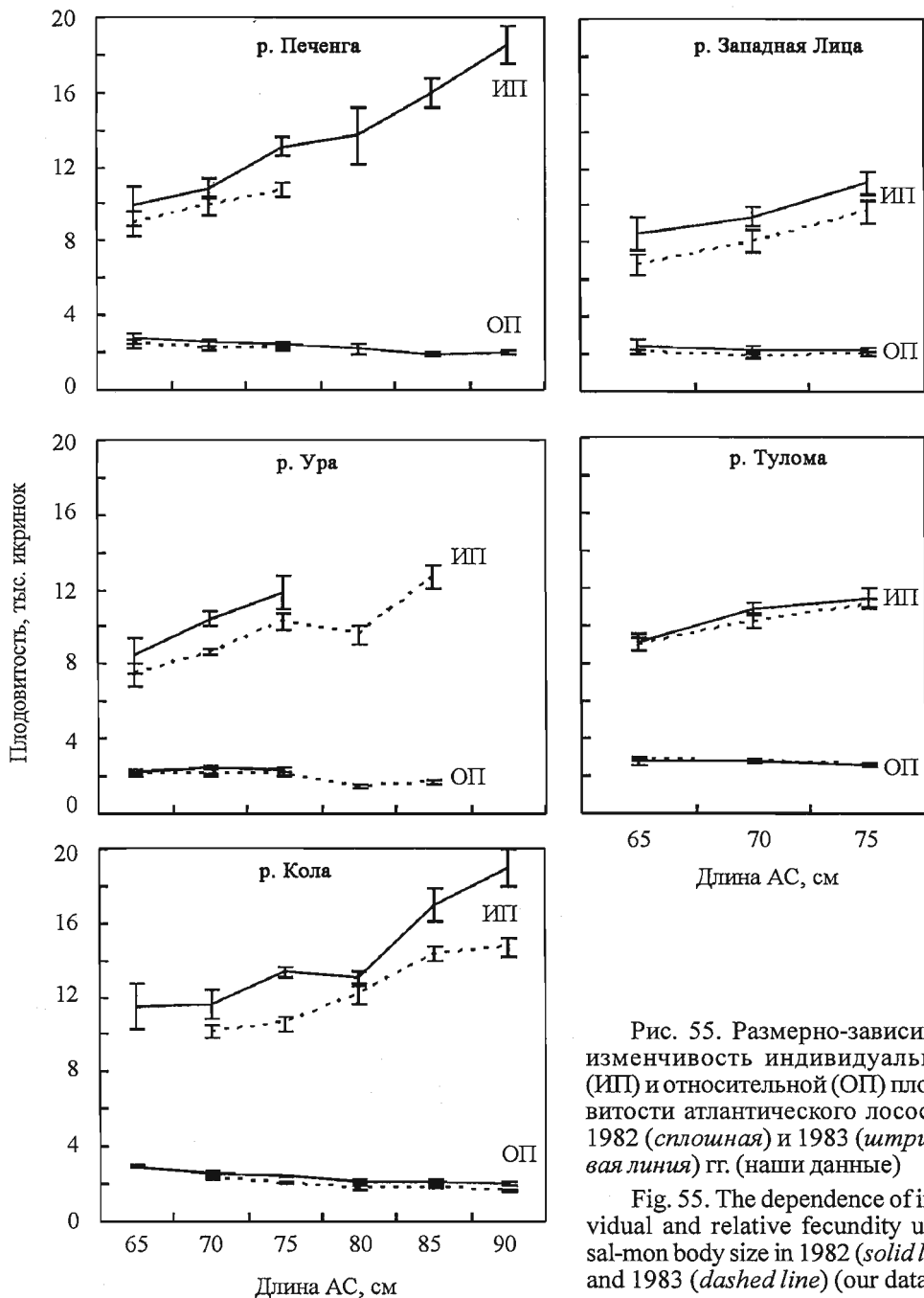


Рис. 55. Размерно-зависимая изменчивость индивидуальной (ИП) и относительной (ОП) плодовитости атлантического лосося в 1982 (сплошная) и 1983 (штриховая линия) гг. (наши данные)

Fig. 55. The dependence of individual and relative fecundity upon salmon body size in 1982 (solid line) and 1983 (dashed line) (our data)

ся р. Щугор при сопоставлении материалов через большой интервал времени, могут быть связаны со снижением численности и изменением структуры популяции под воздействием промысла.

Показатели относительной популяционной плодовитости (ОПП) лосося рек Кольского полуострова оказались близкими и находились в пределах 1700–1750 икринок. Более низкие показатели ОПП (1500 икринок) лосося р. Щугор и верховий Печоры могут быть связаны с воспроизводством рыб этих рек на удаленных от моря нерестилищах и определяться более высокими по сравнению с лососем Кольского полуострова затратами энергии на миграцию.

3.6. ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ АНАДРОМНЫХ МИГРАНТОВ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ АРЕАЛА

Приведенные выше материалы позволяют рассмотреть некоторые закономерности внутривидовой изменчивости структуры нерестовых стад атлантического лосося в рассматриваемом регионе.

Биологические группы. Популяции атлантического лосося, воспроизводящиеся в реках Западного Мурмана, представлены исключительно «яровыми» рыбами. По мере продвижения на северо-восток ареала в популяциях возрастает доля рыб осенней биологической группы, а в бассейне Верхней Печоры они состоят исключительно из «озимых» рыб (рис. 56). В то же время большинство популяций на Севере России имеет смешанный состав и представлено рыбами как летней, так и осенней биологических групп. Для «смешанных» популяций атлантического лосося характерен своеобразный половой диморфизм: по «яровому» типу созревают преимущественно самцы, а по «озимому» – преимущественно самки. «Яровые» самцы становятся половозрелыми и мигрируют в реки раньше, чем «озимые» самки, что можно продемонстрировать на примере тинды р. Варзуги. «Яровые» самцы (межень) идут на нерест в июле, а одновозрастные по морскому периоду жизни «озимые» самки – в августе–декабре. Различия в сроках созревания одновозрастных по морскому периоду жизни «яровых» и «озимых» рыб составляют от нескольких месяцев до года и более. Половые различия по типу созревания рыб обуславливают высокую внутривидовую изменчивость биологических характеристик «смешанных» популяций.

После описания сезонных рас у проходных рыб (Берг, 1934) длительное время дискутировался вопрос о принадлежности «яровых» и «озимых» лососей к репродуктивно изолированным внутривидовым группировкам. Еще Т.И. Привольнев (1933) на основе анализа биологических материалов по лососю рек Канды и Кеми пришел к выводу об отсутствии репродуктивной изоляции между рыбами летней и осенней биологических групп. Позднее была установлена возможность созревания рыб при повторном нересте по другому типу (Даниленко, 1967). Прямым доказа-

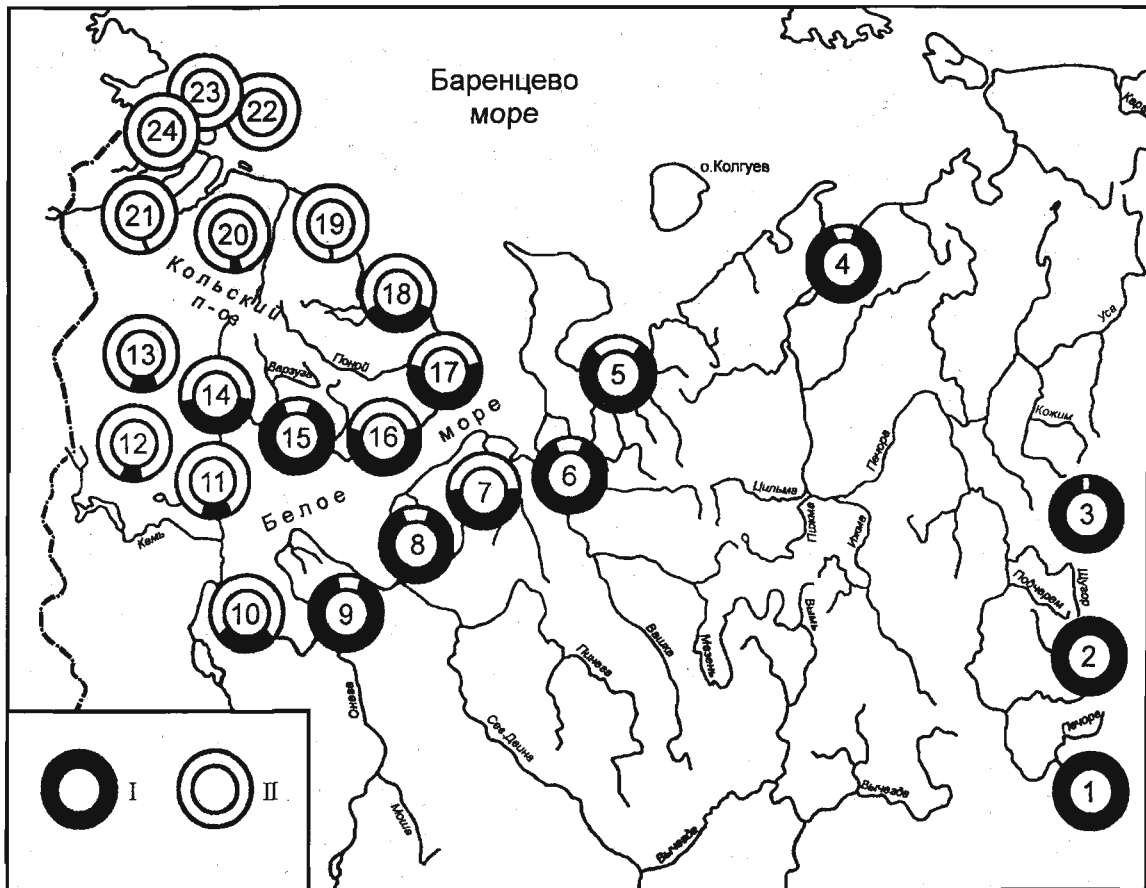


Рис. 56. Соотношение рыб осенней (I) и летней (II) биологических групп в популяциях атлантического лосося на Севере России.

1 – верховья Печоры (Владимирская, 1957); 2 – р. Илыч (Кулида, 1976); 3 – р. Щугор (Мартынов, 1983); 4 – устье Печоры (Антонова, 1976); 5 – р. Волонга (Даниленко, 1965); 6 – р. Мезень (Кулида, 1984); 7 – р. Сояна (Кулида, Дерец, 1985); 8 – р. Сев. Двина, 9 – р. Онега (Кулида, 1984); 10 – р. Выг (Горский, 1933; Шапошникова, 1933); 11 – р. Паньгома (Костылев, Ермолаев, 1982б); 12 – р. Кереть (Шуров, 1998); 13 – р. Колвица (Азбелев, 1960); 14 – р. Умба; 15 – р. Варзуга (наши данные); 16 – р. Стрельна (Долотов, 1997); 17 – р. Поной; 18 – р. Йоканьга (наши данные); 19 – р. Сидоровка (Кузьмин, 1985); 20 – р. Кола; 21 – р. Тулома; 22 – р. Ура; 23 – р. Большая Западная Лица; 24 – р. Печенга (наши данные)

Fig. 56. Ratio of «hiemae» and «vernae» fish in the population of Atlantic salmon on the North of Russia.

1 – the upper part of the Pechora River (Vladimirskaya, 1957); 2 – the Ilych River (Kulida, 1976); 3 – the Shugor River (Martynov, 1983); 4 – mouth of the Pechora River (Antonova, 1976); 5 – the Volonga River (Danilenko, 1965); 6 – the Mezen' River (Kulida, 1984); 7 – the Soyana River (Kulida, Derets, 1985); 8 – the Severnaya Dvina River; 9 – the Onega River (Kulida, 1984); 10 – the Vyg River (Gorsky, 1933; Shaposhnikova, 1933); 11 – the Pangoma River (Kostylev, Ermolaev, 1982b); 12 – the Keret' River (Shurov, 1998); 13 – the Kolvitsa River (Azbelev, 1960); 14 – the Uмба River; 15 – the Varzuga River (our data); 16 – the Strelna River (Dolonov, 1997); 17 – the Ponoj River; 18 – the Iokanga River (our data); 19 – the Sidorovka River (Kuzmin, 1985); 20 – the Kola River; 21 – the Tuloma River; 22 – the Ura River; 23 – the Bolshaja Zapadnaya Litsa River; 24 – the Pechenga River (our data)

тельством отсутствия репродуктивной изоляции между рыбами разных биологических групп является ярко выраженный половой диморфизм по типу созревания в смешанных популяциях, где более 90 % самцов относятся к «яровому», а самки – к «озимому» типам (реки бассейна Белого моря). В этом случае очевидно, что «яровые» самцы оплодотворяют самок осенней биологической группы (Привольнев, 1933; Мельникова, 1959а; Азбелев, 1960).

Нерестовый ход атлантического лосося в разные реки Европейского Севера России длится с конца мая по декабрь. В реках, где нерестятся «озимые» рыбы, ранней весной наблюдается относительно непродолжительный ход заледки, которая относится к мигрантам конца нерестового хода предшествующего года, перезимовавшим в устьевых районах рек. Поэтому при сравнительной характеристике миграции атлантического лосося из морских районов нагула в реки Севера России заледку не следует принимать в расчет.

«Яровые», «озимые» и «смешанные» популяции существенно различаются по характеру анадромной миграции. Так, в западной части Мурмана нерестовый ход «яровых» популяций лосося непродолжителен по времени и приходится на конец мая – первую половину августа. Исключение составляет «яровой» лосось р. Туломы, который заходит в рыбоход Нижнетуломской ГЭС до октября. Растяннутость нерестового хода туломского лосося во многом связана с задержкой производителей в нижнем бьефе плотины (Лагунов, Азбелев, 1958), а также наличием небольшой доли «озимых» рыб. В «яровых» популяциях атлантического лосося на Севере России нерестовые мигранты представлены двумя сезонными группами: закройкой и меженью, которые формируют один, реже два миграционных пика.

В качестве примера нерестового хода можно привести популяции лосося р. Печоры, представленные рыбами осенней биологической группы. Продолжительность хода «озимых» рыб в реку (с конца июля по октябрь – примерно три месяца) соответствует таковой «яровых» рыб, а различие состоит в календарных сроках хода: «озимые» рыбы мигрируют в реки на три месяца позже «яровых». В реках, где нерестятся «озимые» рыбы, наблюдается ранний весенний относительно непродолжительный ход заледки.

Наиболее продолжителен и изменчив нерестовый ход рыб в смешанных по составу популяциях, в которых календарные сроки миграции «яровых» и «озимых» рыб совмещаются. В результате нерестовый ход лосося в таких реках, как Кола, Йоканьга, Поной, Умба, Онега, Северная Двина, Мезень, Кулой, Сояна и др., продолжается от вскрытия рек до ледостава – в течение пяти месяцев. Наиболее продолжителен нерестовый ход производителей лосося в р. Варзугу. На Севере России это единственная популяция, в которой максимальный пик нерестовой миграции приходится на период ледообразования (октябрь), а завершается подо льдом в конце декабря при общей продолжительности около семи месяцев.

Соотношение полов. На северо-востоке ареала половой состав нерестовой части популяций атлантического лосося характеризуется высокой изменчивостью (рис. 57), что связано с половыми различиями в сроках созревания рыб. В популяциях, представленных рыбами летней биологической группы (реки Западного Мурмана), большинство самцов созревает на втором, а самок – на третьем году жизни в море. Более продолжительное пребывание самок в море связано с повышенной естественной смертностью, что приводит к снижению их доли в нерестовых стадах и преобладанию самцов. В ряде рек Мурмана доля самцов среди нерестовых мигрантов достигает 70 %.

В популяциях, представленных рыбами осенней биологической группы и приуроченных к крайней восточной части ареала (р. Печора), средняя продолжительность морского нагула самцов выше, чем у самок. В результате возрастает естественная смертность самцов, их доля в популяции снижается, и половой состав нерестовых мигрантов изменяется в пользу самок. Кроме того, в краевых восточных популяциях, воспроизводящихся в системах крупных рек, увеличению доли самок в нерестовых стадах способствует созревание значительной части самцов по карликовому типу (см. ниже).

В смешанных популяциях, представленных рыбами летней и осенней биологических групп, соотношение самцов и самок в нерестовых стадах лосося занимает промежуточные значения между «яровыми» и «озимыми» популяциями.

В целом доля самцов в нерестовых стадах снижается по мере движения на восток. На крайнем востоке в системах крупных лососевых рек (Печора, Мезень, Северная Двина) начинают доминировать самки, доля которых повышается до 70 %. Недостаток самцов в нерестовых стадах «озимого» лосося может компенсироваться не только за счет карликовых самцов, созревающих на нерестилищах, но возможно и в результате последовательного участия крупных самцов в течение нерестового периода в спаривании с несколькими самками.

Длина и масса. Средняя масса производителей в популяциях лосося увеличивается с запада на восток (рис. 58). При этом межпопуляционная изменчивость средних размеров самок существенно меньше, чем самцов. В пределах рассматриваемого региона средняя масса самок колеблется от 2,5 до 7 кг, а самцов – от 1,5 до 11 кг, что обусловлено меньшей изменчивостью возраста полового созревания самок по сравнению с самцами (см. гл. 7).

Возраст в речной период жизни. Помимо средней продолжительности, речной период жизни в популяциях атлантического лосося можно характеризовать соотношением рыб, смолтифицирующихся в разном возрасте (рис. 59). Как правило, возрастной ряд покотников имеет две доминантные группы, составляющие до 90 % их численности. Размах возрастного ряда (количество возрастных групп) имеет существенные межпопуляционные различия. На Севере России наибольшим количеством воз-

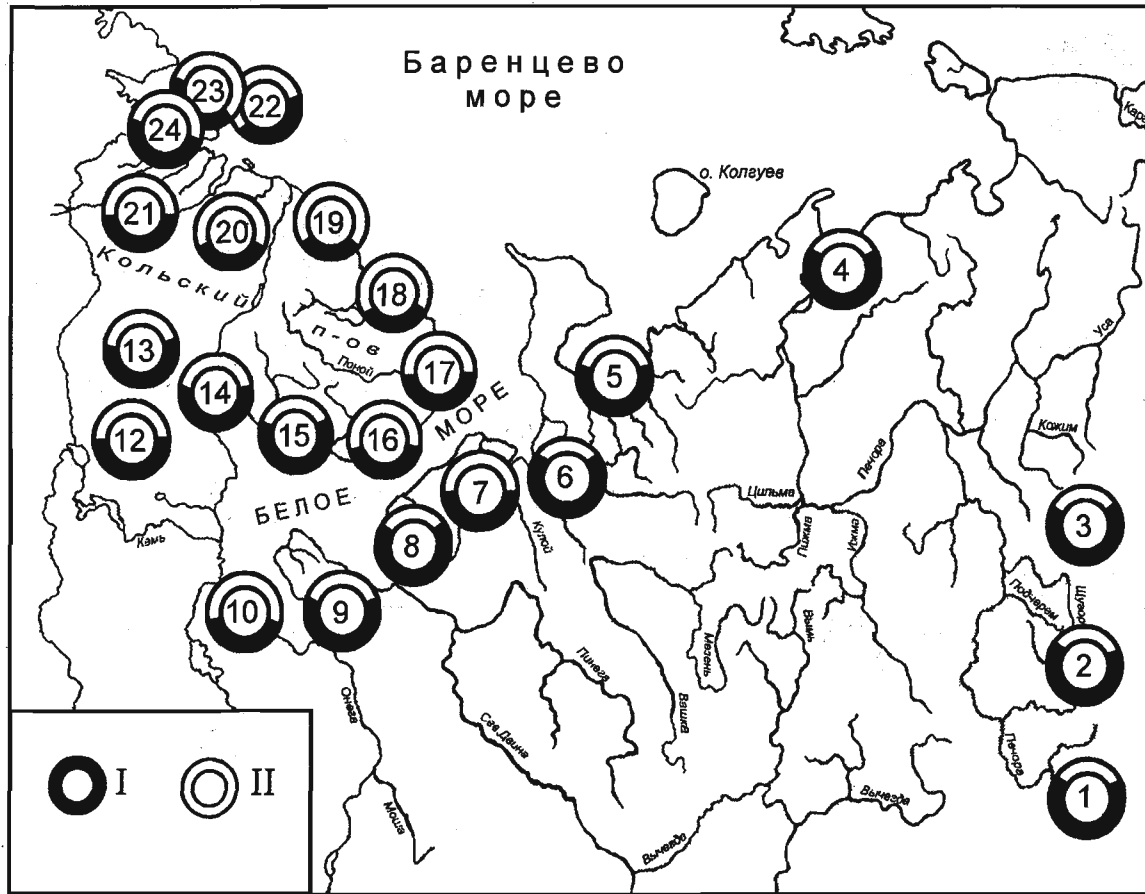


Рис. 57. Соотношение самок (I) и самцов (II) среди анадромных мигрантов атлантического лосося на Севере России. Обозначения те же, что на рис. 56

Fig. 57. Ratio of females (I) and males (II) among anadromous migrants of Atlantic salmon in the North of Russia. The indexes are the same as in fig. 56

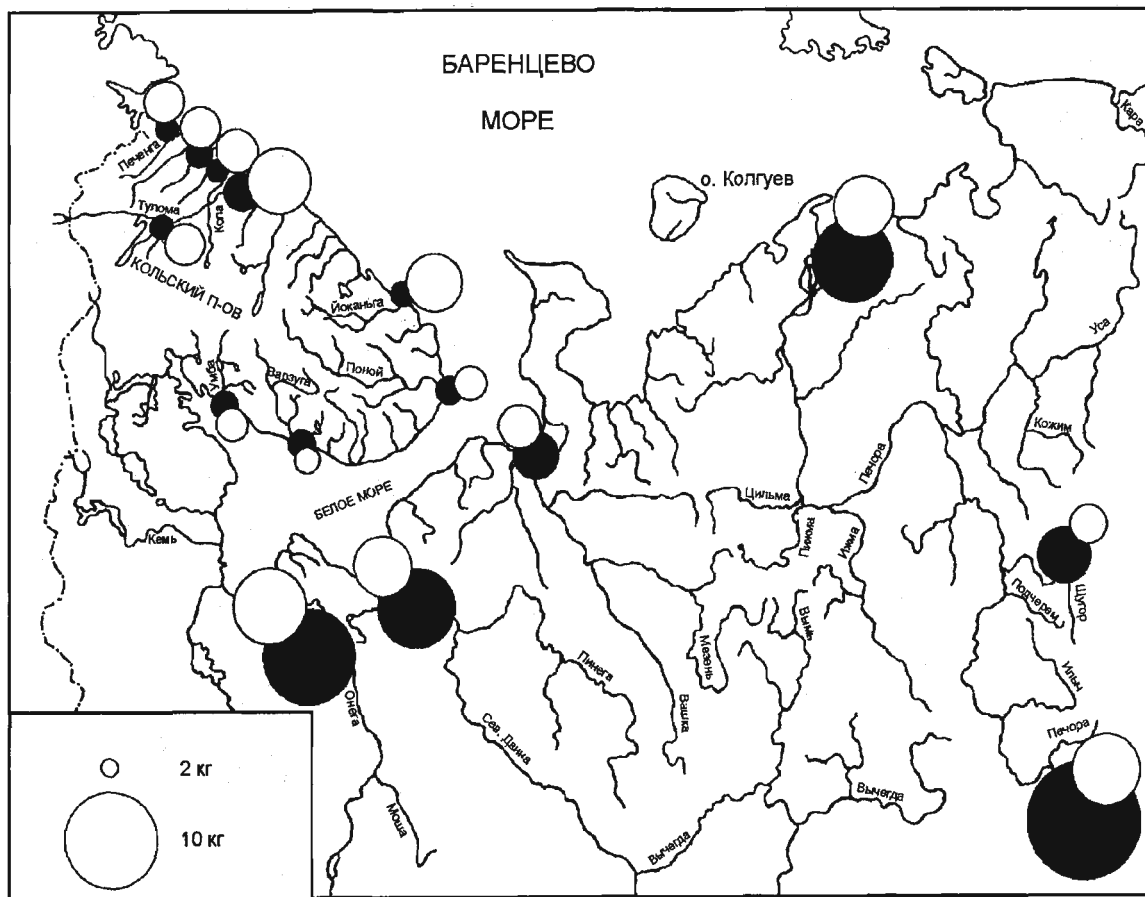


Рис. 58. Средние показатели массы самцов (черные кружки) и самок (белые кружки) анадромных мигрантов атлантического лосося на Севере России

Fig. 58. Average weight of males (closed circles) and females (open circles) anadromous migrants of Atlantic salmon in the North of Russia

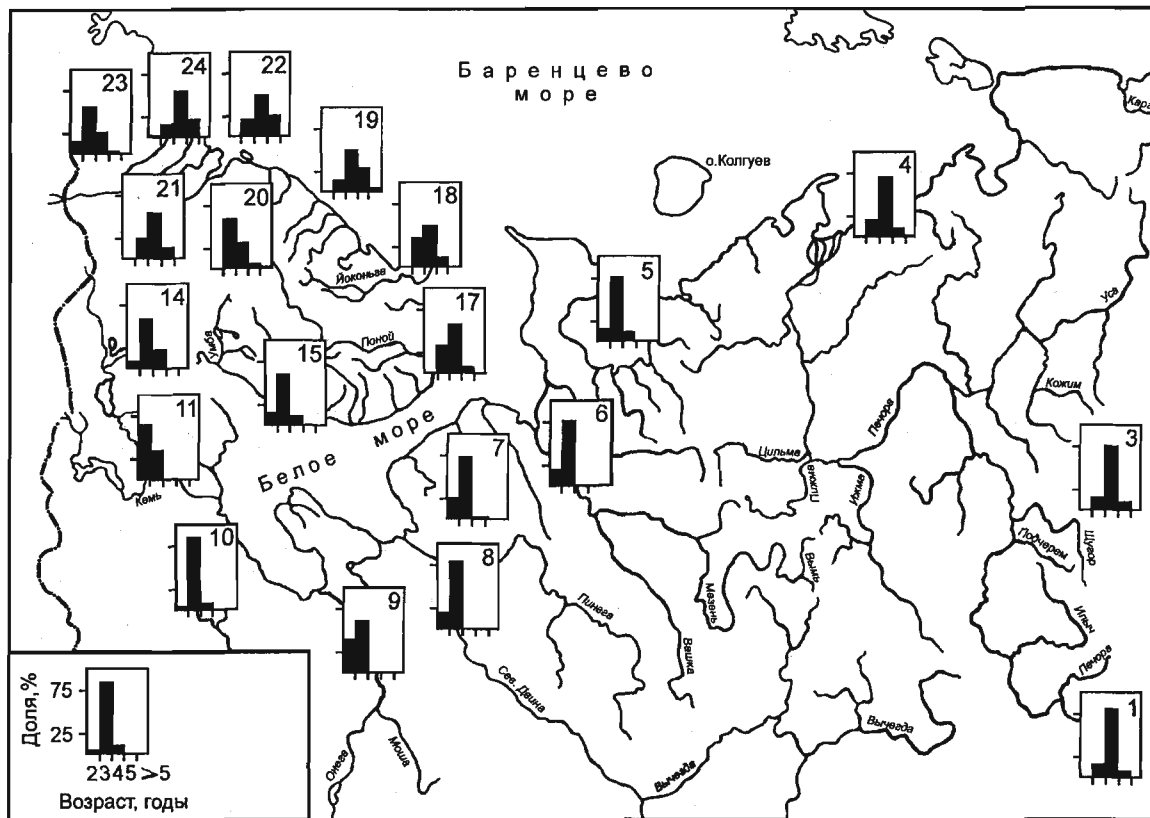


Рис. 59. Изменчивость речного возраста анадромных мигрантов атлантического лосося на Севере России. Обозначения те же, что на рис. 56

Fig. 59. Variation of river age in the population of Atlantic salmon in the North of Russia. The indices are the same as in fig. 56

растных групп представлены покатники из рек Мурманского побережья Баренцева моря, наименьшим – из рек бассейнов Северной Двины, Мезени и Онеги. В первом случае их число может достигать до шести, во втором ограничено тремя. Промежуточным количеством возрастных групп представлены покатники лосося в реках Урала.

Морской возраст. Межпопуляционная изменчивость морского возраста атлантического лосося на северо-востоке ареала различна у самцов и самок (рис. 60, 61). Среди самцов в реках Мурмана и Карелии доминирующее положение занимает тинда, созревающая по «яровому» типу. Наряду с ней встречаются крупные самцы с двумя и тремя годами морского нагула, которые в «яровых» популяциях лосося на Мурмане формируют выраженную бимодальную картину возрастного состава. В крупных реках юго-восточной части бассейна Белого моря доля тинды среди самцов снижается, и начинают преобладать особи с двумя годами морского нагула, которые созревают по «озимому» типу. По мере продвижения на восток к Печоре среди самцов доля старшевозрастных рыб повышается, и в популяциях бассейна Верхней Печоры доминируют крупные рыбы в возрасте 3 – 4 лет морской жизни.

В отличие от самцов среди самок как в «яровых», так и в «смешанных» популяциях лосося Мурмана и Карелии преобладают рыбы с двумя годами морского нагула. Исключение составляет варзугский лосось, среди самок и самцов которого доминируют особи с одним годом морского нагула. Однако в данном случае самцы созревают по «яровому», а самки – по «озимому» типу. Аналогичная особенность характерна для лосося других рек, где присутствует листопадка. Однако только в р. Варзуге большинство самок представлено листопадкой. В восточных популяциях лосося среди самок также доминируют рыбы с двумя годами морского нагула, и лишь на нерестилищах бассейна Верхней Печоры, наиболее удаленных от морских районов нагула, преобладают крупные рыбы с тремя годами морского нагула.

В популяциях лосося, нерестилища которого расположены ближе к морским районам нагула (реки Мурмана), половые различия по возрастному составу настолько велики, что средняя продолжительность морского периода жизни самок почти в два раза превышает соответствующий показатель самцов.

Таким образом, по мере продвижения на восток среди нерестовых мигрантов увеличивается доля рыб осенней биологической группы, возрастают доля самок, средние показатели длины и массы рыб, продолжительность морского нагула до первого нереста. При общей направленности географической изменчивости биологических параметров между самцами и самками имеются существенные различия. Переход рыб в популяциях атлантического лосося от созревания по «яровому» к созреванию по «озимому» типу сопровождается увеличением числа сезонных групп в смешанных по типу созревания популяциях.

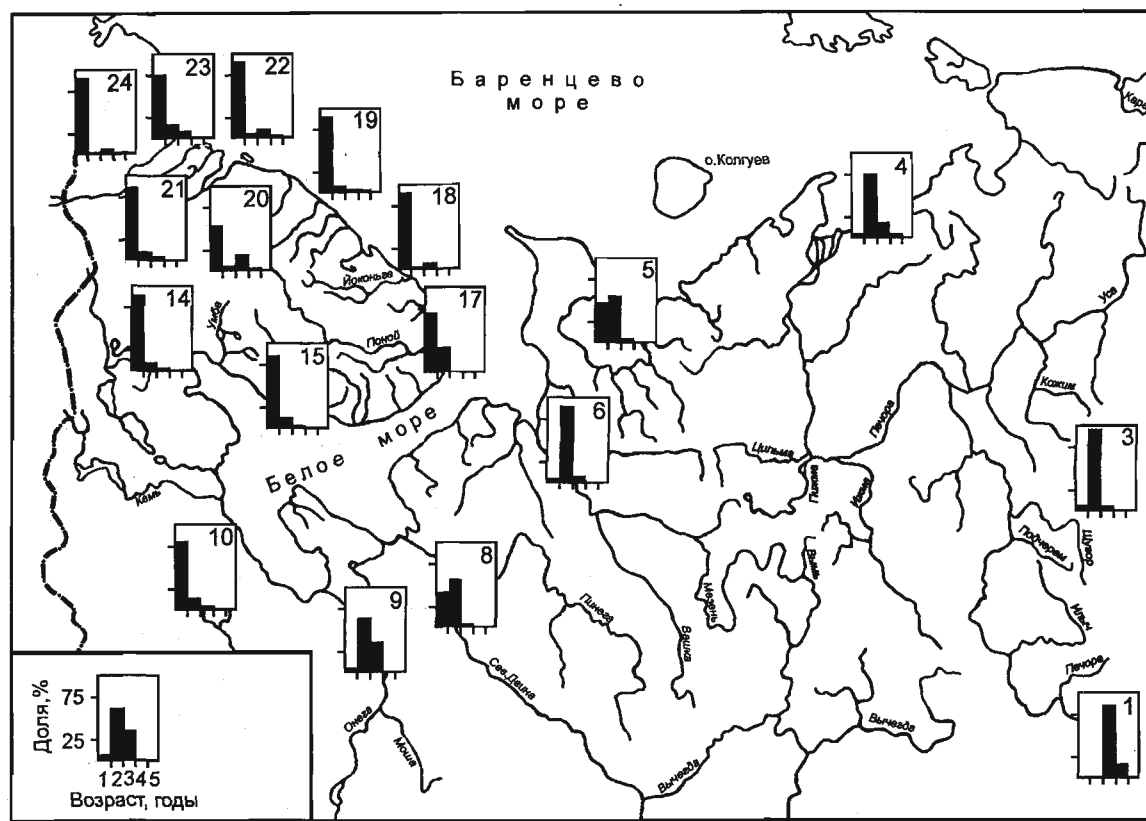


Рис. 60. Изменчивость морского возраста андромных самцов атлантического лосося на Севере России. Обозначения те же, что на рис. 56

Fig. 60. Variation of sea age of males in the population of Atlantic salmon in the North of Russia. The indices are the same as in fig. 56

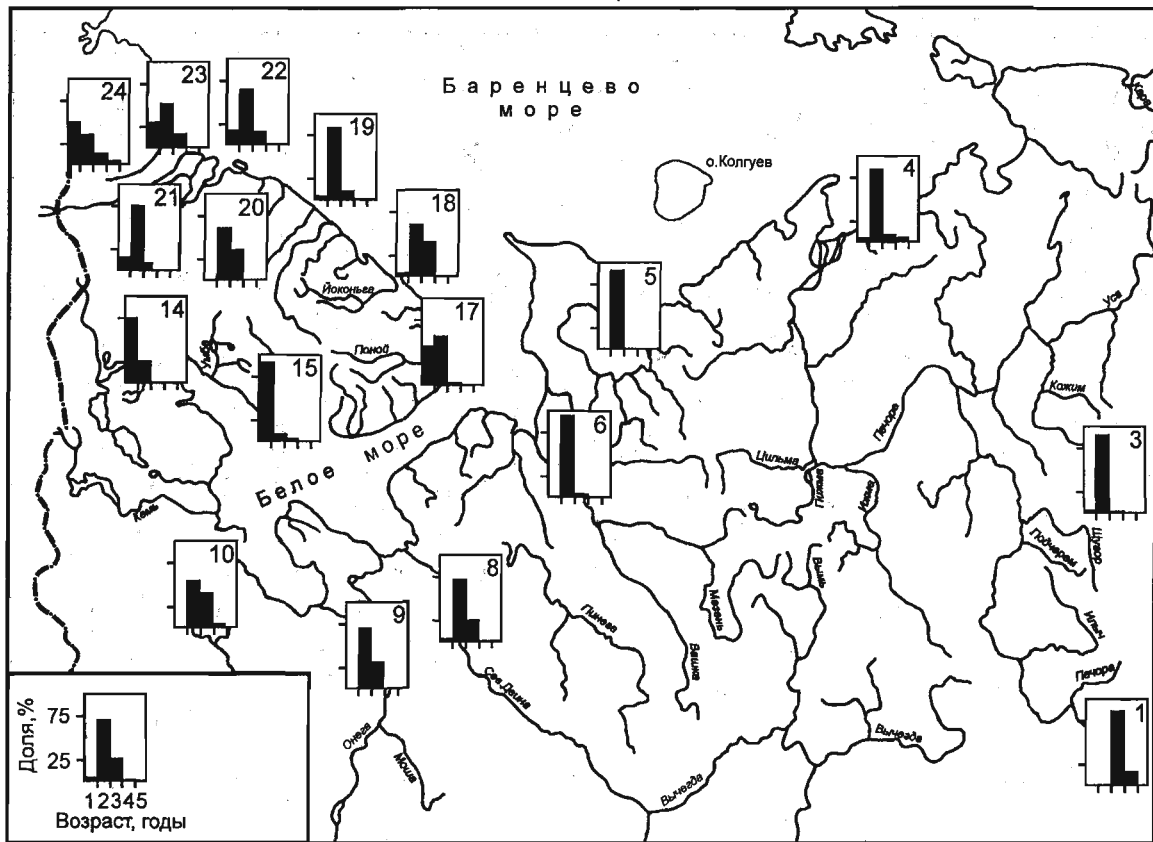


Рис. 61. Изменчивость морского возраста анадромных самок атлантического лосося на Севере России. Обозначения те же, что на рис. 56

Fig. 61. Variation of sea age of females in the population of Atlantic salmon in the North of Russia. The indices are the same as in fig. 56

Нативные популяции проходных лососей рассматриваются как сложно организованные популяционные системы, подразделенные на генетически различающиеся внутривидовые группировки – субпопуляции (Алтухов и др., 1997). С этих позиций в ранге «субпопуляций» у атлантического лосося можно рассматривать сезонные и биологические группы, повторно нерестующих рыб, контингент карликовых самцов. Практически каждая популяция атлантического лосося на северо-востоке ареала представлена сходным комплексом «субпопуляционных» группировок. Специфичность каждой популяции определяется их количественным соотношением. Географическую же изменчивость вида в рассматриваемом регионе следует рассматривать как результат взаимодействия популяций и среды их обитания (см. гл. 7).

ЭКОЛОГИЯ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ В РЕКАХ СЕВЕРА РОССИИ

4.1. ЭКОЛОГИЯ АНАДРОМНЫХ МИГРАНТОВ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ В РЕКАХ СЕВЕРА РОССИИ

Созревание. В реке происходит созревание половых продуктов взрослых рыб и их размножение. После захода в реку гонады рыб летней биологической группы созревают в течение 1,5 – 3,5 мес., в то время как у «озимых» рыб – 11,5 – 13,5 мес. Лосось при заходе из моря в реки имеет слабо развитые половые железы. Средние показатели коэффициентов зрелости «ярового» лосося Западного Мурмана при заходе в реки примерно в три раза выше, чем у «озимых» рыб р. Печоры (табл. 63). Коэффициенты зрелости «озимых» самок при заходе в р. Онегу колеблются от 0,35 до 0,67 % (Конрадт, 1949). Более высокие коэффициенты зрелости «ярового» лосося р. Туломы по сравнению с другими реками Мурмана связаны с задержкой нерестовых мигрантов в нижнем бьефе Нижнетуломской ГЭС. Минимальные значения гонадосоматического индекса «яровых» рыб перекрываются с максимальными показателями «озимых». Коэффициенты зрелости мигрирующих на нерест рыб повышаются с увеличением морского возраста рыб. У самок-тинды они составляют в среднем 0,6 %, в то время как у рыб в возрасте P+3+ превышают 2,3 %. Коэффициенты зрелости лосося рек Западного Мурмана увеличиваются к концу нерестового хода в несколько раз (рис. 62), что свидетельствует о начале созревания гонад «яровых» рыб в море. Гонады «озимых» рыб при за-

Таблица 63. Коэффициенты зрелости атлантического лосося при заходе из моря в реки Севера России, %

Table 63. Gonad-somatic indexes of Atlantic salmon entering the rivers in North Russia, %

Река	Самки			Самцы		
	<i>n</i>	<i>M±m</i>	lim	<i>n</i>	<i>M±m</i>	lim
Западная Лица	115	2,11±0,08	0,28–5,65	68	1,20±0,12	0,20–5,41
Печенга	224	2,06±0,08	0,12–8,22	163	1,70±0,11	0,18–7,37
Тулома	353	4,74±0,15	0,28–17,11	341	3,84±0,11	0,16–10,7
Ура	167	2,62±0,21	0,35–30,00	108	1,47±0,11	0,15–6,35

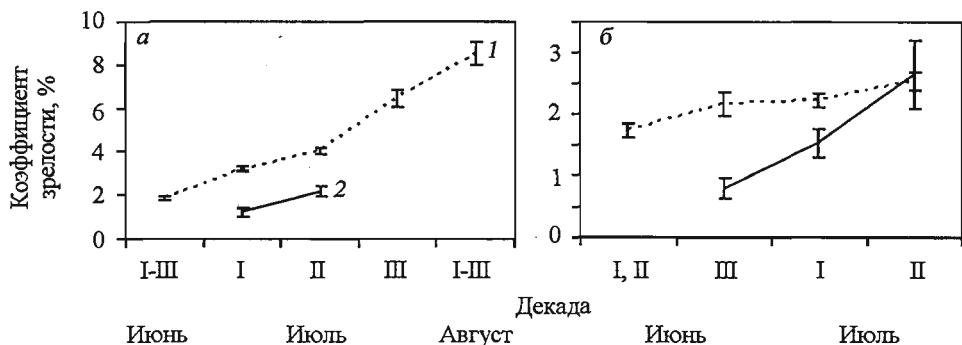


Рис. 62. Сезонная изменчивость коэффициентов зрелости анадромных мигрантов атлантического лосося (1 – самки, 2 – самцы) летней биологической группы в реках Тулома (а) и Печенга (б)

Fig. 62. Seasonal dynamics of gonad-somatic index for «vernal» salmon females (1) and males (2) entering Tuloma (a) and Pechenga (b) rivers

ходе в реки находятся в стадии покоя, которая длится 9,5 – 11,0 мес. до весны следующего года (рис. 63).

Наращение массы гонад «озимых» рыб начинается после вскрытия рек ото льда, но до конца июня идет очень медленно. Интенсивное формирование половых продуктов происходит с середины июля до конца августа. Максимальных значений гонадосоматические индексы рыб достигают на IV стадии зрелости перед нерестом к середине сентября и в среднем у «озимых» самок лосося р. Шугор составляют $20,17 \pm 3,81\%$ ($n = 45$ экз.), у самцов – $4,62 \pm 1,38\%$ ($n = 8$ экз.). Созревание половых продуктов «яровых» рыб, начавшись еще в море, завершается в пресной воде, минуя стадию покоя по такой же схеме, что и у «озимых» рыб после зимовки в реке.

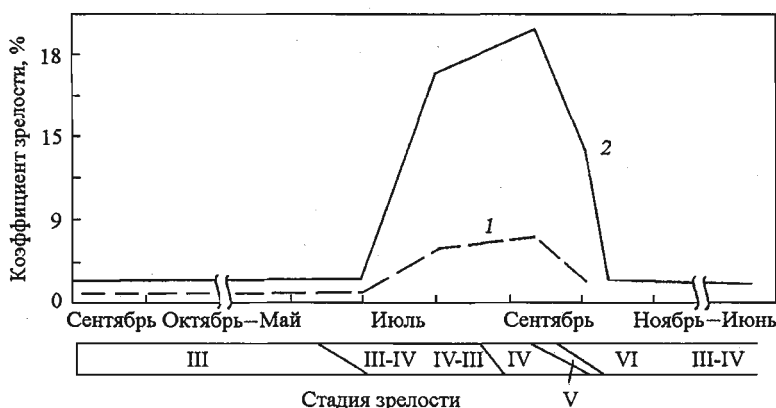


Рис. 63. Изменение коэффициентов зрелости самцов (1) и самок (2) «озимого» лосося р. Шугор за время пребывания в пресной воде (по: Мартынов, 1983)

Fig. 63. The dynamics of gonad-somatic index for «hiemal» salmon males (1) and females (2) in the Shugor River (after: Martynov, 1983)

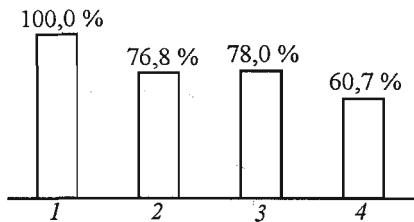


Рис. 64. Снижение массы анадромных мигрантов атлантического лосося на НВУ р. Щугор по сравнению с одноразмерными рыбами при заходе в р. Печору.

Относительные значения массы рыб: 1 – при заходе в р. Печору; 2 – примерно месяц спустя на нерестилищах р. Щугор; 3 – после зимовки и созревания половых продуктов; 4 – после нереста (по: Мартынов, 1983)

Fig. 64. Loss of weight of adult Atlantic salmon in the Shugor River.

Relative value of weight: 1 – by entering the Pechora River; 2 – one month later in the river Shugor; 3 – after wintering and maturation; 4 – after spawn (kelts in the Shugor River) (after: Martynov, 1983)

Пребывание взрослых рыб в реке связано с переходом на эндогенное питание и сопровождается потерями массы тела. Снижение массы рыб может служить показателем уровня энергетических затрат на том или ином этапе их пребывания в пресной воде. Рассмотрим динамику изменения массы тела производителей в крупных речных системах на северо-востоке ареала на примере «озимого» лосося р. Печоры (рис. 64). Только при транзитной миграции рыб от устья Печоры до р. Щугор на расстояние 1100 км в течение примерно одного месяца масса рыб снижается на 23,2 %. Затем в течение года, включая зимовку в пресной воде и созревание половых продуктов, она несколько возрастает, что связано с обводнением тканей и ростом ооцитов, и вновь резко снижается после вымета половых продуктов. Потери массы отнерестившихся рыб достигают 23 % от массы зрелых рыб и аналогичны таковым у лосося из других рек (Warner, 1962; Baum, Meister, 1971). В сравнении с массой одноразмерных рыб при заходе из моря масса отнерестившихся рыб снижается на 39,3 %. В процессе посленерестового ската она продолжает падать и при длительном пребывании вальчаков в реке снижается до 52 % от первоначальной. Суммарные потери массы печорского лосося составляют 45 – 50 % и сходны с потерями массы у лосося из других рек: р. Волонга – 50 % (Даниленко, 1967), пресноводный лосось из Онежского озера – 40 % (Смирнов, 1971).

Таким образом, 59 % от суммарных потерь массы тела печорского лосося приходится на транзитную миграцию к нерестилищам и 41 % – на период формирования половых продуктов и нерест. Несмотря на неизбежные погрешности при оценке потерь массы рыб путем сопоставления массы одноразмерных рыб на притоке и в устье главной реки, очевидно, что более половины потерь приходится на преодоление пресноводного участка миграционного пути. Данное обстоятельство свидетельствует о высокой энергетической цене за использование удаленных от моря репродуктивных участков рек.

На сроки созревания верхнепечорского лосося существенное влияние оказывает температура воды в летний и осенний периоды: высокая – задерживает, а низкая – ускоряет созревание гонад (Владимирская, 1960). Мы такой зависимости для лосося р. Щугор однозначно не выявили. По-

видимому, в условиях такой крупной реки, как Щугор, лосось имеет возможность избирать места отстоя с благоприятным температурным микрорежимом даже в годы с теплым летом. По нашим данным, в нерестовых реках гонады самцов достигают V стадии развития раньше, чем у самок. Так, на нерестилищах р. Щугор текущие самцы начинают встречаться примерно на 7 – 10 дней раньше текущих самок. По данным В.С. Михина (1959а), на нерестилищах северодвинского лосося самцы появляются раньше самок, что также может быть связано с половыми различиями в сроках созревания гонад.

Нерест лосося в реках русского Севера начинается в середине сентября и заканчивается обычно в первой декаде октября (Михин, 1959; Никифоров, 1958, 1959а, б; Владимирская, 1957; Мартынов, 1979, 1983). В бассейне Печоры при одинаковой длительности нерестового периода (20 – 22 дня) нерест лосося в североуральском притоке р. Щугор начинается в среднем на 10 дней и заканчивается на 8 дней раньше, чем в верховьях Печоры, расположенных южнее (табл. 64), что связано с более ранним охлаждением воды в р. Щугор. Близкими оказались температурные пороги начала нереста. Мы, так же как и М.И. Владимирская (1960) для верховий Печоры, не обнаружили влияния уровня режима на динамику нереста щугорского лосося. Его нерест заканчивается, как правило, за несколько дней до начала ледовых явлений при средней межгодовой температуре воды 2,2 °С. В верховьях Печоры в отдельные годы лосось завершает нерест поздней осенью подо льдом (Владимирская, 1960; Кулида, 1976а).

Таблица 64. Сроки и температурные пороги (t) нереста атлантического лосося в бассейне Печоры

Table 64. The terms and temperature thresholds of Atlantic salmon spawning in the Pechora River basin

Река Щугор (по: Мартынов, 1979)					Верховья Печоры (по: Владимирская, 1960)			
Год	Начало		Конец		Год	Начало		Конец
	дата	t воды, °С	дата	t воды, °С		дата	t воды, °С	
1974	18.09	7,4	07.10	3,8	1951	25.09	7,5	10.10
1975	12.09	9,2	04.10	3,4	1952	20.09	7,7	10.10
1977	10.09	10,2	28.09	2,1	1953	20.09	5,0	07.10
1978	18.09	5,7	06.10	0,1	1954	26.09	7,5	08.10
1979	05.09	7,6	03.10	1,5	1955	17.09	7,7	08.10
					1956	12.09	5,5	08.10
					1957	03.10	4,8	28.10
В среднем	13.09	8,0	04.10	2,2	В среднем	22.09	6,5	11.10

Примечание. Температура окончания нереста атлантического лосося в верховьях р. Печоры М.И. Владимирской не приводится.

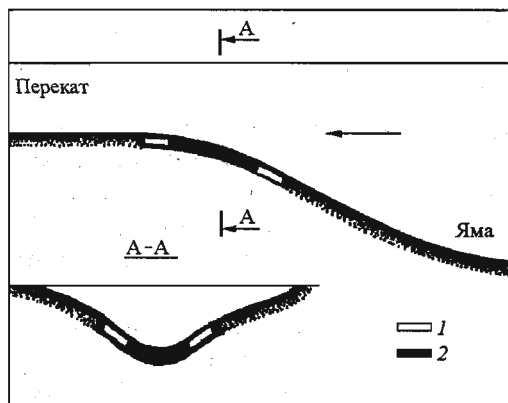


Рис. 65. Типичное расположение лососевого участка в русле реки.

1 – разреженное расположение бугров; 2 – наибольшая концентрация бугров (по: Мартынов, 1979)

Fig. 65. Typical location of salmon reds in the riverbed.

1 – sparse distribution of reds; 2 – highest concentration of reds (after: Martynov, 1979)

В руслах таких крупных рек, как лососевые притоки р. Печоры, можно выделить два типа участков, используемых лососем

для закладки нерестовых бугров: стрежневой и прибрежной. В первом, наиболее типичном случае, икра закладывается на фарватере русла в верхней части порога в зоне треугольника слива воды (рис. 65). Во втором для нереста используются отмели прибрежий и островов, расположенные в зоне порогов. Нерестовые участки «стрежневого» и «прибрежного» типов различаются механическим составом грунта, скоростями течения и глубиной воды (табл. 65). Аллювиальный грунт прибрежных отмелей содержит больше таких мелких фракций, как песок и гравий, что обуславливает его меньшую проницаемость для подруслового потока. В прибрежье существенно снижены скорости течений.

На нерестовых участках обоих типов неизменным условием является положительный наклон дна к направлению течения. По-видимому, именно на таких участках, где надрусловый поток частично переходит в подрусловый, создаются благоприятные гидрологические условия для закладки, оплодотворения и развития икры. Как показали наши наблюдения, откладываемая на этих участках икра не сносится за пределы нерестового бугра: она «засасывается» потоком в межгалечниковое пространство нерестового грунта. Кроме того, на входе подруслового потока развивающаяся на участках стрежневого типа икра гарантирована от дефицита кислорода в течение всего периода инкубации. Именно на нерестовых участках стрежневого типа во время осенних ледовых явлений не формируется донный лед. Закладка нерестовых бугров на участках с отрицательным наклоном к течению, т. е. на выходе подруслового потока, нами не отмечена.

По-видимому, именно в зонах частичного перехода надруслового потока в подрусловый откладывал икру лосось р. Нарвы на неподвижном хрящеватом грунте, описанном Т.И. Привольновым (1962) при обследовании нерестилищ, осушенных после строительства Нарвской ГЭС. Приуроченность нерестовых бугров лосося к русловым участкам, имеющим положительный наклон к течению, отмечена многими исследователями (Владимирская, 1957; Михин, Шпайхер, 1957; Михин, 1959а, б; Никифо-

Таблица 65. Характеристика нерестовых участков и размеры нерестовых бугров атлантического лосося р. Щугор (по: Мартынов, 1979 с дополнениями)

Table 65. Characteristic of spawning grounds and size of redds of Atlantic salmon in the Shugor River (after: Martynov, 1979 with additions)

Параметр	Тип участка			
	стречневой (n = 9 бугров)		прибрежный (n = 15 бугров)	
	M	lim	M	lim
Состав грунта, % по массе				
Песок: мелкий, до 0,25 мм	< 0,1	0,0 – 0,1	< 0,1	0,0 – < 0,1
средний, 0,25–0,5 мм	< 0,1	0,0–0,1	0,1	< 0,1–0,7
крупный, 1,5–1,0 мм	0,1	0,0–2,1	0,2	< 0,1–1,2
Гравий: мелкий, 1–2 мм	0,1	0,0–1,0	0,8	< 0,1–4,7
средний, 2–5 мм	0,5	0,0–3,7	1,8	0,1–6,0
крупный, 5–10 мм	1,1	0,0–6,0	2,7	0,4–5,7
Галька: мелкая, 10–20 мм	1,8	0,0–6,9	4,3	1,1–9,3
средняя, 20–50 мм	12,9	2,0–30,5	19,7	15,0–29,5
крупная, 50–100 мм	40,8	25,4–85,8	42,8	19,6–59,3
Валуны, более 100 мм	42,5	7,4–62,8	27,5	10,8–44,3
Длина нерестовых бугров, м	4,7	3,0–8,4	5,3	3,1–8,0
Ширина нерестовых бугров, м	1,3	1,0–1,7	1,3	1,0–2,2
Глубина воды над буграми, м	1,28	0,95–1,70	1,1	0,7–1,55
Скорость течения, м/с: у дна	0,81	0,58–1,28	0,69	0,46–0,96
у поверхности	1,28	0,94–1,76	1,16	0,63–1,56

ров, 1958, 1959б; Мартынов, 1979; Веселов, 1989; Красиков, 1993; Веселов, Калюжин, 2001; и др.). Казалось бы, использование лососем для откладки икры участков порогов с оптимальными условиями должно гарантировать высокую эффективность нереста. Однако учет икры в нерестовых гнездах атлантического лосося демонстрирует противоположные результаты: до 90 % и более икры может теряться при ее закладке в бугор (Михин, Шпайхер, 1957; Михин, 1959а; Никифоров, 1959а; Гринюк, 1963). Данные результаты ставят под сомнение биологическую целесообразность такого явления в экологии проходных лососей, как забота о потомстве. На наш взгляд, представление о больших потерях икры лососем во время нереста, скорее всего, связано с недоучетом икры при ее выемке в условиях гидродинамического потока. По крайней мере, наша попытка провести учет отложенной икры на порогах р. Щугор без изоляции нерестового гнезда от потока воды закончилась неудачей.

Участки с оптимальными гидротопографическими условиями для нереста и инкубации икры на порогах лососевых рек ограничены по площади. В р. Щугор нерестовые участки занимают в разные по гидрологическим условиям годы от 7 до 9 % площади порогов. Флуктуация нерес-

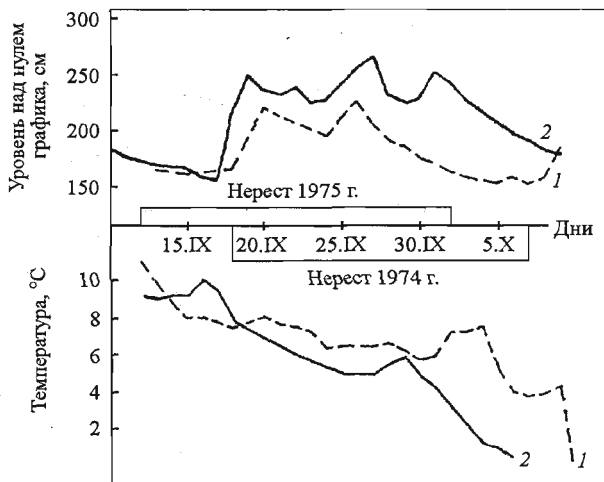


Рис. 66. Сроки и гидрологические условия нереста атлантического лосося р. Щугор в 1974 (1) и 1975 (2) гг. (по: Мартынов, 1983). Вверху – уровень воды над нулем графика, внизу – температура воды по гидрометеостату Мичабичевник

Fig. 66. Terms and hydrological conditions of salmon spawning in the Shugor River in 1974 (1) and 1975 (2) (after: Martynov, 1983). Above – water level above the zero of the graph, below – water temperature estimated by hydrometeorostation of Mitchabichevnik

товых площадей обуславливается межгодовой изменчивостью уровня режима воды во время нереста (рис. 66). При подтоплении осенними дождевыми паводками аллювиальных галечниковых кос на них возникают благоприятные условия для закладки икры, что провоцирует нерест рыб на участках прибрежного типа. Так, в 1974 г., когда нерест проходил при уровнях воды, близких к летней межени, нерестовые бугры лосося в р. Щугор встречались только на участках стрежневого типа. В 1975 г. при высоких осенних уровнях воды до 40 % бугров были заложены на затопленных отмелях в прибрежье. Многие из них обсохли при понижении уровня воды перед ледоставом (Мартынов, 1979).

Таким образом, более благоприятными для выживания икры лосося в крупных лососевых притоках Печоры являются годы с низким уровнем воды в период нереста. Ранее к аналогичным выводам при изучении нереста лосося в верховьях Печоры пришла М.И. Владимирская (1960). Доля нерестовых участков с оптимальными гидротопографическими условиями от площади нерестово-вырастных угодий существенно варьирует в разных лососевых реках. В притоке Печоры р. Щугор она составляет, по нашим данным, 7 %, в Онеге – 10 % (Кулида, 2002), в Варзуге – 23 % (Казаков и др., 1992) от площади НВУ.

Большинство нерестовых гнезд лосося на нерестилищах р. Щугор имело вытянутую овальную форму (рис. 67). По размерам нерестовый бугор, в который закладывалась икра, многократно превышал нерестовую яму, формируемую самкой при рыхлении грунта. Глубина нерестовой ямы, представлявшей собой небольшую покопку, не превышала 10 см, а высота нерестового бугра в нижней по течению части – 15 см. Высота нерестового бугра, как правило, возрастала от нерестовой ямы вниз по течению. В результате угол наклона поверхности нерестового бугра к течению увеличивался по сравнению с поверхностью грунта. Средняя длина нерестовых гнезд составляла 4,7 – 5,3 м при средней ширине 1,3 м (см.

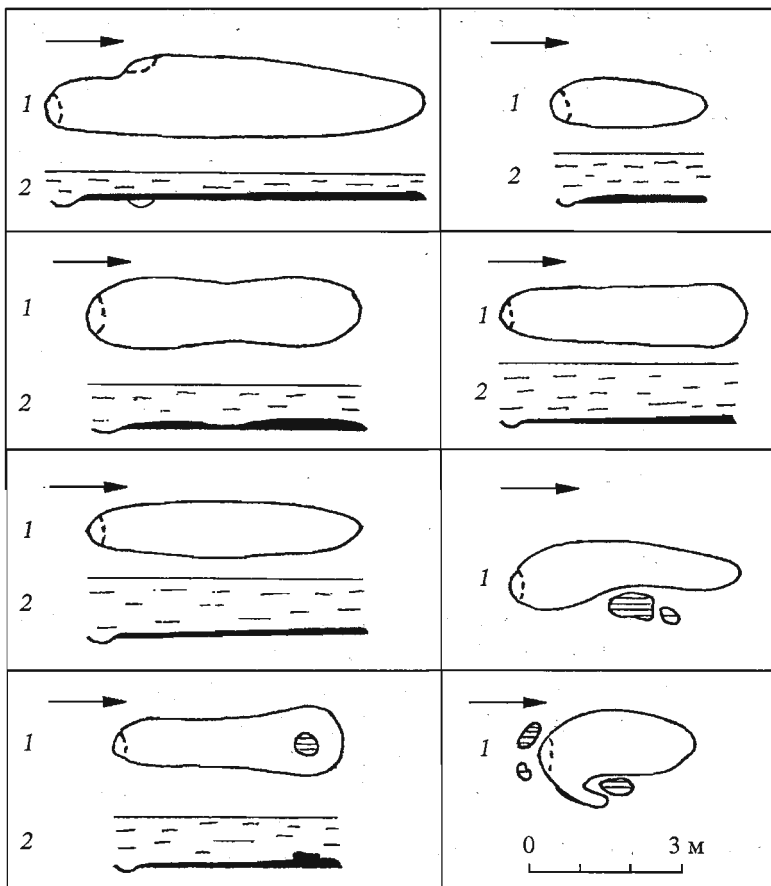


Рис. 67. Вариации формы нерестовых гнезд атлантического лосося р. Щугор (приток р. Печоры; наши данные).

1 – вид сверху; 2 – вид сбоку. Стрелками указано направление течения. Валуну заштрихованы.

Fig. 67. Form variations of Atlantic salmon redds in the Shugor River (The Pechora River tributary; our data).

1 – view from above; 2 – view at the side. Current direction is shown by pointers. Boulders are shaded

табл. 65). Отклонения нерестовых гнезд от типичной формы были обусловлены наличием среди галечникового грунта крупных валунов. В р. Щугор мы отмечали закладку икры отдельными рыбами в 2 – 3 бугра, что вызвано их нерестом на участках, где среди галечникового грунта встречается большое количество валунного материала. Натякаясь при строительстве бугра на крупный валун, самка перемещается в сторону и, продолжая нерест, закладывает новые бугры. Их размеры при этом уменьшались до 3,0×1,1 м.

По данным М.И. Владимирской (1957), в верховьях Печоры, где воспроизводится крупный лосось, большинство нерестовых бугров имели длину 1,0–1,5 м, а самые большие из них достигали длины 2,0 м, в то

Таблица 66. Механический состав грунта нерестовых бугров атлантического лосося в верховьях р. Печоры (по: Владимирская, 1957)

Table 66. Mechanical composition of gravel in the Atlantic salmon redds in the upper part of the Pechora River (after: Vladimirskaya, 1957)

Фракция грунта	Фракционный состав грунта, % по массе	
	<i>M</i>	lim
Песок	8,7	< 0,1–16,4
Гравий мелкий, 1–2 мм	2,2	< 0,1–4,0
средний, 2–5 мм	4,4	0,1–8,1
крупный, 5–10 мм	6,0	0,3–10,7
Галька мелкая, 10–20 мм	10,1	2,0–15,7
средняя, 20–50 мм	20,7	15,8–23,0
крупная, 50–100 мм	42,3	21,4–81,6
Валун, более 100 мм	5,6	0,0–21,0

Примечание. Исследовано три пробы грунта.

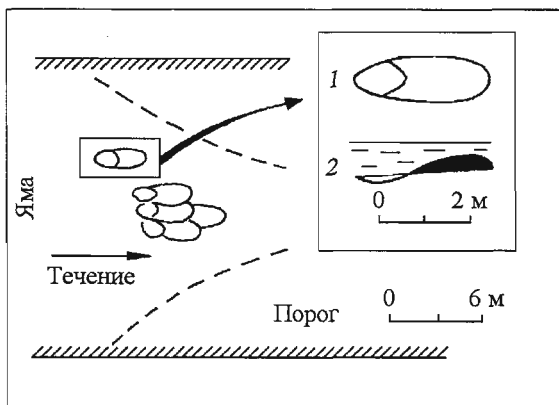
время как максимальная длина нерестового бугра более мелкого шугорского лосося составила 8,4 м. На наш взгляд, различия в размерах и строении нерестовых гнезд шугорского и верхнепечорского лосося связаны с преобладанием в последнем случае мелких фракций грунта на нерестовых участках (табл. 66). Помимо механического состава грунта, размеры и строение нерестовых гнезд могут определяться размерами нерестовых участков. В среднем и нижнем течении р. Шугор, где ширина порожистых участков достигает 150–200 м, нерестовые участки имеют в длину и ширину десятки метров и размеры нерестовых гнезд не ограничены.

По данным С.В. Красикова (1993), в относительно небольших притоках бассейна Мезени средняя ширина нерестовых участков лосося определяется размерами порогов и составляет 6 м при колебаниях от 3 до 5 м, длина 2–5 м, глубины варьируют от 0,4 до 1,0 м, грунт представлен мелкой и средней галькой 2 – 4 см в поперечнике. В этих условиях нерестовые гнезда формируются на относительно крутых склонах русла при переходе от плеса к порогам (рис. 68). Ограниченные площади нерестовых участков и мелкий нерестовый грунт обуславливают четкое подразделение бугров на нерестовую яму, длина которой соответствует длине нерестящейся самки, и собственно нерестовый бугор, высота которого может достигать 40 см.

Перекапывание ранее построенных нерестовых гнезд наблюдается в единичных случаях (Владимирская, 1957). Даже при закладке икры на ограниченных по площади нерестовых участках малых рек бассейна Мезени самки лосося не разрушают бугор, построенный другими особями своего вида (Красиков, 1993). Бугры близко расположенных друг к другу гнезд могут соприкасаться или частично перекрываться краями, но нерестовые ямы не накладываются друг на друга (см. рис. 68). При проведе-

Рис. 68. Типичное расположение на пороге и форма нерестовых гнезд атлантического лосося р. Мыдмас (приток р. Ертыма). Рисунок составлен по неопубликованным материалам С.В. Красикова. Пунктиром обозначен слив воды

Fig. 68. Typical location on the riffle and form of Atlantic salmon redds in the Mydmas River (Ertym River tributary). The drawing is compiled according to the unpublished materials of S.V. Krasikov. Water discharge is marked by a dotted line



нии исследований р. Щугор мы также не отмечали случаев перекопки нерестовых бугров.

Посленерестовый скат производителей печорского лосося начинается сразу же по окончании нереста, и часть вальчаков достигает предустьевых районов моря той же осенью. В Коровинской губе 6–17 декабря 1974 г. были выловлены четыре самца-вальчака, которые отнерестились осенью того же года в бассейне Печоры, поскольку других лососевых рек поблизости нет (Антонова, Мартынов, 2004). Посленерестовый скат вальчаков приостанавливается с наступлением ледостава, о чем косвенно свидетельствуют случаи крайне редкого вылова вальчаков в осенне-зимнее время в годы (до 1972 г.), когда на Печоре существовал промышленный и любительский лов скатывавшихся после нереста сиговых рыб. Часть вальчаков проводит зиму в таких удаленных от моря нерестовых реках, как Щугор (наши данные) и Илыч (опросные данные). Так, в середине июня 1974 г. три вальчака (две самки и один самец) были выловлены в р. Щугор в 40 км от устья. Все рыбы имели тусклую коричневую окраску тела, белесовато-розового цвета мышцы и погруженную в кожные покровы чешую. Их гонады находились на III – VI стадиях развития. В полости тела самок имелась хорошо сохранившаяся без признаков резорбции и жирового перерождения остаточная икра.

Массовый скат вальчаков, видимо, приходится на время весеннего половодья. По опросным данным, со спадом уровня воды в весенне-летний период они лишь единично встречаются в промысловых уловах в магистральном русле Печоры. Отдельные вальчаки могут задерживаться в реке на длительное время (Мартынов, 1983). Так, в сентябре 1974 г. в р. Щугор в 45 км от устья была выловлена самка-вальчак, которая не могла принадлежать к вальчакам этого года нереста, так как он начался только 18 сентября. Данная самка отличалась от лошальных рыб голубовато-серебристой окраской тела и слабо погруженной в кожные покровы чешуей, которая была сильно разрушена по переднему краю и не имела посленерестового прироста. Яичники находились на III – VI стадиях зрелос-

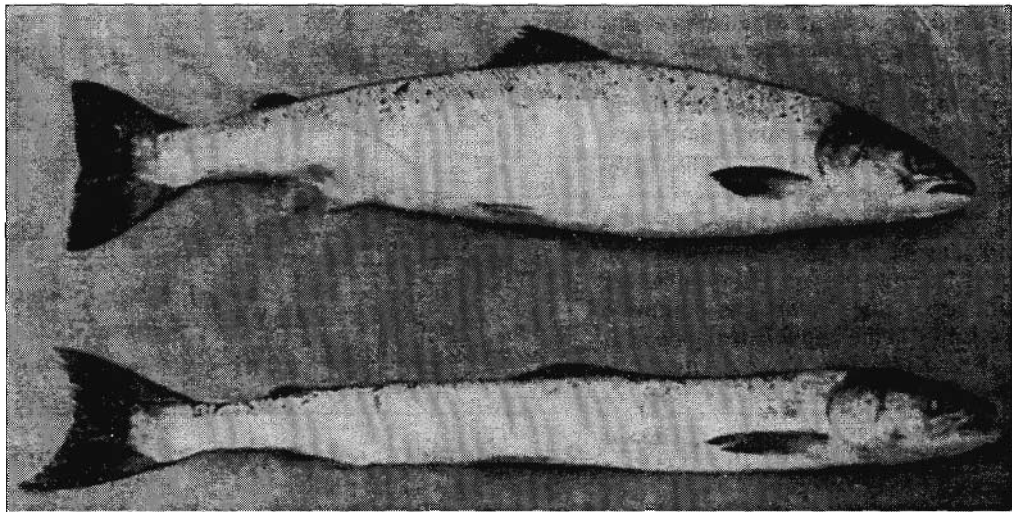


Рис. 69. Ходовой лосось и «анадромный» вальчак из уловов на рыбоучетном заграждении в низовье р. Печоры (Ольховый Куст).

Вверху – самка, идущая из моря, возраст 4·2+, длина тела 70,5 см, вес 4,9 кг, максимальный обхват 33,6 см, стадия зрелости III, упитанность по Фультону 1,39 %; внизу – самка «анадромный» вальчак, возраст 4·2+, длина тела 69,3 см, вес 1,18 кг, максимальный обхват 17,5 см, стадия зрелости III, упитанность по Фультону 0,35 %. Фото В.П. Антоновой (по: Антонова, Мартынов, 2004)

Fig. 69. Anadromeous sea Atlantic salmon (above) and «anadromeous» kelt from commercial catches in the lower part of the Pechora River (Olkhovyy Kust) (after: Antonova, Martynov, 2004)

ти. Коэффициент зрелости составил 0,52 упитанности по Фультону – 0,55. Мышцы рыбы были белесоватого цвета. В полости тела и яйценосных пластинках обнаружено 20 крупных остаточных икринок прошлогоднего нереста, которые находились на стадии жирового перерождения, имели неправильную угловатую форму и белесый цвет. Гонады с икрой новой генерации были обильно пронизаны кровеносными сосудами и имели темно-красный цвет. Состояние гонад свидетельствует о длительном пребывании самки после нереста в реке. Если в 1973 г. нерест шугорского лосося закончился в конце сентября, то данная рыба провела после нереста в реке 11 – 12 мес. Анализ структуры чешуи показал, что она нерестилась дважды. Рыбы, подобные описанной выше, у местного населения получили название «бывалец».

В низовьях Печоры отмечены единичные случаи захода в ловушки РУЗа вместе с анадромными мигрантами серебристых вальчаков (Антонова, Мартынов, 2004). «Анадромные» вальчаки отличались от нерестовых мигрантов чрезвычайной истощенностью (рис. 69). Все они были повторно отнерестившимися самками. Вовлечение отдельных вальчаков в нерестовый ход лосося следует рассматривать как проявление стайного поведения рыб.

В р. Печенге скат вальчаков весной через рыбоучетное заграждение за 5 лет наблюдений отмечен с 11 июня по 22 июля. В р. Варзуге, как пока-

зали результаты мечения (Мельникова, 1962; Бакштанский, Яковенко, 1976), он начинается вскоре после ледохода и приходится на вторую половину мая—июнь. По данным тех же авторов, случаи поимки вальчаков осенью очень редки.

В р. Сидоровке отнерестившиеся производители скатываются в море в июне, и пик их миграции предшествует началу массового хода лосося на нерест (Кузьмин, 1985). Вальчаки туломского лосося в большом количестве появляются в верхнем бьефе плотины Нижнетуломской ГЭС в начале июня одновременно с покатной молодью и встречаются здесь в течение всего лета до глубокой осени. Задержка части вальчаков перед гидросооружениями Нижнетуломской ГЭС и, возможно, их травмирование при прохождении турбин могли способствовать повышению посленерестовой смертности и снижению доли остатка в популяции (см. гл. 3).

4.2. ЭКОЛОГИЯ МОЛОДИ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ В РЕКАХ СЕВЕРА РОССИИ

Пестрятки. В связи с отсутствием достоверных половых различий в длине и массе одновозрастной ювенильной молоди лосося ($p > 0,05$) данные по неполовозрелым самцам и самкам, приводимые далее в таблицах, объединены. Увеличение массы гонад созревающих самцов-пестряток на Севере России наблюдается в первой половине августа. В этот период по коэффициентам зрелости самцов можно подразделить на три группы. Гонады ювенильных самцов (группа I) находятся на второй стадии зрелости, и их доля от массы тела не превышает 0,1 %. Гонады самцов II группы визуально относятся ко второй стадии зрелости, но их гонадо-соматический индекс превышает 0,1 % и соответствует таковому самок. Самцы этой группы, видимо, из-за слабого развития гонад не в состоянии созреть к сентябрю и принять участие в нересте, в связи с чем они также отнесены нами к ювенильным. И, наконец, III группа самцов имеет гонады на третьей и четвертой, включая промежуточные, стадиях развития. Их гонадо-соматический индекс превышает 1,0 % и в середине августа у отдельных особей может достигать более 10,0 %. Самцы этой группы рассматриваются нами как карликовые.

В р. Йоқаньге часть самцов-пестряток созревает по карликовому типу на третьем году жизни (табл. 67). Молодь характеризуется высокой изменчивостью размерно-весовых показателей. При достоверных различиях средних значений длины и массы ($p < 0,05$) крайние показатели особей в смежных возрастных группах в значительной мере перекрываются. В уловах на крючковую снасть доминировали рыбы в возрасте 3+ и 2+ (46,8 и 34,8 % соответственно). Пестрятки младшей возрастной группы (2+) были представлены практически равным количеством самцов и самок. Среди рыб старших возрастных групп (3+ и 4+) доля самцов возрастала до 54 и

Таблица 67. Масса и длина пестрятки атлантического лосося р. Йоканьги (1988 г., наши данные)

Table 67. Weight and length of Atlantic salmon parr in the Iokanga River in 1988 (our data)

Возраст	Пол	n	Масса, г			Длина АС, мм		
			$M \pm m$	σ	lim	$M \pm m$	σ	lim
2+	♀♀	64	15,98±0,66	5,20	7,85—33,20	110,1±1,40	11,14	87,0—133,0
	♂♂ juv.	42	13,51±0,91	5,80	7,01—38,74	104,3±2,14	13,71	85,0—153,5
	♂♂ карл.	25	23,42±1,21	5,93	13,22—33,17	119,5±1,99	9,77	101,5—139,0
3+	♀♂	131	16,57±0,57	6,53	7,01—38,74	110,0±1,13	12,86	85,0—153,5
	♀♀	81	26,63±1,04	9,26	6,67—67,25	150,9±1,50	13,46	84,0—172,5
	♂♂ juv.	74	25,51±0,93	7,98	12,20—57,20	130,0±1,64	13,99	102,0—170,0
	♂♂ карл.	21	35,26±3,48	15,56	21,40—93,30	143,2±4,10	18,34	123,0—193,0
4+	♀♂	176	27,14±0,77	10,16	6,67—93,30	131,9±1,12	14,88	84,0—193,0
	♀♀	25	30,07±1,38	6,78	18,20—44,35	138,4±2,21	10,82	115,0—162,0
	♂♂ juv.	14	32,26±2,49	8,98	21,00—54,50	138,5±3,87	13,94	120,0—172,0
	♂♂ карл.	27	40,38±2,65	13,49	25,04—82,10	149,7±2,61	13,33	129—179,5
5+	♀♂	65	34,63±1,42	11,39	18,20—82,10	142,9±1,70	13,63	119,0—179,5
	♀♀	3	33,72±1,43	2,02	31,50—35,45	142,7±4,55	6,43	138,0—150,0
	♂♂ карл.	1	30,60			137,0		
	♀♂	4	32,94±1,31	2,27	30,60—35,45	141,3±3,45	5,97	137,0—150,0

63 % соответственно. В старшей возрастной группе (5+) доминировали самки, что может быть обусловлено случайными причинами и связано с небольшим объемом исследовательской выборки.

Коэффициенты зрелости большинства самок-пестряток йоканьгского лосося не выходили за пределы 1,0 %. Исключение составила одна самка в возрасте 2+, длиной по Смитту 114,5 мм и массой 16,6 г, не включенная в табл. 67. Ее гонады были увеличены в размерах и находились на III стадии зрелости, гонадо-соматический индекс составил 1,69 % и оказался сопоставимым с таковым карликовых самцов. Не исключено, что данная самка могла созреть по карликовому типу.

В р. Пурнач, правобережном лососевом притоке р. Поной, в уловах мальковым неводом и удочкой пестрятки были представлены пятью возрастными группами. Доминировали рыбы в возрасте 2+, что объясняется их высокой долей в уловах мальковым неводом, который был малоэффективным при облове участков с быстрым течением и крупновалунным грунтом, где держались старшевозрастные пестрятки. Молодь в возрасте 4+ встречалась единично (табл. 68). Судя по возрастному составу уловов пестряток, смолтификация молоди лосося в р. Пурнач и скат в море в основном происходят в возрасте трех и четырех лет.

Таблица 68. Коэффициенты зрелости и упитанности пестряток атлантического лосося р. Йоканьги (наши данные), %

Table 68. Gonad-somatic and body condition coefficients of Atlantic salmon parr in the Jokanga River (our data), %

Возраст	Пол	Коэффициент					
		зрелости			упитанности по Фультону		
		n	$M \pm m$	lim	n	$M \pm m$	lim
2+	♀♀	50	0,32±0,09	0,06–1,69	63	1,42±0,08	1,18–1,74
	♂♂ juv	11	0,06±0,02	0,01–0,10	11	1,34±0,04	1,21–1,45
	♂♂ карл.	25	10,17±1,98	0,36–18,35	25	1,60±0,05	1,38–1,95
3+	♀♀	55	0,43±0,08	0,10–1,53	79	1,38±0,08	1,02–2,80
	♂♂ juv	29	0,05±0,01	0,01–0,09	73	1,34±0,03	1,19–1,59
	♂♂ карл.	19	5,40±1,17	0,12–13,10	22	1,39±0,08	0,74–1,66
4+	♀♀	6	0,49±0,12	0,22–0,68	25	1,32±0,04	1,21–1,55
	♂♂ juv	1		0,03	13	1,37±0,07	1,06–1,63
	♂♂ карл.	8	10,27±1,64	5,11–12,92	27	1,39±0,07	0,97–1,70

Примечание. Материал собран с 1 июля по 8 августа 1988 г.

В р. Варзуге достоверных половых различий в длине и массе тела неполовозрелых пестряток не выявлено (табл. 69). Линейные размеры и масса карликовых самцов практически во всех возрастных группах превышали соответствующие показатели ювенильных рыб. В возрастных группах пестряток 0+ и 1+ преобладали самки, а среди старших рыб – самцы (доля самцов в 1982–1985 гг. в возрастных группах 0+ – 3+ составила 47,0; 44,4; 52,2 и 58,3 % соответственно). Повышение доли самцов среди старших рыб связано с созреванием части самцов по карликовому типу с последующей задержкой в реке. Созревание карликовых самцов в р. Варзуге отмечено на втором году жизни рыб (в возрасте 1+). В этом возрасте, по нашим данным, в среднем за ряд лет созревает 4,2 % самцов. Среди старшевозрастных пестряток доля карликов увеличивается. В возрастной группе 2+ в среднем созревает 29,3 % самцов, а в группе 3+ – 47,6 %. Коэффициенты зрелости карликовых самцов увеличиваются с приближением нерестового периода. За все годы исследований средний показатель коэффициента их зрелости в конце августа составил 11,3 % при колебаниях от 3,5 до 16,2 %.

В р. Чаваньге пестрятки лосося представлены шестью возрастными группами (табл. 70). Часть самцов начинает созревать по карликовому типу на третьем году жизни. В возрастных группах от 4+ и выше встречаются только карликовые самцы. Высокая изменчивость биологических показателей рыб во многом связана с тем, что в таблицу включены материалы, собранные на протяжении длительного периода времени. Так, коэффициент зрелости карликового самца в возрасте 5+, выловленного

Таблица 69. Средние показатели длины и массы пестряток атлантического лосося р. Варзуги (по: Драганов и др., 1990)

Table 69. Length and weight of Atlantic salmon parr in the Varzuga River (after: Draganov et al., 1990)

Возраст	Пол	Число экз.	Длина АС, мм		Масса, г	
			$M \pm m$	σ	$M \pm m$	σ
<i>16.07 – 25.07. 1982 г., участок от впадения р. Ареньги до Пунзострова</i>						
0+	♀♂	37	35,7±0,44	2,64	0,46±0,02	0,12
1+	♀♂	22	58,3±0,95	4,47	2,14±0,09	0,43
2+	♀♂	22	81,3±1,48	6,94	5,69±0,29	1,36
	♀♂	10	80,4±2,19	6,91	5,38±0,42	1,34
3+	♀♂ карл.	36	80,4±1,17	6,90	5,44±0,23	1,38
	♀♂	5	87,6±3,63	8,11	7,31±0,83	1,86
	♀♂	13	92,7±1,82	6,55	8,35±0,45	1,64
	♀♂	9	90,4±3,14	9,41	8,08±0,75	2,24
	♀♂ карл.	23	91,7±1,57	7,55	8,31±0,39	1,85
	♀♂ карл.	6	96,6±2,88	7,05	9,44±0,86	2,10
<i>10.08 – 25.08. 1983 г., р. Пана и участок р. Варзуги от устья р. Паны до Пунзострова</i>						
0+	♀♂	61	41,9±0,48	3,70	0,73±0,03	0,20
	♀♂	54	41,9±0,52	3,80	0,71±0,03	0,20
	♀♂	115	41,9±0,35	3,70	0,72±0,02	0,20
1+	♀♂	50	69,0±1,01	7,10	3,45±0,16	1,10
	♀♂	38	65,4±1,43	8,70	2,91±0,20	1,20
	♀♂	88	67,5±0,86	8,00	3,21±0,13	1,20
2+	♀♂	24	86,6±1,82	8,90	6,79±0,39	1,90
	♀♂	18	86,8±2,17	9,20	6,76±0,52	2,20
	♀♂	42	86,7±1,39	8,90	6,78±0,31	2,00
3+	♀♂ карл.	6	90,2±3,47	8,50	8,30±0,86	2,10
4+	♀♂	3	105,3±7,62	13,20	18,24±3,12	5,40
<i>19.07 – 06.08. 1985 г., перекат ниже Пунзострова</i>						
0+	♀♂	9	41,1±1,06	3,17	0,72±0,07	0,21
1+	♀♂	10	74,7±1,67	5,28	4,64±0,40	1,25
	♀♂	8	74,4±2,95	8,33	4,55±0,61	1,72
	♀♂	18	74,6±1,55	6,59	4,60±0,34	1,43
	♀♂ карл.	2	74,0±0,50	0,71	4,77±0,23	0,32
2+	♀♂	38	92,1±0,94	5,69	8,60±0,30	1,80
	♀♂	37	91,9±0,82	4,93	8,63±0,25	1,50
	♀♂	75	92,0±0,61	5,29	8,60±0,19	1,65
3+	♀♂ карл.	16	96,0±1,71	6,84	10,92±0,60	2,38
	♀♂	2	100,3±6,65	9,41	11,57±2,13	3,01
	♀♂	2	101,0±9,50	13,44	11,22±3,42	4,84
	♀♂	4	100,7±4,74	9,48	11,39±1,65	3,30
	♀♂ карл.	4	100,7±0,90	1,79	11,85±1,32	2,63

Таблица 70. Коэффициенты зрелости, масса и длина пестряток атлантического лосося р. Чаваньги (наши данные)

Table 70. Gonado-somatic coefficients, weight and length of Atlantic salmon parr in the Chavanga River (our data)

Возраст	Пол	Группа	n	Коэффициент зрелости, %		Масса, г		Длина АС, мм	
				M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim
0+	♀♂	I-III	49	-	-	0,42±0,01	0,21-0,55	33,2±0,29	27,5-36,0
1+	♀♀	I-III	1	-	0,57	-	5,4	-	78,0
	♂♂ juv	I	3	0,018±0,009	0,008-0,036	5,5±0,4	4,8-6,0	82,0±4,62	74-90
2+	♀♀	I-III	22	0,42±0,03	0,11-0,75	9,1±0,6	5,9-16,8	93,6±1,74	79-112
	♂♂ juv	I	21	0,023±0,005	0,007-0,092	8,7±0,5	5,4-15,3	91,52±1,53	81-110
	♂♂ juv	II	3	0,14±0,02	0,11-0,17	8,43±1,19	6,5-10,6	92,33±4,67	85-101
	♂♂ карл.	III	1	-	2,19	-	9,8	-	101
	♂♂	I-III	25	0,04±0,01	0,01-0,17	8,78±0,45	5,4-15,3	92±1,42	81-110
3+	♀♀	I-III	12	0,44±0,03	0,27-0,66	12,0±0,6	9,2-15,4	103,08±1,38	94-110
	♂♂	I	7	0,04±0,01	0,01-0,07	13,4±1,0	9,1-16,5	105,14±2,83	93-115
4+	♂♂	II	2	-	0,42; 0,83	-	23,3; 31,1	-	129; 140
	♂♂ карл.	III	5	6,8±2,3	1,5-14,0	33,8±2,0	29,2-40,9	137,4±3,06	131-147
5+	♂♂	I-III	8	5,02±1,94	0,42-14,04	32,69±1,91	23,3-40,9	139,75±3,84	129-162
	♂♂	II	1	-	0,73	-	37,7	-	143
	♂♂ карл.	III	1	-	12,2	-	42,7	-	144

Примечание. Рыба выловлена удочкой в 1985 г. с 21.06 по 31.07. Группа I включает самцов, коэффициент зрелости которых меньше 0,1 %; II - ≥ 0,1 %; III - ≥ 1,0 %.

29 июня, составил 0,73 %, а соответствующий показатель одновозрастного самца, выловленного 25 июля, - 12,2 %.

Одновозрастная молодь лосося из различных уральских притоков Печоры, отловленная в близкие сроки, характеризуется сходными показателями длины и массы тела (табл. 71). Молодь из р. Пижмы, тиманского притока Печоры, значительно превосходит по размерам одновозрастных рыб из правобережных притоков, причем различия увеличиваются с возрастом, и трехлетки (2+) более чем в два раза по массе превосходят своих ровесников, выловленных в близкие календарные сроки в уральских притоках Печоры.

В отличие от лососевых рек Кольского полуострова в притоках Печоры длина и масса карликовых самцов меньше, чем у ювенильных ровесников, что наглядно демонстрируют материалы по пестряткам рек Подчерем и Печорская Пижма (табл. 72, 73).

Состав молоди лосося на нерестилищах в бассейне Печоры до ската в море характеризуется равным соотношением полов (табл. 74). После ската в море среди оставшихся на нерестилищах старшевозрастных пестряток начинают преобладать самцы, которые созревают по карликовому типу. Созревание самцов в возрасте 1+ отмечено для верховой Печоры,

Таблица 71. Средние показатели массы и длины пестряток атлантического лосося в бассейне Печоры (по: Мартынов, 1983; Martynov et al., 1994 с дополнениями)

Table 71. Average weight and length of Atlantic salmon parr in the Pechora River basin (after: Martynov, 1983; Martynov et al., 1994 with additions)

Возраст	n	Масса, г			Длина АС, мм		
		<i>M±m</i>	lim	σ	<i>M±m</i>	lim	σ
<i>Верховье р. Печоры, 10–14 августа 1981 г.</i>							
0+	23	0,8±0,04	0,6–1,2	0,2	43±0,6	38–49	3,0
1+	37	6,3±0,2	4,3–9,2	1,1	83±0,9	71–94	5,1
2+	59	15,8±0,4	10,7–24,2	3,2	113±1,0	98–130	7,6
3+	47	24,2±0,8	16,6–38,4	5,6	131±1,4	115–153	9,4
<i>Река Унья, 18–20 августа 1981 г.</i>							
0+	22	1,0±0,06	0,5–1,3	0,3	46±0,9	38–53	4,0
1+	32	6,5±0,3	3,7–9,4	1,6	84±1,2	72–97	6,5
2+	35	10,9±0,7	8,4–25,4	3,8	117±1,4	98–135	8,2
3+	45	29,5±0,9	17,7–45,2	6,3	140±1,4	117–161	9,5
<i>Река Илыч, 27 августа – 1 сентября 1981 г.</i>							
0+	13	1,1±0,06	0,7–1,3	0,2	47±1,1	39–5,6	4,0
1+	51	6,1±0,2	4,1–10,4	1,5	84±1,0	67–95	7,1
2+	81	18,7±0,5	13,1–37,6	4,5	120±1,0	98–146	9,0
3+	41	32,6±1,0	20,8–50,1	6,6	145±1,5	126–161	9,3
<i>Река Подчерем, 19 – 25 августа 1979 г.</i>							
0+	39	0,4±0,02	0,3–0,6	0,1	40±0,3	34–42	1,9
1+	19	2,6±0,1	1,5–3,5	0,6	66±1,1	61–72	4,6
2+	46	10,5±0,4	6,9–16,7	2,4	103±1,1	91–126	7,7
3+	67	25,5±0,6	15,3–40,8	5,1	135±1,1	115–161	8,7
4+	4	32,9±2,8	29,6–41,1	5,5	147±4,4	138–159	8,7
<i>Река Щугор, 7 – 10 сентября 1981 г.</i>							
1+	46	5,6±0,2	3,4–9,5	1,4	83±0,9	72–99	6,1
2+	41	16,6±0,5	9,9–24,5	3,4	117±1,3	99–134	8,1
3+	46	24,0±0,9	13,7–36,3	5,9	133±1,6	114–163	10,9
<i>Река Пижма, III декада августа 1992 г., 4 – 12 августа 1993 г.</i>							
0+	25	0,92±0,04	0,5–1,5	0,20	40,80±0,60	34,0–46,4	3,02
1+	21	7,90±0,31	5,4–10,8	1,43	81,56±1,13	71,8–90,5	5,19
2+	77	35,57±0,73	22,0–50,3	6,39	133,22±0,96	111,5–154,2	8,41
3+	18	53,68±2,64	36,5–71,7	11,19	150,78±2,59	130,2–170,1	11,00
4+	15	74,53±2,83	57,4–97,0	10,97	167,79±1,96	154,3–179,1	7,58
5+	6	86,35±5,24	69,1–106,1	12,83	174,08±3,47	161,5–186,8	8,49
6+	3	134,0±45,52	77,7–224,1	78,84	196,4±20,08	167,5–235,0	34,78

Таблица 72. Коэффициенты зрелости, масса и длина пестряток атлантического лосося р. Подчерем (наши данные)

Table 72. Gonado-somatic coefficients, weight and length of Atlantic salmon parr in the Podcherem River (our data)

Возраст	Пол	Группа	n	Коэффициент зрелости, %		Масса, г		Длина АС, мм	
				$M \pm m$	lim	$M \pm m$	lim	$M \pm m$	lim
0+	♀♂	I-III	39	—	—	0,42±0,01	0,31–0,64	36,92±0,31	34,2–42
1+	♀♀	I-III	4	0,24±0,02	0,19–0,30	2,9±0,1	2,7–3,2	69,8±0,5	68,8–71,0
	♂♂	I-III	10			2,47±0,18	1,51–3,31	65,12±1,59	54,7–72,0
2+	♀♀	I-III	31	0,40±0,04	0,20–1,15	10,38±0,36	7,21–16,72	102,70±1,21	91,5–121,0
	♂♂	I	6	0,06±0,01	0,02–0,1	9,98±0,86	8,34–13,77	101,08±2,33	96,0–111,0
3+	♂♂	II	9	0,22±0,05	0,10–0,46	10,88±1,24	6,91–19,14	103,36±3,71	89,5–126,3
	♂♂	I-III	15	0,16±0,03	0,02–0,46	10,52±0,80	6,91–19,14	102,45±2,36	89,5–126,3
	♀♀	I-III	24	0,41±0,02	0,18–0,53	25,40±0,80	19,8–35,7	135,6±1,3	126,5–151,5
	♂♂	I	11	0,072±0,005	0,04–0,10	28,4±1,5	22,8–40,8	140,5±2,6	130,5–161,5
	♂♂	II	15	0,15±0,01	0,10–0,31	28,15±1,52	16,8–37,3	139,2±2,4	121,0–152,0
4+	♂♂	III	20	13,52±0,63	8,7–20,9	24,9±0,9	18,1–33,9	129,9±1,5	117,0–143,0
	♂♂	I-III	46	5,95±1,03	0,04–20,92	26,77±0,76	16,78–40,82	135,45±1,39	117,0–161,5
	♀♀	I-III	1	0,44		29,9		140	
	♂♂	I	1	0,06		41,07		159	
	♂♂	III	8	15,3±1,2	11,6–20,7	32,8±0,9	28,6–36,2	140,3±2,0	134,5–149,5
5+	♂♂	I-III	9	13,6±2,0	0,06–20,71	33,7±1,2	28,6–41,1	142,4±2,7	134,5–159,0
	♂♂	II	1	0,14		41,47		160	
	♂♂	III	2	7,8;12,4		32,77;38,05		144,5;153,0	
	♂♂	I-III	3	6,8±3,6	0,1–12,4	37,4±2,5	32,8–41,5	152,5±4,5	144,5–160,0

Примечание. Сеголетки отловлены сачком, старшевозрастные пестрятки – мальковым неводом в период с 19.08 по 23.08. 1979 г.

Таблица 73. Коэффициенты зрелости, масса и длина пестряток атлантического лосося р. Печорской Пижмы (1992 – 1993 гг. (наши данные))

Table 73. Gonado-somatic coefficients, weight and length of Atlantic salmon parr in the Pechorskaya Pizhma River, 1992 – 1993 (our data)

Возраст	Пол	n	Коэффициент зрелости, %		Масса, г		Длина АС, мм	
			M+m	lim	M+m	lim	M+m	lim
0+	♀♂	10	–	–	0,90±0,06	0,52–0,68	43,67±1,02	38,6–48,2
	♂♂ juv	15	–	–	0,93±0,06	0,54–1,48	44,83±0,77	38–51
	♀♂	25	–	–	0,92±0,04	0,54–1,48	44,37±0,61	38–51
1+	♀♂	11	0,27±0,01	0,20–0,35	7,53±0,41	5,37–9,44	85,95±1,50	78–92,5
	♂♂ juv	7	0,10±0,01	0,07–0,15	8,01±0,64	6,28–10,75	88,2±1,81	81,3–95,4
	♂♂ карл.	3	4,50±1,14	2,22–5,81	8,98±0,26	8,47–9,33	87,83±1,76	84,5–90,5
	♀♂	21	0,82±0,36	0,07–5,81	7,90±0,31	5,37–10,75	86,97±1,01	78–95,4
2+	♀♂ *	43	0,27±0,01	0,09–0,4	34,27±1,00	22–50	141,01±1,32	123–160
	♂♂ juv*	8	0,07±0,03	0,02–0,16	35,80±1,80	28,1–41,6	144,79±2,27	134,5–153,7
	♂♂ карл.*	27	15,18±0,48	9,32–20,06	37,38±1,19	25–50,3	138,67±1,56	119,6–151,3
	♀♂	78	5,74±0,90	0,02–20,06	35,50±0,72	22–50,3	140,60±0,95	119,6–160
3+	♀♂ *	3		0,3	54,60±8,85	42,1–71,7	166,3±8,09	152–180
	♂♂ карл.*	15	13,17±0,57	10,33–18,22	53,50±2,81	36,5–68,2	158,93±2,90	138–176
	♀♂	18	12,31±1,01	0,30–18,22	53,68±2,64	36,5–71,7	160,16±2,74	138–180
4+	♂♂ карл.	15	13,71±0,70	9,30–19,98	74,53±2,83	57,4–97	176,79±2,95	158–199,5
5+	♂♂ карл.	6	15,07±0,51	13,50–16,85	86,35±5,24	69,1–106,1	182,38±3,97	168,5–194,8
6+	♂♂ карл.	3	15,20±1,32	13,17–17,67	134,00±45,52	77,7–224,1	209,07±21,91	177,1–251

* Коэффициенты зрелости в возрастных группах 2+ определены у 38 самок; 5 ювенильных самцов и 25 карликовых самцов; 3+ – у одной самки и 14 карликовых самцов; «–» – данные отсутствуют.

Таблица 74. Половая структура пестрятков атлантического лосося в бассейне Печоры (по: Мартынов, 1983; Martynov et al., 1994)

Table 74. Sex structure of Atlantic salmon parr in the Pechora River basin (after: Martynov, 1983; Martynov et al., 1994)

Река, год	Пол	Возрастная группа									
		1+		2+		3+		4+		5+	
		n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
Унья, 1981	♀♀	21	53,8	24	49,0	34	48,6	1	33,3	—	—
	♂♂ juv	11	28,2	11	22,4	12	17,1	—	—	—	—
	♂♂ карл.	7	18,0	14	28,6	24	34,3	2	66,7	—	—
Печора, 1952–1956*, 1981	♀♀	78	46,4	196	47,9	51	35,9	4	23,5	—	—
	♂♂ juv	83	49,4	92	22,5	41	28,9	3	17,6	2	40,0
Ильч, 1981	♂♂ карл.	7	4,2	121	29,6	50	35,2	10	58,9	3	60,0
	♀♀	27	52,9	47	47,5	33	53,2	1	100	—	—
	♂♂ juv	24	47,1	28	28,3	12	19,4	—	—	—	—
Подчерем, 1979	♂♂ карл.	—	—	24	24,2	17	27,4	—	—	—	—
	♀♀	8	44,4	31	67,4	24	35,3	1	9,1	—	—
	♂♂ juv	10	55,6	15	32,6	26	38,2	1	9,1	1	33,3
Щугор, 1973–1975; 1978–1981	♂♂ карл.	—	—	—	—	18	26,5	9	81,8	2	66,7
	♀♀	83	48,5	157	48,8	161	51,6	25	41,7	—	—
	♂♂ juv	88	51,5	147	45,6	131	42,0	19	31,7	1	50,0
Пижма, 1992, 1993	♂♂ карл.	—	—	18	5,6	20	6,4	16	26,6	1	50,0
	♀♀	11	52,0	42	55,0	3	17,0	—	—	—	—
	♂♂ juv	8	38,0	7	8,0	—	—	—	—	—	—
	♂♂ карл.	2	10,0	28	37,0	15	73,0	15	100	6	100

Примечание. Возрастная группа 6+ в р. Пижме представлена тремя карликовыми самцами (100%), которые в таблицу не включены. Данные за 1952 – 1956 гг. по р. Печоре взяты из работы М.И. Владимирской (1957, с. 168, табл. 10).

рек Унья и Пижма, где более интенсивен прогрев воды в летний период. Созревание карликовых самцов в лососевых реках Приполярного Урала начинается в возрасте 2+. Наибольшая часть ювенильных самцов созревает в год, предшествующий скату молоди в море: в уральских притоках – в возрасте 3+, в тиманской Пижме – 2+. Среди пестрятков, возраст которых превышает доминантный возраст покотников, преобладают карликовые самцы. Их доля в р. Пижме в возрастных группах 4+ и выше достигает 100 %. Наибольший возраст отмечен нами у карликового самца из р. Кожим (бассейн Усы). Возраст отнерестившегося самца, имевшего признаки лошания, напоминавшие таковые у крупных производителей, датируется как 7+ (рис. 70). Очевидно, что карликовые самцы, возраст которых превышает максимальный возраст покотников, принимали участие в размножении неоднократно. С другой стороны, значительная часть карликовых самцов младшего возраста, принимавших участие в нересте, весной следующего года скатывается в море (см. ниже).



Рис. 70. Чешуя карликового самца атлантического лосося р. Кожим. Выловлен 22 октября 1981 г. в нижнем течении реки. Масса тела 235 г, длина по Смиту 278 мм, возраст 7+ лет

Fig. 70. Scale of precocious male of Atlantic salmon caught in the Kozhim River 22 October 1981. Weight 235 g, fork length 278 mm, age 7+

Покатники. Речной период жизни молоди атлантического лосося завершается катадромной миграцией и сменной гипоосмотической среды обитания на гиперосмотическую. Переход молоди из рек в море связан со сложными морфофизиологическими изменениями в организме рыб, рассматриваемыми в специальной литературе (см. Варнавский, 1990). Нас в первую очередь

интересуют межпопуляционные особенности биологической структуры покатников и ее адаптивная значимость.

Покатная миграция молоди лосося в реках Восточного Мурмана начинается в первой половине июля, когда вода прогревается до 8,2–11,5 °С, а заканчивается в конце июля – первой половине августа при температуре воды 13,5–21,0 °С (табл. 75). Массовый скат приходится на вторую-третью декады июля и длится 7 – 10 дней при прогреве воды до максимальных значений. В р. Сидоровке средняя длительность ската молоди составила 23±6 дней при межгодовых колебаниях от 12 до 33 дней ($n = 3$ года). В р. Варзина в 1978 г. молодь скатывалась в течение 35 дней при миграции основного контингента рыб с 22 по 30 июля (Кузьмин, 1985).

При разновозрастной структуре (шесть групп – 2+ ... 7+) средний возраст покатников в малых реках Восточного Мурмана колеблется от 3,4 до 4,2 года. Средняя длина покатников р. Сидоровки изменялась от 15,2 до 15,7 см, масса – от 35,3 до 42,6 г (Кузьмин, 1985). Обращает на себя внимание сходство структуры речного периода жизни лосося, определенной по чешуе рекрутов, с возрастной структурой покатников.

Скат молоди лосося в р. Пече, притоке р. Туломы, в 1983 г. начался в первой декаде июня, а закончился в конце первой пятидневки июля. Два покатника были отловлены 17 июня. При контрольном облове 3 июля, когда температура воды в реке составила 18 °С, покатной молоди не обнаружили. В уловах удочкой присутствовали только пестрятки в возрасте 1+ и 2+. Таким образом, основной скат молоди лосося в р. Пече в 1983 г. проходил в течение месяца и завершился в первой пятидневке июля.

Скатившись из нерестовых рек в Нижнетуломское водохранилище, покатники лосося попадают в среду, существенно отличающуюся по темпе-

Таблица 75. Продолжительность ската молоди атлантического лосося и температура воды в реках Сидоровка (1974 – 1976 гг.) и Варзина (1978 г.) (по: Кузьмин, 1985)

Table 75. Duration of downstream migration of Atlantic salmon smolts and water temperature in the Sidorovka (1974 – 1976) and the Varzina (1978) Rivers (after: Kuzmin, 1985)

Год	Период ската	Продолжительность ската, дней	Температура воды, °С		
			в начале ската	пределы колебаний	средняя
1974	05.07–27.07	23	10,2	10,2–18,9	15,9
1975	11.07–12.08	33	10,6	8,2–21,0	14,2
1976	16.07–27.07	12	11,7	11,5–18,5	15,2
1978	09.07–12.08	35	9,5	8,0–13,5	10,7

ратурным условиям от реки. Однако покатная молодь довольно быстро преодолевает водохранилище: в 1983 г. подход покатников к плотине Нижнетуломской ГЭС наблюдался 12 июня при температуре воды 5 °С, а в 1985 г. первые покатники были отловлены удочкой у плотины ГЭС 27 июня при температуре воды 8 °С. Следует отметить, что 12 июня 1983 г. температура воды в нижнем течении р. Печи составила 11 °С. По данным В.В. Азбелева (1960), скат молоди из притоков Туломы в 1959 г. начался при температуре воды 6 °С и был наиболее интенсивным при 12,5 – 16,5 °С.

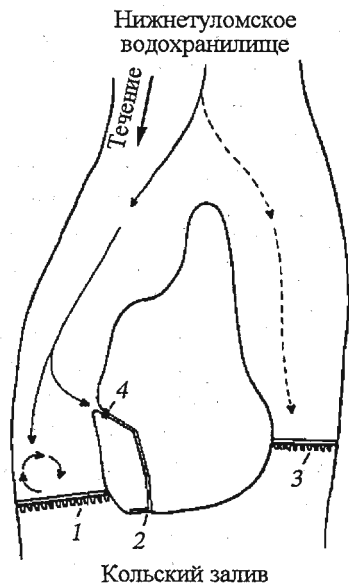
Покатная молодь туломского лосося концентрировалась у плотины перед турбинами Нижнетуломской ГЭС в поверхностном слое воды в зоне ее кругового движения у правого берега (рис. 71). Вместе с током воды стайки молоди многократно совершали циклические перемещения, то приближаясь вплотную к плотине, то удаляясь от нее на 40 – 50 м. В 1983 г. наибольшую численность, судя по количеству всплесков и частоте поклевков, стайки покатной молоди имели в период с 16 по 30 июня, после чего плотность скоплений снизилась, хотя серебристая молодь ловилась на удочку и спиннинг до 25 июля. В небольшом количестве покатная молодь лосося встречается перед плотиной Нижнетуломской ГЭС в ее верхнем бьефе в течение всего лета и осе-

Рис. 71. Схема миграции покатной молоди атлантического лосося в районе гидросооружений Нижнетуломской ГЭС.

1 – плотина ГЭС; 2 – рыбоход; 3 – водослив; 4 – рыбоучетная ловушка. Стрелками показано направление движения рыб

Fig. 71. The scheme of downstream migration of Atlantic salmon smolts near the dam of the Lower Tuloma hydroelectric power station.

1 – dam; 2 – fish way; 3 – water sink; 4 – fish registering trap. Arrows indicate fish migration direction



ню. Так, 18 октября 1983 г. в рыбоходе после его закрытия было выловлено 4 экз., а 18 октября 1985 г. – 5 экз. крупной молоди с хорошо выраженными признаками посеребрения. По устному сообщению ихтиолога управления «Мурманрыбвод» Т.Ф. Мишуковой, осенью в отдельные годы в рыбоходе обнаруживали до 300 экз. серебристой молоди лосося.

Большинство покатников благополучно преодолевают гидросооружения Нижнетуломской ГЭС в отличие от Верхнетуломской. По данным Д.С. Павлова с соавт. (1999а), «...Смолты лосося без повреждений проходят Нижнетуломскую ГЭС, а на Верхнетуломской от действия перепада давления их гибнет около 15 %», а у оставшейся в живых молоди «...реакция на различного рода раздражители... начинала проявляться только по истечении 30 мин после прохождения турбины» (с. 139, 151).

Средняя масса покатной молоди лосося (без учета рыб, выловленных поздней осенью в водохранилище и рыбоходе) в 1983 г. составила $33,1 \pm 0,78$ г при средней длине $153,4 \pm 1,13$ мм ($n = 147$), в 1985 г. – $30,6 \pm 0,83$ г при средней длине $144,1 \pm 1,19$ мм ($n = 128$). Покатники имели хорошо выраженную серебристую окраску тела, хотя у многих из них просматривались поперечные темные полосы и красные пятна, свойственные окраске пестряток. Основная масса рыб скатывалась в море в возрасте 3+ и 4+ лет при среднем возрасте 3,9 года (табл. 76).

Покатная молодь, задерживающаяся до осени перед плотиной Нижнетуломской ГЭС и в рыбоходе, отличается крупными размерами, обусловленными большим летним приростом (Мартынов, Куценко, 1985). Отдельные особи покатников могут оставаться на зимовку в водохранилище. Число склеритов на чешуе покатников, отловленных нами 10 июля 1983 г. перед плотиной ГЭС, колебалось от 0 до 8 (в среднем 4,1), а у рыб, задержавшихся в рыбоходе до 15 октября, – от 13 до 19 (в среднем 15,3). Выживаемость задержавшейся перед гидросооружениями молоди, по-видимому, невысока. Из 356 производителей туломского лосося, исследованного нами в 1985 г., лишь у 12 прирост в речной зоне роста чешуи был представлен более чем восемью склеритами, а их максимальное число в приросте, равное 11, отмечено у одного. Судя по числу склеритов в приросте речной зоны, рыбы, задержавшиеся перед гидросооружениями до осени, среди возвращающихся на нерест производителей отсутствовали.

В р. Йоканьга покатная миграция молоди обычно происходит в июле и продолжается в течение 30–35 дней. Пик миграции приходится на вторую декаду июля. Подход первых экземпляров покатной молоди к устью реки отмечен при температурах воды $11,8$ – $13,9$ °С. Массовый выход покатников в море обычно происходит при прогреве воды в реке до $15,0$ – $17,8$ °С. В теплом 1989 г. массовый подход покатников к устью реки наблюдался при прогреве воды до $24,8$ °С и проходил на две недели раньше обычных сроков (Зубченко и др., 1991; Долотов, 2006).

Средние показатели массы и длины тела покатников йоканьгского лосося незначительно различаются по годам (табл. 77). Например, показате-

Таблица 76. Масса и длина покотников атлантического лосося р. Туломы, выловленных удочкой (наши данные)

Table 76. Weight and length of Atlantic salmon smolts in the Tuloma River (our data)

Возраст	Пол	Масса, г			Длина АС, мм		
		n	M±m	σ	n	M±m	σ
<i>15 июня — 12 июля 1983 г.</i>							
3+	♀♂	37	29,2±1,44	8,64	36	146,6±2,16	12,78
4+	♀♂	90	33,1±0,80	7,58	91	154,0±1,19	11,33
5+	♀♂	18	41,0±3,29	13,58	18	163,3±4,12	16,97
6+	♀♂	1	32,3	—	1	154,5	—
7+	♀♂	1	53,5	—	1	187,0	—
Всего	♀♂	147	33,1±0,78	9,46	147	153,4±1,13	13,60
<i>27 июня — 25 июля 1985 г.</i>							
2+	♀♂	1	49,6	—	1	165,0	—
3+	♀♂	26	27,5±1,47	7,37	26	138,9±2,31	11,54
	♀♂	15	26,2±2,24	8,39	15	134,9±3,19	11,93
	♀♂	41	27,2±1,18	7,49	41	138,2±1,87	11,86
4+	♀♂	38	30,7±1,49	9,06	37	144,1±2,12	12,72
	♀♂	22	28,5±1,82	8,35	22	143,1±2,57	11,77
	♀♂	60	29,9±1,15	8,80	59	143,7±1,61	12,28
5+	♀♂	18	37,5±2,44	10,06	18	153,3±3,02	12,44
	♀♂	4	34,2±2,26	3,91	4	152,0±6,44	11,16
	♀♂	22	36,7±1,85	8,89	22	153,7±2,44	11,68
6+	♀♂	2	26,8; 57,0	—	2	136,0; 173,0	—
7+	♀♂	2	29,3; 43,6	—	2	139,0; 159,0	—
Всего	♀♂	87	31,8±1,06	9,85	86	145,1±1,47	13,52
	♀♂	41	28,2±1,30	8,21	41	140,9±2,00	12,66
	♀♂	128	30,6±0,83	9,32	127	144,1±1,19	13,33

Таблица 77. Средние показатели длины и массы покотников атлантического лосося р. Йоканги в разные годы (по: Зубченко и др., 1991 с изменениями)

Table 77. Average weight and length of Atlantic salmon smolts in the Iokanga River in different years (after: Zubchenko et al., 1991 with alterations)

Год	n	Масса, г			Длина АС, см		
		M±m	lim	σ	M±m	lim	σ
1975	17	34,5±0,88	26,0–39,0	3,51	16,9±0,42	13,5–19,5	1,69
1977	16	33,6±1,73	21,0–48,0	6,70	16,9±1,00	10,5–25,0	3,86
1988	202	39,9±0,57	23,9–66,7	8,13	15,9±0,08	12,8–19,4	1,17
1989	179	39,0±0,61	24,4–69,3	8,11	15,9±0,08	13,3–19,5	1,11
1990	62	46,0±1,04	31,7–65,0	8,16	16,8±0,13	14,2–18,7	1,00

ли средней длины рыб изменяются в пределах сантиметра. Более значительные различия массы тела могут быть связаны с уровнем накопления и траты резервных питательных веществ в разные по условиям нагула годы. Средняя за ряд лет наблюдений масса покатников составила 40,4 г при средней длине тела 16,0 см (Зубченко и др., 1991). Возрастная изменчивость средних размеров покатников несколько выше межгодовой, но в целом невелика (табл. 78). Меньшие различия также характерны для показателей средней длины разновозрастных покатников: в 1988 г. у рыб из наибольшей (5+) и наименьшей (3+) возрастных групп различались на 0,7 см. Половые различия в размерах одновозрастных покатников не выявлены.

Среди покатной молодежи доминируют самки, доля которых в 1988 г. составила 57,5 % (см. табл. 78), а в среднем за все годы наблюдений – 57,6 % (Зубченко и др., 1991), причем среди старшевозрастных рыб она увеличивается. В 1988 г. среди рыб в возрасте 3+ самки составили 50,0 %; 4+ – 57,3 %; 5+ – 68,4 %, а в среднем за все годы наблюдений 55,0; 58,0 и 64,5 % соответственно (Зубченко и др., 1991). Возрастная изменчивость полового состава покатников отрицательно коррелирует с таковой у пестряток, что связано с созреванием части ювенильных самцов по карликовому типу с последующей задержкой и повышенной смертностью в реке.

Среди покатников йоканьского лосося отмечены рыбы в возрасте от двух (2+) до шести (6-) лет (табл. 79). Рыбы крайних возрастных групп представлены единичными экземплярами и могут отсутствовать в исследовательских пробах в отдельные годы. Доминируют особи в возрасте 4+. В 1988 г. средний возраст покатников составил 4,03 года, за весь период наблюдений – 3,88. Средняя продолжительность речного периода жизни, определенная по чешуе покатников, несколько превышает соответствующий показатель, определенный по чешуе производителей.

В р. Поной покатная миграция молодежи лосося начинается в третьей декаде июня, ее пик приходится на первую, а окончание – на третью декаду июля (Неклюдов, 1990). По материалам М.Н. Неклюдова, любезно предоставленным в наше распоряжение, за три года наблюдений (1984, 1986, 1987 гг.) скат молодежи в среднем продолжался $33,7 \pm 0,7$ дня. Средняя масса покатников по годам изменялась от 22,54 до 26,49 г, а длина – от 133,5 до 138,3 мм при среднегодовых значениях $23,97 \pm 1,26$ г и $135,8 \pm 1,39$ мм (табл. 80). Достоверные половые различия в размерно-весовых показателях покатников не выявлены ($p > 0,05$), хотя как в пределах возрастных групп, так и в целом прослеживается тенденция к доминированию самцов. В смежных возрастных группах средняя длина и масса покатников различаются в пределах 1 см и 2 г, а в крайних возрастных группах (3+ и 5+ за 1984 и 1987 гг.) разница составляет 1,7 см и 6,6 г. Рыбы в возрасте 2+ и 6+ не учитывались ввиду их малочисленности.

В среднем за четыре года наблюдений среди покатников понойского лосося преобладали самки ($52,3 \pm 3,25$ %) и доминировали рыбы в возрасте 3+ и 4+ лет. Средний возраст скатывающейся молодежи за 1984–1987 гг.

Таблица 78. Средние показатели массы и длины поклатников атлантического лосося р. Йоканги в разных возрастных группах (по: Зубченко и др., 1991 с дополнениями)

Table 78. Average weight and length of the Atlantic salmon smolts of different age groups in the Yokanga River (after: Zubchenko et al., 1991 with additions)

Возраст	Пол	n	Масса, г			Длина АС, см		
			<i>M±m</i>	lim	σ	<i>M±m</i>	lim	σ
<i>1 июля–1 августа 1988 г.</i>								
3+	♀♀	17	35,52±1,24	28,70–43,80	4,94	15,37±0,17	14,0–16,7	0,67
	♂♂	17	38,48±2,52	24,75–60,55	10,07	15,64±0,39	13,0–18,5	1,55
4+	♀♂	34	37,00±1,38	24,75–60,55	7,95	15,51±0,21	13,0–18,5	1,18
	♀♀	75	39,99±0,83	26,80–63,25	7,17	16,03±0,12	13,8–19,4	1,05
	♂♂	56	39,29±1,25	23,85–66,65	9,24	15,89±0,18	12,8–19,3	1,31
5+	♀♂	131	39,69±0,71	23,85–66,65	8,09	15,97±0,10	12,8–19,4	1,17
	♀♀	26	40,67±1,63	27,20–63,00	8,13	15,94±0,23	13,5–18,2	1,14
	♂♂	12	46,61±2,39	35,67–59,02	7,93	16,78±0,33	15,3–18,6	1,08
6+	♀♂	38	42,55±1,39	27,26–63,00	8,44	16,20±0,19	13,5–18,6	1,17
	♀♀	1	51,35			17,70		
Всего	♀♀	119	39,60±0,67	26,80–63,25	7,32	15,93±0,10	13,5–19,4	1,05
	♂♂	88	39,86±1,02	23,85–66,65	9,50	15,93±0,14	12,8–19,3	1,35
	♀♂	207	39,71±0,58	23,85–66,65	8,29	15,93±0,08	12,8–19,4	1,19
<i>В среднем за период 1988–1990 гг.</i>								
2+	♂♂	2	30,2±4,49	25,7–34,70	6,35	14,6±0,45	14,1–15,0	0,64
3+	♀♀	66	40,2±0,90	27,7–68,20	7,24	16,0±0,12	13,8–18,6	0,95
	♂♂	54	38,7±1,13	24,8–60,60	8,22	15,8±0,17	13,0–18,5	1,21
4+	♀♂	120	39,5±0,70	24,8–68,20	7,68	15,8±0,10	13,0–18,6	1,07
	♀♀	148	40,5±0,61	24,7–65,00	7,37	16,0±0,09	13,8–19,4	1,04
	♂♂	107	40,2±0,86	23,9–66,70	8,81	16,1±0,12	12,8–19,3	1,22
5+	♀♂	255	40,4±0,50	23,9–66,70	7,97	16,0±0,07	12,8–19,4	1,12
	♀♀	40	41,3±1,43	24,4–69,30	8,93	16,0±0,20	13,5–19,5	1,25
	♂♂	22	44,0±1,37	31,4–59,00	6,44	16,5±0,14	15,0–18,6	0,68
6+	♀♂	62	42,2±1,03	24,4–69,30	8,05	16,2±0,13	13,5–19,5	1,05
	♀♀	1	51,80			17,70		
	♂♂	3	43,6±6,00	32,0–49,50	10,40	16,6±0,76	15,2–17,8	1,31
Всего	♀♂	4	45,7±4,59	32,0–51,90	9,18	16,9±0,61	15,2–17,8	1,21
	♀♀	255	40,6±0,49	24,4–69,30	7,85	16,0±0,07	13,5–19,5	1,16
	♂♂	188	40,2±0,63	23,9–66,70	8,56	16,0±0,10	12,8–19,3	1,31
	♀♂	443	40,4±0,39	23,9–69,30	8,11	16,0±0,06	12,8–19,5	1,22

Примечание. Материал за 1988–1990 гг. собран и определен возраст рыб М.Н. Неклюдовым.

Таблица 79. Возрастной состав покатников атлантического лосося р. Йоканьги (по: Зубченко и др., 1991 с дополнениями; орудие лова – удочка), %

Table 79. Age structure of Atlantic salmon smolts in the Iokanga River, % (after: Zubchenko et al., 1991 with additions)

Возраст Пол	2+	3+	4+	5+	6+	Средний возраст, лет	Число исследов. рыб, шт.
1988 г.							
Самки		14,3	63,0	21,8	0,9	4,09	119
Самцы		19,3	65,9	14,8		3,96	88
Оба пола		16,4	64,3	18,8	0,5	4,03	207
1988–1990 гг.							
Самки		25,9	58,0	15,7	0,4	3,91	255
Самцы	1,1	28,7	56,9	11,7	1,6	3,84	188
Оба пола	0,5	27,1	57,5	14,0	0,9	3,88	443

составил 3,6 года (2+ – 0,7; 3+ – 44,2; 4+ – 49,7; 5+ – 5,2; 6+ – 0,2 %; расчет по табл. 80). Самцы жили в реке несколько дольше, чем самки (в среднем 3,64 и 3,57 года соответственно).

В течение миграции биологические показатели покатников закономерно изменяются (Неклюдов, 1990). Скат старшевозрастных рыб приурочен к первой половине покатного периода, доля младшевозрастных рыб увеличивается к концу ската.

В р. Чаванье в 1985 г. покатная миграция молоди лосося продолжалась 33 дня: с 16 июня по 18 июля. При средней длине 123,4 мм средняя масса покатников составила 19,1 г (табл. 81) и почти в два раза превысила соответствующие показатели покатников в соседней р. Варзуге (см. ниже). Среди скатывавшейся в море молоди преобладали самки (61,4 %). Среди самцов встречались особи с гонадами на III – VI стадиях зрелости, что свидетельствует об их нересте предшествовавшей осенью по карликовому типу. Доля таких рыб возрастала от 14,3 % среди самцов в возрасте 3+ до 25,0 % в возрасте 4+ и в среднем среди всех скатывавшихся в море самцов составила 19,3 %. Показатели длины и массы ювенильной молоди достоверно не отличались. Масса бывших карликовых самцов была больше почти на 3 г, а длина на 1 см по сравнению с соответствующими показателями ювенильной молоди, что говорит о более высоком темпе роста карликовых самцов.

В р. Варзуге покатная миграция молоди лосося начинается по окончании пика весеннего половодья и проходит в течение примерно одного месяца при снижающемся уровне воды (Мельникова, 1959а, б, 1970; Веселов, Казаков, 1998; Веселов, Калужин, 2001). По данным М.И. Мельниковой, покатная миграция варзугской молоди начинается при 9,6 °С, Л.М. Нусенбаум (1953) – при достижении температуры воды 12 – 13 °С, а пик ската – при 14,5 °С; Р.В. Казаков с соавт. (1992) наблюдали начало

Таблица 80. Масса и длина покатников атлантического лосося р. Поной (по: Неклюдов, 1990 с дополнениями)

Table 80. Weight and length of Atlantic salmon smolts in the Ponooy River (after: Nekljudov, 1990 with additions)

Возраст	Пол	n	Масса, г		Длина АС, мм	
			M±m	lim	M±m	lim
<i>14 июня—16 июля 1984 г.</i>						
2+	♀ ♂	3	21,96±1,79	19,84—25,52	126,7±2,85	121—130
		1	21,12		128,0	
3+	♀ ♂ ♀	4	21,75±1,28	19,84—25,52	127,0±2,04	121—130
		53	22,66±0,61	16,05—34,58	131,0±0,97	115—144
		58	24,96±0,71	14,18—40,80	134,2±1,32	107—160
4+	♀ ♂ ♀	111	23,86±0,48	14,18—40,80	132,7±0,84	107—160
		54	29,98±1,00	12,99—45,10	144,8±1,72	111—173
		53	30,32±1,22	14,19—58,30	143,3±1,74	115—170
5+	♀ ♂	107	30,15±0,78	12,99—58,30	144,1±1,22	111—173
		7	30,45±3,15	21,59—47,24	148,9±4,88	137—175
Всего	♀ ♂ ♀	6	32,54±3,79	23,79—45,93	151,5±5,42	136—168
		13	31,41±2,35	21,59—47,24	150,1±3,49	136—175
		117	26,49±0,66	12,99—47,24	138,3±1,16	111—175
		118	27,70±0,72	14,18—58,30	139,1±1,15	107—170
		235	27,11±0,49	12,99—58,30	138,7±0,82	107—175
<i>22 июня—16 июля 1985 г.</i>						
3+	♀ ♂ ♀	28	16,44±0,56	10,94—21,24	121,4±1,49	103—133
		19	15,58±0,53	12,97—22,22	118,8±1,77	105—135
		47	16,09±0,40	10,94—22,22	120,4±1,14	103—135
4+	♀ ♂ ♀	17	18,32±0,84	14,34—29,21	126,5±1,63	117—146
		18	22,66±2,99	10,94—66,22	132,5±4,72	107—192
		35	20,55±1,61	10,94—66,22	129,6±2,57	107—192
5+		2	21,69; 21,11		135,0; 134,0	
Всего	♀ ♂ ♀	46	17,20±0,48	10,94—29,21	123,5±1,14	103—146
		39	19,14±1,50	12,88—66,22	125,9±2,57	105—192
		85	18,09±0,74	10,94—66,22	124,6±1,33	103—192
<i>24 июня—28 июля 1986 г.</i>						
2+		1	9,52		104,0	
3+	♀ ♂ ♀	32	21,63±1,15	11,84—45,7	130,3±2,10	104—168
		16	20,31±1,27	13,10—27,57	131,2±2,90	116—154
		48	21,19±0,87	11,84—45,70	130,6±1,69	104—168
4+	♀ ♂	22	24,33±1,91	14,14—49,40	136,6±3,74	110—183
		20	26,02±2,37	10,62—50,70	138,6±4,13	114—175
5+	♀ ♂	2	17,26; 22,80		123,0; 135,0	
		1	28,20		150,0	
Всего	♀ ♂ ♀ ♂	3	22,75±3,16	17,26—28,20	136,0±7,81	123—150
		57	22,41±1,02	9,52—49,40	132,1±2,00	97—183
		37	23,61±1,46	10,62—50,70	135,7±2,63	114—175
		94	22,88±0,84	9,52—50,70	133,5±1,59	97—183

Возраст	Пол	n	Масса, г		Длина АС, мм	
			M±m	lim	M±m	lim
20 июня—22 июля 1987 г.						
3+	♀♀	13	21,34±1,74	15,40—34,60	131,0±2,67	117—148
	♂♂	15	20,56±0,95	13,50—26,93	130,7±2,35	116—146
	♀♂	28	20,92±0,94	13,50—34,60	130,9±1,73	116—148
4+	♀♀	36	22,20±0,84	13,50—30,40	135,1±1,85	112—153
	♂♂	47	22,33±1,09	11,58—47,50	135,4±2,11	108—180
5+	♀♂	83	22,27±0,71	11,58—47,50	135,3±1,43	108—180
	♀♀	7	25,29±3,07	16,00—38,50	142,3±7,30	117—171
	♂♂	5	32,35±3,58	19,13—39,40	158,2±8,76	127—176
6+	♀♂	12	28,23±2,46	16,00—39,40	148,9±5,84	117—176
	♂♂	1	21,50		145,0	
Всего	♀♀	56	22,39±0,77	13,50—38,50	135,1±1,64	112—171
	♂♂	68	22,66±0,88	11,58—47,50	136,0±1,83	108—180
	♀♂	124	22,54±0,59	11,58—47,50	135,6±1,24	108—180

Таблица 81. Коэффициенты зрелости, масса и длина покатников атлантического лосося р. Чаваньги (наши данные)

Table 81. Gonad-somatic coefficients, weight and length of the Atlantic salmon smolts in the Chavan'ga River (our data)

Возраст	Пол	n	Коэффициент зрелости, %		Масса, г		Длина АС, мм	
			M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim
3+	♀♀	72	0,30±0,010	0,07—0,53	17,7±0,40	11,2—29,1	120,8±1,04	98—145
	♂♂ juv.	39	0,03±0,003	0,01—0,06	17,9±0,52	11,5—26,1	120,9±1,27	108—145
	♂♂ карл.	7	0,13±0,030	0,05—0,27	22,0±2,11	14,2—30,5	128,7±3,18	114—140
4+	♀♂	118	0,20±0,010	0,01—0,53	18,0±0,35	11,2—30,5	121,3±0,8	98—145
	♀♀	59	0,34±0,010	0,04—0,60	19,8±0,50	12,8—30,0	124,2±1,01	109—144
	♂♂ juv.	27	0,03±0,004	0,01—0,10	20,9±0,70	15,8—30,4	127,3±1,4	116—148
	♂♂ карл.	9	0,22±0,040	0,10—0,41	25,3±3,30	14,9—45,1	133,6±6,75	108—166
5+	♀♂	95	0,24±0,020	0,01—0,6	20,6±0,49	12,8—45,1	126,0±1,0	108—166
	♀♀	1		0,51		17,9		121
	♂♂	1		0,05		18,7		120
Всего	♀♀	132	0,32±0,010	0,04—0,60	18,6±0,33	11,2—30,0	122,3±0,74	98—145
	♂♂ juv.	67	0,03±0,002	0,01—0,06	19,0±0,44	11,5—30,4	123,4±1,0	108—148
	♂♂ карл.	16	0,18±0,030	0,05—0,41	23,9±2,05	14,2—45,1	131,4±3,98	108—166
	♀♂	215	0,22±0,010	0,01—0,60	19,1±0,30	11,2—45,1	123,4±0,64	98—166

Примечание. Рыба отловлена удочкой в нижнем течении р. Чаваньги в период с 16.06 по 18.07 1985 г.

ската молоди 14 июня 1988 г. при температуре воды 11,5 °С, а в 1989 г. – на полмесяца раньше при 13 °С. По их же данным, пик ската молоди в 1988 г. наблюдался 17–18 июня при температуре воды 15,5 °С, а его окончание пришлось на конец июня (1988 г.) и первую декаду июля (1989 г.) при прогреве воды до 17,3 °С. По нашим данным, покатная молодь лосося встречалась в нижнем течении Варзуги (промысловый участок «Колониха») при температуре воды от 10,0 до 20,3 °С (1984 г.). Максимальные скопления молоди перед стенкой рыбоучетного ограждения, свидетельствующие о пике ската, зарегистрированы во второй половине июня при температуре воды 15–17 °С. По нашим наблюдениям, скат молоди варзугского лосося начинается в первой декаде июня и завершается к середине июля, что совпадает с данными других авторов.

Достоверные половые различия по длине и массе у покатников варзугского лосося, так же как и у пестряток, отсутствуют (табл. 82). Различия же в средних показателях длины и массы рыб из смежных возрастных групп достоверны ($p < 0,05$) и составляют 0,5–1,3 см и 2–3 г соответственно. Среднегодовая разница между крайними возрастными классами (1969, 1984, 1986, 1988 гг.) достигает по длине 1,6 см, а по массе – 4,36 г.

В целом среди покатной молоди преобладают самки. Их среднегодовая доля составила $51,2 \pm 2,27\%$ ($n = 8$ лет) при межгодовых колебаниях от 41,1 до 61,0 % (наши данные; Мельникова, 1959а, 1979; Казаков и др., 1992). У покатников, как и у пестряток, доля самцов увеличивается в старших возрастных группах: 2+ – 41,8 %, 3+ – 48,0 % и 4+ – 60,0 %. В сопоставимых возрастных группах (1+ пестрятки, 2+ покатники и т. д.) более низкая доля самцов среди покатников свидетельствует об их повышенной смертности в реке в связи с созреванием по карликовому типу. Часть варзугских карликовых самцов скатывается в море. По нашим данным, они отличаются от ювенильных самцов внешним видом гонад (стадия зрелости III–VI) и коэффициентом зрелости, равным таковому ювенильных самок. В 1985 г. их доля составила 5,5 % от всей проанализированной молоди, или 12,9 % от самцов.

Сопоставление наших данных с результатами других исследователей (Мельникова, 1959, 1970; Казаков и др., 1992) показало, что средние годовые величины длины и массы покатников слабо варьируют по годам. За 11 лет исследований в среднем они составили $10,8 \pm 0,23$ г при межгодовых колебаниях от 10,2 до 12,7 г и $10,8 \pm 0,19$ см при колебаниях от 9,9 до 12,3 см.

Половых различий в возрастном составе покатников нами не выявлено. Средний возраст мигрирующей в море молоди мало меняется по годам (табл. 83) и составляет $2,79 \pm 0,07$ года при межгодовых колебаниях от 2,38 до 3,01 года ($n = 8$ лет).

После ската в море с конца июня до начала августа молодь лосося встречается в прибрежных уловах беломорской сельди (Мельникова, 1959а; Азбелев, 1960). За это время на чешуе постсмолтлов формируется в среднем

Таблица 82. Длина и масса покатников атлантического лосося р. Варзуги (по: Драганов и др., 1990 с дополнениями)

Table 82. Weight and length of the Atlantic salmon smolts in the Varzuga River (after: Draganov et al., 1990)

Возраст	Пол	n	Длина АС, мм		n	Масса, г	
			$M \pm m$	σ		$M \pm m$	σ
<i>01.07–09.07. 1969 г.</i>							
2+	♂ ♀	31	94,4±0,96	5,28	31	6,55±0,25	1,35
		26	95,8±1,34	6,70	26	6,92±0,30	1,50
		57	95,0±0,80	5,96	57	6,72±0,19	1,42
3+	♂ ♀	72	103,1±0,83	7,00	72	8,99±0,24	2,04
		64	103,0±1,00	7,90	64	8,76±0,28	2,23
		136	103,1±0,64	7,41	136	8,88±0,18	2,13
4+	♂ ♀	5	110,4±5,59	11,17	5	11,34±1,86	3,71
		9	107,6±2,27	6,42	9	10,38±0,78	2,21
		14	108,6±2,25	8,10	14	10,73±0,76	2,73
Вся проба		207	101,2±0,57	8,15	207	8,41±0,16	2,30
<i>07.06–24.06. 1984 г.</i>							
2+	♂ ♀	75	93,7±1,07	9,17	66	7,69±0,32	2,58
3+	♂ ♀	176	106,2±0,58	7,67	126	10,75±0,21	2,37
4+	♂ ♀	13	116,3±2,49	8,63	9	13,26±0,67	1,90
Вся проба		264	103,2±0,64	10,31	201	9,85±0,21	2,90
<i>05.07–08.07. 1985 г.</i>							
2+	♂ ♀	22	101,6±1,99	9,10	22	9,43±0,58	2,68
		12	101,8±1,50	4,99	12	8,97±0,44	1,46
		34	101,7±1,35	7,77	34	9,27±0,40	2,31
3+	♂ ♀	48	106,9±0,88	6,06	48	10,91±0,36	2,48
		42	107,3±0,97	6,24	42	10,64±0,26	1,69
		103*	106,6±0,62	6,24	103	10,64±0,21	2,11
4+	♂ ♀ карл.	8	114,1±2,58	6,83	8	13,07±1,04	2,75
		1	118,0	–	1	15,45	–
Вся проба		146	105,9±0,60	7,2	146	10,48±0,19	2,33
<i>13.06–17.06. 1986 г.</i>							
2+	♂ ♀	5	98,4±4,51	9,02	5	8,75±1,29	2,58
		8	100,2±2,88	7,61	8	9,10±0,72	1,91
		13	99,5±2,37	8,20	13	8,97±0,50	1,73
3+	♂ ♀	39	105,0±0,92	5,67	39	10,39±0,26	1,58
		63	105,6±0,94	7,42	63	10,64±0,28	2,17
		102	105,4±0,68	6,80	102	10,54±0,20	1,96
4+	♂ ♀	9	112,4±2,32	6,56	9	12,57±0,83	2,34
		5	116,8±4,62	9,23	5	14,59±1,41	2,82
		14	114,0±2,08	7,50	14	13,29±0,70	2,51
Вся проба		129	105,7±0,62	7,01	129	10,68±0,18	2,00

Возраст	Пол	n	Длина АС, мм		n	Масса, г	
			M±m	σ		M±m	σ
20.06–05.07. 1988 г.							
2+	♀♀	15	99,3±1,94	7,26	15	10,43±0,56	2,08
	♂♂	19	101,8±2,44	10,35	19	11,12±0,86	3,65
	♀♂	34	100,7±1,56	8,99	34	10,82±0,52	3,00
3+	♀♀	94	105,3±0,81	7,81	94	12,18±0,30	2,86
	♂♂	139	106,6±0,68	8,03	139	12,56±0,25	2,97
	♀♂	233	106,1±0,50	7,62	233	12,40±0,19	2,90
4+	♀♀	5	113,2±2,13	4,26	5	14,62±0,70	1,39
	♂♂	8	111,5±2,46	6,51	8	13,90±1,11	2,93
	♀♂	13	112,2±2,38	8,24	13	14,18±0,72	2,50
Вся проба		280	105,7±0,48	8,02	280	12,29±0,17	2,89

* Включены рыбы, пол которых не определялся.

Таблица 83. Возрастной состав покотников атлантического лосося р. Варзуги, %

Table 83. Age structure of the Atlantic salmon smolts in the Varzuga River, %

Год	Возраст, лет						Источники	
	2+		3+		4+			средний
	n	%	n	%	n	%		
1955	20	23,8	62	73,8	2	2,4	2,79	Мельникова, 1962, 1970
1959	35	18,4	145	76,3	10	5,3	2,87	— « —
1969	57	27,5	136	65,7	14	6,8	2,79	Драганов и др., 1990
1984	75	28,4	176	66,7	13	4,9	2,77	— « —
1985	34	23,3	111	76,0	1	0,7	2,77	— « —
1986	13	10,1	102	79,1	14	10,8	3,01	— « —
1988	34	12,1	233	83,3	13	4,6	2,93	— « —
1989	486	67,9	191	26,7	39	5,4	2,38	Казаков и др., 1992

12,5 склерита (колебания 6–18), которые по своей ширине занимают промежуточное положение между узкими речными и широкими морскими склеритами, а по числу соответствуют склеритам в переходной зоне на чешуе производителей.

Данные о скате молоди печорского лосося немногочисленны (Владимирская, 1957; Vladimirskaya, 1959; Мартынов, 1983), что объясняется техническими трудностями при сборе материалов в условиях многоводных рек. Расхождение между средней продолжительностью рапг-периода лосося верховой Печоры, определенного по чешуе производителей (3,8 года), и молоди на нерестилищах (доминанта 2+) М.И. Владимирская объясня-

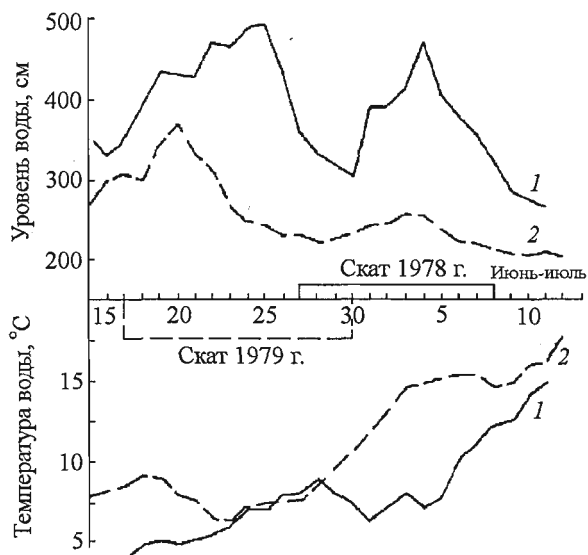


Рис. 72. Сроки и гидрологические условия ската молоди атлантического лосося р. Шугор в 1978 (1) и 1979 (2) гг. (по: Мартынов, 1983)

Fig. 72. The terms and hydrological conditions of downstream migration of Atlantic salmon smolts in the Shugor River (after: Martynov, 1983)

ет продолжительным скатом молоди в р. Печоре, когда на их чешуе формируется прирост, равный годовому. Кроме того, встречаемость на нерестилищах во второй половине лета серебристых пестряток (Никольский и др., 1947; Владимирская, 1957;

Мартынов, 1979, 1983; Сидоров, 1979а) может создать впечатление о длительном пребывании покатной молоди в пресной воде. Мнение М.И. Владимирской о продолжительном скате печорской молоди разделяет Д.К. Дирин (1981), который основывает свои аргументы на анализе материалов по шугорской молоди лосося, представленных в работе В. П.Корниловой (1967). На наш взгляд, расхождение в определении М.И. Владимирской продолжительности речного периода жизни верхнепечорского лосося по чешуе производителей и молоди связано с занижением возраста последней по методическим причинам (см. гл. 3).

Наблюдения, проводившиеся нами за скатом молоди лосося на р. Шугор в 60 км от устья реки в 1978 – 1979 гг., показали, что в этом притоке Печоры скат проходит в довольно сжатые сроки (Мартынов, 1983). В 1978 г. продолжительность миграции покатников составила 12 дней (с 27 июня по 8 июля), в 1979 г. – 14 дней (с 17 по 30 июня). При этом температура воды колебалась от 8–9 °С в начале до 12–14 °С в конце ската (рис. 72). По данным Г.П. Сидорова (1979а), покатники встречались в неводных уловах при температуре воды 12–16 °С. Близкие значения температуры воды в начале ската молоди атлантического лосося отмечаются в реках из других районов Европейского Севера России (Сахончик, 1971; Бакштанский, Яковенко, 1976; и др.). Кратковременное понижение температуры воды до 5 – 6 °С в р. Шугор после начала миграции не приостанавливало её. Интенсивность ската возрастала при подъеме воды. Окончание ската совпадало с прогрессирующим падением уровня и возрастанием температуры воды.

Внешне покатники отличались от пестряток полной серебристой окраской тела или в виде признаков посеребрения, когда просматриваются темные поперечные полосы и красные пятна, свойственные речной окраске.

Таблица 84. Масса и длина покатников атлантического лосося р. Шугор в 1978 и 1979 гг. (по: Мартынов, 1983 с изменениями)

Table 84. Weight and length of the Atlantic salmon smolts in the Shugor River in 1978 and 1979 (after: Martynov, 1983 with alterations)

Возраст	Пол	n	Масса, г		Длина АС, мм	
			<i>M±m</i>	lim	<i>M±m</i>	lim
3·	♀♀	3	15,80±3,49	10,70–20,57	119,3±7,95	107,0–129,0
	♂♂	2		17,80; 23,32		125,0; 140,0
	♀♂	5	17,70±2,39	10,70–23,32	124,6±5,99	107,0–140,0
4·	♀♀	40	25,84±0,80	18,63–42,88	142,0±1,27	128,5–171,5
	♂♂	34	27,13±1,07	15,38–42,05	144,4±1,75	123,0–167,0
	♀♂	74	26,44±0,65	15,38–42,88	143,1±1,07	123,0–171,5
5·	♀♀	2		24,80; 28,76		140,5; 158,0
	♂♂	4	32,43±2,82	29,20–39,70	155,4±2,27	152,0–161,0
	♀♂	6	30,55±2,20	24,82–39,70	153,3±3,16	140,5–161,0
Всего	♀♀	45	25,22±0,83	10,70–42,88	140,8±1,52	107,0–171,5
	♂♂	40	27,33±1,01	15,38–42,05	144,9±1,67	123,0–167,0
	♀♂	85	26,21±0,65	10,70–42,88	142,7±1,13	107,0–171,5

Средняя масса покатников шугорского лосося составила 26,2 г при средней длине 142,7 мм (табл. 84). В уловах преобладали самки, составившие 56 % от всей молодежи (учтены данные Г.П. Сидорова, 1979а). Среди самцов обнаружено пять покатников с явно выраженными признаками прошлогоднего нереста, что также отмечал Г.П. Сидоров. Гонады этих самцов находились на II–VI стадиях развития, были увеличены в размерах и выглядели воспаленными. На срезах гонад выделялась жидкость, напоминавшая по цвету и консистенции сперму текучих самцов. Коэффициенты зрелости бывших карликовых самцов (в среднем 0,42 % при колебаниях 0,13–0,84 %) в четыре раза превышали коэффициенты зрелости ювенильных самцов (в среднем 0,10 % при колебаниях 0,06–0,17 %) и оказались близкими к коэффициентам зрелости самок. Самцы с признаками прошлогоднего сперматогенеза составили 13,5 % от всех самцов, или 6 % от выловленных покатников ($n = 85$).

Средняя продолжительность жизни покатников составила 4,01 года (3–5,9 %, 4· и 4+ – 87,1 %, 5· – 7,0 %; $n = 85$ экз.) и совпала со средней продолжительностью речного периода жизни шугорского лосося, определенной по чешуе производителей (см. табл. 57). Интересно, что среди молодежи в уральских и тиманских притоках Печоры самки встречаются в возрастных группах вплоть до 4+. Однако на Урале резкое снижение доли самок наблюдается в возрастной группе пестряток 4+, а на Тимане – 3+ (см. табл. 74), что свидетельствует о скате большинства рыб в первом случае в возрасте четырех (4·), а во втором – трех (3·) лет.

Только у одного покатника шугорского лосося на чешуе имелся прирост, равный двум склеритам. Г.П. Сидоров (1979а) обнаружил приросты в 1–2 склерита на чешуе девяти из 13 обследованных покатников. С учетом сборов Г.П. Сидорова, рыбы с приростом на чешуе составили 10,3 % от всей покатной молоди.

Совпадение продолжительности речного периода жизни шугорской молоди, определенной по чешуе покатников и производителей, свидетельствует о непродолжительном по времени скате смолтов по магистральному руслу Печоры, а сходство в строении их чешуи говорит о незначительном росте покатников в период ската. Таким образом, наши данные не подтверждают представление о длительном (до года) скате молоди лосося по руслу крупнейшей лососевой р. Печоры.

С другой стороны, по свидетельству местных жителей (д. Усть-Щугор), молодь скатывается вниз по р. Щугор в августе–сентябре. По данным О.В. Букова (1987), массовые миграции пестряток лосося наблюдаются в летне-осенний период в бассейне Ильча, притоке Печоры. При облове мальковым неводом одних и тех же участков на притоках Печоры – реках Щугор и Подчерем – ранней осенью (конец августа – начало сентября) мы отмечаем резкие колебания уловов старшевозрастных пестряток в течение нескольких дней в одних и тех же местах (от нуля до 60 и более рыбок на замет малькового невода). Эти колебания численности могли быть связаны с миграцией молоди в реке.

Обсуждая вопрос об особенностях ската молоди атлантического лосося в системах крупных рек, следует остановиться на рассмотрении временной и пространственной динамики «миграционного окна», под которым подразумевается относительно короткий промежуток времени, когда условия среды благоприятны для совершения покатной миграции (Saunders, Bailey, 1980). Один из главных факторов, характеризующих «миграционное окно», – температура воды, в частности температурный порог покатной миграции. Судя по наблюдениям за скатом молоди лосося в р. Щугор, за температурный порог ската печорского лосося можно принять температуру воды 10 °С. Вскрытие рек ото льда и прогрев воды в бассейне Печоры происходят с юга на север (от верховий к низовьям) и с запада на восток (от низовьев к верховьям в уральских притоках). Разница между средними многолетними датами начала ледохода между верховьями (р. Печора – с. Усть-Унья, 6 мая) и низовьями Печоры (р. Печора – с. Оксина, 24 мая) достигает 18 дней, а в ее основном притоке р. Усе – 17 дней (ст. Сейда, 1 июня – с. Усть-Уса, 15 мая; Государственный водный кадастр..., 1985). Только магистральное русло Печоры вскрывается ото льда от верховьев к низовьям, а Усы – от низовьев к верховьям. Примерно такой же интервал и географическая направленность должны иметь место при прогреве воды до пороговых температур для ската молоди лосося.

Таким образом, в системе такой крупной реки, как Печора, «миграционное окно» в магистральном русле перемещается по времени от верхо-

вий к низовьям, а в горных притоках – от низовьев к верховьям. Можно предположить, что осенние миграции пестряток в уральских притоках Печоры являются адаптацией к особенностям динамики «миграционного окна»: осенью молодь лосося из верховий горных рек концентрируется в их нижнем течении, с тем чтобы весной оказаться в благоприятных для ската условиях как в притоках, так и в магистральном русле. В результате происходит предпокатная миграция пестряток печорского лосося, которые смолтифицируются весной следующего года, быстро покидают притоки и, попав в лабильное во времени и пространстве «миграционное окно», достаточно дружно достигают морских районов нагула в год ската. В магистральном русле Печоры смолты лосося не зимуют. Крупные серебристые пестрятки, которые появляются на нерестилищах в нижнем течении притоков в конце лета (Владимирская, 1957; Мартынов, 1979), являются десмолтами, т. е. бывшими покатниками, которые по тем или иным причинам не «вписались» в «миграционное окно» и задержались в реке. Не исключено, что серебристые пестрятки относятся к рыбам, не принимавшим участие в предпокатной миграции и зимовавшим в верховьях горных рек, где «миграционное окно» открывается в то время, когда в нижнем течении притока и в магистральном русле Печоры оно закрывается. Крупная серебристая молодь атлантического лосося известна и для других лососевых рек (Черницкий, Лобенко, 1990; Мартынов, Куценко, 1985).

Скат молоди лосося в северных реках России в большинстве случаев рассматривается на основе наблюдений за ограниченное число лет. Для оценки межпопуляционных особенностей покатной миграции молоди представляют интерес данные о размахе межгодовой изменчивости ската в той или иной реке, например многолетние наблюдения за скатом молоди в реках Варзуга (Веселов, Калужин, 2001) и Зимняя Золотица (Мартынов, Дерез, 2005).

Средняя длина покатной молоди лосося р. Зимняя Золотица за ряд лет составила 131,4 мм при средней массе 23,46 г (табл. 85) и низкой межгодовой изменчивости. Самки и самцы не различаются по размерам. Доля самок среди мигрантов в среднем составила 52 % ($n = 325$ экз.). За десять лет наблюдений средняя продолжительность миграции покатников составила 29 дней (табл. 86). Самое раннее начало миграции отмечено в конце мая 1977 г., наиболее позднее – 13 июня 1972 г. Миграция завершалась в первой-второй декадах июля: 5 июля в 1975 г. и несколько позже (13 июля) в 1978 г. Первые мигранты начинали встречаться в ловушке при повышении температуры воды до 5,0 – 9,1 °С. По данным за все годы исследований, основное количество рыб (54,5 %) скатывалось при температуре воды от 15 до 18 °С (рис. 73, а). В различающиеся по температурным условиям годы большинство мигрантов покидали реку при разных значениях температуры воды (рис. 74).

В годы с теплой дружной весной (1972 и 1974) более половины молоди скатилось при температуре воды 17 – 19 °С, а в годы с затяжной

Таблица 85. Масса (P, г) и длина (AC, мм) покотников атлантического лосося р. Зимняя Золотица (по: Мартынов, Дерец, 2005)

Table 85. Weight (P) and length (AC) of the Atlantic salmon smolts in the Zimnyaya Zolotitsa River (after: Martynov, Derets, 2005)

Год	Самки		Самцы		Оба пола	
	n	$\frac{AC}{P}$	n	$\frac{AC}{P}$	n	$\frac{AC}{P}$
1970	15	$\frac{137,4}{25,92}$	10	$\frac{134,9}{25,50}$	25	$\frac{136,4}{25,75}$
1973	46	$\frac{136,9}{26,03}$	54	$\frac{134,7}{25,35}$	100	$\frac{135,7}{25,66}$
1983	53	$\frac{133,2}{23,91}$	47	$\frac{135,5}{24,89}$	100	$\frac{134,3}{24,37}$
1984	55	$\frac{124,6}{20,85}$	45	$\frac{120,8}{18,44}$	100	$\frac{122,9}{19,77}$
Всего	169	$\frac{131,8}{23,67}$	156	$\frac{130,9}{23,23}$	325	$\frac{131,4}{23,46}$

Таблица 86. Сроки и температурные условия ската молоди атлантического лосося р. Зимняя Золотица (по: Мартынов, Дерец, 2005)

Table 86. The terms and temperature conditions downstream migration of Atlantic salmon smolts in the Zimnyaya Zolotitsa River (after: Martynov, Derets, 2005)

Год	Дата ската			Температура воды при скате, °С			Продолжительность ската, дней	Кол-во рыб в ловушке, шт.
	начало	пик	конец	в начале	пик	в конце		
1972	13.06	25.06.	07.07	8,4	17,8	23,1	25	6371
1974	Раньше 12.06	20.06.	Позже 27.06	<10,2	17,3	16,8	>16	10 250
1975	05.06	18.06.	05.07	9,1	14,8	15	30	9627
1976	Раньше 12.06	27.06.	Позже 03.07	<11,3	11,8	7	>22	7493
1977	Раньше 01.06	14.06.	Позже 03.07	<11	15,3	>16,9	>33	6737
1978	Раньше 11.06	01.07.	Позже 13.07	<6,6	14	>14,3	>33	11 873
1979	01.06	26.06.	Позже 01.07	5	9	>14,5	>31	4183
1980	07.06	23.06.	10.07	7,6	15	4,5	33	6728
1983	03.06	26.06.	Позже 04.07	5,6	15	>16,5	>32	2892
1984	Раньше 01.06	23.06.	Позже 03.07	<14,3	17,6	16,3	>33	2439
В среднем	10.06	23.06.	05.07	7,1	14,8	14,7	29	6859

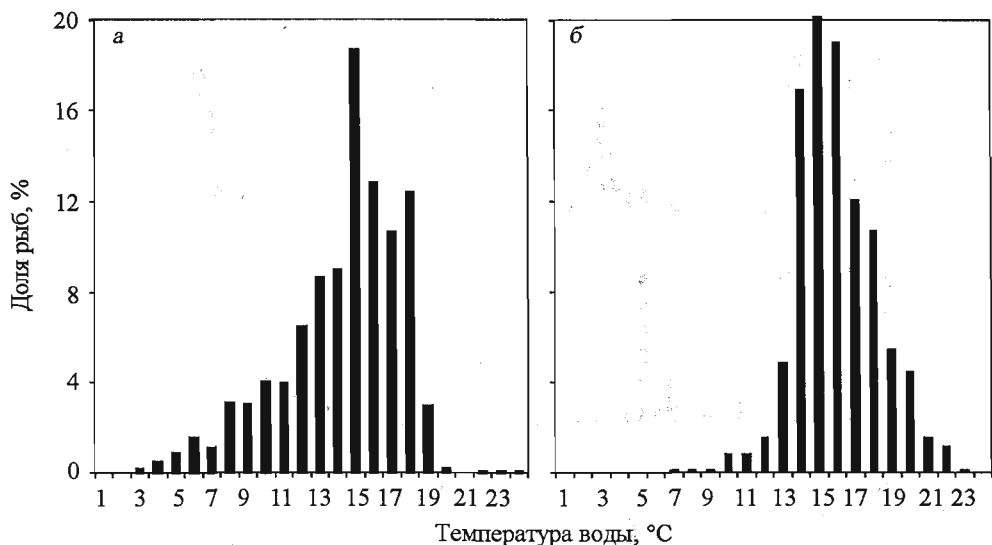


Рис. 73. Зависимость интенсивности ската молоди атлантического лосося рек Зимняя Золотица (а) и Варзуга (б) от температуры воды (по: Мартынов, Дерец, 2005; Веселов, Калужин, 2001)

Fig. 73. Dependence of migration intensivity of Atlantic salmon smolts in the Zimnaya Zolotitsa (a) and Varzuga (b) Rives on water temperature (after: Martynov, Derets, 2005; Veselov, Kalyuzhin, 2001)

весной при частом возврате холодов (1979) – при 9 °C и ниже. В разные по условиям годы скат молоди проходил в разном диапазоне температур, внутригодовые интервалы которых были существенно меньше, чем при рассмотрении объединенных за ряд лет данных (см. рис. 73, а, 74). Часть молоди в 1978–1983 гг. скатывалась при температурах воды, которые были значительно ниже пороговых при начале покатной миграции. Например, в 1979 г. покатная миграция молоди началась 1 июня при температуре воды 5 °C (рис. 75). Затем в период с 5 по 12 июня температура воды снизилась до 2 °C. Данное похолодание прерывалось однодневным повышением температуры воды до 8 °C. Первое понижение температуры воды ниже пороговых значений сопровождалось уменьшением интенсивности ската, но не привело к его остановке. Лишь при повторном похолодании скат был приостановлен на два дня.

Если в 1979 г. похолодание наступило в начале ската, когда температура воды не превышала 6 °C, то в 1983 г. в середине ската, который начался 2 июня при температуре воды 5,6 °C и шел по нарастающей до 15 июня, когда при температуре воды 11,3 °C в ловушку зашло 214 покатников. С 16 по 22 июня в результате возврата холодов среднесуточная температура воды снизилась до 2,5–5,0 °C, т. е. до значений, ниже пороговых в начале ската. Хотя скат молоди и продолжался весь недельный период похолодания, но количество молоди в ловушке снизилось до 8–36 экз. в день.

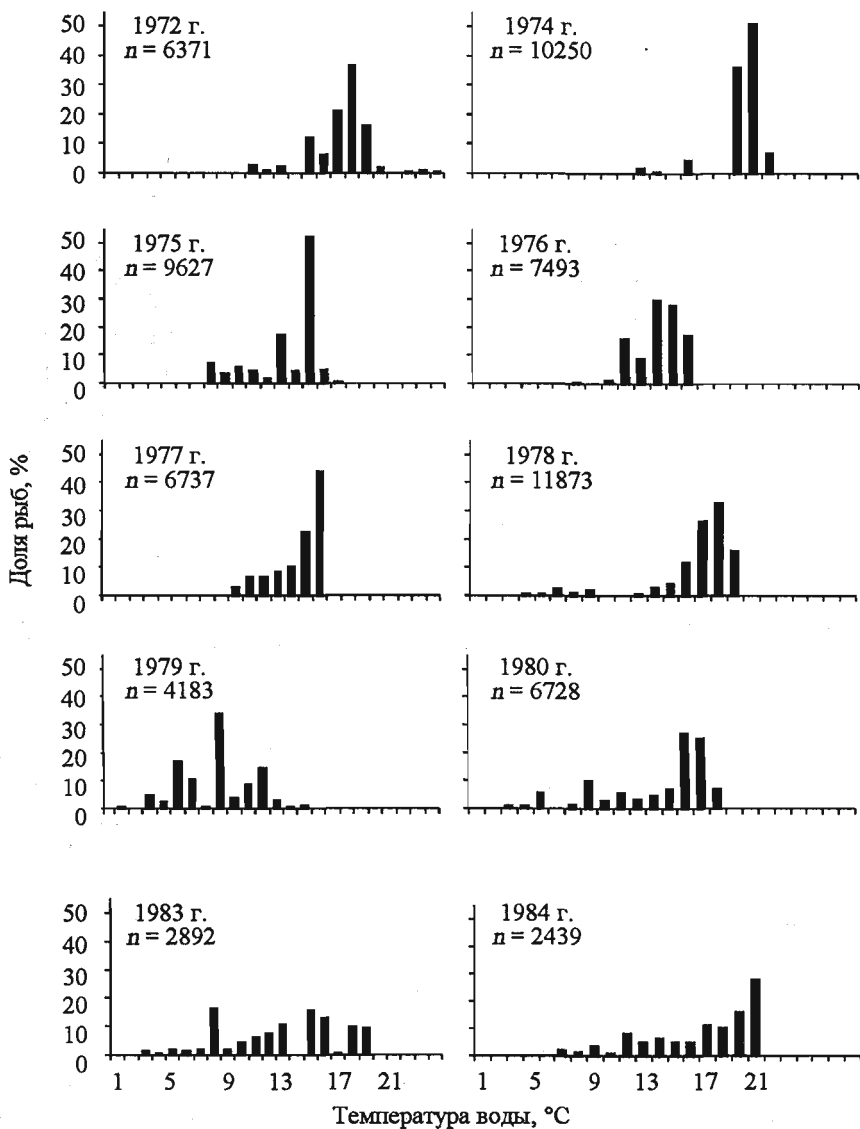


Рис 74. Зависимость интенсивности ската молоди атлантического лосося р. Зимней Золотицы от температуры воды в разные годы (по: Мартынов, Дерез, 2005)

Fig. 74. Dependence of migration intensivity of Atlantic salmon smolts in the Zimnyaya Zolotitsa River on water temperature in different years (after: Martynov, Derets, 2005)

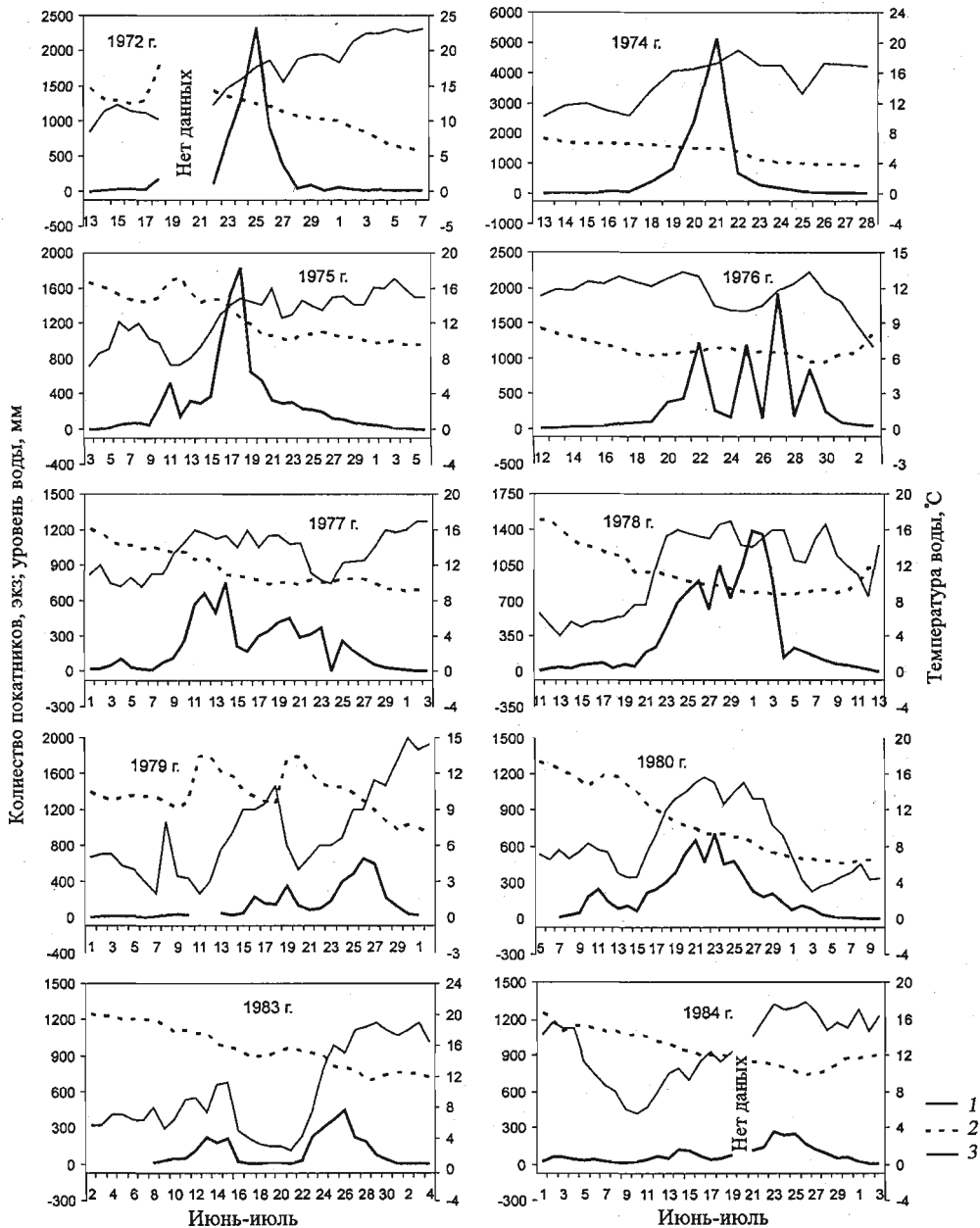


Рис. 75. Миграция поклатников атлантического лосося р. Зимней Золотицы в разные по гидрологическим условиям годы.

1 – количество рыб; 2 – уровень и 3 – температура воды

Fig. 75. Downstream migration of Atlantic salmon smolts in the Zimnyaya Zolotitsa River in different years.

1 – number of fish, 2 – level and 3 – temperature of water

Повышение 23 июня среднесуточной температуры воды до 7,5 °С вызвало рост интенсивности ската молоди до 220 экз.

В 1978 и 1980 гг. при снижении температуры воды во время покатной миграции ниже пороговых для начала ската интенсивность ската уменьшалась, но скат не прекращался. Таким образом, можно констатировать, что снижение температуры воды в период покатной миграции молоди лосося в р. Зимняя Золотица до значений ниже пороговых при начале ската не приводило к его остановке, но сильно снижало интенсивность покатной миграции. В результате в годы с холодной затяжной весной наблюдалось увеличение продолжительности ската в среднем на неделю при формировании многовершинной кривой, отражающей его динамику.

Пороговые температуры покатной миграции молоди атлантического лосося в р. Варзуге оказались на 2 °С выше (10 – 12 °С), а средняя продолжительность покатной миграции – на 5 дней меньше (Веселов, Калюжин, 2001), чем в р. Зимняя Золотица. В последней значительная часть молоди скатывалась при более низких температурах воды (см. рис. 73). Вместе с тем по теплосодержанию воды сравниваемые реки не отличаются: средняя многолетняя сумма градусо-дней воды в р. Зимняя Золотица составила 1675,6±39,1, а в р. Варзуга – 1672±37,9 (см. Приложение, табл. 1). На наш взгляд, наблюдаемые различия в покатной миграции молоди лосося в рассматриваемых реках могут быть связаны с различиями биологических характеристик рыб в популяциях. Так, покатная молодь лосося в р. Зимняя Золотица значительно крупнее варзугской, что, по-видимому, делает возможной миграцию части особей при более низкой температуре воды.

Кривые, отражающие интенсивность ската молоди лосося в р. Зимняя Золотица, можно подразделить на левую восходящую и правую нисходящую части. До наступления пика миграции изменения ее интенсивности под воздействием условий среды в меньшей мере ограничиваются таким фактором, как величина контингента потенциальных мигрантов в реке. Данный фактор становится доминирующим во второй фазе миграции, когда основная часть молоди уже покинула реку, и именно он определяет выраженный затухающий характер ската. Поэтому целесообразно рассматривать связь интенсивности покатной миграции молоди лосося с гидрологическими условиями раздельно для первой и второй фаз миграции (табл. 87).

Во все годы исследований, за исключением 1976-го, между интенсивностью миграции и среднесуточной температурой воды на первой фазе ската выявлена положительная зависимость ($r = +0,51 \dots +0,94$). Ее отсутствие в 1976 г. объясняется началом миграции молоди при высокой пороговой температуре и дальнейшим продолжением миграции при незначительных колебаниях температуры воды (см. рис. 75). В данном случае динамика миграции, по-видимому, слабо модифицировалась условиями среды и в основном определялась факторами внутреннего порядка, связанными с физиологической готовностью рыб к скату.

Таблица 87. Коэффициенты корреляции между количеством покатников атлантического лосося р. Зимняя Золотица и факторами внешней среды (по: Мартынов, Дерец, 2005)

Table 87. Correlation coefficients between downstream migration intensivity of Atlantic salmon smolts in the Zimnyaya Zolotitsa River and environmental factors (after: Martynov, Derets, 2005)

Год	До ската основного контингента рыб				После ската основного контингента рыб				Весь период ската		
	Период	Температура		Уровень воды	Период	Температура		Уровень воды	Температура		Уровень воды
		воды	воздуха			воды	воздуха		воды	воздуха	
1972	14.06–25.06	0,94	0,83	–0,26	26.06–07.07	–0,51	–0,14	0,61	–0,06	0,14	0,29
1974	12.06–20.06	0,79	0,66	–0,73	21.06–27.06	0,56	0,38	0,99	0,34	0,62	0,19
1975	03.06–18.06	0,66	0,67	–0,87	19.06–06.07	–0,44	–0,47	0,75	0,06	0,11	0,14
1976	12.06–27.06	–0,05	0,13	–0,45	28.06–03.07	0,72	0,30	–0,58	0,17	0,19	–0,38
1977	01.06–23.06	0,71	0,33	–0,60	24.06–03.07	–0,90	–0,97	0,86	0,30	0,03	–0,16
1978	11.06–02.07	0,85	0,62	–0,80	03.07–13.07	0,42	0,13	–0,40	0,62	0,50	–0,50
1979	01.06–26.06	0,51	0,59	0,09	27.06–02.07	–0,70	0,41	0,92	0,31	0,50	0,04
1980	05.06–23.06	0,91	0,74	–0,90	24.06–10.07	0,85	0,40	0,97	0,86	0,62	–0,01
1983	02.06–26.06	0,86	0,76	–0,57	27.06–04.07	0,24	0,41	–0,02	0,37	0,55	–0,29
1984	01.06–25.06	0,66	0,59	–0,80	26.06–03.07	0,50	0,84	–0,90	0,49	0,61	–0,60

Во второй, нисходящей, фазе покатной миграции связь между интенсивностью ската и температурой воды в разные годы была противоречивой: от высокой положительной до столь же высокой отрицательной (см. табл. 87). Данное обстоятельство, на наш взгляд, свидетельствует о случайности рассматриваемой зависимости. Высокая межгодовая изменчивость связи определялась затухающим характером самой покатной миграции на заключительном этапе, с одной стороны, и противофазными межгодовыми колебаниями погодных условий (от прогрессирующего прогрева воды до ее сильного выхолаживания при позднем возврате холодов) – с другой.

Связь между интенсивностью ската молоди и температурой воды за весь период покатной миграции в большинстве случаев оказалась незначимой (см. табл. 87). Высокие положительные коэффициенты корреляции между сравниваемыми параметрами в 1978 и 1980 гг. определяются совпадением затухающего ската во второй фазе с понижением температуры воды при возврате холодов.

Аналогичные результаты были получены при изучении связи интенсивности ската молоди с температурой воздуха с той лишь разницей, что значения коэффициентов корреляции были несколько ниже из-за известной инертности прогрева и охлаждения воды по сравнению с соответствующими изменениями температуры воздуха. Таким образом, температурные условия оказывают выраженное влияние на динамику покатной миграции молоди лосося в р. Зимняя Золотица в ее первую фазу, т. е. до ската основного контингента мигрантов. Во вторую фазу покатной

миграции изменения температуры среды также оказывают определенное модифицирующее воздействие на скат, но в меньшей степени.

Анализ зависимости между интенсивностью ската молоди и уровнем режимом воды показал, что в первой фазе покатной миграции в большинстве случаев наблюдается высокая отрицательная, а во второй – положительная связь (см. табл. 87). Выявленные зависимости, на наш взгляд, носят формальный характер и определяются тем, что покатная миграция, как правило, проходит на фоне прогрессивно снижающегося уровня воды. В первой половине динамика интенсивности ската молоди находится в противофазе с динамикой уровня воды, а во второй совпадает с ней. При сопоставлении интенсивности ската молоди с уровнем воды за весь период покатной миграции происходит взаимное гашение отрицательно и положительно значимых связей первой и второй фаз миграции, и мы не обнаруживаем зависимости между сравниваемыми параметрами, что совпадает с действительным положением вещей.

Покатная миграция молоди атлантического лосося связана со сменой среды обитания и имеет внутреннюю мотивацию, которая определяется физиологической готовностью рыб к переходу из гипотонической среды в гипертоническую. Рассмотренная выше межгодовая изменчивость динамики покатной миграции молоди лосося р. Зимняя Золотица является результатом взаимодействия внутренних факторов, определяющих степень готовности рыб к скату, и условий среды, модифицирующих как степень готовности рыб к скату, так и динамику покатной миграции. В ряде публикаций показано, что покатная миграция молоди лосося начинается при весеннем прогреве воды до определенной суммы градусо-дней, которую можно рассматривать как пороговую величину, запускающую покатную миграцию (Бакштанский и др., 1976; Нестеров, 1985). В этом случае становятся понятными межгодовые различия среднесуточной температуры воды в начале ската. Пороговые значения суммы градусо-дней могут достигаться как при медленном прогреве, когда среднесуточные температуры воды имеют низкие показатели, так и при быстром прогрессирующем прогреве, когда среднесуточная температура к началу ската достигает относительно высоких значений.

По данным А.Е. Веселова и С.М. Калюжина (2001), зависимость покатной миграции молоди варзугского лосося от накопленной суммы тепла не выявлена, однако приводимые авторами суммы градусо-дней воды до начала покатной миграции молоди лосося достаточно близки в разные по гидрологическим условиям годы. Косвенным указанием на наличие в этой реке зависимости начала покатной миграции молоди от порогового значения суммы тепла может служить межгодовая изменчивость среднесуточной температуры воды при начале покатной миграции, а также отмеченный авторами случай начала покатной миграции варзугской молоди лишь при повторном прогреве воды до среднесуточного порогового значения.

На Севере России температурные условия в весенний период весьма непостоянны по годам, что отражается на динамике покатной миграции молоди лосося, определяя ее высокую межгодовую изменчивость. В дружные теплые весны большинство рыб скатывается в море в течение 3–4 дней при высоких значениях среднесуточных температур воды. В холодные весны при частом возврате холодов интенсивность ската молоди в пределах миграционного периода выравнивается, а скат рыб проходит при более низких температурах. Температурная модификация сроков и интенсивности покатной миграции молоди лосося может иметь адаптивное значение для соответствующей межгодовой температурно-зависимой изменчивости трофических условий ската в рамках так называемого «миграционного окна».

4.3. РОСТ МОЛОДИ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ АРЕАЛА

Соотношение линейного и весового роста молоди. В связи с выраженной сезонной изменчивостью количества резервных веществ, особенно у молоди атлантического лосося в речной период жизни, характеристики линейно-весового соотношения, полученные до и после зимовки рыб, должны различаться, что мы и наблюдаем на примере пестрятки щугорского лосося (рис. 76). Рост молоди в этом уральском притоке Печоры начинается в первой половине июня и завершается в конце августа. За время зимовки, продолжительность которой достигает 9 мес., масса одноразмерных рыб снижается во всех возрастных группах. Подставив в уравнения регрессии, отражающие линейно-весовое соотношение в конце и начале нагульного сезона, средние значения длин рыб в возрастных классах, получим, что за время зимовки масса годовиков (1·) снижается на 13 %, двухгодовиков (2·) – на 19 %, трехгодовиков (3·) – на 20 %, четырехгодовиков (4·) – на 24 %. С возрастом наблюдается увеличение потерь массы тела пестрятки за зимний период. Регрессия массы тела происходит за счет уменьшения запасов питательных резервных веществ, о чем свидетельствует снижение жирности пестрятки весной по сравнению с прошедшей осенью (Рубан, 1979).

При обратных расчислениях роста рыб мы оперируем показателями их длин в конце нагульного сезона. Расчисленным показателям длин должны соответствовать показатели массы рыб осенью перед зимовкой. Поэтому оценивать линейно-весовое соотношение пестрятки следует по материалам, собранным в конце нагульного сезона. Пригодны также материалы, собранные в августе, желательно в его второй половине. Близкие значения коэффициентов уравнений регрессии линейно-весового соотношения у молоди в исследованных нами популяциях (рис. 77) свидетельствуют о незначительной межпопуляционной изменчивости дан-

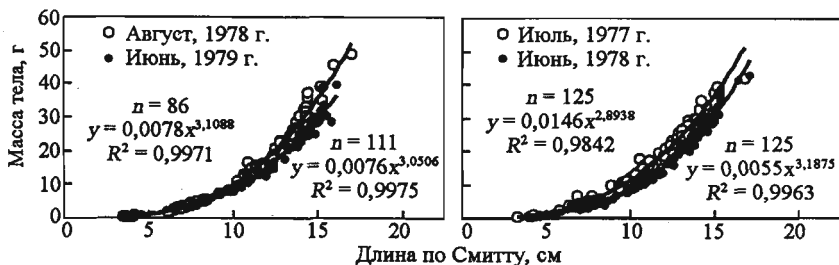


Рис. 76. Сезонные различия линейно-весового соотношения молоди атлантического лосося р. Шугор (наши данные).

Fig. 76. Seasonal differences in length-weight ratio of Atlantic salmon parrs in the Shugor River (our data)

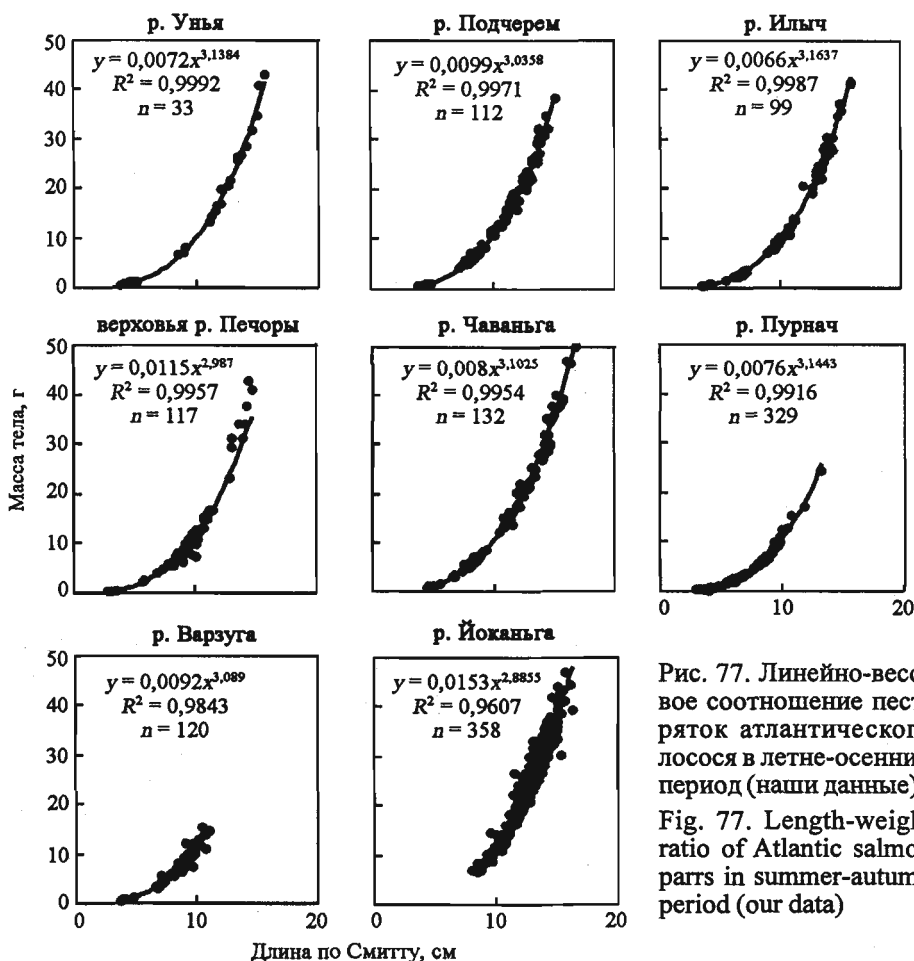


Рис. 77. Линейно-весовое соотношение пестряток атлантического лосося в летне-осенний период (наши данные)

Fig. 77. Length-weight ratio of Atlantic salmon parrs in summer-autumn period (our data)

ного показателя у атлантического лосося на северо-востоке ареала в речной период жизни. Однако при ретроспективной оценке весового роста целесообразно пользоваться популяционными уравнениями регрессии.

Межгодовые особенности роста пестряток. Прежде чем сравнивать рост молоди лосося в реках, следует рассмотреть его внутрипопуляционные особенности. В большинстве случаев сбор материала в полевых условиях приходится на период активного роста рыб. Полученные при этом данные отражают не конечные годовые, а промежуточные показатели размерно-весовых характеристик, что затрудняет количественную оценку различий роста рыб из разных популяций. Обратное расчисление роста рыб, даже при наличии неизбежных в этом случае погрешностей, позволяет получить более близкие к значениям годовых приростов характеристики.

Рост атлантического лосося в речной период жизни подвержен значительной внутрипопуляционной изменчивости, которая проявляется в большом размахе колебаний размерно-весовых показателей одновозрастных рыб (Никольский и др., 1947; Владимирская, 1957; Смирнов, 1971; Мартынов, 1983; Шустов, 1983; Митанс, 1975; и др.). Вариация длины и массы пестряток с возрастом снижается. Более высокая изменчивость размеров младшевозрастных пестряток связана с присутствием среди них как быстрорастущих и впоследствии рано скатывающихся особей, так и тугорослых рыб с поздним скатом в море.

Рост молоди в уральских притоках Печоры начинается и завершается при прогреве и охлаждении воды до 7 °С (Мартынов, 1983). Для рек Карелии и Прибалтики пороговые температуры роста молоди лосося указываются в пределах 10 °С (Смирнов, 1971; Митанс, 1975). Более низкие значения температурных порогов роста в холодноводных реках Урала следует рассматривать как приспособление к существованию вида в более суровых условиях обитания. Кроме того, временная разница между прогревом и охлаждением воды в интервале от 7 до 10 °С невелика и, как правило, не превышает одной недели, а в годы с интенсивным весенним прогревом и осенним охлаждением воздуха составляет несколько дней. С учетом пороговых температур продолжительность периода роста молоди атлантического лосося в северных реках России достигает 3 мес. По нашим данным, продолжительность роста молоди имеет возрастные особенности, которые состоят в том, что раньше начинается и позже завершается рост младшевозрастных пестряток. В весенний период временные различия между началом роста пестряток разного возраста незначительны. Осенью разница между завершением роста сеголеток и старшевозрастных пестряток может достигать двух, а то и трех недель. Особенно отчетливо указанная выше тенденция проявляется в годы с теплым летом. Так, в 1977 г. узкие склериты по периметру чешуи у некоторых старшевозрастных пестряток р. Щугор начинали закладываться в середине августа, в то время как сеголетки имели «открытый край» чешуи до конца первой декады сентября.

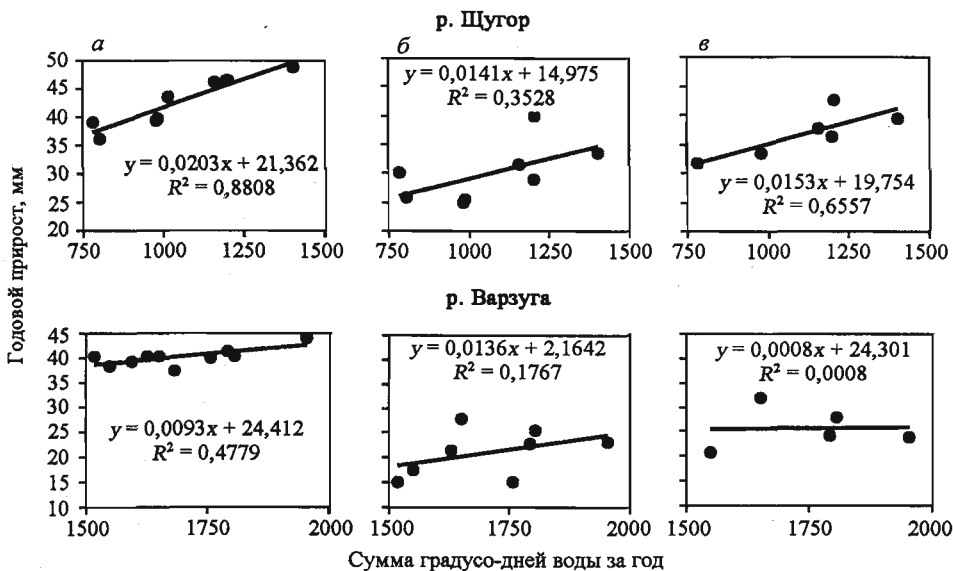


Рис. 78. Зависимость линейных приростов молоди атлантического лосося от температуры воды (по: Мартынов, 1983; Драганов и др., 1990).

а – первый, б – второй, в – третий годы жизни

Fig. 78. Dependence of growth of Atlantic salmon parrs on water temperature

а – first, б – second, в – third years of life (after: Martynov, 1983; Draganov et al., 1990)

Между ростом молоди лосося и температурой воды в нерестовых реках существует положительная зависимость (Мартынов, 1983; Драганов и др., 1990). Наиболее тесная связь между приростами длины и суммой тепла воды наблюдается в первый год жизни молоди (рис. 78). С возрастом данная связь ослабевает, о чем свидетельствует снижение значений коэффициентов корреляции. Более высокая межгодовая зависимость роста сеголеток от суммы тепла воды, по-видимому, обусловлена особенностями занимаемых стаций. В лососевых реках сеголетки приурочены к прибрежью, где за счет инсоляции в теплые солнечные годы вода прогревается более интенсивно по сравнению с русловой частью, что приводит к увеличению размаха межгодовых колебаний суммы тепла именно на стации, занимаемой сеголетками. Кроме того, в холодные дождливые годы стация сеголеток более подвержена негативным последствиям повышенной изменчивости уровня режима.

В холодноводных реках (Щугор) рост молоди по сравнению с тепловодными (Варзуга) в большей мере зависит от межгодовых колебаний теплосодержания вод. По-видимому, с этим связана низкая межгодовая изменчивость средних показателей длины и массы покатников варзугского лосося (см. гл. 3).

Половые особенности роста пестряток. На нерестилищах пестрятки представлены ювенильными самками, ювенильными и карликовыми

Таблица 88. Годовые приросты длины тела (над чертой – мм) и число склеритов (под чертой) на чешуе пестряток атлантического лосося р. Подчерем (наши данные)

Table 88. Annual increases of body length (above line) and number of scleritis (under line) on scale of Atlantic salmon parr in the Podcherem River (our data)

Возраст	Пол	n	Год жизни							
			1-й		2-й		3-й		Прирост	
			$M \pm m$	σ	$M \pm m$	σ	$M \pm m$	σ	$M \pm m$	σ
3+	♀♀ juv	24	<u>50,8±0,5</u> 6,6±0,2	<u>2,5</u> 0,9	<u>28,1±1,3</u> 10,5±0,4	<u>6,5</u> 1,7	<u>33,5±1,1</u> 8,5±0,2	<u>5,5</u> 1,1	<u>26,7±1,2</u> 7,5±0,3	<u>6,1</u> 1,3
3+	♂♂ juv	27	<u>51,3±0,7</u> 7,0±0,2	<u>3,4</u> 1,0	<u>29,2±1,2</u> 10,9±0,3	<u>6,1</u> 1,5	<u>36,9±1,3</u> 9,2±0,2	<u>6,7</u> 1,2	<u>29,0±1,3</u> 7,8±0,2	<u>6,6</u> 1,2
3+	♂♂ карл	19	<u>51,6±0,6</u> 7,1±0,3	<u>2,7</u> 1,1	<u>31,3±1,4</u> 11,7±0,3	<u>6,1</u> 1,4	<u>33,2±1,7</u> 8,8±0,4	<u>7,5</u> 1,5	<u>21,2±0,9</u> 6,0±0,2	<u>4,1</u> 0,9

Примечание. Рыба отловлена неводом ячеей 4 мм в приводе с 19.08 по 24.08. 1979 г.

самцами. Анализ результатов прямых наблюдений за ювенильными пестрятками (см. выше) свидетельствует об отсутствии половых различий в их размерно-весовых показателях и подтверждает имеющиеся в литературе.

Во всех популяциях часть пестряток-самцов созревает по карликовому типу. Выше на примере лосося рек Печоры, Варзуги, Йоканьги и Поной показано, что карликовые самцы по размерам отличаются от своих ювенильных ровесников, причем в притоках Печоры их длина и масса достоверно ниже, а в реках Кольского п-ова выше, чем у неполовозрелых ровесников. Анализ роста двух групп самцов свидетельствует об отсутствии различий в их приростах вплоть до начала созревания. В бассейне Печоры созревание карликов сопряжено с замедлением их роста. Так, в р. Подчерем абсолютные значения приростов в год созревания у карликовых самцов оказались в среднем на 26,9 % ниже, чем у ювенильных, а на их чешуе откладывалось на 1,8 склерита меньше (табл. 88). Аналогичная картина наблюдается в других уральских притоках Печоры. В реках Кольского полуострова созревание самцов по карликовому типу сопровождается ускорением роста (см. табл. 67, 69, 81).

Таким образом, на Севере России созревание самцов лосося по карликовому типу в одних популяциях сопровождается замедлением, а в других – ускорением роста. В первом случае характер роста подобен большинству туводных видов рыб (Мина, Клевезаль, 1976), а во втором может быть классифицирован как пубертатный. По нашим данным, ускорение роста карликовых самцов при созревании характерно для популяций, воспроизводящихся в небольших реках, относительно недалеко отстоящих от морских районов нагула (Кольский п-ов), а замедление – в популяциях протяженной речной системы (р. Печора), более чем на 2 тыс. км удаленной от основных районов нагула в море. В первой группе популя-

Таблица 89. Доля рыб с «закрытым» краем речной зоны чешуи среди производителей и покатников атлантического лосося в реках Севера России (наши данные), %

Table 89. The share of fish with a «closed» edge in a river zone of scales in adult and smolt Atlantic salmon from the rivers of North Russia (our data), %

Река	Возрастная группа					Примечание
	2+	3+	4+	5+ и >	В среднем	
Печора*		60,5 (314)	78,1 (693)	86,9 (99)	73,9 (1106)	Производители
Умба	30,8 (133)	73,7 (727)	85,9 (313)	85,7 (21)	72,4 (1194)	-«-
Варзуга	5,1 (667)	18,4 (3033)	49,5 (535)	66,7 (6)	20,3 (4241)	-«-
	0,0 (128)	2,5 (527)	15,6 (45)		2,9 (700)	Покатники
Поной	0,0 (3)	15,2 (545)	37,9 (1344)	73,7 (281)	36,8 (2173)	Производители
	0,0 (5)	2,1 (235)	18,4 (267)	56,3 (32)	13,4 (539)	Покатники
Йоканьга		14,3 (7)	37,2 (113)	68,7 (182)	55,6 (302)	Производители, 1983 г.
	28,6 (7)	15,5 (258)	39,3 (374)	57,3 (110)	33,6 (749)	Производители, 1987 г.
Кола	2,0 (151)	25,3 (998)	63,4 (388)	73,0 (37)	33,6 (1574)	Производители
Тулума	6,3 (16)	32,3 (434)	64,8 (1179)	80,7 (310)	59,6 (1939)	-«-
	0,0 (2)	7,1 (84)	11,5 (156)	22,0 (50)	10,96 (292)	Покатники
Ура	4,6 (22)	33,2 (244)	59,2 (593)	79,2 (351)	58,8 (1210)	Производители
Западная Лица	0,0 (9)	22,96 (135)	45,2 (416)	77,3 (189)	48,7 (749)	-«-
Печенга	4,6 (195)	37,95 (730)	64,3 (328)	83,8 (68)	41,9 (1321)	-«-

Примечание. В скобках указано количество экземпляров; * – рыба выловлена в устье главной реки.

ций возрастной ряд карликовых самцов укладывается, а во второй выходит за пределы колебаний речного возраста анадромных мигрантов. Данное обстоятельство свидетельствует о преимущественно однократном созревании ювенильных самцов в реке в первом случае и об их повторном созревании – во втором.

Рост покатников в период катадромной миграции. Скот молоди атлантического лосося в море непродолжителен по времени и укладывается в один месяц, а массовая миграция продолжается не более двух недель. В этот период часть молоди растет (Неклюдов, 1987, 1990; Долотов, 1997). Речные приросты в год ската в море имеются на чешуе у той или иной части рыб во всех исследованных нами популяциях.

В некоторых реках индивидуальные приросты покатников в год ската могут достигать значений годовых приростов на стадии пестрятки. Соотношение рыб с «закрытым» и «открытым» краем чешуи у покатников в разных северных реках России изменяется от доминирования первых в Печоре и Умбе до преобладания последних в реках Мурмана (табл. 89). Соответствующим образом изменяются и абсолютные значения приростов длины тела, причем положительная связь между абсолютными значениями приростов в год ската и длиной рек отсутствует. Наоборот, в самой протяженной речной системе (р. Печора) наблюдается наименьшая доля покатников с приростами на чешуе и их абсолютными значениями, а в коротких реках Мурмана данные показатели достигают макси-

мальных значений. Во всех популяциях среди младшевозрастных покотников бóльшая доля особей с «открытым» краем чешуи и бóльшие значения абсолютных приростов. Максимальные приросты имеют покотники самых младших возрастных групп, а минимальные – рыбы старшей возрастной группы (Неклюдов, 1990; Черницкий, Лоенко, 1990; Долотов, 1997; наши данные). Таким образом, возрастные особенности роста в период ската приводят к сглаживанию различий между средними размерами разновозрастных покотников. Средние показатели длины и, следовательно, массы у покотников крайних возрастных групп существенно сближаются. Выводы, полученные на основе анализа материалов обратного расчисления роста по чешуе производителей, подтверждаются прямыми наблюдениями за мигрирующей в море молодью.

Популяционные особенности роста молоди лосося в период покотной миграции состоят в различной степени выраженности рассмотренного выше феномена, крайние варианты которого демонстрируют материалы по рекам Печора и Йоканьга (см. гл. 7).

Межпопуляционные особенности роста. Сопоставление годовых приростов разновозрастных покотников из исследованных нами популяций лосося выявило существенные межпопуляционные различия между ними (рис. 79, табл. 29–41 Приложения). Можно выделить две группы популяций, различающиеся по характеру роста в речной период жизни. Более высокие показатели роста у лосося рек, впадающих в Баренцево море. Среди них во всех возрастных группах по темпу роста в речной период жизни доминирует лосось р. Йоканьги. Для беломорских рек характерен более низкий темп речного роста. Наименьшими показателями роста характеризуется варзугский лосось.

Рост молоди лосося в экспериментальных условиях. В естественных условиях рост молоди атлантического лосося имеет выраженный ритмический характер: интенсивный прирост длины и массы тела летом сменяется приостановкой роста и снижением массы тела зимой. Периодичность роста молоди определяется сезонными колебаниями климатических условий, а его скорость – суммой тепла, аккумулированного тем или иным водным объектом в конкретных физико-географических условиях, и наследственными особенностями популяций. На рыбоводных заводах для интенсификации роста молоди лосося в качестве одного из методов используется подогрев воды (Яндовская, Казаков, 1974; Яндовская и др., 1979), позволяющий получать покотную молодь в течение одного года вместо двух-трех в природе. При этом температурный режим существенно отличается от такового в естественных условиях проживания выращиваемого объекта. Изучение особенностей роста «дикой» молоди лосося в эксперименте представляет интерес для оценки эндогенных и экзогенных факторов роста. Такая возможность представилась при организации экспериментального выращивания молоди лосося р. Колы на Кислогубском экспериментальном участке ПИПРО (1984 – 1985 гг.) и

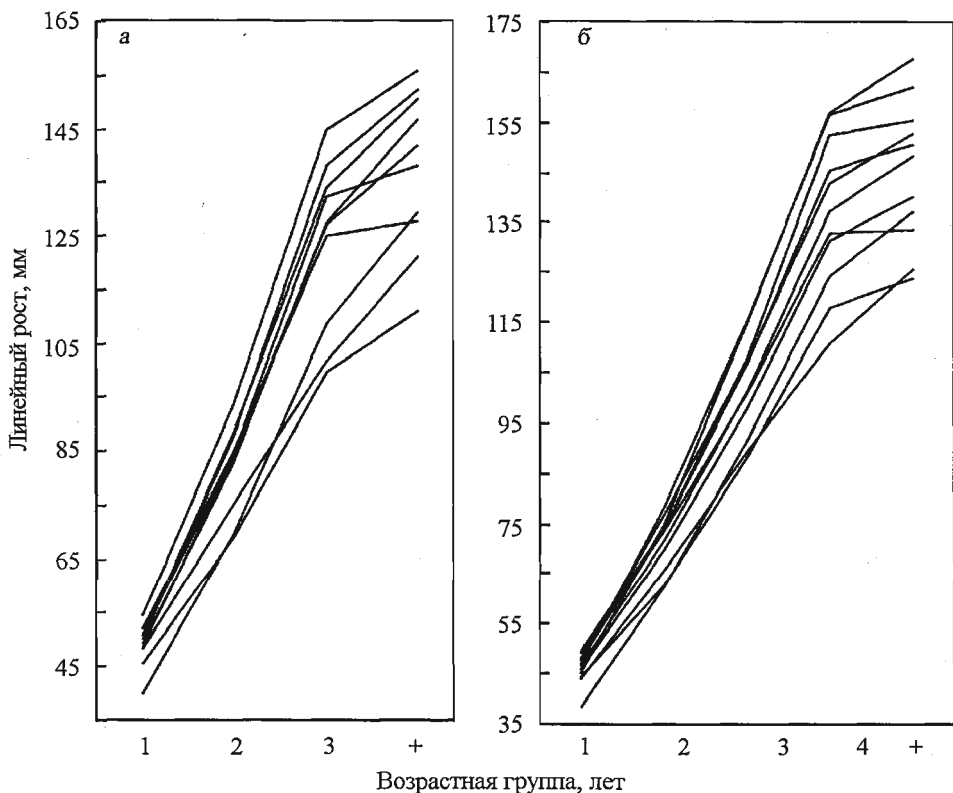


Рис. 79. Линейный рост атлантического лосося рек Севера России в речной период жизни. Результаты обратного расчисления по чешуе производителей и покатников.

а – возрастная группа 3+M+: сверху вниз реки Печенга, Кола, Тулома, Лица, Ура, Печора, Поной, Умба, Чаваньга, Варзуга; б – возрастная группа 4+M+ : сверху вниз реки Йоканьга, Кола, Печора, Тулома, Печенга, Лица, Ура, Поной, Умба, Чаваньга, Варзуга

Fig. 79. Linear growth of Atlantic salmon during fresh water period. Results of calculation by the scale of adult fish. To the left age group 3+M+ (from above down: the Pechenga, Kola, Tuloma, Litsa, Ura, Pechora, Ponoy, Umba, Chavanga and Varzuga Rivers), to the right age group 4+M+ (from above down: the Iokanga, Kola, Pechora, Tuloma, Pechenga, Litsa, Ura, Ponoy, Umba, Chavanga and Varzuga Rivers)

Верхнетуломском рыбноводном заводе (Мартынов, Горшкова, 1986; Мартынов и др., 1998).

Температура воды в период экспериментальных работ на Кислогубском участке колебалась от 5 до 18 °С, на Верхнетуломском рыбноводном заводе – от 6 до 15 °С (рис. 80). На протяжении почти всего периода выращивания молоди она превышала 10 °С и приближалась к оптимальным значениям для вида. Понижения температуры воды имели место во второй половине декабря и первой половине января на Кислогубском экспериментальном участке и были непродолжительны по времени.

На Кислогубском экспериментальном участке молодь выращивали 328 дней, на Верхнетуломском заводе – 313. Расхождение календарных сро-

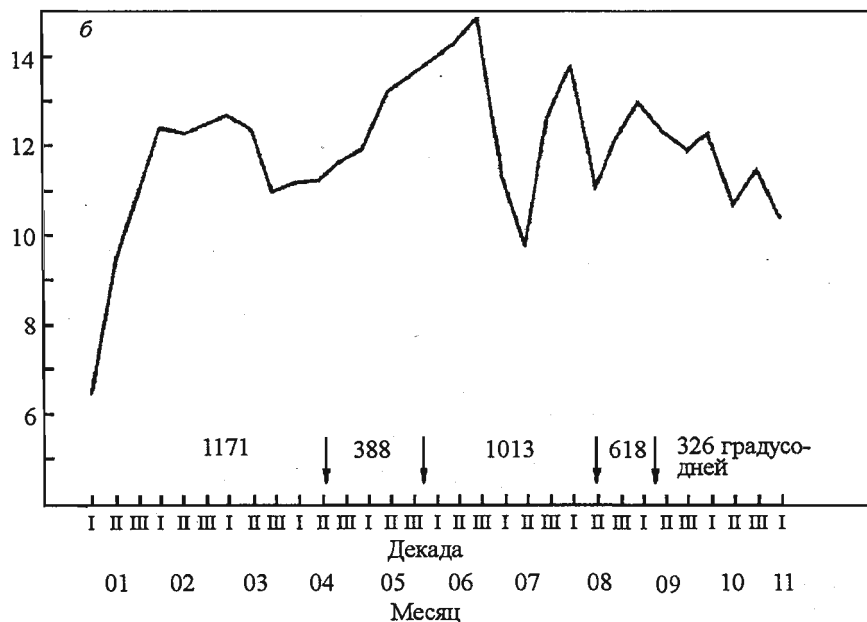
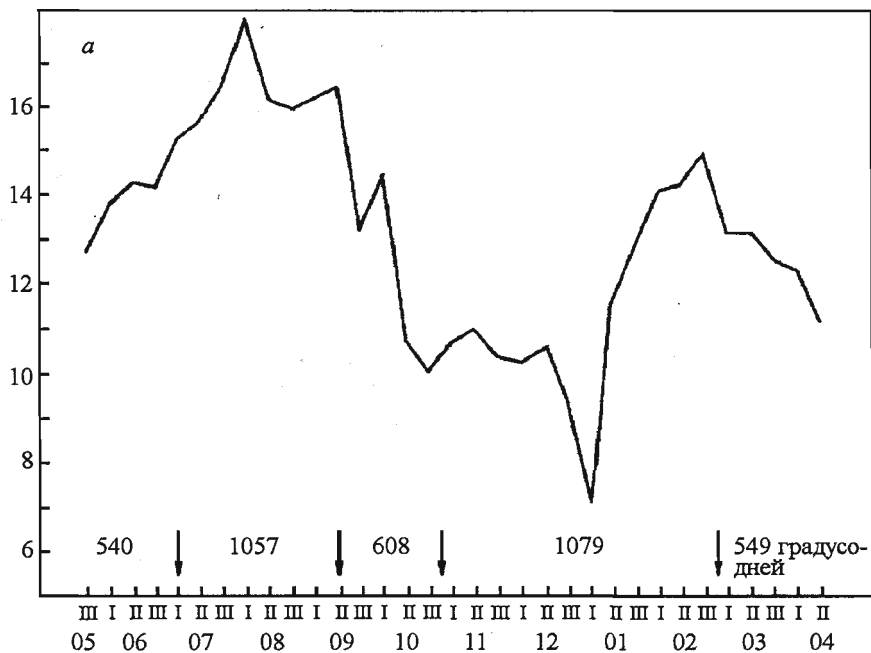


Рис. 80. Температура воды в экспериментальных бассейнах на Кислогубском участке (а) и Верхнетулумском рыболоводном заводе (б). Стрелками показаны сроки закладки узких склеритов на чешуе рыб (по: Мартынов и др., 1998)

Fig. 80. Water temperature in the experimental pools on the Kislogubsky (a) and Verkhnetulomskiy (b) hatcheries. Pointers shown time of occurrence of narrow sclerites on the scales of fish (after: Martynov et al., 1998)

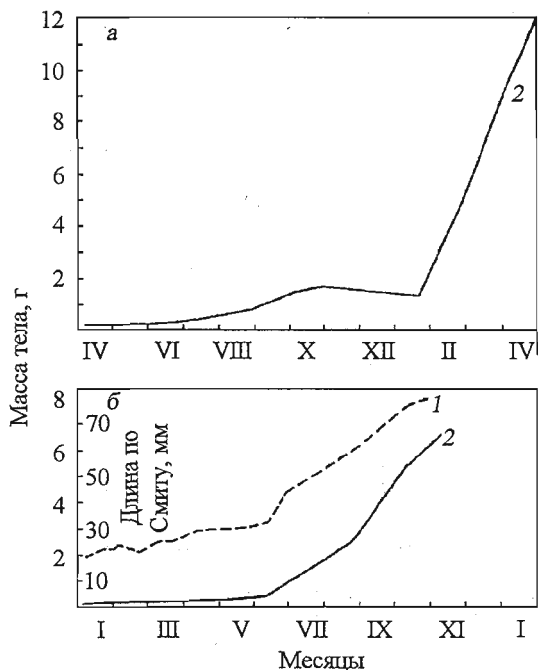


Рис. 81. Линейный (1) и весовой (2) рост молоди атлантического лосося на Кислогубском участке (а) и Верхнетулломском рыбноводном заводе (б) (по: Мартынов и др., 1998)

Fig. 81. Linear (1) and weight (2) growth of Atlantic salmon parrs on the Kislogub-sky (a) and Verchnetulomskiy (b) (after: Martynov et al., 1998)

ков выращивания рыб объясняется выклевом личинок в разные месяцы, так как в первом случае икра инкубировалась при естественном температурном режиме, а во втором применялся подогрев воды.

К концу периода выращивания средняя масса молоди на Кислогубском участке составила 12,1 г при средней длине по Смитту 120 мм, а на Верхнетулломском рыбноводном заводе соответственно 6,53 г и 79 мм.

Наибольшие приросты массы и длины рыб наблюдались во второй половине экспериментальных работ (рис. 81). На Кислогубском экспериментальном участке рост рыб приостанавливался зимой с ноября 1984 г. по конец января 1985 г., несмотря на положительные температуры воды (от 5 до 14 °С), полноценные рационы и хорошую поедаемость рыбами корма. В этот период масса тела рыб снижалась, в то время как средние показатели длины находились на одном уровне.

Во избежание негативных последствий от частых манипуляций с рыбами контрольное взвешивание и измерение осуществляли через относительно длительные промежутки времени, вследствие чего кривые роста имеют сглаженный характер и не отражают особенности роста за короткие промежутки времени. В связи с этим для изучения ритмики роста рыб нами были проанализированы сроки и условия закладки на чешуе рыб узких склеритов, отражающих замедление их роста (Мартынов, Горшкова, 1986; Мартынов и др., 1998).

На Кислогубском участке на чешуе молоди выявлено пять зон роста, разграниченных четырьмя кольцами из одного-трех узких склеритов. Первое кольцо формировалось у 49 % рыб при средней длине тела 32 см (табл. 90) в первой декаде июля, когда суточные значения температуры воды колебались в пределах 13–15 °С. Второе кольцо было четко выражено на чешуе всех исследованных рыб и закладывалось в середине сентября при температуре воды 15 °С по достижении рыбами средней дли-

Таблица 90. Число склеритов в зонах роста чешуи и расчисленные длины молоди атлантического лосося р. Колы, выращенной на Кислогубском экспериментальном участке (по: Мартынов и др., 1998)

Table 90. The number of sclerites in the scale zones and back calculated length of young Atlantic salmon from the Kola River reared on the experimental farm of Kislogubsky hatchery (after: Martynov et al., 1998)

Зона роста	n	Число склеритов в зоне роста		Длина рыб АС, мм	
		M±m	lim	M±m	lim
I	48	4,3±0,12	3–7	31,9±0,47	27–41
II	91	6,7±0,21	2–12	41,2±0,57	29–51
III	24	3,4±0,17	2–5	47,2±1,01	36–57
IV	17	6,8±0,48	5–11	71,6±2,83	51–92
V	29	9,2±0,64	4–16	98,0±2,37	63–125

ны 42 мм. После кратковременной приостановки в сентябре рост рыб возобновился и продолжался до конца октября. В конце октября – начале ноября рост рыб прекратился в результате снижения температуры воды и возобновился лишь в начале января. Остановка роста молоди лосося в ноябре–декабре сопровождалась закладкой узких склеритов, сформировавших у 73 % рыб третье дополнительное кольцо. И, наконец, четвертое кольцо из одного-двух узких склеритов образовалось на чешуе экспериментальных рыб в конце февраля–начале марта при температуре воды 12–13 °С при средней длине 69 мм.

Аналогичная ритмика роста молоди кольского лосося наблюдалась в условиях повторного эксперимента на Верхнетуломском рыбноводном заводе (табл. 91). Длины рыб в конце формирования зон суженных склеритов оказались близкими в условиях обоих экспериментов, несмотря на различия в календарных сроках проведения работ, температурном режи-

Таблица 91. Число склеритов в зонах роста чешуи и расчисленные длины молоди атлантического лосося р. Колы, выращенной на Верхнетуломском рыбноводном заводе (по: Мартынов и др., 1998)

Table 91. The number of sclerites in the scale zones and back calculated length of young Atlantic salmon of the Kola River reared on the Upper Tuloma hatchery (after: Martynov et al., 1998)

Зона роста	n	Число склеритов в зоне роста		Длина рыб АС, мм	
		M±m	lim	M±m	lim
I	78	4,1±0,11	2–7	30,8±0,37	23–37
II	55	5,0±0,18	2–7	42,3±0,80	34–53
III	22	5,3±0,28	3–8	58,7±2,22	44–75
IV	23	4,9±0,28	3–8	72,1±1,57	57–86
V	22	4,4±0,44	1–9	87,0±3,34	67–129

Таблица 92. Число склеритов в годовых зонах роста чешуи и расчисленные длины «диких» пестряток атлантического лосося р. Колы (по: Мартынов и др., 1998)

Table 92. The number of sclerites in the annual zones of scale and back calculated length of «wild» Atlantic salmon parr in the Kola River (after: Martynov et al., 1998)

Годовая зона роста	n	Число склеритов в зоне роста			Длина рыб АС, мм		
		$M \pm m$	lim	σ	$M \pm m$	lim	σ
I	40	7,1±0,24	4–10	1,48	41,3±0,91	30–52	5,66
II	40	10,8±0,32	6–14	1,97	77,8±2,20	55–107	13,77
III	23	11,0±0,39	8–15	1,89	115,3±2,96	93–135	14,21
IV	2	11,0±2,00	9; 13	2,83	137,5±0,50	137; 138	0,71

ме инкубации икры и выращивания молоди. В обоих случаях на чешуе молоди можно было выделить пять зон роста, разграниченных четырьмя кольцами из суженных склеритов. В большинстве случаев зоны узких склеритов, показывающие замедление роста рыб, формировались при высоких температурах воды.

Не исключено, что первое кольцо отражает замедление роста, связанное с морфогенезом при переходе от личиночной стадии к мальковой. Аналогичные кольца могут формироваться на чешуе части рыб в естественных условиях (см. гл. 2). Второе кольцо формируется у всех экспериментальных рыб при длине, соответствующей длине годовиков кольского лосося в естественных условиях (табл. 92), третье – лишь у части особей и, видимо, является дополнительным, отражая замедление роста рыб при понижении температуры воды в эксперименте. Интересно, что четвертое кольцо, как и второе, формировалось у всех экспериментальных рыб при длине, соответствующей длине двухгодовиков в естественных условиях.

Годовые приросты молоди лосося, особенно в первый год жизни, положительно коррелируют с суммой градусо-дней воды (Мартынов, 1983; Драганов и др., 1990). На Кислогубском экспериментальном участке ко времени образования второго кольца она составила 1597 градусо-дней, а за период роста рыб от времени закладки второго до формирования четвертого кольца – 1673. При повторном эксперименте в 1986 г. на базе Верхнетулумского рыболовного завода за периоды формирования соответствующих колец эта сумма составила 1559 и 1631 градусо-дней.

По данным службы ГМС (1429-й км Октябрьской железной дороги), среднегодовая температура воды в р. Коле составила $1529,2 \pm 33,2$ градусо-дней ($n = 25$ лет) при годовых колебаниях от 1170 до 1802. Совпадение суммы тепла, по достижении которой у экспериментальных рыб происходила закладка второго и четвертого колец, со средней многолетней суммой тепла в их «родной» реке позволяет предположить, что в процессе исторического становления в популяции кольского лосося сложился генетически закрепленный тип циклов развития молоди, «притертый» к

конкретным абиотическим условиям обитания. В этом случае замедление роста рыб в эксперименте при благоприятных для роста внешних условиях при достижении ими характерных для дикой популяции линейно-весовых параметров в конце нагульного сезона можно объяснить наследственной обусловленностью цикличности онтогенеза.

В отличие от южных районов ареала, например рек Прибалтики, где средний возраст покатной молоди составляет 1,8 года (Митанс, 1975), в северных реках длительность речного периода жизни лосося значительно выше – до 4,7 года и более (Кузьмин, Смирнов, 1982; Мартынов и др., 1988; Power, 1969; и др.). Соответственно на севере ареала молодь в своем развитии до покатного состояния проходит большее число годовых циклов развития, характеризующихся чередованием периодов интенсивного роста летом и его приостановки в зимние месяцы.

В северных реках продолжительность роста молоди лосося, как правило, не превышает 3 мес. (с середины июля до середины сентября). Сеголетки лосося р. Мирамичи (Канада) предпочитают температуру около 17 °С (Javaid, Anderson, 1967). Наиболее интенсивный рост молоди наблюдается в интервале температур 13–16 °С (Dwyer, Piper, 1987). Если выращивать кольскую молодь лосося при таких температурах, то для набора среднегодовой суммы тепла, характерной для р. Колы (1529 градусо-дней), потребуется примерно три месяца, т. е. за этот отрезок времени в экспериментальных условиях могут быть получены среднегодовые приросты длины и массы рыб, характерные для популяции в естественных условиях.

В естественных условиях рост молоди лосося в конце нагульного периода прекращается при снижении температуры воды до 7 °С (Allen, 1969; Мартынов, 1983). При выращивании молоди периоду относительного физиологического покоя рыб, сопровождающегося приостановкой их роста, должна соответствовать пониженная температура воды. В естественных условиях она близка к 0 °С. Хотя обоснование температурного режима и длительности периода покоя при искусственном выращивании рыб требует дополнительных исследований, очевидно, что при ускоренном выращивании холодноводных рыб следует учитывать популяционные особенности годовой ритмики их роста.

Ускоренное прохождение наследственно детерминированных годовых циклов роста приводит к сокращению хронологического возраста рыб, в то время как их биологический возраст не изменяется. У большинства акселерированной молоди кольского лосося второе и четвертое кольца на чешуе, скорее всего, отражают их биологический возраст (2+ по аналогии с «дикой» молодью), в то время как их хронологический возраст соответствует одному году (1·). По-видимому, аналогичное толкование было бы уместно при объяснении расхождения хронологического (1·) и определенного по чешуе (4·) возраста покатника атлантического лосося, выращенного в заводских условиях в Норвегии (Shearer, 1989, plate 31).

ПИТАНИЕ И ПИЩЕВЫЕ ОТНОШЕНИЯ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ НА СЕВЕРЕ РОССИИ В РЕЧНОЙ ПЕРИОД ЖИЗНИ

В экосистемах горных и полугорных рек атлантический лосось занимает специфическую экологическую нишу, которую можно оценить, рассмотрев видовой состав и трофическую структуру ихтиоценозов на его нерестилищах.

5.1. ВИДОВОЙ СОСТАВ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РЫБ В ЛОСОСЕВЫХ РЕКАХ СЕВЕРА РОССИИ

В лососевых реках Европейского Севера России в пределах нерестового района атлантического лосося встречается (встречалось) 26 видов рыб и рыбообразных, систематическая принадлежность которых приводится по Аннотированному каталогу круглоротых и рыб... (1998). Шесть видов относятся к семейству лососевых (Salmonidae): атлантический лосось (*Salmo salar* L.), кумжа (*Salmo trutta* L.), арктический голец (*Salvelinus alpinus* (L.)), обыкновенный таймень (*Hucho taimen* Pall.), горбуша (*Oncorhynchus gorbusha* Walbaum); один – к сем. сиговых (Coregonidae): сиг (*Coregonus lavaretus* L.); один – к сем. корюшковых (Osmeridae): азиатская зубатая корюшка (*Osmerus mordax* Mitchell); два – к сем. хариусовых (Thymallidae): европейский (*Thymallus thymallus* L.) и сибирский (*Th. arcticus* Pall.) хариус; один – к сем. щуковых (Esocidae): щука (*Esox lucius* L.); пять – к сем. карповых (Ciprinidae): язь (*Leuciscus idus* L.), обыкновенный елец (*Leuciscus leuciscus* L.), плотва (*Rutilus rutilus* L.), пескарь (*Gobio gobio* L.), обыкновенный гольян (*Phoxinus phoxinus* L.); один – к сем. балиторовых (Balitoridae): усатый голец (*Barbatula barbatula* L.); один – к сем. налимовых (Lotidae): налим (*Lota lota* L.); два – к сем. колошковых (Gasterosteidae): девятиглая (*Pungitius pungitius* L.) и трехглая (*Gasterosteus aculeatus* L.) колюшка; два – к сем. окуневых (Percidae): обыкновенный ерш (*Gimnocephalus cernuus* L.), речной окунь (*Perca fluviatilis* L.); один – к сем. камбаловых (Pleuronectidae): речная камбала (*Platichthys flesus* L.); один – к сем. керчаковых (Cottidae): обыкновенный подкаменщик (*Cottus gobio* L.) и два – к сем. миноговых (Petromizontidae): тихоокеанская (*Lethenteron japonicum* Martens) и сибирская (*L. kessleri* Anikin) миноги.

Кумжа обычна или многочисленна в водоемах бассейна Белого моря, в бассейне Баренцева моря распространена в реках, впадающих в Чеш-

скую губу и несколько восточнее нее (Махров, 1999). Отсутствует в системах таких крупных рек, как Печора, Мезень, Северная Двина и Онега (Зверева и др., 1955; наши данные). В составе ихтиофауны Пинеги, правобережного притока Северной Двины, кумжа, видимо, указана ошибочно (Смирнов, 1935б), поскольку эту рыбу здесь никогда не вылавливали (устное сообщение сотрудников СевПИПРО С.В. Кулиды и А.К. Козьмина).

Кумжа представлена различными экологическими формами: от проходных до жилых популяций. Особого упоминания заслуживает жилая речная форма кумжи р. Йоканьги. По нашим данным, она занимает экологическую нишу, которую в большинстве лососевых рек оккупирует европейский хариус, и вступает во взаимодействие с молодь лосося не только как потенциальный пищевой конкурент, но и хищник. Проходная форма кумжи использует для воспроизводства в основном верховья лососевых рек и мелкие притоки, в которых лосось обычно не нерестится. Ручьевая форма кумжи населяет мелкие ручьи и притоки лососевых рек.

Обыкновенный таймень обитал в лососевой р. Илыч (бассейн Печоры), но к середине 80-х гг. прошлого столетия был истреблен в процессе «биологической мелиорации» (Теплов, 1951; Буков, 1990б). Уловы тайменя в реке с 1954 по 1963 г. колебались от 0,5 до 49,0 ц, в среднем составляя в год 9,97 ц (Буков, 1990а).

Дальневосточная горбуша с 1956 г. интродуцируется в бассейнах Баренцева и Белого морей и периодически в больших количествах заходит в лососевые реки региона (Азбелев и др., 1962; Суркова, 1966; Кузьмин, 1981б; Зубченко и др., 2004), встречаясь не только в малых и средних водотоках, но и в таких крупных реках, как Печора, на удалении более 1000 км от моря (Мартынов, Чистобаева, 1974; данные «Комирыбвода»). В реках производители горбуши отстаиваются в тех же ямах и откладывают икру на тех же нерестилищах, что и производители лосося. При высокой численности интродуцента в малых реках Кольского п-ова между производителями лосося и горбуши, по мнению О.Г. Кузьмина (1976), может проявляться территориальная конкуренция.

Арктический голец в небольших количествах заходит в лососевые реки Мурмана и бассейна Чешской губы Баренцева моря (Кузьмин, 1985; Даниленко, 1964). Лишь в р. Варзина (Кольский п-ов) проходной голец многочислен и имеет промысловое значение (Нестеров, 1985а). В крупных реках бассейна Белого моря голец отсутствует. В бассейне Печоры (р. Кожим) отмечена жилая озерно-речная форма гольца (устное сообщение В.И. Пономарева). Жилая озерная форма гольца обычна в баренцевоморском регионе Кольского п-ова и встречается в озерах Полярного и Приполярного Урала.

Сиг в притоках крупных лососевых рек (Печора, Мезень, Северная Двина) образует жилые популяции, ареалы которых перекрываются с таковым молоди лосося (Сидоров и др., 2003). Проходные сиги нерестятся, как правило, в низовьях рек и не входят в соприкосновение с молодь атлантического лосося.

Корюшка заходит на нерест в большинство лососевых рек региона, за исключением крупных речных систем, но не поднимается высоко и не оказывает влияния на молодь атлантического лосося.

Европейский хариус является одним из доминирующих видов на нерестилищах атлантического лосося и обитает практически во всех лососевых реках региона. Исключение составляют р. Йоканьга на Кольском п-ове, в которой нишу хариуса занимает жилая речная форма кумжи, и ряд малых лососевых рек Мурмана (Кузьмин, 1984). Биотопическое распределение хариуса в лососевых реках подвержено возрастной, сезонной и локальной изменчивости. Сеголетки придерживаются побережья, рыбы старших возрастных групп – центральных участков русла. Крупный хариус на порожистых участках рек использует укрытия за валунами. В летний период он кормится на порожистых участках рек совместно с молодь атлантического лосося. Поздней осенью покидает пороги и скапливается на плесах, предпочитая их верхние по течению участки. В системах крупных рек после нереста в магистральной реке хариус поднимается на летний нагул в верховья, заходя в мелкие притоки и ручьи. Осенью, перед ледоставом, скатывается из мелких водотоков в основные (более крупные) реки. В подледный период хариус встречается на различных по гидрологическим условиям участках реки (Пономарев и др., 1998). Однако максимальные значения показателей его плотности в зимний период отмечены на участках реки с замедленным течением.

Сибирский хариус встречается, наряду с европейским, в ряде лососевых рек Полярного и Приполярного Урала в бассейне р. Усы, притоке Печоры (Соловкина, 1975).

Обыкновенная щука населяет все без исключения лососевые реки Европейского Севера России. Ее численность на НВУ атлантического лосося в разных реках существенно варьирует и зависит от степени выраженности плесовых участков, русловых озер и развития придаточных водоемов.

Язь в пределах нерестилищ атлантического лосося крайне малочислен и встречается на нижних по течению участках лососевых рек (Мартинов, 1983).

Обыкновенный елец довольно широко представлен на нерестилищах атлантического лосося в бассейнах Мезени и Северной Двины, обычен в р. Варзуге и отсутствует в лососевых реках бассейна Печоры.

Плотва, так же как язь, в небольшом количестве встречается на нижних участках нерестилищ лосося. Нами отмечена в верховьях р. Илыч (приток Печоры) в районе впадения р. Кожим-ю.

Пескарь, по нашим данным, является обычным видом на НВУ лосося в верхнем течении Мезени. На НВУ печорского лосося так же отсутствует, как и в большинстве других лососевых реках региона.

Обыкновенный голец распространен повсеместно и является одним из доминирующих видов на НВУ атлантического лосося. В соответ-

ствии с нашими данными по занимаемым биотопам и этологическим признакам можно выделить три формы этого вида: прибрежную стайную, русловую стайную и русловую одиночную. Первая стайками до нескольких сот и более особей придерживается зарослей высшей водной растительности в прибрежье, где скорость течения замедлена, постоянно находится в толще воды. В случае опасности особи в стае рассыпаются в разные стороны, чтобы за пределами опасной зоны вновь собраться вместе. Стайная русловая форма, обычно по несколько десятков в стае, придерживается придонных слоев воды в русловой части порогов со средними скоростями течения. Одиночные гольяны обитают в русловой части порогов при скоростях течения до 2 м/с и придерживаются каменистого дна. При опасности одиночный гольян делает зигзагообразный бросок длиной до 1–1,5 м и укрывается под камнями. Их поведение настолько похоже на поведение сеголеток и младших пестряток атлантического лосося, что их легко можно спутать. Эти формы гольянов мы наблюдали в реках Щугор (приток Печоры), Вымь (бассейн Северной Двины) и Варзуга (Кольский п-ов). Численное соотношение форм гольяна варьирует в разных реках.

Усатый голец широко распространен в бассейне Печоры, менее многочислен в бассейнах Мезени и Северной Двины и малочислен в лососевых реках Кольского п-ова. В годы с жарким летом отмечается частичная гибель гольца от температурного шока (Мартынов, 1983).

Налим – характерный компонент ихтиоценозов во всех лососевых реках. В большинстве рек он представлен мелкой формой; более крупные особи встречаются в лососевых притоках Печоры и Северной Двины. В годы с жарким летом в лососевых реках Урала налим может гибнуть от перегрева воды. Например, в июле 1977 г. наблюдалась массовая гибель налима в нижнем течении р. Щугор (50 – 70 км от устья), когда вода прогревалась до 24 °С (Мартынов, 1983). Прогрев воды до летальных температур, по-видимому, является фактором, лимитирующим его численность в лососевых реках.

Девятиглая колюшка встречается в небольших количествах на нижних участках нерестилищ лосося. Нами отмечена в реках Мезень и Печорская Пижма.

Трехглая корюшка является обычным видом в малых лососевых реках Кольского п-ова (Кузьмин, 1984).

Обыкновенный ерш обитает в основном на нижних участках нерестилищ лосося. На р. Ильч (приток Печоры) распространен в магистральном русле реки до верховий. Большей частью малочислен.

Речной окунь обитает на участках лососевых рек с замедленной скоростью течения и развитой системой придаточных водоемов. Численность невысока.

Речная камбала в небольших количествах присутствует на НВУ мезенского лосося (Соловкина, 1975; наши данные).

Бычок-подкаменщик, занесенный в Красную книгу России, широко распространен на нерестилищах лосося в бассейнах рек от Урала до Тимана и не отмечен в реках Кольского п-ова. Обитает совместно с молодь лосося на порожистых участках рек и заселяет мелкие ручьи, которые не используются молодь лосося для нагула. Отмечена гибель подкаменщика в годы с жарким летом (Мартынов, 1983).

Тихоокеанская минога заходит на нерест практически во все лососевые реки региона (Аннотированный каталог..., 1998). Наиболее многочисленна в бассейне Мезени, где имеет промысловое значение (Соловкина, 1975). Пескоройки этого вида встречены нами на нерестилищах атлантического лосося в бассейне Мезени и в реках Пижма и Ильч (бассейн Печоры).

Сибирская минога обитает в ручьях в бассейне Печоры (Берг, 1948; Аннотированный каталог..., 1998), отмечена в бассейне Вычегды. Возможно, в небольших количествах встречается на нерестилищах атлантического лосося на крайнем востоке ареала.

Анализ видового состава ихтиоценозов и распределения рыб в лососевых реках Севера России свидетельствует о том, что на порожистых участках совместно с молодь атлантического лосося обитают представители ограниченного числа видов рыб (Приложение, табл. 42). В лососевых реках Урала, Тимана и Северных Увалов к ним относятся европейский хариус, голянь, бычок-подкаменщик и голец усатый. В верховьях Мезени приведенный выше список видов следует дополнить пескарем, а в средних и малых лососевых реках баренцевоморского и беломорского побережий от Печоры до Поноя – молодь кумжи, биотоп которой в определенной мере перекрывается с биотопом молоди атлантического лосося. В ряде лососевых рек Мурмана из основного списка выпадает европейский хариус, которого в р. Йоканьга замещает речная форма кумжи, отличающаяся от ручьевого крупными размерами (до 2 кг и более), а в р. Варзино – молодь арктического голяца.

5.2. ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКИЙ РЕЖИМ ЛОСОСЕВЫХ РЕК

Сообщества водных беспозвоночных в лососевых реках характеризуются достаточно высоким видовым разнообразием. В наиболее изученной в фаунистическом отношении р. Щугор (Северный Урал) выявлено 529 видов и форм беспозвоночных (Шубина, 1986). Основу населения донных ценозов северных лососевых рек России составляют генеративно-водные насекомые из отрядов двукрылых (Diptera: сем. хирономиды (Chironomidae)), мошек (Simuliidae), поденок (Ephemeroptera), ручейников (Trichoptera), веснянок (Plecoptera) на стадиях морфогенеза от личиночной до имагинальной, а также моллюски (Mollusca) (Заболоцкий, 1959; Корнилова, Летовальцева, 1964; Шубина, Мартынов, 1977; Лешко, 1983;

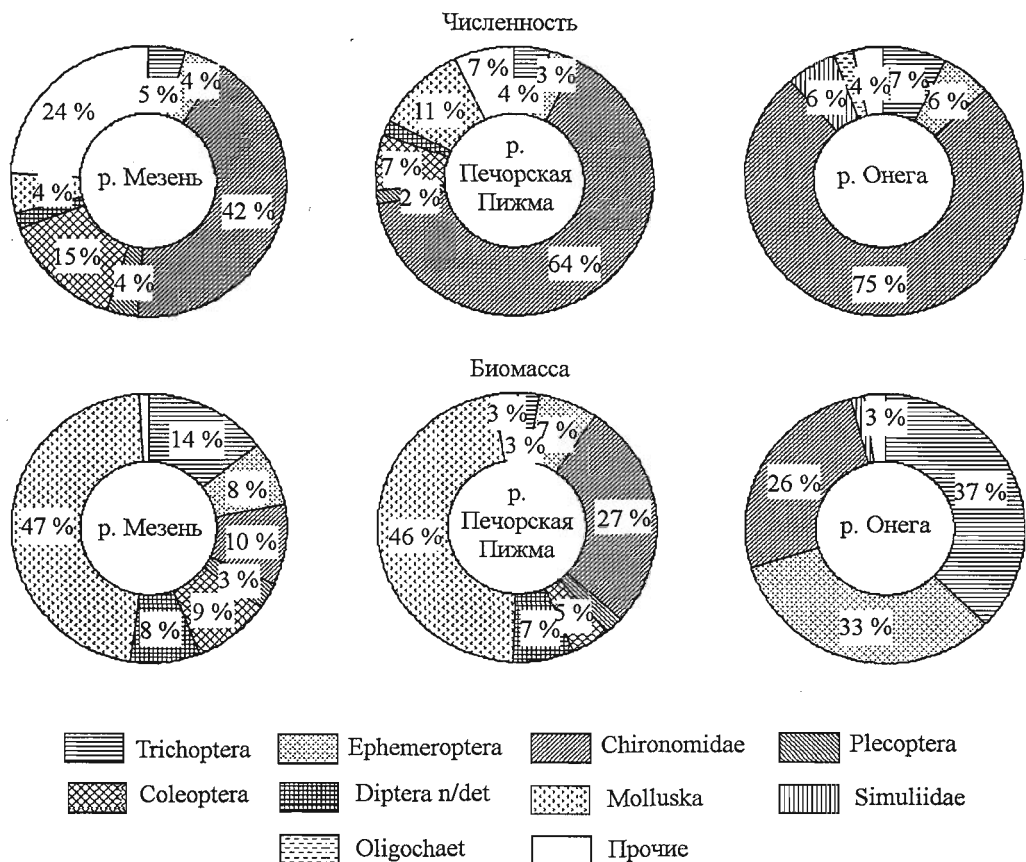


Рис. 82. Соотношение систематических групп беспозвоночных по численности и биомассе в бентосе лососевых рек Европейского Севера России: р. Мезень – Лешко, 1996; р. Печорская Пижма – Лешко и др., 1996; р. Онега – Шубина и др., 1990

Fig. 82. Ratio of different systematic groups of invertebrates in the benthos in salmon rivers in the European North of Russia, %. The Mezen' River – Leshko, 1996; the Pechorskaya Pizhma River – Leshko et al., 1996; the Onega River – Shubina et al., 1990

Шустов, 1983; Шубина, 1986; и др.). В составе малакофауны ряда лососевых рек Кольского п-ова присутствует европейская жемчужница (*Margaritifera margaritifera*), которая состоит в симбиотических отношениях с лососем (Зюганов и др., 1993; 1988). Моллюск образует колонии и, будучи биофильтратором, способствует улучшению качества воды, а лосось, являясь промежуточным хозяином гложидий моллюска, способствует расселению и поддержанию численности последнего.

Представители указанных выше систематических групп беспозвоночных, составляющих основу кормовой базы рыб, формируют ядро литореофильных ценозов на нерестилищах лосося во всех северных реках России (рис. 82). В пределах основных элементов русла рек качественные и

количественные показатели зообентоса выше на порожистых участках по сравнению с плесовыми (Шубина, 1986). В верхнем течении горных рек отмечается повышение биомассы зообентоса и изменение характера его распределения в русле. Так, в нижнем и среднем течении р. Щугор, главного лососевого притока Печоры, биомасса зообентоса больше в прибрежье, а в верхнем – в медиальной части русла (Шубина, 1986). Положительная корреляция биомассы бентоса с уклоном русла рек связана с повышением в верховьях доли биотопов стабильного галечниково-валунного грунта, на котором формируются наиболее продуктивные ценозы моховых обрастаний (Шубина, 1986).

Наибольшего развития литореофильный комплекс бентических организмов достигает в июле-августе, совпадая с максимальным летним прогревом воды (Шустов, 1983; Шубина, 1986). В начальный период ледостава биомасса зообентоса снижается, увеличиваясь к его концу за счет зимнего индивидуального роста гидробионтов (поденок, ручейников и, особенно, веснянок) до уровней, превышающих осенние показатели. После вскрытия рек ото льда и массового вылета имаго биомасса зообентоса понижается до минимальных значений в конце июня (Шубина, 1986).

Особый интерес представляет характеристика гидробиологического режима лососевых рек в период ската молоди лосося прежде всего температурные пороги вылета амфибиотических насекомых. В зависимости от температурного режима вылет одних и тех же видов в разные годы может происходить со сдвигом до двух недель (Лоскутова, 1999). В среднем течении лососевой р. Большая Сыня (приток Печоры третьего порядка) массовый вылет имаго отмечен в середине июня (вторая половина гидрологической весны в условиях Приполярного Урала) при температуре воды 12,6 °C (Loskutova, 2002). При данной температуре, соответствующей условиям начала массового ската молоди лосося в северных реках России (см. гл. 3), наблюдался вылет пяти видов поденок (*Siphonurus lacustris*, *S. alternatus*, *Parameletus chelifer*, *Heptagenia sulfurea*, *Ephemerella aurivilli*), двух видов веснянок (*Amfinemura borealis*, *Leuctra digitata*) и четырех видов ручейников (*Policentropus flavomaculatus*, *Hagenella clathrata*, *Apatania stigmatella*, *Potamophylax latipennis*). Совпадение температурных условий массового вылета целого ряда видов насекомых и ската молоди лосося являются важной особенностью «миграционного окна», которая приводит к тому, что покатная миграция молоди совершается на кормовой волне. Данное обстоятельство имеет большое значение при скате молоди в системах крупных лососевых рек.

Количественные показатели зообентоса (численность и биомасса) используются рядом авторов для классификации лососевых рек по уровню кормности, выделяя реки или их участки с низкой, средней и высокой кормностью (Albrecht, 1959; Mills, 1964; Шустов, 1983). Согласно классификации Ю.А. Шустова (1983), лососевые реки Севера России можно отнести к лососевым водоемам со средней и низкой кормностью. В летние меся-

цы в период массового развития амфибиотических насекомых количественные показатели зообентоса колеблются в довольно широких пределах: по численности – от 1,0 до 258,2 тыс. экз/м², по биомассе – от 0,5 до 15,5 тыс. г/м² (Заболоцкий, 1959; Корнилова, 1967; Шустов, 1983; Шубина, 1986; Зубченко и др., 1991б; Лешко, 1996; Лешко и др., 1996; и др.).

Указанные выше авторы отмечают слабое развитие зоопланктона в пределах нерестилищ лосося и привязанность низших ракообразных к бентическим сообществам. Высокие количественные показатели зоопланктона на нерестилищах, характерные для озерно-речных систем Карелии, поддерживаются на прилегающих к нижним бьефам озер участках рек благодаря выносу ракообразных из озерных ценозов. По мере удаления от озера показатели снижаются, приближаясь к типичным для безозерных рек (Круглова, 1976, 1978; Круглова, Шустов, 1976; Шустов, 1983).

Важным элементом гидробиологического режима лососевых рек является перенос бентических беспозвоночных в толще воды (Waters, 1962, 1972; Леванидов, Леванидова, 1981; Богатов, 1979, 1984; Шубина, 1979, 1986; Шустов, 1983; Шубина, Мартынов, 1990; и др.). Под дрифтом в гидробиологической литературе подразумевается как само явление переноса беспозвоночных водным потоком, так и состав и структурные характеристики биоты, мигрирующей вниз по течению. Оставляя за рамками данной работы вопросы происхождения, источников формирования и роли дрефта в функционировании сообществ водных беспозвоночных, рассмотрим его роль как источника формирования кормовой базы рыб. Благодаря дрефту на порожистых участках лососевых рек формируется трофический поток, который играет важную роль в экологии питания молоди лосося и ряда других видов рыб. Состав и количественные показатели дрефта определяются структурными характеристиками бентоса, а в летний период в него включаются имаго насекомых (Шустов, 1983; Шубина, 1986). Высокое значение бентосных форм в воздушной фракции дрефта послужило предпосылкой для отказа при его классификации от терминов «автохтонный» и «аллохтонный» в пользу «водная» и «надводная» фракции дрефта (Шустов, 1983). Дрефт водных беспозвоночных имеет выраженную суточную динамику с максимальным ночным пиком миграции (Шустов, 1983, 1995; Шубина, 1979, 1986; и др.). В р. Мезени в течение двух последовательных лет отмечена устойчивая двухвершинная кривая суточной динамики дрефта: один из пиков приходился на ночные, а второй – на полуденные часы (Гурович, 1995). Полуденный пик численности дрефта формировали олигохеты и копеподы.

Перенос водных беспозвоночных потоком воды происходит в течение всего года. В подледный период, как и в летние месяцы, также выражен ночной пик миграции беспозвоночных (Шубина, Мартынов, 1990). Сезонные различия в составе дрефта обусловлены сезонной изменчивостью состава зообентоса (Шустов, 1983; Шубина, 1986). Например, максимальное развитие веснянок в зимние месяцы (Лоскутова, 1999) при-

водит к доминированию данной группы в подледном дрефте. Констатируя зависимость состава дрефта от состава бентоса, следует указать, что в миграцию в толще воды в первую очередь вовлекаются животные с низким удельным весом. В частности, в дрефте не отмечены виды ручейников, имеющие тяжелые песчаные домики (Шубина, 1986).

5.3. ПИТАНИЕ И ПИЩЕВЫЕ ОТНОШЕНИЯ РЫБ НА НЕРЕСТИЛИЩАХ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ

Реки в пределах нерестилищ лосося представляют собой относительно небольшие по размерам водоемы с ограниченными кормовыми ресурсами. В этих условиях особенности трофической и пространственной структуры молоди лосося могут рассматриваться как приспособление для более эффективного использования этих ограниченных ресурсов во взаимодействии с другими видами рыб.

5.3.1. ПИТАНИЕ МОЛОДИ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ

В речной период жизни молодь лосося потребляет широкий спектр кормовых объектов. В североуральской р. Щугор в пищевом комке пестряток выявлено 86 видов водных беспозвоночных и 65 видов водорослей (Шубина, 1986). В летний период существенную роль в питании молоди играют имаго наземных насекомых (Мартынов, 1983; Владимирская, 1957; Заболоцкий, 1959; и др.), а старшевозрастные пестрятки могут питаться рыбой и моллюсками (Никольский и др., 1947; Владимирская, 1957; Мартынов, 1983; и др.). Пестрятки используют практически все доступные формы водных животных, и то обстоятельство, что основу их рациона составляют доминирующие в зообентосе представители ограниченного числа систематических групп беспозвоночных, не может быть достаточной причиной для отнесения пестряток лосося к экологической группе стенофагов (Митанс, 1975). По характеру трофической структуры молодь в речной период жизни является эврифагом.

В естественных условиях личинки атлантического лосося переходят на внешнее питание, находясь в межгалечниковых пространствах нерестового гнезда, когда доля желтка от массы тела снижается до 8–14 % (Никифоров, 1959а). У балтийского лосося период смешанного питания короткий либо отсутствует, и обеспеченность пищей личинок в этот период не может оказывать большого влияния на эффективность естественного воспроизводства (Митанс, 1975). В р. Поной личинки лосося остаются в нерестовом гнезде в течение 30–50 суток после выклева, и за это время их средняя длина увеличивается на 8,4 мм – с 18,2 до 26,6 мм (Гринюк, Шустов, 1977). В р. Варзуге подростные мальки начинают расселяться из нерестового гнезда, используя межгалечниковые пространства (Веселов, Калужин, 2001).

Таким образом, ранний этап постнатального развития молоди атлантического лосося проходит под покровом каменисто-галечникового грунта нерестовых участков лососевых рек. Для личинок понойского лосося, пребывающих в нерестовых гнездах (26 июня 1963 г.), установлен этап смешанного питания. В пище личинок, имевших желточный мешок массой 2,1 % от массы тела, присутствовали нимфы поденок, личинки и куколки хирономид (Гринюк, Шустов, 1977). По данным этих же авторов, на нерестилищах всегда держатся гольяны, которые зачастую откладывают икру на лососевых нерестовых гнездах, и выход из бугра молоди лосося совпадает с выклевом личинок гольяна. Не исключено, что мелкие личинки гольяна могут служить в этот период пищей для мальков лосося. Однако основу пищи мальков лосося до выхода из грунта, по-видимому, составляют беспозвоночные дрифта, которые проникают в межгалечниковые пространства благодаря тому, что нерестовые участки располагаются в зонах частичного перехода надруслового потока в подрусловый (см. гл. 4).

В дальнейшем, при выходе на поверхность грунта, мальки распределяются в прибрежье и придерживаются избранных стаций на протяжении стадии сеголетка во всех лососевых реках (Владимирская, 1957; Сидоров и др., 1977; Мартынов, 1983; Шустов, 1983; Веселов, 1989; Веселов, Калюжин, 2001; и др.). По данным этих авторов, пестрятки в возрасте 1+ и старше перемещаются на участки русел рек с быстрым течением, расселяясь за пределы «родного» порога. Разновозрастная молодь лосося на стрежневой части порогов занимает стации, различающиеся по комплексу гидрологических условий, среди которых ведущее место занимают скорость течения и механический состав грунтов, определяющий гидрологический режим придонного слоя потока.

Молодь лосося в реках придерживается типичных биотопов и в зимний период. Пестрятки зимуют на порожистых участках рек в укрытиях под камнями (Владимирская, 1957; Шустов, 1983; Cunjak, 1988; Веселов, Калюжин, 2001).

Состав их пищи существенно меняется с возрастом (рис. 83). Основу питания сеголеток (около 90 % по массе) составляют личинки поденок и хирономид, что отмечается многими исследователями (Владимирская, 1957; Сидоров, 1979б; Мартынов, 1983; Шубина, 1986; Студенов, Завиша, 1995; Шустов, 1983; Митанс, 1971, 1975). Молодь лосося, в основном младших возрастных групп, в озерно-речных системах Карелии потребляет зоопланктон (Круглова, Шустов, 1976). Состав пищи старшевозрастной молоди значительно отличается от сеголеток более широким спектром питания и повышением в первую очередь доли ручейников, а также наземных насекомых. В условиях Печоры в питании старшевозрастной молоди лосося значительную роль может играть рыба (Владимирская, 1957; Мартынов, 1983).

Особенно высоко значение рыбной пищи в рационе так называемых серебрянок (Никольский и др., 1947; Владимирская, 1957; Заболоцкий,

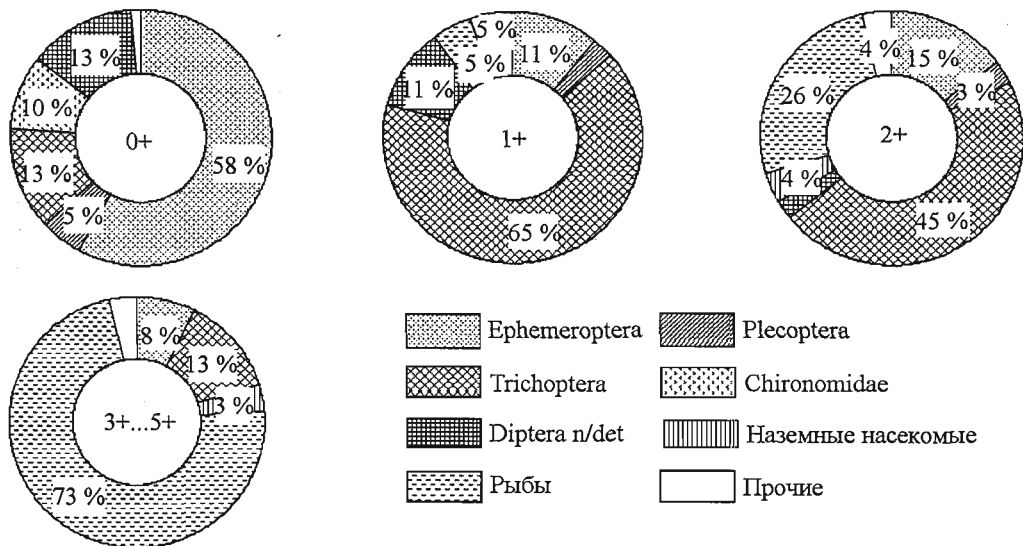


Рис. 83. Возрастная изменчивость состава питания пестрятков атлантического лосося р. Щугор (соотношение кормовых объектов по массе, %; по: Мартынов, 1983)

Fig. 83. Age-dependent variability of nutrition of Atlantic salmon parrs in the Shugor River. Weight percentage of food objects (after: Martynov, 1983)

1959), являющихся, по нашему мнению, десмолтифицировавшимися покатниками. На верхней Печоре в 74 % исследованных желудков серебрянок была обнаружена рыба (Владимирская, 1957). Питание десмолтов рыбой объясняется их крупными размерами и переходом к пелагическому образу жизни. Пестрятки в основном питались бычком-подкаменщиком и гольяном. В р. Щугор (1973–1980 гг.) нами отмечены случаи каннибализма, когда в пищу старшевозрастных пестрятков (3+) встречались сеголетки собственного вида.

Половые различия в питании пестрятков лосося не выявлены (Владимирская, 1957; Корнилова, 1967; Мартынов, 1983). Более высокая доля рыбы в рационе карликов должна быть отнесена к возрастной изменчивости питания. Увеличение рыбной составляющей в питании карликовых самцов и серебрянок может рассматриваться как механизм, снижающий их пищевую конкуренцию с ювенильными пестрятками (Мартынов, Кулида, 1977). В качестве сезонной особенности питания карликовых самцов можно отметить случаи поедания ими в период нереста лососевой икры (Владимирская, 1957).

Вместе с тем, по материалам других исследователей (Корнилова, 1964, 1967; Корнилова, Летовальцева, 1964; Соловкина, Шубина, 1970; Сидоров, Шубина, 1974), рыба в питании молоди печорского лосося имеет небольшое значение. Различия в оценках могут быть результатом межгодовой изменчивости питания и разной представленности круп-

ных пестряток, в первую очередь серебрянок, в исследовательских выборках.

Рядом авторов (Владимирская, 1957; Заболоцкий, 1959; Митанс, 1975; Шустов, 1983) показано, что более старшие, а следовательно, более крупные пестрятки потребляют более крупных личинок насекомых. В данном контексте достаточно высокая размерная изменчивость пестряток лосося служит снижению пищевой конкуренции как внутри возрастных групп, так и между рыбами разного возраста.

Пестрятки потребляют кормовые объекты как непосредственно с субстрата, так и из толщи воды (дрифт), причем соотношение донной фауны и дрефта в разных реках различно. В условиях крупной лососевой р. Щугор организмы дрефта составляют основу питания сеголеток в начале лета, к осени они в основном переходят на питание с грунта (Шубина, 1986). Слабо выраженное территориальное поведение, выразившееся в отсутствии постоянных «охотничьих» точек, и потребление старшевозрастными пестрятками кормовых объектов с поверхности грунта в этой реке установлено подводными наблюдениями (Орлов, 1987). Питание молоди атлантического лосося преимущественно с поверхности дна показано для крупной приполярной норвежской р. Альта (Huru, 1986).

В малых лососевых реках Карелии и Кольского п-ова в рационе пестряток всех возрастных групп значение организмов дрефта достигает 80–90 % (Шустов, 1983). Для пестряток этих рек характерно наличие на поверхности каменистого грунта постоянных «охотничьих» точек, из которых рыбки совершают броски за кормовыми объектами в толщу воды, а затем вновь занимают исходную позицию (Бакштанский, Нестеров, 1983). Таким образом, характер питания пестряток определяется условиями конкретных рек. В водотоках с ограниченным пространством и относительно высокой продуктивностью, к которым относятся малые лососевые реки, при высоких плотностях молоди (1,2–2,6 экз/м²; Валетов и др., 1995) выражено территориальное поведение, при котором в питании рыб возрастает значение трофического потока, т. е. организмов дрефта. В крупных водотоках с относительно низкой продуктивностью и плотностью пестряток (9 экз/м² в условиях верхней Печоры до снижения численности стада; Владимирская, 1957) при низком уровне территориального поведения доминирует питание молоди лосося с поверхности субстрата. В пределах крупных рек, например в небольших притоках или же при образовании временных скоплений в годы с низкой летней меженью, когда на одну пестрятку может приходиться 0,6 м² площади порога (Martynov, 1983), доля дрефта в питании пестряток, по-видимому, может возрастать.

На стадии покатника связь пестряток с грунтом ослабевает, и они, совершая катадромную миграцию, переходят в толщу воды. Однако и во время ската в промежутке между его суточными пиками мигрирующие стайки покатников в р. Варзуге разбиваются на одиночных особей, которые придерживаются каменистого грунта (Веселов, Кузьмин, 1989; Весе-

лов, Калюжин, 2001). Связь покатной молоди лосося с грунтом, скорее всего, будет зависеть от гидрологических характеристик лососевых рек. Можно предположить, что в магистральных руслах таких крупных рек, как Печора, Северная Двина и Мезень, она будет минимальной или отсутствовать.

Переход покатной молоди в толщу воды и степень ее связи с грунтом должны сказываться на характере питания. Сопоставление качественного состава пищи покатников рек Кола и Варзуга показало, что кольские покатники в большей мере, чем варзугские, потребляют донные организмы (Задорина, 1977). В питании первых по массе преобладали личинки и куколки ручейников, затем взрослые насекомые, нимфы поденок и личинки жуков. Основу питания варзугских покатников составляли взрослые насекомые, личинки и куколки ручейников, нимфы веснянок. В р. Сояне в питании покатников лосося куколки ручейников и личинки поденок были представлены примерно равными долями (34,9 и 39,1 % по весу). Суммарное значение этих двух компонентов и взрослых насекомых (14,3 %) достигало 88,3 % (Бакштанский, Чуксина, 1990).

Наши данные по питанию пестряток и покатников лосося р. Варзуги показали, что на долю личинок ручейников приходится более 1/3 пищевого комка по массе (табл. 93), что подтверждает питание смолтов в период катадромной миграции с грунта. Вместе с тем в рационе покатников чаще, чем у пестряток, встречались имагинальные стадии водных беспозвоночных, в частности хирономид, мошек и жуков. Благодаря этому коэффициент пищевого сходства между покатниками и пестрятками р. Варзуги оказался относительно небольшим и составил 40,04. Значительно большим сходством (СП-коэффициент 63,52) характеризовалось питание пестряток и покатников лосося р. Чаваньги (табл. 94). В пищевом комке обеих групп рыб по массе доминировали личинки поденок, ручейников и хирономид. Видимо, степень различия в питании покатников и пестряток обусловлена гидрологическими особенностями рек. В условиях такой относительно крупной реки, как Варзуга, имеющей в период паводка большие глубины, покатники питались на грунте в меньшей мере, чем в мелководной р. Чаваньге.

5.3.2. ПИТАНИЕ ТУВОДНЫХ РЫБ

Пищевые спектры туводных рыб имеют существенные различия (рис. 84), связанные с видовыми особенностями экологии и пространственной структуры.

Наиболее широким спектром питания отличается хариус (Мартынов, 1983; Шубина, 1986). Наряду с представителями зообентоса в питании старшевозрастных хариусов часто встречаются рыба, мелкие млекопитающие и лягушки (Мартынов, 1983; табл. 95, 96). В питании рыб младших возрастов доминируют личинки поденок, хирономид, ручейников и вес-

Таблица 93. Состав пищи пестряток и покатников атлантического лосося р. Варзуги (наши данные)

Table 93. Food composition of Atlantic salmon parr and smolt in the Varzuga River (our data)

Компонент	Пестрятки (n = 431)			Покатники (n = 148)		
	Встречаемость, %	% по количеству	% по массе	Встречаемость, %	% по количеству	% по массе
Mermitida	3,02	0,98	0,03	—	—	—
Mollusca	2,32	0,63	0,35	—	—	—
Hydracarina	4,18	0,89	0,08	1,35	1,19	0,01
Plecoptera:						
lv	4,87	0,89	0,64	0,68	20,24	7,76
im	0,93	0,11	0,14	—	—	—
Ephemeroptera:						
lv	19,95	12,49	12,43	—	—	—
im	7,42	3,71	3,71	—	—	—
Trichoptera:						
lv	28,07	25,9	34,91	8,11	14,29	37,31
pp	2,09	0,32	3,04	—	—	—
im	0,46	0,32	0,08	4,05	4,17	11,64
Coleoptera:						
lv	3,25	0,52	0,32	0,68	0,60	0,30
im	2,78	0,57	0,67	2,70	2,98	4,18
Simuliidae:						
lv	1,39	0,29	0,06	0,68	7,14	2,98
pp	0,70	0,46	0,63	—	—	—
im	0,23	0,03	0,01	0,68	1,78	0,60
Chironomidae:						
lv	31,32	44,26	3,59	4,05	5,95	2,24
pp	5,10	3,80	0,37	10,14	16,07	12,54
im	0,23	0,58	—	8,78	18,45	17,01
Diptera n/det	1,16	0,29	0,75	3,38	5,95	3,43
Odonata	—	—	—	0,68	1,19	—
Cladocera	2,78	1,06	0,01	—	—	—
Наземные насекомые	9,52	1,21	1,87	—	—	—
Рыба	5,57	0,69	36,31	—	—	—

Примечание. Сеголетки не включены.

нянок, играющие заметную роль в питании старшевозрастных рыб (Мартынов, 1983; Шубина, 1986; и др.). Характерными компонентами питания хариуса являются моллюски, наземные насекомые и крупные личинки двукрылых. Обращает на себя внимание высокое содержание в кишечниках крупного хариуса детрита, песка и довольно крупных камней, по-видимому, случайно заглатываемых рыбами при питании на участках рек с высокими скоростями течения.

По нашим данным, молодь лосося в питании хариуса встречается даже реже, чем сеголетки хариуса в питании пестряток лосося (Мартынов,

Таблица 94. Состав пищи пестряток и покатников атлантического лосося р. Чаваньги (наши данные)

Table 94. Food composition of Atlantic salmon parr and smolt in the Chavanga River (our data)

Компонент	Пестрятки (n = 78)			Покатники (n = 51)		
	Встречаемость, %	% по количеству	% по массе	Встречаемость, %	% по количеству	% по массе
Nematoda	7,69	0,24	0,01	—	—	—
Heleidae	8,97	0,52	0,24	7,84	1,01	0,39
Crustacea	10,26	0,32	3,97	—	—	—
Mollusca	7,69	0,67	3,97	—	—	—
Hydracarina	5,13	0,16	0,01	—	—	—
Ephemeroptera: lv	47,44	7,87	25,75	23,53	4,81	45,19
im	1,28	0,16	2,77	—	—	—
Plecoptera: lv	7,69	0,28	0,76	15,69	1,77	5,34
Coleoptera	3,85	0,12	0,08	1,96	0,25	0,64
Trichoptera: lv	64,10	10,05	23,26	43,14	8,36	18,03
pp	20,51	2,66	19,52	1,96	1,01	1,21
im	5,13	0,12	2,76	3,92	1,77	4,06
Simuliidae: lv	15,38	0,71	0,54	9,80	8,1	5,86
pp	7,69	0,64	1,18	7,84	1,01	1,52
Chironomidae: lv	80,77	68,44	10,72	56,86	63,55	11,86
pp	42,31	5,92	2,19	7,84	5,06	1,19
Diptera n/det	5,13	0,16	1,21	—	—	—
Mermitida	8,97	0,32	0,04	7,84	2,03	0,08
Наземные насекомые	11,54	0,64	1,02	7,84	1,27	4,63

Примечание. Сеголетки не включены. Рыба отловлена удочкой в нижнем течении реки в период с 16.06 по 18.07. 1985 г.

1983). В 30-е гг. прошлого столетия сезонной особенностью питания хариуса и сига в р. Щугор было потребление икры лосося (Пщелко и др., 1938): в начале октября они питались исключительно икрой. С 1973 по 1981 г. мы не отмечали в этой реке случаев потребления туводными видами рыб икры лосося. За все годы исследований в период икрометания лосося нами было вскрыто более 800 желудков хариуса и ни в одном из них не обнаружено лососевой икры. На наш взгляд, данное обстоятельство связано со снижением плотности производителей печорского лосося на нерестилищах. По-видимому, в 30-е годы при высокой эффективной численности стад часть самок была вынуждена нереститься за пределами оптимальных нерестовых участков, т. е. зон частичного перехода руслового потока в подрусловый. Использование субоптимальных участков приводило к вымыванию за пределы нерестового гнезда значительной части икры и поеданию ее туводными рыбами. В современных условиях, когда численность нерестовых стад печорского лосося катастрофически низка, самки откладывают икру в пределах оптимальных участков,

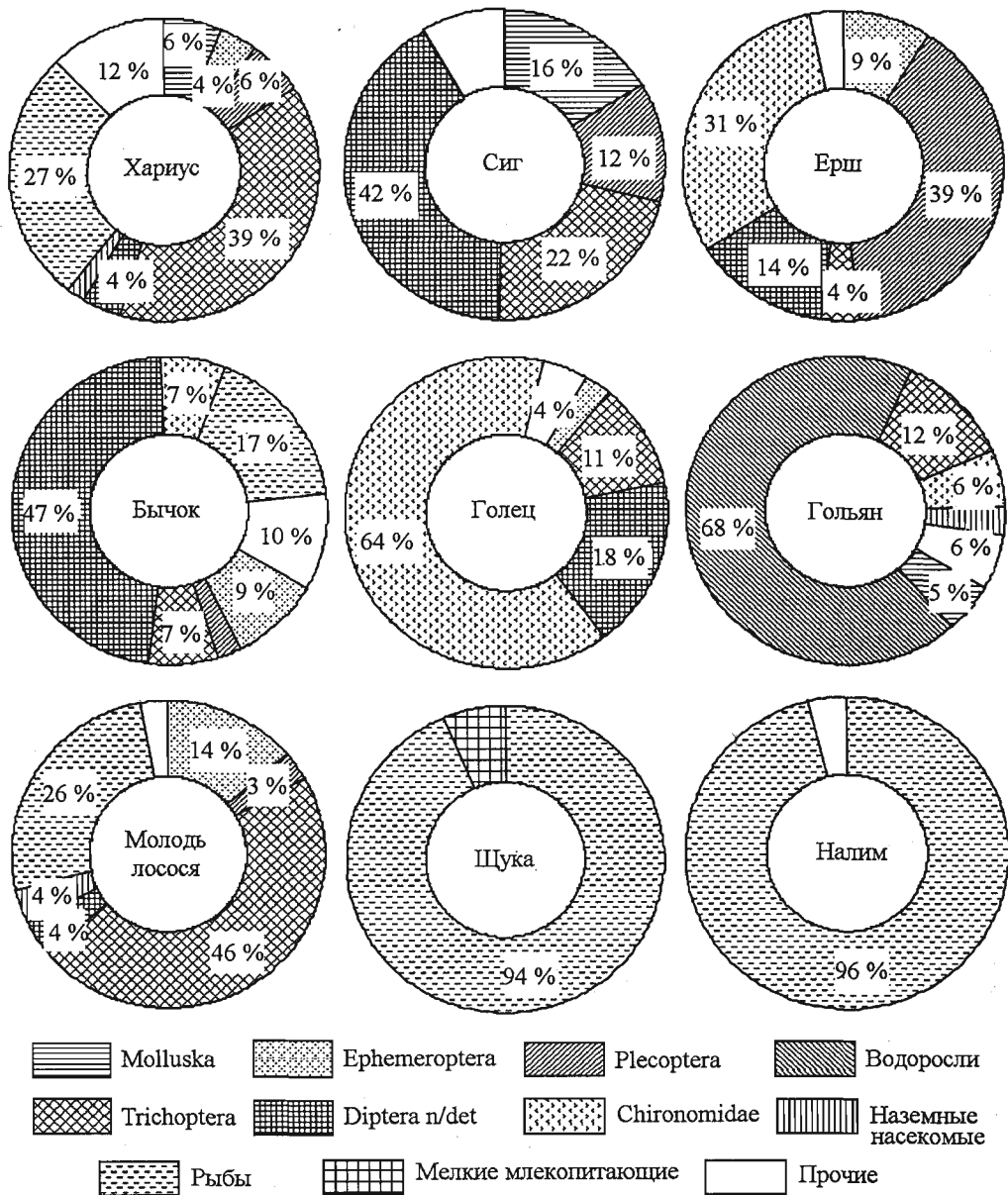


Рис. 84. Состав пищи рыб на нерестилищах атлантического лосося р. Шугор (по: Мартынов, 1983)

Fig. 84. Food composition fish of on breeding grounds of Atlantic salmon in the Shugor River (after: Martynov, 1983)

Таблица 95. Состав пищи хариуса р. Илыч в августе 1996 г. (наши данные)

Table 95. Food composition of grayling in the Ilych River (our data)

Компоненты	Встречаемость, %	Доля по массе, %
Нематоды (Nematoda)	0,65	< 0,01
Моллюски (Mollusca)	52,94	26,96
Клещи (Hydrocarinae)	2,61	< 0,01
Поденки (Ephemeroptera)	55,56	1,15
Веснянки (Plecoptera)	14,38	0,05
Жуки (Coleoptera)	13,73	0,10
Ручейники (Trichoptera)	67,97	9,20
Мошки (Simuliidae)	3,27	0,04
Хирономиды (Chironomidae)	8,50	0,02
Двукрылые не определенные (Diptera n/det)	24,18	1,41
Наземные насекомые	45,10	1,16
Рыба	8,50	7,22
Мелкие млекопитающие	8,50	51,03
Волосатики	16,99	0,65
Растительные остатки	2,61	0,99

Примечание. Исследовано 153 экз. рыб в возрасте от 2+ до 12+.

Таблица 96. Состав пищи хариуса р. Варзуги летом 1982 и 1983 гг. (наши данные)

Table 96. Food composition of grayling in the Varzuga River, summer 1982 and 1983 (our data)

Компоненты	Встречаемость (n = 99 экз.), %	% по количеству	% по массе
Nematoda	2,02	1,29	0,04
Mollusca	7,07	0,80	0,61
Hydracarina	19,19	2,45	0,30
Ephemeroptera: lv	40,40	7,49	7,49
Plecoptera: lv	17,17	24,29	26,27
Coleoptera: lv	5,05	0,74	0,22
Trichoptera: lv	30,30	9,63	41,0
	pp	2,02	0,18
	im	1,01	0,06
Simuliidae: lv	4,04	0,61	0,07
	pp	1,01	0,01
Chironomidae: lv	29,29	18,04	1,40
	pp	23,23	1,60
Diptera n/det	2,02	0,12	1,56
Mermitida	12,12	3,99	0,17
Рыба	3,03	0,25	15,79
Наземные насекомые	10,10	1,72	2,31

Примечание. Рыба отловлена на крючковую снасть летом 1982, 1983 и 1985 гг.

где, по нашим наблюдениям, выноса икры течением за пределы нерестового гнезда не происходит.

В пище сига преобладают личинки двукрылых, ручейников, веснянок и моллюски. Личинки хирономид относятся к характерным объектам его питания.

В пище ерша доминируют личинки веснянок, хирономид и крупные личинки двукрылых, причем личинки хирономид входят в группу основных компонентов питания всех возрастных групп ерша. В питании старших особей увеличивается доля моллюсков и крупных личинок двукрылых, а личинки ручейников встречаются в пище младших рыб.

Основу пищи бычка-подкаменщика составляют крупные личинки двукрылых и поденок. К характерным объектам питания относятся личинки ручейников и веснянок, к второстепенным – личинки мошек, мокрецов (*Ceratopogonidae*), ветвистоусых рачков. Нами отмечено высокое содержание в питании бычка-подкаменщика рыбы (см. рис. 84) – в сентябре она составляла 77,3% от массы содержимого желудков. Рыбная составляющая была представлена неразличимыми остатками. Немногочисленные хорошо сохранившиеся объекты оказались мелкими экземплярами своего же вида.

В пище половозрелых особей гольца усатого доминируют крупные личинки двукрылых и ручейников, а молодь, при более узком спектре питания, в основном потребляет личинок хирономид и ракообразных (Мартынов, 1983).

В питании прибрежной формы гольяна р. Шутор по массе (68,3 %) преобладают водоросли: нитчатки, *Nostoc*, *Lemanea* (см. рис. 84). Встречаются личинки хирономид, ручейников и ракообразные. Наиболее узок спектр питания гольяна в июне, когда по массе преобладают личинки жуков, а водоросли ввиду их слабого развития в это время года отсутствуют, наиболее широк – в августе, к октябрю он сужается до полного доминирования водорослей (Мартынов, 1983). Преобладание водорослей в рационе гольяна отмечено для североуральского притока Печоры р. Подчерем (Заболоцкий, 1959). Питание гольяна р. Варзуги (Кольский п-ов) отличается от такового в уральских притоках Печоры (табл. 97). Водоросли в его рационе составляли лишь 16,1 % от массы пищевого комка, в то время как доля ручейников, хирономид и двукрылых достигала 72,2 %.

Елец на НВУ лосося в р. Варзуге питается животной пищей, потребляя в основном личинок ручейников (табл. 98). В качестве интересной особенности его питания можно отметить частую встречаемость в желудках рыб крупной чешуи своего же вида.

Таблица 97. Состав пищи голяна, сеголеток хариуса и пестряток атлантического лосося р. Варзуги в пределах одного порога (18 августа 1983 г., наши данные)

Table 97. Food composition of shiner, grayling underyearlings and Atlantic salmon parr in the Varzuga River, 1983 August 18 (our data)

Компонент	Голян (n = 95 экз.)			Хариус (n = 273 экз.)			Атлантический лосось (n = 28 экз.)		
	Встречаемость, %	% по количеству	% по массе	Встречаемость, %	% по количеству	% по массе	Встречаемость, %	% по количеству	% по массе
Nematoda	5,26	5,94	1,98	17,95	3,19	0,29	7,14	0,96	0,01
Mollusca	—	—	—	2,20	0,27	0,05	7,14	1,44	1,25
Hydracarina	1,05	0,99	0,01	3,30	0,58	0,07	7,14	3,37	0,04
Ephemeropter									
lv	3,16	2,97	2,30	32,97	11,26	23,49	89,29	46,64	60,96
im	—	—	—	1,10	0,13	0,20	—	—	—
Plecoptera									
lv	6,32	6,93	4,01	45,42	30,78	36,01	42,86	7,21	6,80
im	—	—	—	3,66	0,45	0,70	—	—	—
Coleoptera									
lv	—	—	—	3,30	0,40	0,21	3,57	0,48	0,62
im	1,05	0,99	1,97	5,13	0,72	0,67	7,14	0,96	0,62
Trichoptera									
lv	10,53	13,86	14,59	24,18	3,99	6,23	14,29	2,88	5,62
pp	2,11	7,92	22,35	9,52	1,44	11,08	—	—	—
im	—	—	—	3,30	0,36	3,61	—	—	—
Simuliidae									
lv	—	—	—	1,10	0,13	0,06	—	—	—
Chironomidae									
lv	10,53	53,47	12,82	65,57	30,82	7,12	57,14	27,89	9,86
pp	—	—	—	10,99	8,84	3,72	3,57	0,48	0,06
im	—	—	—	1,83	2,42	0,91	3,57	0,96	0,13
Diptera n/det									
lv	3,16	3,96	3,29	5,86	0,81	0,87	17,86	2,40	8,73
pp	2,11	1,98	19,06	—	—	—	—	—	—
Наземные насекомые	1,05	0,99	1,51	19,78	3,41	4,69	14,29	4,33	5,30
Водоросли	9,47	—	16,11	0,37	—	0,02	—	—	—

Таблица 98. Состав пищи ельца р. Варзуги (1985 и 1986 гг., наши данные, n = 75 экз.)

Table 98. Food composition of dace in the Varzuga River 1985, 1986 (our date)

Компоненты	Встречаемость, %	% по количеству	% по массе
Mollusca	4	1,63	2,17
Hydracarina	4	0,41	—
Trichoptera: lv	45,33	66,74	94,77
Coleoptera: lv	1,33	0,20	0,03
Chironomidae: lv	5,33	27,14	1,59
Diptera n/det	1,33	0,82	0,88
Рыба	1,33	1,02	0,07
Insecta	1,33	0,41	0,49
Ostracoda	1,33	1,63	—

5.3.3. ПИЩЕВЫЕ ОТНОШЕНИЯ МОЛОДИ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОЯ С ТУВОДНЫМИ ВИДАМИ РЫБ

Наиболее сходны спектры питания молоди лосося и хариуса (табл. 99), особенно у молоди лосося с сигом и бычком-подкаменщиком. При оценке сходства питания молоди лосося и хариуса на видовом уровне (на примере ручейников) СП-коэффициенты понижаются, но остаются самыми высокими по сравнению с другими видами рыб (Мартынов, 1983). На сходство питания хариуса и молоди лосося обращали внимание многие исследователи (Никольский и др., 1947; Владимирская, 1957; Заболоцкий, 1959 и др.). Наибольшее сходство в составе пищи наблюдается между сеголетками лосося и хариуса (Сидоров, 1979б; Мартынов, 1983), хотя оно остается высоким и у старших рыб (1+... 3+) при более широком видовом составе кормовых объектов в пище молоди лосося (Сидоров, Шубина, 1990).

Спектры питания молоди лосося и бычка-подкаменщика перекрываются за счет крупных личинок двукрылых и поденок, молоди лосося и сига – личинок двукрылых, ручейников и веснянок. При сопоставлении с другими видами рыб на уровне отрядов и семейств потребляемых объектов перекрывание значительно меньше (СП-коэффициенты не более 20).

Высокая степень перекрывания спектров питания видов не может служить показателем напряженности пищевых отношений между ними, а, скорее, свидетельствует о потенциальных возможностях ее возникновения при низком уровне развития кормовой базы, высоких плотностях рыб или полном совпадении микростаций обитания.

Сеголетки лосося на ранних стадиях находятся в межгалечниковых пространствах нерестового грунта, а на более поздних занимают полосу прибрежий с преобладающими глубинами 20–40 см и повышенными скоростями течения, придерживаясь каменистого грунта. Старшевозрастные пестрятки перемещаются на центральные участки порогов. В системах

Таблица 99. Степень сходства пищи рыб р. Щугор (СП-коэффициенты; по: Мартынов, 1983)

Table 99. Similarity degree of food of fish in the Shugor River (after: Martynov, 1983)

Вид	Пестрятки*	Хариус	Гольян	Бычок	Голец	Сиг	Ерш
Пестрятки*	—	87,1	16,2	41,5	19,2	43,6	20,0
Хариус	87,1	—	22,2	39,3	19,5	50,4	18,1
Гольян	16,2	22,2	—	20,1	19,6	23,7	12,6
Бычок	41,5	39,3	20,1	—	35,1	45,8	35,9
Голец	19,2	19,5	19,6	35,1	—	35,6	53,8
Сиг	43,6	50,4	23,7	45,8	35,6	—	30,6
Ерш	20,0	18,1	12,6	35,9	53,8	30,6	—

* Старшевозрастные пестрятки атлантического лосося. Кормовые объекты определены до отрядов и семейств.

крупных лососевых рек отмечаются сезонные миграции старшевозрастных пестряток в мелкие притоки основной реки (Веселов, Калужин, 2001; устное сообщение О.В. Букова для р. Ильч и С.В. Красикова — для р. Мезень). Перед ледоставом молодь возвращается в основную реку. В малых лососевых реках молодь более территориальна и, по-видимому, до ската в море не совершает сколько-нибудь протяженных миграций. Пестрятки зимуют на порожистых участках рек под камнями (Владимирская, 1957; Шустов, 1983; Веселов, Калужин, 2004). Молодь атлантического лосося зимует под камнями на порожистых участках рек на Североамериканском континенте (Cunjak, 1988).

Пространственная структура хариуса более лабильна. Сеголетки придерживаются прибрежной полосы, но в отличие от лосося предпочитают участки с более низкими скоростями течения, обычно на границе зарослей околородной растительности (*Nordosmia*), где мальки стайками держатся в толще воды. В результате стадии обитания сеголеток лосося и хариуса, спектры питания которых в основном перекрываются, расходятся практически полностью.

Старшевозрастная молодь хариуса перемещается на более глубокие участки порогов, где перекрываются ее стадии обитания и старшевозрастных пестряток лосося, имеющих сходные размеры. Но даже при совместном питании на одном и том же участке их микростанции существенно различаются (рис. 85). Молодь лосося занимает охотничью позицию на каком-нибудь камне и, совершая кормовые броски от дна до поверхности, в основном облавливает дно и придонные горизонты воды. После каждого броска пестрятка возвращается в исходную позицию на камне. Хариус держится в толще воды и, постоянно перемещаясь над охотничьей позицией пестрятки, облавливает верхние слои воды. Картину совместного питания старшевозрастной пестрятки (судя по размерам в 10–12 см в возрасте 3+) и одноразмерного с ней хариуса мы наблюдали в первой

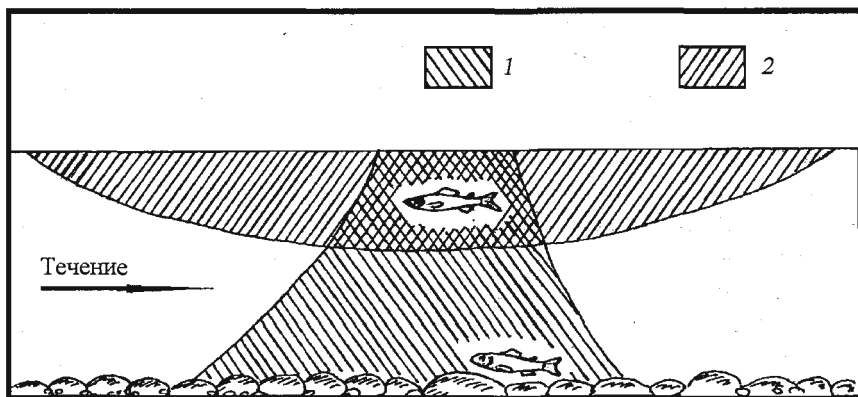


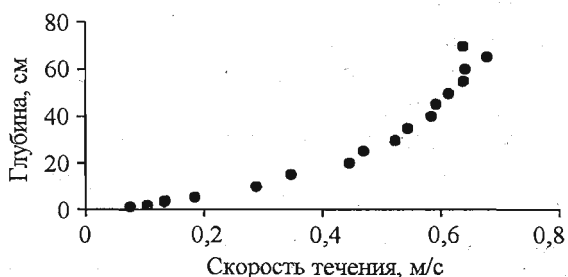
Рис. 85. Микростанции молоди атлантического лосося (1) и хариуса (2) при совместном питании в р. Пурнач (наши данные)

Fig. 85. Microhabitats of Atlantic salmon parr and grayling in the Purnach River at joint nutrition (our data)

половине августа 1983 г. в р. Пурнач, притоке Поноя. Интересно отметить, что пестрятка не проявляла по отношению к хариусу агрессии, почти сталкиваясь с ним в зоне перекрывания охотничьих участков. Сопоставив рис. 85 и 86, можно оценить особенности гидрологических характеристик на охотничьих участках пестрятки и молоди хариуса (поверхностная скорость течения на кормовой станции сравниваемых видов составляла 0,6–0,7 м/с). Если в облавливаемой пестряткой зоне скорость течения варьировала практически от нулевых значений в охотничьей точке примерно до 0,6 м/с у поверхности, то хариус, облавливавший верхний горизонт воды, постоянно находился в потоке со скоростями течения примерно 0,4–0,6 м/с. Скорости потока, близкие к нулевым значениям, отмечены в охотничьих точках пестряток лосося в р. Порья (Бакштанский, Нестеров, 1983). Рассмотренный нами отдельный случай совместного питания одноразмерных пестрятки и молоди хариуса в ламинарном потоке наглядно демонстрирует расхождение их микростанций обитания. В естественных условиях гидротопографические ниши подвержены значительной изменчивости (Веселов, Калужин, 2001), и конкретные формы взаимодействия видов в различающихся условиях также могут варь-

Рис. 86. Вертикальный профиль скоростей течения на пороге в лососевой р. Большая Сыня (по: Kokovkin, Leummens, 2002)

Fig. 86. Vertical profile of water velocity on the riffle in the Bolshaya Synya River (from: Kokovkin, Leummens, 2002)



ровать. Но бóльшая привязанность пестряток лосося к грунту, а молоди хариуса – к толще воды, скорее всего, будет сохраняться во всех случаях. О питании молоди хариуса преимущественно в толще воды можно судить по высокой доле в ее рационе куколок и имаго ручейников (Шубина, 1986). Значительный видовой спектр ручейников, потребляемых пестрятками (Сидоров, Шубина, 1990), определяется адаптацией последних к питанию в более широком, по сравнению с хариусом, диапазоне параметров гидротопографической ниши.

Помимо хариуса, совместно с пестрятками лосося на порожистых участках различных лососевых рек обитают гольян, бычок-подкаменщик, голец усатый, кумжа, елец. Как было сказано выше, у гольяна можно выделить две экологические группы: потамофильную, обитающую в прибрежье, и реофильную, использующую медиаль перекатов. В последней группе выделяются называемый нами одиночный «пестряточный» гольян, поведение которого даже в деталях копирует поведение сеголеток лосося, и реофильный стайный.

Потамофильная форма гольяна исключается из конкурентных отношений с молодью лосося как по составу питания (доминируют водоросли), так и по занимаемой станции. Реофильный стайный гольян питается на порогах и активно перемещается по ним, используя придонный слой воды (Веселов, Калюжин, 2001). Наиболее близок по занимаемой микростации и характеру поведения к младшевозрастным пестряткам лосося «пестряточный» гольян. Подразделение гольяна на три группы (потамофильный стайный, реофильный стайный и реофильный одиночный) отчетливее всего прослеживается в р. Варзуге, где отсутствуют такие облигатные литореофилы, как бычок-подкаменщик и голец усатый. По-видимому, реофильные формы гольяна, в какой-то мере занимают их экологические ниши и могут ограничивать нишу пестряток. В той или иной мере экологическая дифференциация гольяна наблюдалась нами и в других лососевых реках.

Бычок-подкаменщик и голец усатый обитают на порогах совместно с пестрятками лосося. Их микростации ограничиваются придонным слоем воды, не превышающим высоту тела. Совершая перемещения, эти виды не теряют тактильного контакта с грунтом, а при опасности укрываются под камнями. В наибольшей мере их станции совпадают со станциями пестряток-сеголеток. Гольцы, бычки, «пестряточные» гольяны и сеголетки лосося могут укрываться под соседними камнями. О топографической совместимости станций этих четырех видов свидетельствует их одновременное присутствие в уловах электроловильным аппаратом (Martynov et al., 1994). При увеличении размеров пестряток и расширении облавливаемой ими топогидравлической ниши перекрывание микростаций с облигатными литореофилами уменьшается. Аналогичными пищевым поведением и станциями характеризуется голец усатый. Остроту пищевых отношений между гольцом усатым и бычком-подкаменщиком в значи-

тельной степени нивелирует расхождение спектров их питания, которое определяется различиями в строении ротового аппарата.

Стации сига и ерша приурочены к элементам русел лососевых рек с замедленными скоростями течений. В связи с этим перекрывание спектров питания этих двух видов с молодью лосося не приводит к пищевой конкуренции.

Кумжа в системах лососевых рек заселяет мелкие притоки, которые не используются молодью лосося. В р. Йоканьге речная форма кумжи занимает нишу хариуса, и отношения ее молоди и лосося во многом должны быть сходны с взаимоотношениями молоди лосося и хариуса.

Известно, что наибольшая пищевая конкуренция может возникать между видами рыб, представляющих разные фаунистические комплексы и питающихся сходными группами организмов (Никольский и др., 1947; Никольский, 1965). На НВУ атлантического лосося в реках Севера России наименьшие СП-коэффициенты наблюдаются у видов одного фаунистического комплекса. У хариуса, голяна, бычка-подкаменщика и гольца усатого (предгорный бореальный фаунистический комплекс) пищевые спектры перекрываются за счет второстепенных объектов питания, в то время как основу пищи составляют беспозвоночные разных систематических групп. Наглядным примером коадаптации видов одного фаунистического комплекса со сходной экологией могут служить подкаменщик и голец усатый, которые ведут придонный образ жизни и держатся совместно. Однако морфобиологические особенности этих рыб приводят к тому, что основу пищи бычка составляют крупные объекты, в частности Diptera n/d, а гольца – мелкие личинки хирономид. У видов со сходной экологией – выходцев из разных фаунистических комплексов – спектры питания значительно перекрываются за счет основных объектов питания. Близка степень сходства пищи ерша и гольца усатого, сига и хариуса, сига и бычка. Однако пищевые отношения между вышеуказанными парами видов не реализуются в виде конкурентных в связи с различиями их макростаций: ерш и сиг обитают на участках рек с замедленным течением, а голец усатый, хариус и бычок – на порогах.

Большим сходством отличаются спектры питания молоди лосося и хариуса. При совместном обитании на порожистых участках рек данные виды, принадлежащие к разным фаунистическим комплексам, избегают пищевой конкуренции за счет расхождения микростаций обитания.

5.4. ПИТАНИЕ ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ В РЕКЕ

Общеизвестно, что после захода из моря в реку производители атлантического лосося переключаются на использование ресурсов, накопленных в организме во время морского нагула. У рыб летней биологической

группы голодание с момента захода в реку до нереста длится от двух до четырех месяцев, а у рыб осенней биологической группы экзогенное питание отсутствует более года. Если учесть, что большинство вальчаков скатывается в море после зимовки в реке, то в обоих случаях к периоду голодания следует прибавить по крайней мере еще девять месяцев (октябрь–июнь). В этом случае пребывание в реке, связанное с эндогенным питанием, для большинства рыб летней биологической группы длится 11–13 мес., а осенней – 20 – 23 мес. В р. Печоре отдельные рыбы могут оставаться более двух лет (Антонова, Мартынов, 2004). Следует подчеркнуть, что длительное голодание атлантического лосося в реке проходит на фоне высоких энергетических затрат на миграцию, созревание половых продуктов и нерест. В этих условиях выживание рыб и их участие в повторной репродукции весьма проблематичны, особенно в таких крупных речных системах, как Печора. Тем не менее именно печорский лосось характеризуется достаточно высокой долей остатка и наличием рыб, идущих на повторный нерест до четырех раз (Азбелев, 1960; наши данные).

Большинство исследователей (Привольнев, 1933; Никольский и др., 1947; Новиков, 1953; Берг, 1948; и др.) считают, что после захода из моря в реку производители атлантического лосося перестают питаться. Однако в ряде работ (Шмидт, 1947; Кучина, 1935а; Владимирская, 1957; Смирнов, Первозванский, 1976; Мартынов, 1983) имеются сообщения о случаях питания производителей лосося в реке. По устному сообщению Э.Л. Бакштанского, в р. Умбе он находил в желудке подлошавшего лосося плотву.

Как показали наши исследования, производители «озимого» печорского лосося могут питаться в реке (табл. 100). Пища встречена в желудках перезимовавших в пресной воде рыб в период гидрологической весны и у вальчака осенью. В 1974 и 1975 гг. в период с 7 июня по 2 июля пища была обнаружена в желудках четверти рыб, выловленных в 35 – 45 км от устья р. Шугор. Два самца массой 5,5 и 4,4 кг и длиной 88,5 и 78,8 см, а также две самки массой 2,5 и 4,2 кг и длиной 70,0 и 76,9 см питались

Таблица 100. Встречаемость пищи в желудках производителей атлантического лосося на НВУ р. Шугор в 1973–1982 гг. (по: Мартынов, 1983)

Table 100. The frequency of nutrition found in adult Atlantic salmon in the Shugor River 1973 – 1982 (after: Martynov, 1983)

Стадия зрелости рыб	n	Время лова	Питающиеся рыбы, %	Наполнение кишечника, %	Примечание
II	37	Сентябрь – октябрь	0,0	0,00	Рыбы в год захода из моря
III, III–IV	16	Июнь – июль	25,0	0,19	Перезимовавшие в реке рыбы
IV, IV–V	215	Июль – сентябрь	0,0	0,00	Рыбы перед и во время нереста
VI	30	Сентябрь; июнь	3,3	0,04	Вальчаки

гольцом усатым и голянном. В 60 км от устья р. Щугор 26 сентября 1973 г. нами была выловлена самка-вальчак массой 5,1 кг и длиной 95,6 см, в желудке которой был обнаружен карликовый самец. Единичный случай нахождения карликового самца в желудке отнерестившейся самки зарегистрирован в верховьях Печоры (Владимирская, 1957).

Питание производителей атлантического лосося отмечено в р. Туломе. Во второй половине сентября 1985 г. была обнаружена пища в желудке одного из 15 отловленных в верхнем бьефе Нижнетуломской ГЭС вальчаков. В желудке самки (длина по Смитту 59,5 см, масса тела 1,4 кг, возраст 4·2+) содержались фрагменты голяна и сига, а в кишечнике – фрагменты сига и имаго насекомых. Общий индекс наполнения кишечного тракта составил 0,11 %. Самка-вальчак имела серебристую окраску тела и мышцы яркого оранжевого цвета. Ранее в желудках вальчаков туломского лосося, выловленного в верхнем бьефе плотины Нижнетуломской ГЭС, неоднократно отмечалась ряпушка (Митенев, Шульман, 1980). По данным этих авторов, паразитофауна вальчаков обогащается 14 пресноводными видами, в том числе 8 видами заражение происходит при поедании промежуточных хозяев, что возможно при питании вальчаков в пресной воде.

Анализ материалов по питанию производителей лосося позволяет отметить следующие особенности. В год захода из моря среди производителей не отмечено рыб с речной пищей в желудке, и сообщение В.К. Солдатова (1924) о наличии в желудках отдельных особей печорского ходового лосося остатков пищи не противоречит этому, так как ее составляли морские организмы. В пресной воде рыбы с пищей в желудках не встречаются со второй половины июля до конца нерестового периода в сентябре. Она обнаружена только у производителей лосося осенней биологической группы, перезимовавших в реке после захода из моря, и у вальчаков, причем чаще всего в желудках у перезимовавших рыб в период весеннего половодья.

В р. Сояне и верховьях Печоры случаи нахождения речной пищи в желудках лосося также приходятся на весну или на посленерестовый период (Кучина, 1935а; Владимирская, 1957). Трудно объяснить случайным заглатыванием питание взрослого лосося донными организмами – моллюсками *Lymnaea ovata* в р. Сояне (Кучина, 1935а) и гольцом усатым в р. Щугор (Мартынов, 1983). Питание мигрирующих на нерест производителей известно для озерной формы атлантического лосося р. Каменной, где в трех из 40 просмотренных желудков (встречаемость 7,5 %) была обнаружена ряпушка (Смирнов, Первозванский, 1976). Приведенные факты показывают, что производители лосося могут, хотя и в незначительной степени, питаться в реке. В условиях голодания даже нерегулярное и слабое питание имеет существенное значение для пополнения энергетических запасов производителей на нерестилищах.

На примере варзугского лосося было показано (Васильева, Мельникова, 1965), что при длительном пребывании в пресной воде у производи-

телей не происходит деструктивных изменений в слизистой кишечника. По данным В.И. Пономарева (1990), у производителей печорского лосося на протяжении всего периода пребывания в реке сохраняется достаточно высокая активность пищеварительных ферментов. Интересно отметить, что максимальная активность карбогидраз наблюдается у производителей в июне—июле, т. е. в период наибольшей встречаемости рыб с пищей в желудках. Непосредственно перед нерестом и во время нереста активность пищеварительных ферментов достоверно снижается и вновь возрастает у вальчаков. Таким образом, гистологические и физиологические исследования свидетельствуют о том, что функционирование желудочно-кишечного тракта у взрослого лосося в реке может протекать нормально.

Приведенные выше случаи нахождения пищи в кишечных трактах производителей в реке, за исключением пресноводного лосося и, возможно, туломского, относятся к рыбам осенней биологической группы. По устному сообщению Джеральда Чапута, сотрудника Департамента рыболовства и океанов Канады, у вальчаков атлантического лосося р. Мирамичи весной в период катадромной миграции в желудках встречается корюшка, которая в это время заходит в реку на нерест. Как известно, этот лосось относится к летней биологической группе. Случаи питания в пресной воде взрослых особей атлантического лосося, ушедшего из рыбоводных садков, отмечены в ряде североамериканских рек бассейна Тихого океана (MacKinnell, Thomson, 1997). В 10 из 19 желудков рыб, выловленных в реке Salmon River в период с декабря по март, была обнаружена пища, в основном нимфы веснянок (Plecoptera).

Таким образом, питание взрослых особей морской проходной формы атлантического лосося в пресной воде хоть и редкое, но достаточно распространенное явление. Видимо, данный феномен в большей мере проявляется в условиях крупных речных систем с достаточно высокой численностью туводных видов рыб, которые могут служить лососю пищей.

5.5. ВРАГИ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ АРЕАЛА

Рыбы. Молодь лосося в речной период жизни питаются налимом, щукой, пресноводная форма кумжи и проходной голец. По данным С.В. Кулиды (1976а, б), встречаемость молоди лосося в желудках налима и щуки в бассейне Верхней Печоры в 1972 – 1975 гг. изменялась в пределах 6–12 %. Туводные мирные виды рыб и карликовые самцы лосося могут потреблять в период нереста лососевую икру. Переход крупного сига и хариуса на питание икрой лосося осенью наблюдался в 40-е годы прошлого столетия в р. Щугор, притоке Печоры (Пщелко и др., 1938). Потребление карликовыми самцами икры собственного вида отмечено для верховий Печоры

(Владимирская, 1957). В р. Нарве (бассейн Балтийского моря) до ее зарегулирования желудка карликовых самцов лосося и хариуса в нерестовый период были набиты его икрой (Привольнев, 1962).

Во время ската в море покатники лосося мигрируют через плесовые участки рек, попадают в биотоп хищных рыб и подвергаются их нападению. Интенсивность воздействия определяется как видовым составом и численностью хищников, так и геоморфологией лососевых рек. В р. Умба под порогом Большой Кривец покатная молодь (от 1 до 7 экз.) была обнаружена в пище 55,6 % исследованных щук (Кузьмин и др., 1989). По оценкам разных авторов, в условиях озерно-речных систем Кольского полуострова щукой может выедаться от 25 до 35 % покатной молоди лосося (Кузьмин и др., 1989; Смирнов и др., 1977; Бугаев и др., 1986).

Установлено (Никифоров, 1958), что при концентрированном выпуске продукции с рыбоводных заводов в естественные условия на питание заводской молодь лосося переключались не только хищные, но и мирные рыбы. Так, в 1954 г. при выпуске личинок лосося в р. Пулозерную, впадающую в Пулозеро (бассейн Колы), в желудках сигов весом 150 – 200 г находили по 50–75 личинок. В 1986 г. в районе выпуска 49 тыс. трехлеток (2+) заводской молоди лосося в Пончозеро (бассейн Умбы) в желудках 50 % исследованных окуней ($n = 60$) была обнаружена заводская продукция, составившая 91,5 % от пищевого комка (Кузьмин и др., 1989). В то же время ни в одном из 50 вскрытых желудков крупного хариуса массой до 1120 г молодь не обнаружена.

На нерестовых участках лосося обычно держатся голяны, которые могут поедать как собственных личинок, так и личинок лосося, покидающих нерестовое гнездо (Гринюк, Шустов, 1977; Веселов, Каложин, 2001). По-видимому, питаться личинками и мальками лосося может и бычок-подкаменщик, ведущий придонный образ жизни. Как было показано нами выше, доля рыбной пищи в рационе бычка-подкаменщика североуральской р. Щугор составляет от массы пищевого комка 17 %.

В летний период пестрятками лосося питался таймень, населявший до 80-х годов прошлого века нерестовый район лосося в р. Ильч, североуральском притоке Печоры. По данным В.П. Теплова (1951), таймень, являясь реофилом, в летне-осенний период придерживался речных перекатов, где в значительном количестве выедал молодь лосося. Из 54 желудков, в которых содержалась пища, она была обнаружена в 13 %, а ее доля среди других потребленных видов рыб составляла 22,8 %. В связи с этим рекомендовался усиленный отлов тайменя как врага лосося.

Рыбоядные птицы. К потенциальным врагам лосося на нерестилищах можно отнести орлана-белохвоста, скопу (Донауров, 1948; Теплов, 1948; Боган, 1968; Нейфельд, 1989), большого крохала (Боган, 1968; Мартынов, 1983), оляпку (Владимирская, 1957). Из-за относительно низкой численности рыбоядные птицы на Севере России не оказывают большого влияния на молодь атлантического лосося.

Водные млекопитающие. На нерестилищах производители лосося могут стать жертвой выдры. В 1988 г. при обследовании нерестилищ мезенского лосося в небольшом притоке Мезени р. Нижняя Пузла на берегу лососевой отстойной ямы нами были обнаружены остатки лосося, съеденного выдрой. Ею оказалась самка с икрой на IV стадии развития в возрасте P+1+. При высокой численности выдра может вылавливать довольно большое количество производителей лосося (Дребенцов, 1966), а молодь, по-видимому, реже становится добычей этого хищника. На Верхней Печоре молодь не была обнаружена ни в экскрементах, ни в пищевых остатках выдры (Теплов, 1947, 1953; Теплов, Теплова, 1947).

В море лосось встречается в питании косатки – *Orcinus orca* L. (Чапский, 1976, цит. по: Потелов, 1998а). В Белом море в рационе белухи (*Delphinapterus leucas* Pallas), наряду с основными объектами питания – сельдью, мойвой и креветками, присутствует лосось (Потелов, 1998а). Из представителей отряда ластоногих лососем питается морской заяц (*Erignathus barbatus*), хотя и крайне редко, и кольчатая нерпа (*Phoca hispida*), которая в период нерестового хода питается лососем в прибрежье, устьевых районах рек и в самих реках, поднимаясь по ним более или менее далеко (Потелов, 1998б). В реках Мурмана нерпа вслед за лососем может подниматься на десятки километров. В 1987 г. один из таких зверей был встречен нами в устье Золотой на удалении 87 км от устья р. Йоканьга. При спуске вниз по рекам Сухая и Йоканьга мы наблюдали около десятка отдыхающих на крупных валунах животных. В реках Варзуге и Поной известны случаи, когда нерпа заходила в ловушки рыбоучетных заграждений.

ЭКОЛОГИЯ МОРСКОГО ПЕРИОДА ЖИЗНИ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ АРЕАЛА

Основные морские районы нагула и зимовки атлантического лосося, воспроизводящегося в северных реках России, располагаются в южной части Норвежского моря и приурочены к шельфам Атлантического порога (Азбелев, 1960; Бакштанский и др., 1991). Молодь лосося, скатившаяся из различных рек России и нагуливающаяся в зоне Фарерских островов, преодолевает расстояние примерно от 3,0 до 1,8 тыс. км. Районы Баренцева и восточной части Норвежского морей, в пределах которых мигрирует лосось, в зимний период из-за низких температур непригодны для его пребывания. Здесь, так же как при скате из рек, существует «миграционное окно» – период, когда условия благоприятны для миграции рыб. В связи с этим в пограничных районах Баренцева и Норвежского морей пространственная структура нагульной части популяций подвержена сезонной изменчивости (Азбелев, 1960; Шестопал, Мартынов, 1985). Изучение динамики биологической структуры атлантического лосося в этом районе представляет интерес для понимания особенностей экологии восточных популяций вида в морской период жизни.

6.1. ХАРАКТЕРИСТИКА АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ НОРВЕЖСКОГО И ЗАПАДЕ БАРЕНЦЕВА МОРЕЙ

Распространение атлантического лосося в сопредельных районах Норвежского и Баренцева морей имеет выраженную сезонную специфику (рис. 87). В зимние месяцы рыбы придерживаются шельфовой зоны вдоль берегов Норвегии до м. Нордкап и не встречены севернее $71^{\circ}31'$ с. ш. Весной и летом лососей отлавливали в более высоких широтах. В 450 км севернее о. Медвежий ($76^{\circ}45'$ с. ш., $48^{\circ}15'$ в. д.) 25 августа 1975 г. был выловлен экземпляр лосося массой 3,2 кг и длиной 60 см. Возраст и пол рыбы определить не удалось. По сообщению И.П. Шестопаля, 28 августа 1972 г. на той же широте, но примерно на 520 км восточнее ($28^{\circ}18'$ в. д.) в желудке добытой на Шпицбергенской банке акулы был обнаружен лосось массой около 3 кг. Оба случая встречи лососей значительно севернее границы распространения паковых льдов приходились на период максимального прогрева поверхностного слоя моря. По данным замеров не-

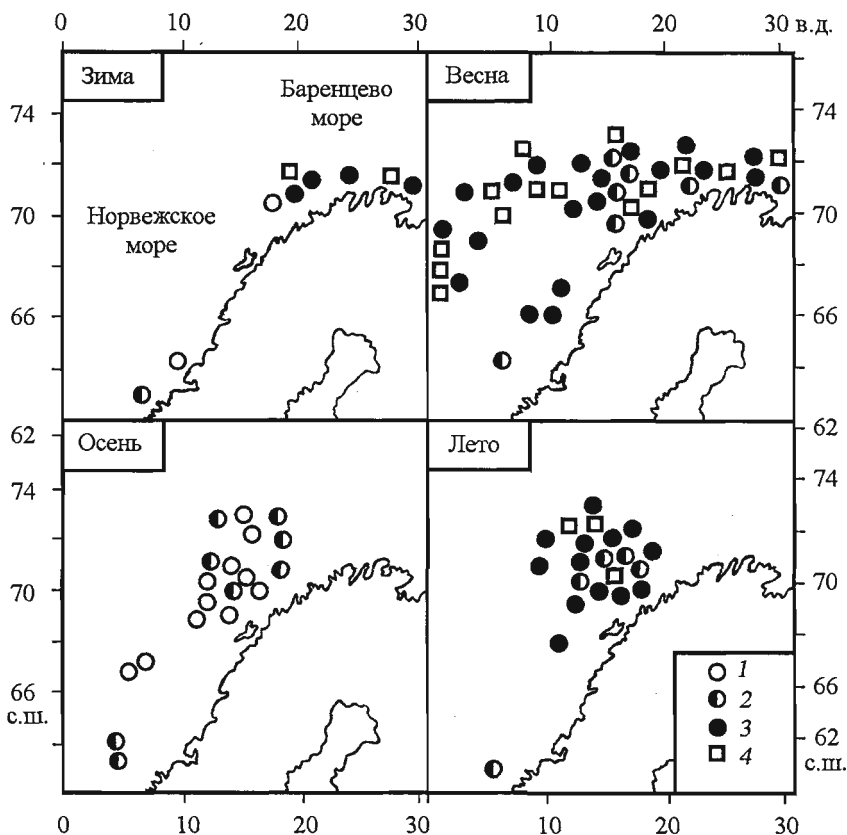


Рис. 87. Сезонное распределение атлантического лосося на востоке Норвежского и западе Баренцева морей (по материалам И.П. Шестопала)

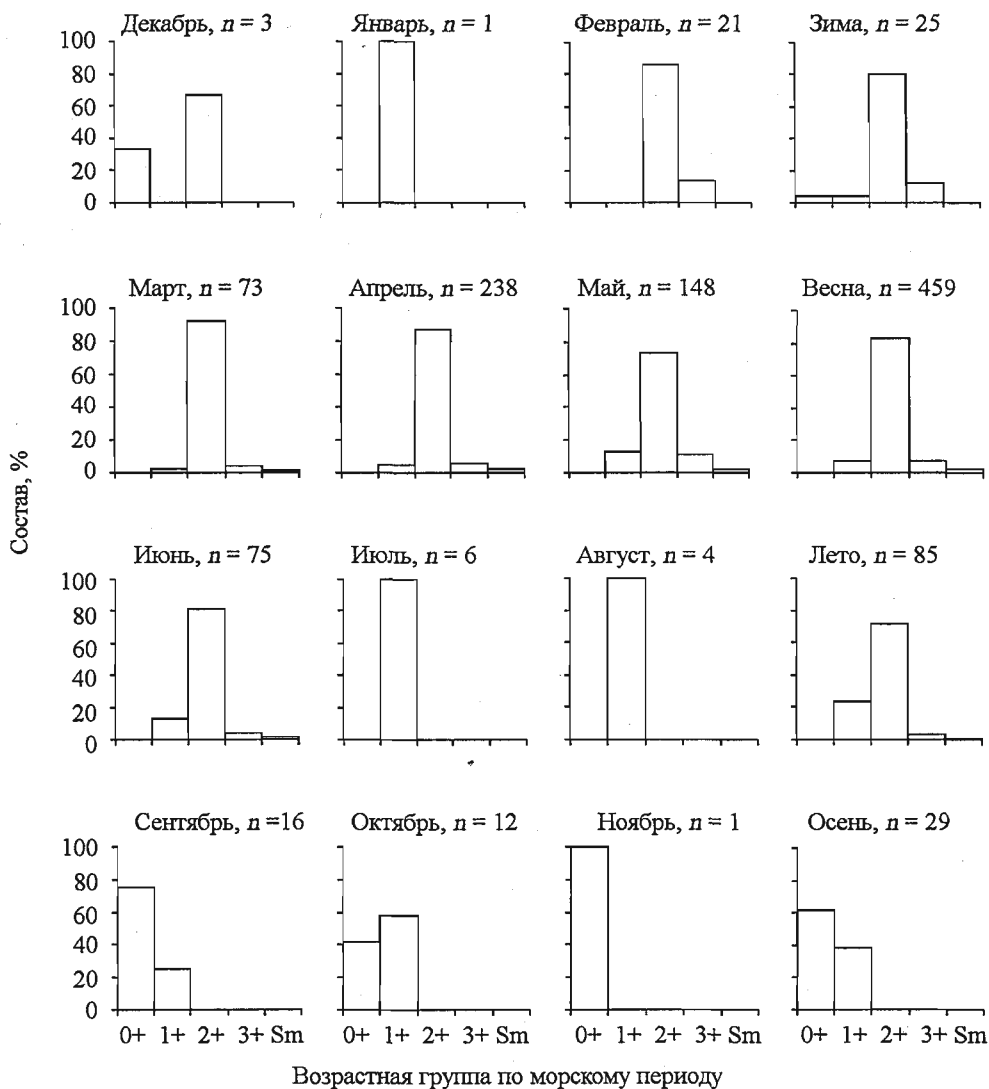
1 – рыбы возраста P+0+, 2 – P+1+, 3 – P+2+, 4 – P+3+

Fig. 87. Seasonal distribution of Atlantic salmon in the east of the Norwegian and west of the Barents Sea.

1 – fish at the age of P+0+, 2 – P+1+, 3 – P+2+, 4 – P+3+. The drawing is made according to the material of I.P. Shestopal

посредственно в пунктах постановки ярусов, температура воды в августе не опускалась ниже 9 °С.

В малочисленных зимних исследовательских уловах на северо-востоке Норвежского и юго-западе Баренцева морей присутствовали лосося всех морских возрастных групп, за исключением рыб с нерестовыми марками (рис. 88). Единственный постсмолт был выловлен 24 декабря 1974 г. на станции с координатами 70°40' с. ш., 17°30' в. д. В этом же районе в декабре 1975 г. были пойманы два лосося в возрасте P+2+, а 26 января 1969 г. у южного побережья Норвегии – один лосось в возрасте 4+1+. Таким образом, в декабре и январе лосося в районе исследований практически отсутствовали, что отмечалось ранее В.В. Азбелевым (1960). Встречаемость лососей в исследовательских уловах возрастала во второй



Возрастная группа по морскому периоду

Рис. 88. Сезонные изменения возрастного состава исследовательских уловов ярусами на востоке Норвежского и западе Баренцева морей (наши расчеты по материалам И.П. Шестопала)

Fig. 88. Seasonal variation of age composition of Atlantic salmon scientific catches in the east Norwegian and west Barents Seas (our calculation are made according to Shestopal I.P. materials)

половине февраля, когда начинался подход рыб в возрасте P+2· и P+3·. Рыбы других возрастных групп в февральских уловах не обнаружены.

Весной граница района, где на ярус ловились лососи, перемещалась на северо-восток в Баренцево море, достигая к началу мая 73°04' с. ш. В уловах, наряду с крупными лососями, начинала встречаться тинда, доля которой увеличивалась к маю до 12 %.

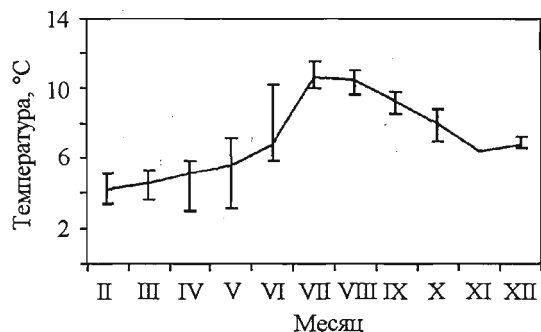


Рис. 89. Среднемесячная поверхностная температура воды на станциях экспериментального ярусного лова атлантического лосося в открытом море между 70–72° с.ш. Отмечены пределы колебаний температур (наши расчеты по материалам И.П. Шестопала)

Fig. 89. Average month water temperature on the sites of Atlantic salmon scientific catches in the east Norwegian and west Barents Seas. The author's calculation are made according to the materials of Shestopal I.P. The graph shows the limits of temperature variations

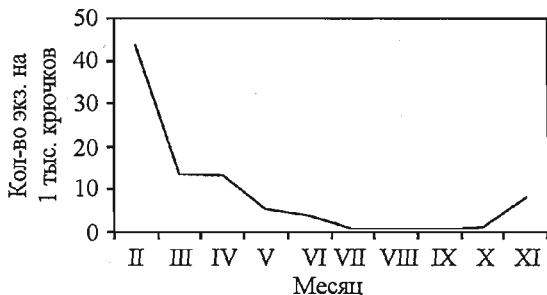
В летние месяцы (июнь, июль) лосося с морским возрастом от одного до трех лет концентрировались в районе Норвежского моря, ограниченном координатами 70°–73° с. ш. и 10°–20° в. д. Со второй половины лета среди них доминировала тинда. По-видимому, лосося, воспроизводящиеся в реках России, к этому времени покидают этот район, мигрируя на восток, а лосося из норвежских рек образуют здесь скопления перед заходом в реки Скандинавского полуострова.

Осенью примерно в этом же районе в уловах начинают доминировать постсмолты (P+0+), в то время как старшевозрастные лосося (P+2+ и P+3+) отсутствуют.

Распространение атлантического лосося в море определяется температурой воды, нижнее значение которой составляет 4 °C (Reddin, 1988; Reddin, Friedland, 1993; Реддин, 1998). В морских районах нагула распределение лососей на севере и востоке определяется сезонной динамикой прогрева и выхолаживания поверхностных вод до этой температуры. В пунктах постановки ярусов поверхностная температура воды изменялась в течение года от 2 ° до 13,6 °C при наименьших среднемесячных значениях, близких зимой к 4 °C, и наибольших летом с максимумом в августе 11 °C (рис. 89). На станциях при температуре воды 2–4 °C в уловах присутствовали только старшевозрастные рыбы-рекруты с двумя (83 %) и тремя (16,7 %) годами морского нагула ($n = 42$ экз.), от 4 °C до 7 °C также доминировали крупные лосося (90,0 %), но наряду с ними встречались постсмолты, тинда и рыбы с нерестовыми марками ($n = 487$ экз.). При температуре воды выше 7 °C в основном вылавливались тинда и постсмолты (70,5 %; $n = 61$ экз.). Таким образом, крупный лосось по сравнению с мелким в большей степени адаптирован к низким температурам воды и первым появляется по мере прогрева поверхностного слоя морских вод на северо-востоке нагульной части ареала. Приведенные материалы подтверждают вывод Э.Л. Бакштанского с соавт. (1991) о том, что крупный лосось способен нагуливаться при более низких температурах воды, чем мелкий.

Рис. 90. Вылов атлантического лосося (экз. на 1 тыс. крючков яруса) в районе исследований на единицу усилия (по: Шестопад и Мартынов, 1985)

Fig. 90. Atlantic salmon per unit effort catch (sp. per 1000 hooks) in the area of investigation (after: Shestopal, Martynov, 1985)



Сезонной динамике подвержен не только возрастной состав, но и плотность лососей (рис. 90): наибольших значений она достигала в феврале – 43,7 экз. на 1 тыс. крючков, в марте и апреле вылов на единицу усилия оставался на уровне 13,7–13,1 экз., в летние месяцы он снижался в десятки раз и в августе достигал уровня 0,6 экз., а осенью к ноябрю показатели плотности повышались до 8,3 экз. на 1 тыс. крючков. Высокие показатели плотности в феврале, скорее всего, отражают концентрацию преднерестовых старшевозрастных рыб в ограниченной фронтальной зоне начинающегося прогрева поверхностных вод, а снижение показателей в несколько раз в весенние месяцы свидетельствует не об уменьшении численности рыб, а о рассредоточении мигрирующих рыб в пределах увеличивающейся зоны прогрева вод. Низкие показатели плотности летом связаны с уходом нерестовых мигрантов из района исследований на восток к нерестовым рекам и отражают снижение численности рыб. Осеннее повышение вылова на единицу усилия обусловлено подходом молоди лосося, скатившейся из рек России.

Постсмолты отсутствовали в ярусных уловах в открытом море в районе исследований в течение всех летних месяцев, в то же время они встречались летом в уловах пелагических видов рыб в более южных районах Норвежского моря. Например, при промысле скумбрии 21 июля 1982 г. в координатах 66°48'25" с. ш., 00°21'18" в. д. в горизонте 0–5 м пелагическим тралом за 4 ч траления было отловлено 55 экз. постсмолтов, средняя длина которых составила 27,5 см при колебаниях от 24,0 до 31,0 см, а средняя масса – 235,2 г при колебаниях от 172 до 327 г (рис. 91). Сопоставление размерно-весовых показателей постсмолтов, отловленных пелагическим тралом и ярусами (табл. 101), показывает, что размах значений длин молоди в последнем случае шире, а их среднее значение находится примерно по центру вариационного ряда, т. е. яру-



Рис. 91. Распределение по длине постсмолтов атлантического лосося из прилова пелагическим тралом в юго-восточной части Норвежского моря (по материалам Е.К. Ильина)

Fig. 91. Distribution of Atlantic salmon postsmolts caught by a commercial pelagian trawl in south-east part of the Norwegian Sea

Таблица 101. Масса и длина атлантического лосося из ярусных уловов в смежных районах Баренцева и Норвежского морей (по: Шестопал, Мартынов, 1985 с дополнениями)

Table 101. Waight and length of Atlantic salmon from long liner catches in the adjacent regions of the Barents and Norwegian Seas (after Shestopal, Martynov, 1985 with additions)

Возраст	Пол	n	Масса, кг		Длина АС, см	
			<i>M±m</i>	lim	<i>M±m</i>	lim
P+0+	♀♀	15	0,42±0,03	0,17–0,56	33,0±0,94	34,3–35,5
	♂♂	13	0,32±0,04	0,15–0,62	29,7±1,26	21,9–39,0
P+1+	♀♀	28	0,38±0,02	0,15–0,62	31,5±0,82	21,9–39,0
	♀♀♂	24	2,06±0,20	0,80–4,60	57,7±1,52	45,0–73,0
	♂♂♂	43	1,73±0,10	0,73–4,50	56,3±1,07	42,0–74,0
P+2+	♀♀♂	67	1,90±0,10	0,73–4,60	56,8±0,87	42,0–74,0
	♀♀♀	340	3,10±0,12	1,47–6,80	69,5±0,06	55,0–86,0
	♂♂♂	113	3,95±0,21	1,75–9,20	74,3±0,13	61,5–94,5
P+3+	♀♀♂	453	3,28±0,10	1,47–9,20	73,2±0,05	55,0–94,5
	♀♀♀	35	8,00±0,32	3,90–10,80	89,0±0,32	65,0–100,5
	♂♂♂	5	9,94±1,25	6,80–13,20	98,8±2,95	92,0–108,0
	♀♀♂	40	8,37±0,31	3,90–13,20	91,0±1,22	65,0–108,0

сами равномерно ловилась подросшая молодежь лосося, и ее отсутствие в летних уловах было связано с ее отсутствием в районе исследований. По-видимому, молодежь атлантического лосося, скатывавшаяся из северных рек Норвегии и западного Мурмана, перемещалась в прибрежной зоне за пределами района установки ярусов.

Средняя масса рыб в ярусных уловах составила 3,4 кг при средней длине 69,4 см (табл. 102). Наиболее крупных лососей вылавливали в феврале–июне, со второй половины лета и осенью средние показатели их длины снижались примерно на 20 см, а массы – на 1 кг. Сезонные различия по длине и массе рыб определялись изменениями их возрастного состава: преобладанием старшевозрастных рыб в весенних уловах и снижением их доли осенью (см. рис. 87). Размерно-весовые показатели рыб от одного до трех годов морского нагула (см. табл. 101) оказались близки к соответствующим показателям рыб, заходящих на нерест в северные реки России (см. гл. 3).



Рис. 92. Половой состав атлантического лосося на востоке Норвежского и западе Баренцева морей (расчеты автора по материалам И.П. Шестопала)

Fig. 92. Sex composition of Atlantic salmon in the east Norwain and west Barents Seas. The author's calculation are made according to the materials of I.P. Shestopal

Таблица 102. Сезонная изменчивость длины и массы атлантического лосося из ярусных уловов в смежных районах Баренцева и Норвежского морей (по: Шестопал, Мартынов, 1985)

Table 102. Seasonal variability in the length and weight of; Atlantic salmon from long line catches in the adjacent regions of the Barents and Norwegian Seas (after: Shestopal, Martynov, 1985)

Месяц	Длина АС, см			Масса, кг		
	n	M±m	lim	n	M±m	lim
Январь	1	48,0	—	1	1,16	—
Февраль	21	69,5±2,23	58,0–93,0	21	3,75±0,44	2,0–9,2
Март	74	68,7±1,02	43,0–94,5	74	3,20±0,16	0,8–9,2
Апрель	238	71,1±0,61	42,0–99,0	232	3,48±0,11	0,7–12,6
Май	148	72,4±0,96	45,5–108,0	146	3,66±0,19	0,8–13,2
Июнь	76	72,3±1,18	50,5–102,0	76	3,73±0,22	1,0–11,0
Июль	7	63,7±5,24	51,5–94,0	7	2,61±0,61	1,5–6,1
Август	5	62,1±5,10	46,5–78,0	5	2,85±0,67	1,5–5,4
Сентябрь	17	39,7±3,16	31,0–64,0	17	0,89±0,22	0,3–2,7
Октябрь	14	56,7±4,29	34,5–74,0	14	2,40±0,42	0,4–4,6
Ноябрь	1	37,7	—	1	0,50	—
Декабрь	3	52,5±8,82	35,0–65,0	3	2,07±0,84	0,5–3,4
В среднем	605	69,4±0,05	31,0–108,0	597	3,40±0,08	0,3–13,2

Половой состав старшевозрастных рыб соответствовал таковому анадромных мигрантов при заходе в северные реки России (рис. 92). Среди тинды преобладали самцы, средний коэффициент зрелости которых составил 0,21 %. У отдельных рыб он достигал 1 %, что свидетельствует о созревании рыб. Среди старшевозрастных особей преобладали самки.

Прямым указанием на то, что в весенне-летний период в восточной части Норвежского моря северней 70° с.ш. концентрируются лосося, идущие на нерест в реки северо-восточной части ареала, свидетельствует возврат меток от помеченных в данном районе рыб из промысловых уловов лосося в реках Мурмана, бассейна Белого моря и р. Печоре (Бакштанский, Нестеров, 1973; Антонова, Чуксина, 1987).

6.2. ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ В БЕЛОМ МОРЕ

Получить представление об особенностях миграций атлантического лосося в Белом море можно по результатам мечения анадромных мигрантов на прибрежных морских тонях (Кузьмин, 1981; Кулида, Мартынов, 1987) и вальчаков в р. Варзуге (Азбелев, Лагунов, 1956; Мельникова, 1962, 1968; Бакштанский, Яковенко, 1976). Рекруты и повторно нерестующие лосося заходят в Белое море вдоль Зимнего берега (рис. 93, а), по-видимо-

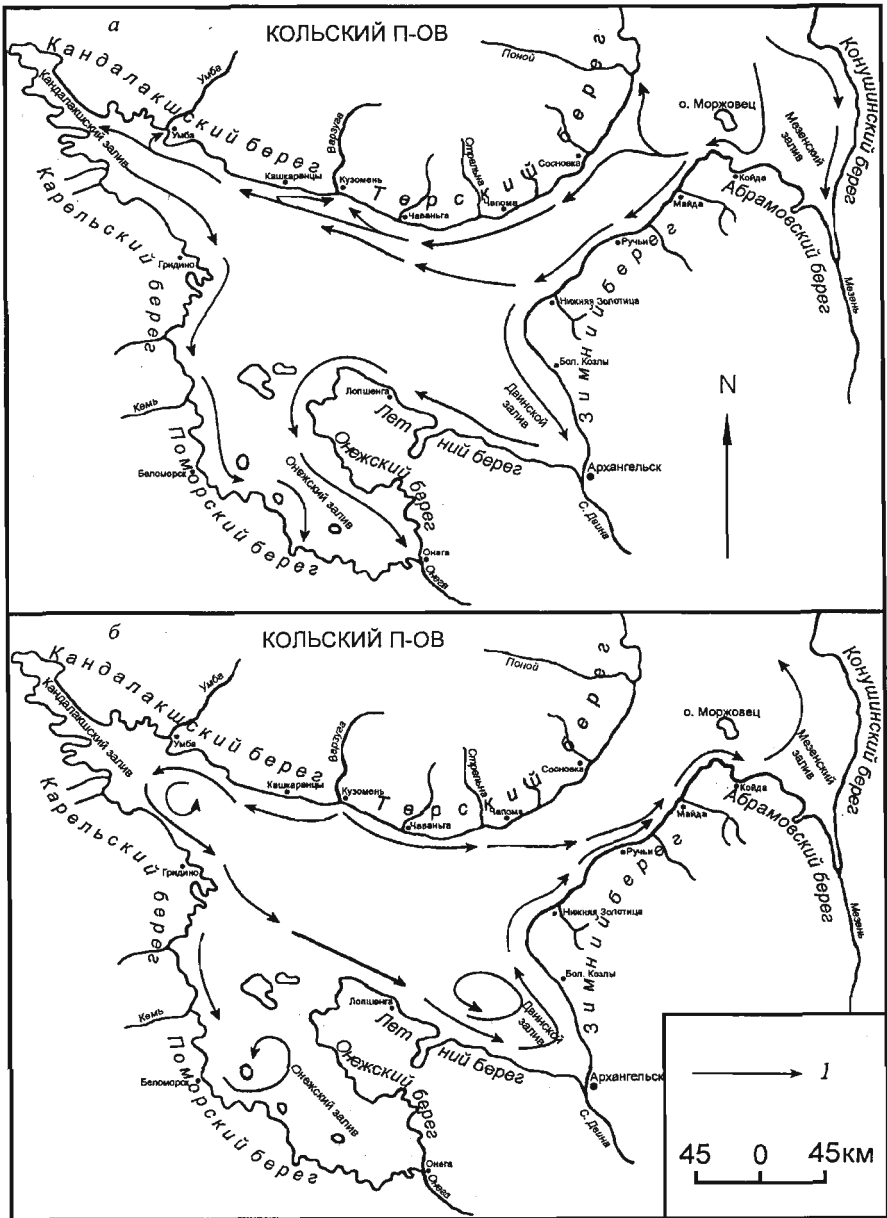


Рис. 93. Схема основных миграций производителей (а) и вальчаков (б) атлантического лосося в Белом море (по: Мельникова, 1962, 1966; Бакштанский, Яковенко, 1976; Кузьмин, 1981в; Кулида, Мартынов, 1987).

I - направление миграций

Fig. 93. Scheme of main migrations of Atlantic salmon running fish (a) and end kelts (б) in the White Sea (after: Melnikova, 1962, 1966; Bakshtanskiy, Yakovenko, 1976; Kuzmin, 1981в; Kulida, Martynov, 1987).

I - direction of migrations

му, ориентируясь на стоковые течения опресненных беломорских вод. Рыбы, помеченные на морских тонях Зимнего берега в районе Майда-Койда, были повторно выловлены в реках Северной Двине, Поной, Варзуге и Умбе (Кулида, Мартынов, 1987; см. гл. 8). Таким образом, беломорский лосось рек Мурманской области, пройдя вдоль северо-восточной части Зимнего берега, пересекает горло Белого моря и уже после этого продолжает миграцию вдоль Терского берега. При этом миграционные пути понойского, варзугского и умбского лососей существенно различаются.

Лосось р. Поноя пересекает Горло южнее родной реки и, скорее всего, возвращается к ее устью, перемещаясь вдоль Терского берега в северо-восточном направлении. Варзугский лосось после пересечения Горла продолжает миграцию вдоль Терского берега в юго-западном направлении. При этом часть рыб минует устье родной реки и возвращается к нему в северо-восточном направлении. Лосось р. Умбы, по-видимому, перемещается в юго-западном и западном направлениях мористее. Он вплотную подходит к Терскому берегу после того, как минует р. Варзугу: ни один лосось, помеченный на морских тонях варзугского промыслового района, не был вторично отловлен в р. Умбе (Кузьмин, 1981; Кулида, Мартынов, 1987). Ранее на основе анализа весового состава морских уловов было показано (Азбелев, 1960; Мельникова, 1966), что лосось р. Умбы, отличающийся от варзугского более крупными размерами, облавливается на участке Терского берега от д. Кашкаранцы до с. Умба.

Атлантический лосось рек Карелии заходит в Белое море тоже вдоль Зимнего берега. Так, на морских тонях в районе Воронова мыса (Зимний берег) в 1985 г. рыбаками колхоза «Освобождение» было выловлено 2 экз. взрослого лосося с метками Выгского рыбоводного завода. Из-за отрывочности материалов судить о путях дальнейшей миграции лосося Карельского берега затруднительно. По крайней мере, лосось рек кутовой части Кандалакшского залива, по-видимому, пересекает Горло и перемещается вдоль Терского берега; одна из рыб, помеченная на морской тоне варзугского промыслового района, была повторно отловлена в р. Колвице (Кулида, Мартынов, 1987).

Лосось рек Двинского и Онежского заливов Белого моря, куда впадают реки Северная Двина и Онега, не пересекает Горло и, видимо, мигрирует на нерест, придерживаясь Зимнего, Летнего, Онежского и Поморского берегов. Рыбы, помеченные на морских тонях Зимнего берега, не встречены в уловах в р. Мезени. Возможно, лосось рек Мезенского залива, привлекаемый стоком Мезени и Кулоя, не проникает в Горло и перемещается к устью родных рек, придерживаясь Конушинского берега.

Большинство отнерестившихся лососей покидают беломорские реки весной. Как показано на примере лосося р. Варзуги, вальчаки рассредотачиваются по акватории Белого моря достаточно широко (см. рис. 93, б), однако значительная их часть в короткие сроки покидает Белое море, мигрируя вдоль Зимнего берега (Яковенко, Бакштанский, 1976). Вальчаки как

бы повторяют свой прошлогодний путь к нерестилищам в обратном направлении. Посленерестовые мигранты лосося, задерживающиеся в Белом море, откармливаются на скоплениях беломорской сельди в районе Терского берега, а также в Кандалакшском, Двинском и Онежском заливах (Лагунов, Азбелев, 1956; Мельникова, 1962; Бакштанский, Яковенко, 1976).

Скорость миграции вальчаков в районе Зимнего берега составила около 20 км/сут, а в других районах моря – около 10 км/сут (Бакштанский, Яковенко, 1976). Анадромные мигранты перемещались вдоль Зимнего берега со средней скоростью 23,4 км/сут, а у отдельных рыб она достигала 55 км/сут (Кулида, Мартынов, 1987). Средняя скорость перемещения анадромных мигрантов лосося вдоль Терского берега достигала 30 км/сут (Потуткин, 2004).

Анадромные мигранты лосося в Белом море практически не питаются. В 1984 г. при обследовании более 300 рыб из уловов на морских тонях Белого моря в районе р. Чаванги только у одного лосося в желудке были обнаружены остатки морской пищи. Из 600 желудков лосося, выловленного на речных и морских тонях в районе р. Варзуги, только в 40 (6,6 %) присутствовала слабо переваренная пища, представленная бокоплавами (*Themisto libellula*), песчанкой, сельдью и мойвой (Шестопал и др., 1981). У большинства рыб желудки были пусты или содержали незначительные сильно переваренные фрагменты пищи. Не исключено, что слабо переваренная пища содержалась в желудках вальчаков, нагуливавшихся в Белом море. По устному сообщению С.В. Кулиды, ни в одном из более чем 1000 вскрытых желудков лососей, вылавливавшихся на морских тонях Зимнего берега, не было обнаружено даже остатков пищи. Можно считать, что нерестовые мигранты беломорского лосося прекращают питаться при подходе к Горлу.

Белое море является местом пребывания не только производителей, но и постсмолтов атлантического лосося, которые в качестве прилова обычно встречаются в уловах беломорской сельди, выловленной мелкоячейными ставными неводами (Мельникова, 1959). Скатившаяся в море молодь лосося интенсивно питается и растет. Время, в течение которого постсмолты находятся в пределах Белого моря, неизвестно. Скорее всего, оно будет зависеть от удаленности той или иной реки от Горла. Учитывая временной интервал между окончанием пократной миграции молоди лосося в беломорских реках (см. гл. 4) и появлением постсмолтов осенью в дрефтерных исследовательских уловах (Шестопал, Мартынов, 1985), можно предположить, что длительность промежуточного нагула постсмолтов в Белом море составляет примерно месяц, хотя отдельные рыбы могут задерживаться и до глубокой осени. Так, два постсмолта были отловлены ставным лососевым неводом в середине октября 1982 г. на Терском берегу при проведении В.З. Салмовым (неопубликованные данные) мечения анадромных мигрантов.

За время пребывания постсмолтов в Белом море на их чешуе формируется переходное кольцо. В 1985 г. рыбы с переходным кольцом на чешуе среди анадромных мигрантов понойского лосося составили 6,9 % ($n = 537$), варзугского – 92,7 % ($n = 3039$), умбского – 92,8 % ($n = 803$), среднее число склеритов в нем изменялось от 7,3 до 13,4, а расчисленная средняя длина рыб по формировании кольца – от 22,4 до 26,5 см:

Река	n	Число склеритов, шт.	Длина тела АС, см
Поной	9	7,3±0,75 (4–10)	22,4±1,06 (18,2–27,6)
Варзуга	212	13,4±0,18 (5–19)	24,4±0,23 (13,3–33,7)
Умба	152	12,2±0,20 (4–18)	26,5±0,25 (13,2–35,1)

Видно, что за время пребывания в распресненных водах Белого моря длина постсмолтов значительно увеличивается; самый мелкий в регионе варзугский покотник ко времени выхода в Баренцево море становится крупнее в 2 раза. Переходные кольца в 85 % случаев обнаружены на чешуе лосося р. Онеги и в 50 % случаев – р. Мезени (Кулида, 1982). Среднее количество склеритов в них соответственно составило 12 и 5.

Низкая встречаемость рыб с переходным кольцом на чешуе среди понойских лососей может быть связана с близостью нерестовой реки к Баренцеву морю, соленые воды которого поступают в Белое море вдоль западного побережья Горла (см. рис. 4). Данное обстоятельство приводит к тому, что понойские покотники попадают в морскую среду с повышенной соленостью, а близость к выходу из Горла способствует их более быстрому переходу в Баренцево море. Видимо, в таких условиях на чешуе постсмолтов формируются склериты, не отличающиеся по ширине от океанических.

Сведения о перемещении постсмолтов лосося в Белом море малочисленны. По данным С.И. Долотова (1997), молодь лосося, скатившаяся из р. Стрельны, перемещается вдоль Терского берега в восточном направлении, т. е. в том же, что и варзугские вальчаки.

6.3. РОСТ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ РЕК СЕВЕРА РОССИИ В МОРСКОЙ ПЕРИОД ЖИЗНИ

Судя по времени закладки узких склеритов, рост постсмолтов атлантического лосося продолжается до середины ноября и, с учетом сроков ската из северных рек, составляет 4–4,5 мес. (Шестопад, Мартынов, 1985). Первое морское годовое кольцо, состоящее из трех узких склеритов, формируется на чешуе во второй половине ноября – начале декабря. Затем в течение примерно двух последующих месяцев рост рыб приостанавливается.

На втором году жизни в море рост лососей возобновляется в конце января – начале марта и продолжается до начала ноября. Однако уже в августе у части рыб на чешуе откладываются узкие склериты, что свиде-

Таблица 103. Количество широких и узких склеритов во второй морской годовой зоне чешуи у атлантического лосося возрастной группы P+2+ (по: Шестопал, Мартынов, 1985 с изменениями)

Table 103. The number of wide and narrow circuiy in the second sea year zone of Atlantic salmon scale of P+2+ age group (after: Schestopal, Martynov, 1985)

Месяц, декада	n	Количество широких «летних» склеритов		Количество узких «зимних» склеритов	
		$M \pm m$	lim	$M \pm m$	lim
Февраль					
II	18	23,6±0,91	18–32	5,4±0,70	3–15
Март					
II	19	22,9±0,96	15–31	7,6±0,64	3–15
III	21	22,7±1,06	13–33	7,8±0,49	5–14
Апрель					
I	12	25,2±1,64	18–38	8,7±0,18	3–17
II	27	21,9±0,99	11–27	10,8±0,80	3–22
III	53	23,2±0,62	14–35	10,2±0,47	4–11
Май					
I	6	26,5±1,94	20–33	7,5±1,10	3–10
II	9	24,6±1,87	12–29	11,0±0,93	8–17
III	11	24,5±1,14	19–32	12,1±0,80	8–17
Июнь					
I	2	—	20; 19	—	10; 17

Примечание. Рыба отловлена ярусами в смежных районах Норвежского и Баренцева морей.

тельствует о замедлении их роста. С сентября по октябрь доля рыб с «закрытым» краем чешуи увеличивается до 71,4 %, и в ноябре у всех рыб по периметру чешуйной пластинки имеются узкие склериты. Таким образом, интенсивный рост лососей на втором году жизни в море, когда на чешуе откладываются широкие склериты, длится примерно 5,5 мес. В среднем на их чешуе за это время откладывается 24 склерита (табл. 103). В отличие от первой зимовки рост лососей во время второй зимовки в море не прекращается. Если число широких «летних» склеритов у рыб в возрастной группе P+2+ в течение зимы остается неизменным, то количество узких «зимних» склеритов со второй декады февраля по третью декаду мая увеличивается с 5,4 до 12,1.

На третьем году жизни в море интенсивный рост лососей возобновляется в марте, когда на чешуе рыб в среднем откладывается 0,8 широких склерита. Отдельные рыбы с «закрытым» краем чешуи встречаются до начала июня (Шестопал, Мартынов, 1985). Замедление роста у части рыб, судя по закладке узких склеритов, начинается в августе, и в феврале третье годовое кольцо, в котором в среднем насчитывается шесть узких склеритов, формируется у всех рыб. В дальнейшем их число не возрастает, что свидетельствует о приостановке их роста в зимне-весенний период.

Таким образом, интенсивный рост лососей на третьем морском году жизни продолжается примерно пять месяцев.

6.3.1. СООТНОШЕНИЕ ЛИНЕЙНОГО И ВЕСОВОГО РОСТА ЛОСОСЯ В МОРЕ

В море, так же как и в реке, с возрастом происходит замедление линейного и ускорение весового роста лососей (рис. 94, 95). В популяциях,

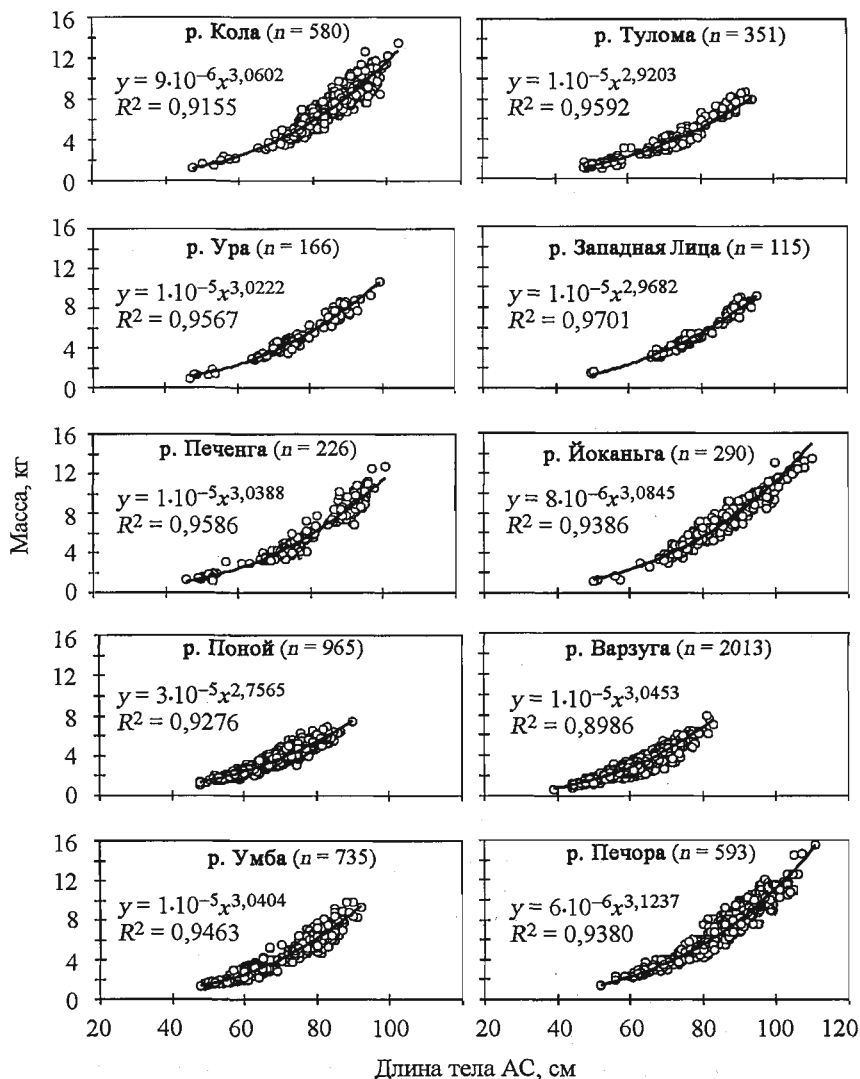


Рис. 94. Соотношение массы и длины тела АС самок-рекрутов атлантического лосося рек Европейского Севера России (наши данные)

Fig. 94. Ratio of weight (ordinate, kg) and fork length (abscissa, cm) in Atlantic salmon females-recruits from European North Russia (our data)

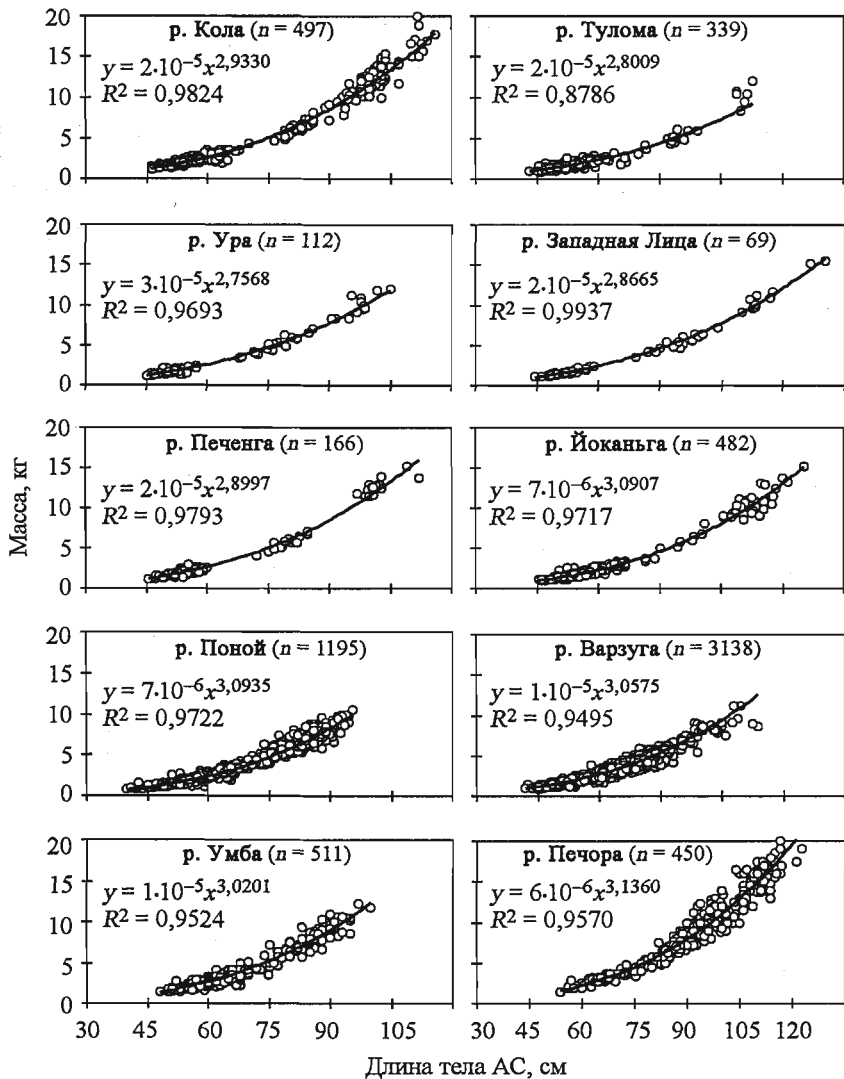


Рис. 95. Соотношение массы и длины тела АС самцов-рекрутов атлантического лосося рек Европейского Севера России (наши данные)

Fig. 95. Ratio of weight (ordinate, kg) and fork length (abscissa, cm) in Atlantic salmon males-recruits from the European North Russia (our data)

представленных рыбами летней биологической группы (лосось рек Печенги, Лицы, Уры, Туломы и Колы), степенные коэффициенты уравнений регрессии, отражающих соотношение линейного и весового роста, выше у самок. В популяциях, где высока доля «озимых» рыб, значения соответствующих коэффициентов у самцов и самок выравниваются (реки Йоканьга, Варзуга, Умба) или же начинают преобладать по величине у самцов (р. Печора).

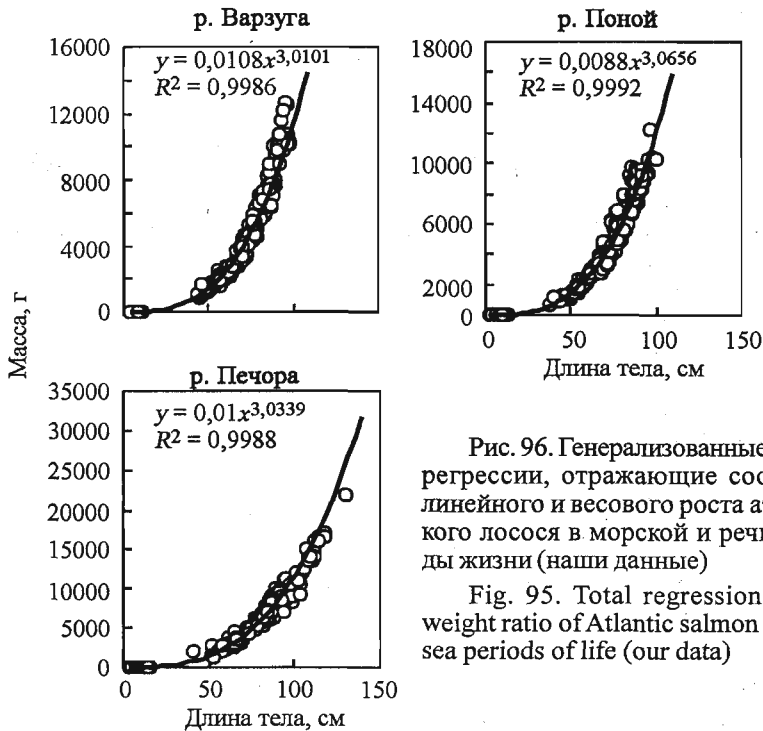


Рис. 96. Генерализованные уравнения регрессии, отражающие соотношение линейного и весового роста атлантического лосося в морской и речной периоды жизни (наши данные)

Fig. 95. Total regression of length-weight ratio of Atlantic salmon in river and sea periods of life (our data)

При переходе из реки в море соотношение линейного и весового роста лосося не претерпевает существенных изменений, и удовлетворительная ретроспективная оценка весового роста молоди может быть дана по уравнениям регрессии, полученным для производителей. При наличии эмпирических данных по размерно-весовым характеристикам рыб в популяции на всех стадиях онтогенеза могут быть получены генерализованные уравнения регрессии, отражающие соотношение линейного и весового роста рыб как в реке, так и в море (рис. 96).

6.3.2. ПОЛОВЫЕ ОСОБЕННОСТИ РОСТА ЛОСОСЯ В МОРЕ

Данные прямых наблюдений в Норвежском и Баренцевом морях свидетельствуют об отсутствии половых различий в длине и массе нагуливающих лососей в первый год морской жизни (Шестопал, Мартынов, 1985). Ретроспективная оценка линейного роста лосося по чешуе производителей целого ряда популяций также позволяет констатировать отсутствие достоверных различий средних показателей длины тела между самцами и самками в конце первого года морского нагула (Приложение, табл. 43–53). В большинстве популяций самцы и самки производителей лосося, созревающие и заходящие в реки после первого года морского нагула не отличаются по длине и массе тела (см. гл. 3). Доминирование по размерам самок

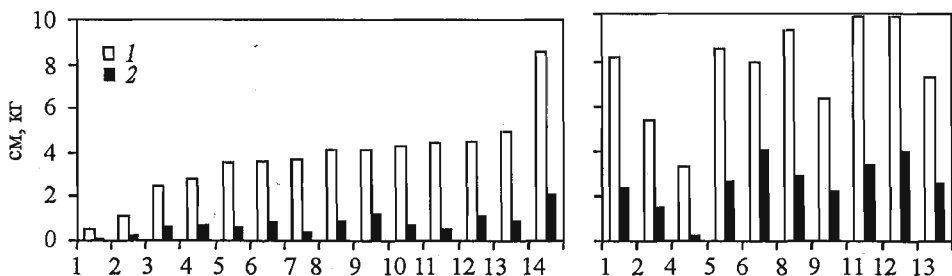


Рис. 97. Разница в длине и массе самцов и самок атлантического лосося в возрастных группах P+2+ (слева) и P+3+.

Реки: 1 – Тулома, 2 – Лица, 3 – Сояна (по: Кулида, Дерец, 1985), 4 – Умба, 5 – Ура, 6 – Онега (по: Кулида, 1986), 7 – Мезень (по: Кулида, 1984), 8 – Йоканьга, 9 – Кола, 10 – Варзуга, 11 – Северная Двина (по: Кулида, 1985), 12 – Печора, 13 – Печенга, 14 – Поной

Fig. 97. Differensis of length and weight betvin males and females of Atlantic salmon in the age groups P+2+ (left) and P+3+.

The rivers of Tuloma (1), Litsa (2), Soyana (3, after: Kulida, Derets, 1985), Umba (4), Ura (5), Onega (6, after: Kulida, 1986), Mezen' (7, after: Kulida, 1984), Yokanga (8), Kola (9), Varzuga (10), North Dvina (11, after: Kulida, 1985), Pechora (12), Pechenga (13), Ponoy (14)

среди тинды в популяциях, представленных рыбами летней и осенней биологических групп, связано не с половыми различиями в темпе роста рыб, а с различиями в типе их созревания. Тинда-самцы (межень) созревают в основном по «яровому» типу на несколько месяцев раньше и при меньших размерах, чем тинда-самки (листопадка), созревающие по «озимому» типу позже и при бóльших размерах. Объединение выборок «яровых» и «озимых» рыб создает впечатление, что в возрастной группе P+1+ самки растут быстрее самцов. При подразделении материалов на биологические группы видно, что и в смешанных по составу популяциях самки среди тинды по размерам не отличаются от самцов (см. Приложение, табл. 15).

Анализ имеющихся в нашем распоряжении материалов и литературных данных показывает, что во всех популяциях самцы на том или ином отрезке онтогенеза начинают по росту обгонять самок. В скороспелой популяции варзугского лосося, в основном представленной тиндой (меженью и листопадкой), самцы по размерам доминируют над самками уже в возрастной группе P+1+ (см. Приложение, табл. 19 и 20), причем ускорение роста самцов начинается сразу же после первой зимовки в море (см. Приложение, табл. 50). В большинстве популяций половые различия в размерах проявляются у нерестовых мигрантов в возрастной группе P+2+. В качестве исключения можно привести лосося р. Туломы, у которого различия в размерах самцов и самок очень малы или отсутствуют также среди рыб с двумя годами морского нагула, и лишь в возрастной группе P+3+ самцы становятся достоверно крупнее самок (см. гл. 3).

Абсолютные значения разницы в длине и массе самцами и самками увеличиваются с возрастом рыб и подвержены существенной межпопуляционной изменчивости (рис. 97). Если у рыб в возрасте P+2+ в

большинстве популяций половые различия по массе находятся в пределах 1 кг, а по длине тела — 4 см, то в возрасте $P+3+$ аналогичные показатели возрастают до 3–4 кг и 6–8 см. Как исключение из правила можно привести лосося р. Умбы, у которого с увеличением морского возраста половые различия в размерах снижаются. В целом половые различия в размерах одновозрастных по морскому периоду жизни рыб выше в смешанных по составу популяциях и особенно в тех из них, где высока доля рыб осенней биологической группы (реки Печора, Онега, Северная Двина, Йоканьга).

Рассмотренные выше материалы о половых особенностях роста лосося в онтогенезе позволяют сделать вывод о том, что различия в росте самцов и самок отсутствуют в течение речного периода и первого года жизни в море. Самцы начинают обгонять в росте самок на втором году морской жизни, когда средние показатели длины рыб достигают примерно 50 см.

Отсутствие половых различий в росте ювенильных пестряток и пост-смолтов, а также ювенильных рыб в возрасте $P+1+$, видимо, являются видовой адаптацией к селективному по размерам воздействию хищников, призванной сохранять половую структуру популяций на ранних этапах онтогенеза. Только по достижении размеров (в среднем 50 см), при которых рыбы выходят из-под воздействия основных хищников, происходит половая дифференциация по темпу роста, и самцы начинают расти быстрее самок.

6.3.3. РОСТ ЛОСОСЕЙ РАЗНЫХ СЕЗОННЫХ И БИОЛОГИЧЕСКИХ ГРУПП

Рассматривая рост лосося разных сезонных групп, в конечном счете мы сопоставляем разные биологические группы, поскольку та или иная сезонная группа представлена рыбами осенней или летней биологической групп. Во всех смешанных по составу популяциях рыбы осенней группы превосходят по длине и массе тела рыб летней (рис. 98), что создает впечатление о более высоком темпе роста первых. На примере варзугского лосося было показано (Мельникова, 1959а), что в морской период жизни рыбы разных сезонных, а соответственно и биологических групп не отличаются по росту. Нами также не выявлены достоверные различия в морских годовых приростах у рыб разных сезонных и биологических групп этого лосося (см. Приложение, табл. 51). У заледки приросты отсутствуют, поскольку данная сезонная группа представлена рыбами осенней биологической группы конца хода предыдущего года. Ее последний прирост фактически соответствует летним приростам рыб осенней биологической группы, завершивших нерестовую миграцию осенью предшествующего года. Наименьшие приросты длины (примерно 2 см) у закройки, у межени они достигают 13 см. Наибольшие приросты (21–24 см), сопоставимые с годовыми приростами крупного ($P+2+$) лосося, у листопадки

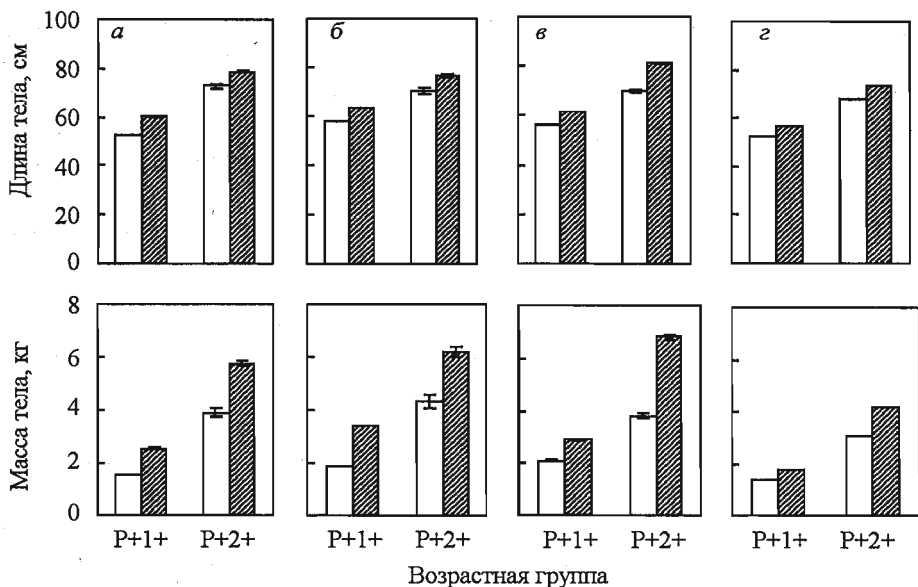


Рис. 98. Длина и масса производителей атлантического лосося осенней (обозначена штриховкой) и летней биологических групп.

a – р. Поной, 1985 г.; *б* – р. Варзуга, 1985 г.; *в* – р. Умба, 1983 г. (по: Мартынов, Кузнецова, 1985); *г* – р. Сояна, 1972 – 1978 гг. (по: Кулида, Дерез, 1985)

Fig. 98. Length and weight of adult Atlantic salmon of «winter» (marked by traits) and «spring» biological groups.

a – Ponoy River, 1985; *б* – Warzuga River, 1985; *в* – Umba River, 1983 (after: Martynov, Kuznetsova, 1985); *г* – Sojana River, 1972 – 1978 (after: Kulida, Derets, 1985)

(P+1+). Преднерестовые линейные приросты крупного варзутского лосося осенней биологической группы в возрасте P+2+ в два раза меньше, чем у листопадки, и на 2–3 см, чем у межени.

Таким образом, различия в росте рыб летней и осенней биологических групп в смешанных по составу популяциях проявляются в год захода в нерестовые реки (рис. 99). Причем данные различия связаны не с ускорением роста «озимых» рыб, а с более длительным периодом их нагула в год нерестовой миграции: во всех популяциях нерестовый ход «озимых» рыб сдвинут на несколько месяцев на более поздние сроки по сравнению с «яровыми». Сопоставление средних значений длины и массы производителей в течение нерестовой миграции не выявило их существенного повышения к концу хода в популяциях, представленных рыбами летней биологической группы (рис. 100). В популяциях «озимых» рыб к концу хода наблюдается закономерное повышение средних значений длины и массы. В смешанных популяциях (р. Варзуга) размеры «яровых» рыб, как и «озимых», имеют тенденцию к возрастанию. Во временной зоне перекрытия нерестового хода «озимого» и «ярового» лосося в р. Варзуге размеры «яровых» рыб достоверно ($p < 0,05$) ниже, чем у «озимых»

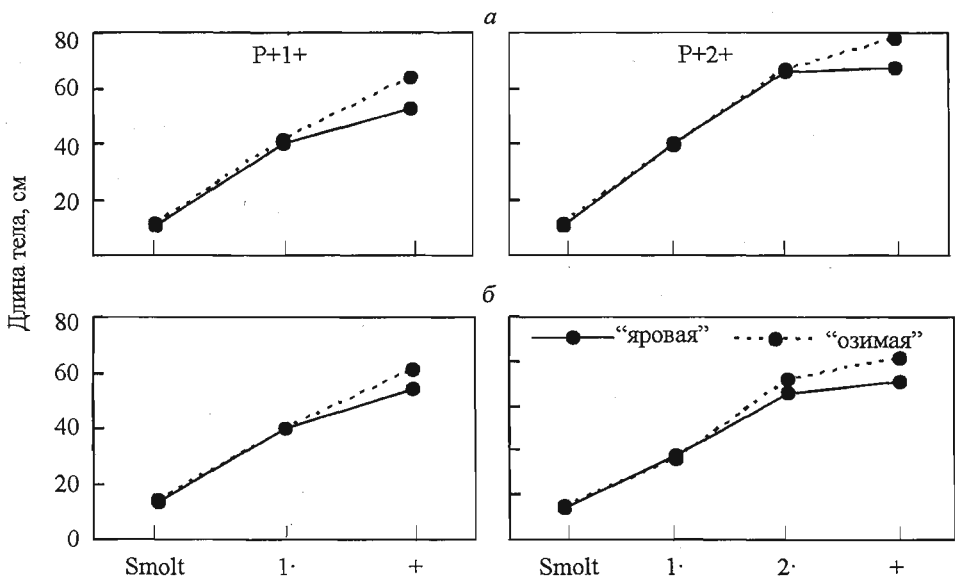


Рис. 99. Линейный рост атлантического лосося осенней и летней биологических групп в морской период жизни в реках Варзуга (а) и Поной (б)

Fig. 99. Linear growth of Atlantic salmon of «hiemal» (broken line) and «vernal» (solid line) biological groups in the Sea. а – the Varzuga River, б – the Ponoj River

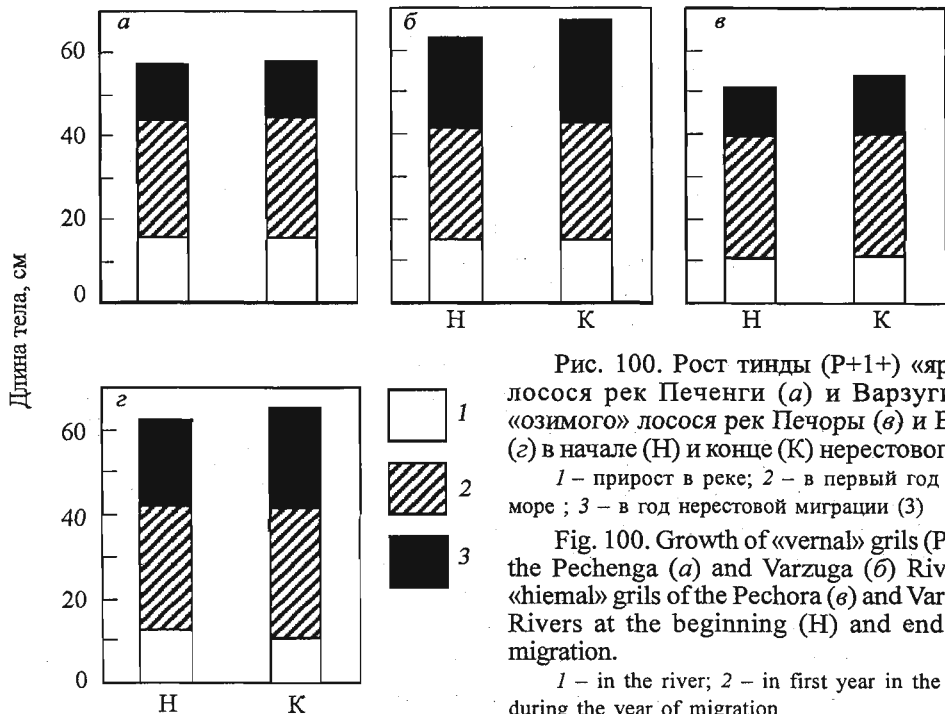


Рис. 100. Рост тинды (P+1+) «ярового» лосося рек Печенги (а) и Варзуги (б) и «озимого» лосося рек Печоры (в) и Варзуги (г) в начале (Н) и конце (К) нерестового хода.

1 – прирост в реке; 2 – в первый год жизни в море; 3 – в год нерестовой миграции (3)

Fig. 100. Growth of «vernal» grils (P+1+) of the Pechenga (а) and Varzuga (б) Rivers and «hiemal» grils of the Pechora (в) and Varzuga (г) Rivers at the beginning (Н) and end (К) of migration.

1 – in the river; 2 – in first year in the Sea; 3 – during the year of migration

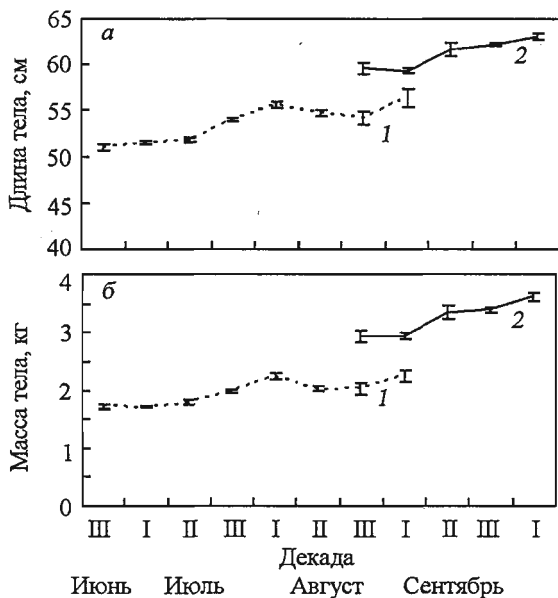


Рис. 101. Изменение средних показателей длины (а) и массы (б) «ярового» (1) и «озимого» (2) лосося р. Варзуги в течение нерестовой миграции

Fig. 101. Dynamics of average length (а) and weight (б) of «vernal» (1) and «hiemal» (2) salmon during migration in the Varzuga River

(рис. 101). В третьей декаде августа анадромные «озимые» рыбы превосходят «яровых» на 5,4 см по длине и 0,91 кг по массе, а в первой декаде сентября – соответственно на 3,0 см и 0,69 кг. Отсутствие различий в линейном росте «яровых» и «озимых» рыб до конца первой зимовки в море (см.

рис. 99) и их появление у рыб разных биологических групп, совместно идущих на нерест в реку, скорее всего связано с замедлением роста рыб летней биологической группы перед нерестовой миграцией в связи с начинающимся развитием половых продуктов.

6.3.4. МЕЖПОПУЛЯЦИОННЫЕ РАЗЛИЧИЯ РОСТА АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ В МОРЕ

Размеры половозрелых рыб при заходе в нерестовые реки являются результирующим показателем их роста в онтогенезе. Однако относительно небольшие межпопуляционные различия приростов за речной период жизни по сравнению с приростами в море позволяют использовать непосредственно измеренные параметры длины и массы нерестовых мигрантов для сравнительной характеристики их роста в морской период жизни (рис. 102). Размах межпопуляционных различий у производителей лосося по длине составляет примерно 16 см и сходен у рыб с разным периодом морского нагула. Межпопуляционный разброс средних показателей массы тела увеличивается от возрастной группы P+1+ до P+2+ у самок в два раза, а у самцов – в четыре, что обусловлено в первую очередь ускорением весового роста с возрастом рыб. Судя по непосредственно измеренным данным, наиболее высоким темпом роста в море характеризуется лосось рек Онеги, Печоры, Печенги, Северной Двины, а самым низким – Варзуги, Туломы и Поноя.

Анализ результатов ретроспективной оценки морского роста лосося свидетельствует о том, что межпопуляционные различия в росте проявляются начиная с первого года жизни в море (рис. 103). Иерархия по

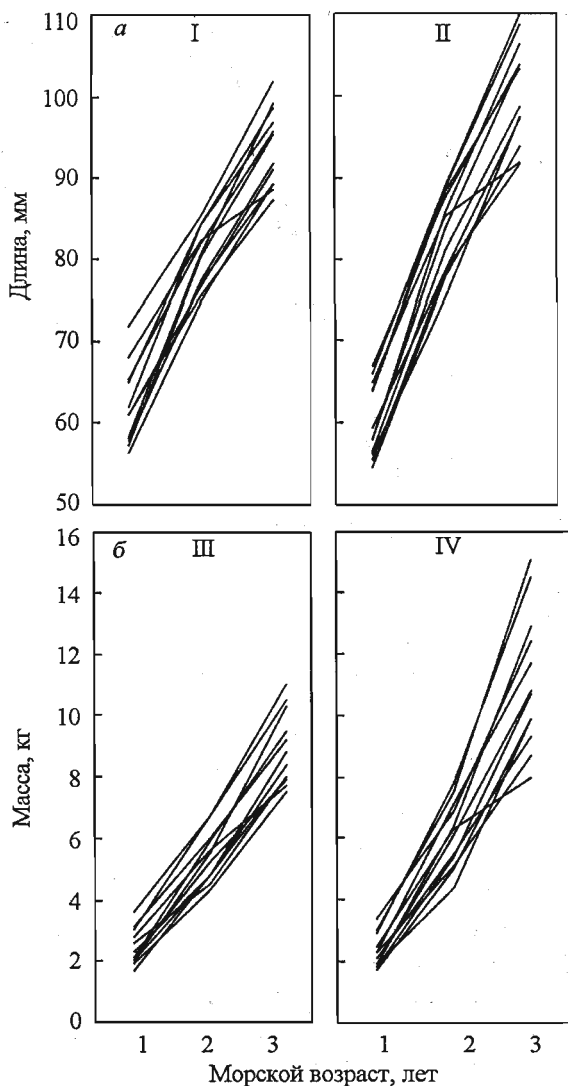


Рис. 102. Длина (а) и масса (б) производителей атлантического лосося в зависимости от морского возраста.

I – самки (сверху вниз: реки Онега, Печенга, Печора, Кола, Северная Двина, Ура, Западная Лица, Мезень, Йоканьга, Тулома, Умба, Индига); II – самцы (сверху вниз: реки Онега, Печора, Печенга, Ура, Северная Двина, Кола, Йоканьга, Тулома, Западная Лица, Индига, Умба, Мезень); III – самки (сверху вниз: реки Онега, Печора, Печенга, Кола, Северная Двина, Мезень, Западная Лица, Ура, Индига, Йоканьга, Умба, Тулома); IV – самцы (сверху вниз: реки Онега, Печора, Печенга, Северная Двина, Кола, Йоканьга, Ура, Западная Лица, Тулома, Индига, Мезень, Умба)

Fig. 102. Length (a) and weight (б) of Atlantic salmon depending on sea age in the North Russia.

I, III – females, II, IV – males

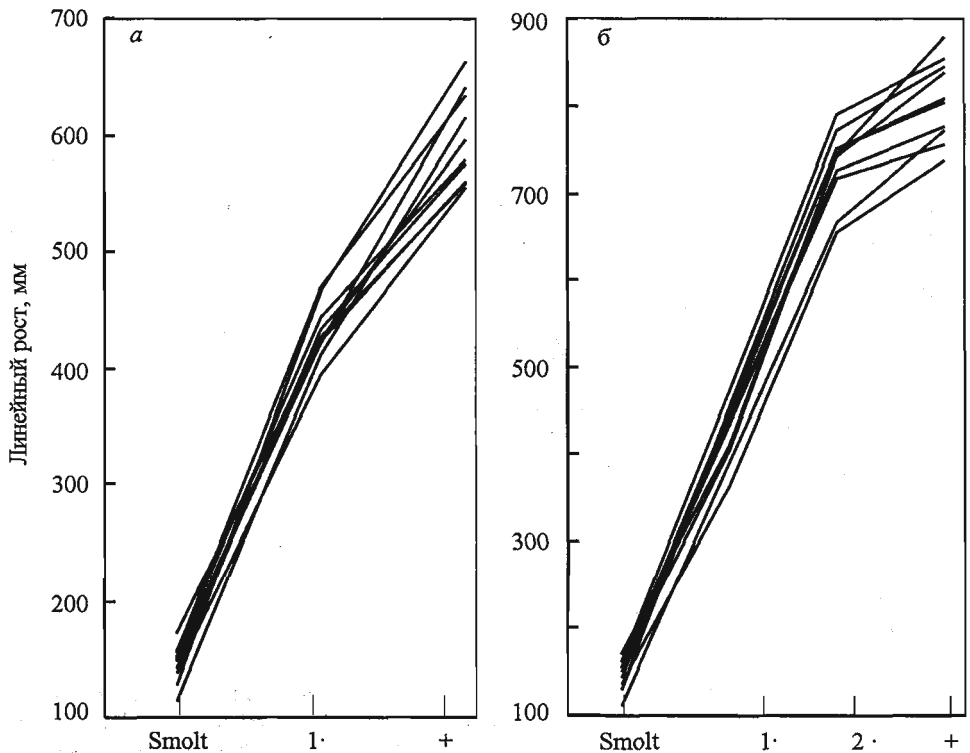


Рис. 103. Линейный рост атлантического лосося в морской период жизни. Результаты обратного расчисления по чешуе производителей.

а – возрастная группа P+1+ (сверху вниз: реки Умба, Печора, Кола, Варзуга, Йоканьга, Печенга, Ура, Лица, Тулома, Поной); *б* – возрастная группа P+2+ (сверху вниз: реки Печора, Кола, Умба, Йоканьга, Печенга, Ура, Лица, Варзуга, Тулома, Поной)

Fig. 103. Growth of Atlantic salmon in the sea period of life. Results of back calculations on scales of adult fish. To the left is the age group P+1+ (from top to low: the Uмба, Pechora, Kola, Varzuga, Iokanga, Pechenga, Ura, Litsa, Tuloma, Ponoj Rivers), to the right the age group P+2+ (from the top down: the Pechora, Kola, Uмба, Iokanga, Pechenga, Ura, Litsa, Varzuga, Tuloma, Ponoj Rivers)

величине годовых приростов, установившаяся к этому времени, может меняться в последующие годы жизни, но в целом результаты обратного расчисления роста лосося подтверждают выводы, вытекающие из сопоставления непосредственно измеренных длин и массы рыб. Как и в первом случае, аутсайдером в морском росте является лосось рек Варзуги, Туломы и Поноя, а в лидеры выходит «озимый» лосось р. Печоры (при отсутствии в сравниваемом ряду лосося р. Онеги) и «яровой» р. Печенги.

**НЕКОТОРЫЕ ФАКТОРЫ ВНУТРИВИДОВОЙ
ИЗМЕНЧИВОСТИ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ
НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ АРЕАЛА**

Наличие речного и морского периодов в онтогенезе атлантического лосося определяет формирование адаптивной изменчивости популяций под воздействием сильно различающихся условий обитания. Речной период связан с пребыванием рыб в относительно ограниченном пространстве с низким уровнем развития кормовых ресурсов. Речной период онтогенеза завершается катадромной миграцией рыб и в целом может рассматриваться как подготовительный для перехода к морскому нагулу. Морские условия отличаются неизмеримо большим жизненным пространством и богатством кормовой базы. Нагул в открытом море завершается половым созреванием рыб и анадромной миграцией в реки и может рассматриваться как подготовительный к воспроизводству в речных условиях.

Для понимания адаптивной значимости высокой внутривидовой изменчивости атлантического лосося на северо-востоке ареала представляется целесообразным рассматривать роль определяющих ее факторов отдельно в речной и морской периоды жизни рыб.

**7.1. ИЗМЕНЧИВОСТЬ РЕЧНОГО ПЕРИОДА ЖИЗНИ АТЛАНТИЧЕСКОГО
ЛОСОСЯ НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ АРЕАЛА**

Размеры и возраст. Факторы, определяющие внутривидовую изменчивость размерно-возрастной структуры покатников атлантического лосося, могут быть абиотической и биотической природы. Взаимодействуя, они определяют особенности размерно-возрастной структуры покатников в различных реках.

Длительность речного периода жизни лосося в реках севера России отрицательно коррелирует с теплосодержанием воды на НВУ «родных» рек (табл. 104, рис. 104). В основе положительной зависимости между средней продолжительностью речного периода жизни атлантического лосося и широтой местности, видимо, также лежит отрицательная связь между температурой, понижающейся с увеличением широты, и длительностью пребывания молоди в реке. Внутривидовая изменчивость возрастной структуры молоди в речной период жизни может быть свя-

Таблица 104. Средняя продолжительность речного периода жизни атлантического лосося и сумма градусо-дней воды в реках Севера России

Table 104. Average river age of Atlantic salmon and the sum of water temperature-days in the rivers of the North of Russia

Река	Средний речной возраст, лет	Источник информации	Сумма градусо-дней
Онега	2,61	Кулида, 1981	2182
Северная Двина	2,81	Кулида, 1985	1804
Мезень	2,86	Кулида, 1981	1646
Пинега	2,95	Смирнов, 1935	1755
Варзуга	2,95	Наши данные	1672
Кола	2,84	То же	1532
Умба	3,19	«-»	1607
Печенга	3,19	«-»	1426
Йоканьга	3,76	«-»	1355
Поной	3,77	«-»	1370
Тулома	3,90	«-»	1702
Ура	4,06	«-»	1338
Бол. Западная Лица	4,07	«-»	1531
В. Печора	3,91	Владимирская, 1957	1510
Щугор	3,97	Мартынов, 1983	1264

Примечание. Сумму градусо-дней определяли как среднее из годовых значений по гидрометеопостам, расположенным в бассейне соответствующей реки в пределах НВУ атлантического лосося (см. Приложение, табл. 1).

зана со степенью гетерогенности температурного режима на микростациях, занимаемых пестрятками. В вегетационный период определенная мозаичность температурного режима на них формируется под влиянием инсоляции и поступления охлажденных грунтовых вод. На НВУ в пределах порогов в прибрежной полосе, где на малых глубинах скорость течения замедлена, температура воды за счет инсоляции обычно на 3–4 °С выше, чем в центральной части порога. Небольшой размах возрастного ряда покнатников лосося наблюдается в крупных реках Центральной геоморфологической провинции, характеризующейся широким развитием карстовых явлений и сглаженным температурным режимом. Увеличение размаха возрастного ряда покнатников в малых ре-

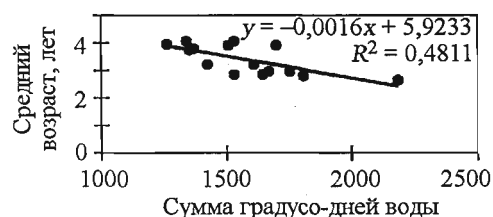


Рис. 104. Зависимость средней продолжительности речного периода жизни атлантического лосося на Севере России от тепло-содержания воды в нерестовых реках (по данным табл. 104)

Fig. 104. Dependence of average duration of the river life period of Atlantic salmon in the North of Russia on water temperature in spawning rivers. Data from Table 104

ках Мурмана может быть связано не только с абиотическими, но и биотическими условиями.

На Севере России средний показатель смертности в период от ската молоди лосося в море и до возврата взрослых рыб на нерест в реки достигает 95 % (Бакштанский и др., 1976). Очевидно, что большая доля естественной смертности в этот период приходится на покатную миграцию и ранний период морской жизни, когда относительно небольшие размеры делают молодь более доступной для хищников. Основным туводным хищником, питающимся молодь лосося в период покатной миграции, является щука, которая широко распространена на Севере России и встречается во всех лососевых реках (см. гл. 5). К дополнительным хищникам со сходной экологией питания можно отнести крупную речную кумжу (р. Йоканьга) и арктического гольца (р. Варзино). Эти три вида могут быть существенным фактором элиминации покатной молоди лосося. Налим, который также широко распространен в лососевых реках, потребляет молодь лосося на стадии пестрятки. Его питание покатной молодь не отмечено.

В р. Умба щука выедает до 35 % покатной молоди лосося (Кузьмин и др., 1985). Как показано для р. Кереть, на питание выпущенной в реку заводской молодь лосося в основном переходят средние по размерам щуки массой от 1–2 кг (Костылев, Ермолаев, 1982а). Ими выедается 25–30 % заводской молоди, выпущенной в реку (Бугаев и др., 1986). В малой беломорской р. Порье щукой истребляется до 1/3 диких покатников (Смирнов и др., 1977).

В целом ряде исследований, обзор которых приводится в монографии Ю.Ю. Дгебуадзе (2001), показано повышение элективности водных хищников по мере увеличения (до определенного уровня) размеров жертв. Однако следует подчеркнуть, что в большинстве из рассмотренных работ характер элективности хищников устанавливался по отношению к беспозвоночным. В.С. Ивлевым (1955) в эксперименте показано увеличение элективности щуки в отношении среднеразмерных особей воблы. Предпочтение щукой более мелких рыб выявлено в экспериментальных условиях при использовании в качестве жертв молоди красноперки (Hart, Hamrin, 1988). При сопоставлении размерных характеристик заводской молоди балтийского лосося, помеченной перед выпуском в реку, с соответствующими показателями меченой молоди, обнаруженной в желудках щук, установлено, что в естественных условиях хищником поедается более мелкая молодь (Larsson, 1977). На примере карповых рыб Саратовского водохранилища (чехонь, синец, уклея, плотва, лещ, густера) показано, что хищниками (щука, сом, судак, жерех, окунь, берш, налим) в наибольшей степени выедаются мелкие особи младших возрастных групп. С увеличением размеров жертв степень их выедания хищниками снижалась и при достижении длины 30 см достигала нулевых значений (Ермолин, 1979).

В природной среде взаимоотношения между покатной молодью лосося и основным туводным хищником щукой носят сложный коадаптивный характер (Бакштанский, Нестеров, 1976; Бакштанский и др., 1980а, 1990; Bakshantsky, Nesterov, 1974; Bakshantsky et al., 1977). Показано, что поведенческие реакции потенциальной жертвы на меняющиеся абиотические условия среды носят выраженный адаптивный характер и в конечном счете направлены на избегание хищника. С другой стороны, в период катадромной миграции молоди лосося хищник способен менять свой обычный ритм суточной активности, согласуя его с суточной ритмикой миграции жертвы. При этом существенным обстоятельством является взаимодействие хищника не с одиночными особями жертвы, а с их стайными образованиями (Бакштанский и др., 1978).

Выедая более мелких рыб, хищники, несомненно, способствуют формированию особенностей размерной и возрастной структуры покатной молоди в популяциях лосося. Роль данного фактора может быть выявлена при сопоставлении размерно-возрастной изменчивости покатников в реках с высокой и низкой численностью засадных хищников. В качестве выраженных крайних вариантов можно рассмотреть размерно-возрастную структуру покатников лосося озерно-речной системы Йоканьги, где засадные хищники представлены многочисленными щукой и кумжей, и Печоры, в безозерных лососевых притоках которой обитает малочисленная щука. Особенности размерно-весовой изменчивости йоканьгских покатников состоят почти в полном совпадении размаха колебаний и небольших различиях средних показателей длины и массы тела у рыб всех возрастных групп (рис. 105, а; см. табл. 78). Средние показатели размеров молоди печорского лосося на стадии покатника существенно различаются не только в крайних, но и смежных возрастных группах, а пределы колебаний размеров с увеличением возрастной категории закономерно смещаются вправо (см. рис. 105, б, табл. 84). Изменчивость размерно-возрастных параметров покатной молоди лосося других исследованных нами рек занимает промежуточное положение. У лосося рек Мурмана по своему характеру она близка к «йоканьгскому», а в ряде беломорских рек (Варзуга, Чаваньга, Стрельна) — к «печорскому» типам.

Если принять за обобщенный показатель размерно-возрастной изменчивости покатников разницу средних длин рыб в крайних возрастных группах и соотнести их с суммарной численностью засадных хищников на НВУ лосося (табл. 105), то между данными параметрами выявляется обратная зависимость (рис. 106): чем выше численность хищников, тем меньше фенотипические различия между рыбами разных возрастных групп. При этом размерное сходство между ними достигается через возрастные различия в темпе роста, когда младшевозрастные покатники зачастую растут быстрее старшевозрастных в несколько раз (см. раздел 4.3).

Выедая мелких покатников, селективные хищники в конечном счете осуществляют отбор по темпу роста. У крупных рыб, которые могут быть

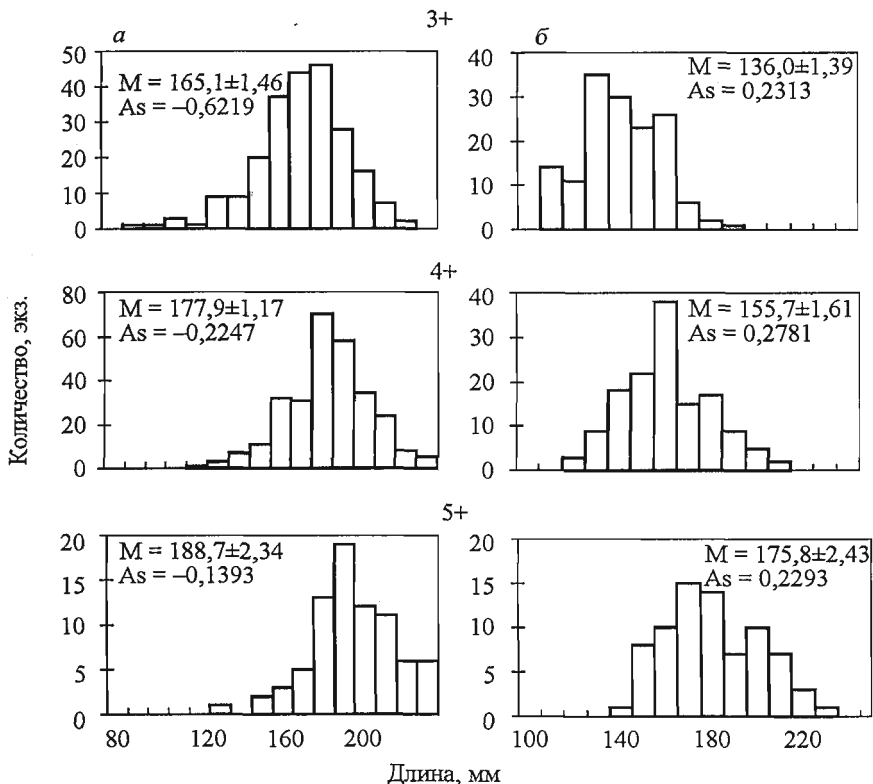


Рис. 105. Гистограммы распределений по длине разновозрастных покатников атлантического лосося рек Йоканьги (а) и Печоры (б). Результаты обратного расчисления по чешуе производителей

Fig. 105. Length-frequency distributions of Atlantic salmon smolts in the Iokanga (a) and Pechora (b) Rives by age. Results of beak calculations on scales of adult fish

представлены, с одной стороны, младшевозрастными быстро растущими особями, а с другой – тугорослыми старшевозрастными, появляется больше шансов выжить. Отбор рыб с более высоким темпом роста будет происходить во всех возрастных группах, однако младшевозрастные, а следовательно, более мелкие покатники будут испытывать больший пресс хищников, чем старшевозрастные. Таким образом, положительный отбор по темпу роста окажется более сильным в младшевозрастных группах покатников. При длительном воздействии отбора должно произойти сближение средних показателей длины рыб в младших и старших возрастных группах, причем степень конвергенции будет зависеть от силы давления отбора, которая пропорциональна численности хищников.

Кроме того, в результате отбора младшевозрастных рыб с высоким темпом роста и старшевозрастных тугорослых рыб происходит растяжение возрастных рядов покатников, что мы и наблюдаем в популяциях атлантического лосося, воспроизводящихся в насыщенных хищниками от-

Таблица 105. Возрастная изменчивость длины тела покатников атлантического лосося в реках на Севере России (наши данные)

Table 105. Age variability of length of Atlantic salmon smolts in the rivers of the North of Russia (our data)

Река	Суммированная численность хищников, баллы	Длина АС, см					Разница средних длин в крайних возрастных группах
		2+	3+	4+	5+	6+	
Стрельна	2	11,4±0,31 (7)	11,4±0,05 (314)	11,9±0,09 (126)	12,9±0,66 (11)		1,4
Ура	4	14,5±0,61 (18)	14,2±0,25 (74)	14,1±0,16 (137)	13,8±0,15 (93)	15,1±0,38 (12)	0,6
Умба	3	12,1±0,19 (48)	12,8±0,15 (129)	13,4±0,19 (81)	14,0±0,48 (14)		1,9
Печенга	3	14,7±0,18 (72)	15,6±0,1 (320)	15,1±0,15 (153)	16,1±0,45 (43)		1,4
Поной	2		13,0±0,17 (109)	13,8±0,14 (120)	14,8±0,17 (55)		1,8
Лица	3		14,7±0,21 (69)	14,9±0,13 (184)	14,8±0,17 (80)	15,8±0,37 (9)	1,1
Кола	4	14,8±0,029 (32)	15,3±0,15 (143)	16,2±0,25 (70)	15,3±0,39 (18)		0,5
Печора	1		13,8±0,19 (78)	15,6±0,16 (139)	17,3±0,43 (32)		3,5
Тулома	4	14,0±0,43 (14)	15,1±0,18 (105)	15,3±0,15 (169)	16,1±0,27 (65)		1
Варзуга	2	10,1±0,22 (62)	11,1±0,14 (142)	12,4±0,23 (54)			2,3
Йоканьга	6	14,6±0,45 (2)	15,5±0,10 (120)	16,0±0,07 (120)	16,2±0,13 (62)	16,9±0,61 (4)	0,7

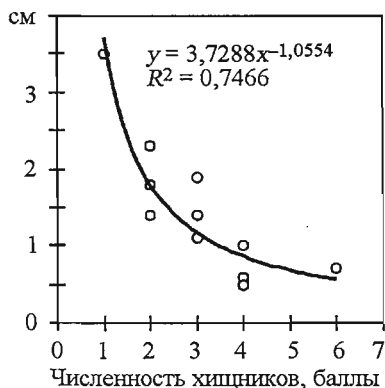
Примечание. В скобках указано количество экземпляров. Суммарная численность хищников приводится на основе табл. 42 Приложения; данные по р. Стрельна – Долотов, 1997, по р. Йоканьга – Зубченко и др., 1991.

носителем небольших озерно-речных системах Мурмана, где покатники представлены рыбами до шести возрастных групп (от 2+ до 7+). В крупных безозерных лососевых реках с низкой плотностью хищников покатная молодь лосося представлена 3–4 возрастными категориями.

Высказанное П.И. Новиковым (1953) положение о том, что молодь лосося скатывается в море по достижении определенного размера и в значительной мере независимо от возраста было основано на том факте, что быстро растущая молодь мигрирует в море в более раннем возрасте, чем тугорослая, но при близких с ней средних показателях длины. Данное положение получило название «концепции предопределенности размеров покатника» (Дирин, 1980). Наличие популяций лосося, в которых на-

Рис. 106. Связь между размерно-возрастной изменчивостью покатников атлантического лосося (разница средних показателей длин у покатников в крайних возрастных классах) и численностью туводных хищников (по данным табл. 105)

Fig. 106. The difference of average length in minimal and maximal age groups of fish (on ordinate) plotted against predator number (on abscissa) for salmon rivers in the North of Russia. Data from Table 105



блодаются существенные различия средних показателей длины и массы разновозрастных покатников, а также большой размах колебаний размеров рыб в пределах

возрастных групп послужили основанием для критики представления о предопределенности размеров смолта (Азбелев, 1960; Дирин, 1980). Вместе с тем на уровне вида размеры, при которых наступает смолтификация, несомненно, наследственно детерминированы, и межпопуляционные различия длины и массы покатников демонстрируют изменчивость генома вида в разных условиях ареала. Так, средняя масса покатников лосося на Севере России различается почти в 4 раза: от 10 г в р. Варзуге до 39,7 г в р. Йоканьге. Причем в р. Варзуге разновозрастные покатники существенно различаются по средним показателям длины и массы, демонстрируя положительную связь между возрастом и размерами смолта (см. табл. 82), а в р. Йоканьге такие различия практически отсутствуют, что может быть истолковано в пользу представления о предопределенности размеров покатника (см. табл. 78). На наш взгляд, степень выраженности феномена предопределенности размеров покатника в разных популяциях атлантического лосося во многом может быть связана со степенью воздействия хищников.

Анализ роста молоди лосося (см. гл. 4) свидетельствуют о его более высоком темпе в баренцевоморских реках. Самый высокий темп роста молоди лосося в р. Йоканьге, характеризующейся относительно низким теплосодержанием воды, на наш взгляд, может быть в определенной степени связан с воздействием хищников. Наиболее низкий темп роста молоди лосося в р. Варзуге с относительно высоким теплосодержанием воды, по мнению Э.Л. Бакиштанского и В.Д. Нестерова, высказанному ими при обсуждении данной работы, может быть результатом популяционной адаптации к особенностям условий воспроизводства в этой реке, характеризующейся высокой долей в составе НВУ нерестовых площадей. По данным Р.В. Казакова с соавт. (1992), доля нерестовых участков лосося в общей площади НВУ р. Варзуги составляет 23 %, что в 2,3 раза превышает соответствующий показатель для р. Онеги (Кулида, 1982) и в 3,3 раза – для североуральской р. Шугор (Мартынов, 1979, 1983). При высоком соотношении нерестовых и выростных площадей в р. Варзуге численность

Таблица 106. Доля карликовых самцов среди самцов-пестряток в популяциях атлантического лосося на Севере России (наши данные), %

Table 106. Share of precocious males among parr males in the populations of Atlantic salmon in the North of Russia (our data), %

Река	Возрастная группа						В среднем
	1+	2+	3+	4+	5+	6+	
<i>Бассейн р. Печоры</i>							
В. Печора	7,8 (90)	56,8 (213)	54,9 (91)	76,9 (13)	60,0 (5)	—	46,4 (412)
Унья	38,9 (18)	56,0 (25)	66,7 (36)	100 (2)	—	—	58,0 (81)
Илыч	0,0 (24)	46,2 (52)	58,6 (29)	—	—	—	50,6 (81)
Подчерем	0,0 (10)	0,0 (15)	40,9 (44)	90,0 (10)	66,7 (3)	—	35,4 (82)
Щугор	0,0 (88)	10,9 (165)	13,2 (151)	45,7 (35)	50,0 (2)	100 (1)	12,7 (442)
Пижда	30,0 (10)	71,4 (35)	93,3 (15)	100 (15)	100 (6)	100 (3)	78,6 (84)
В среднем	7,1 (240)	40,0 (505)	39,1 (366)	69,3 (75)	75,0 (16)	100 (4)	35,7 (1206)
<i>Кольский п-ов</i>							
Варзуга	1,7 (58)	23,0 (87)	18,2 (22)	100 (2)	—	—	16,0 (169)
Чаваньга	0,0 (3)	3,8 (26)	0,0 (7)	62,5 (8)	50,0 (2)	—	15,2 (46)
Пурнач	0,0 (30)	5,7 (70)	29,6 (27)	100 (1)	—	—	10,2 (128)
Йоканьга	—	36,9 (65)	11,7 (94)	20,0 (40)	0,0 (1)	—	21,5 (200)
В среднем	1,1 (91)	19,8 (248)	15,3 (150)	31,4 (51)	33,3 (3)	—	16,6 (543)

Примечание. В скобках указано количество экземпляров, прочерк — отсутствие данных.

популяции лосося не ограничивается размерами нерестовых участков с оптимальными условиями для закладки и развития икры, но может лимитироваться размерами нагульных площадей и уровнем развития кормовой базы. В результате тугорослость варзугского лосося сформировалась как приспособление к более эффективному использованию лимитирующих нагульных площадей и кормовой базы бóльшим числом особей и закрепилась на генетическом уровне как полезная адаптация, способствующая поддержанию численности популяции на высоком уровне.

Небольшие размеры варзугских покатников, равно как и более мелкие размеры покатников беломорских рек по сравнению с баренцевоморскими в целом, могут быть обусловлены, помимо прочего, возможностью их промежуточного нагула в опресненных беломорских водах.

Соотношение полов. Сеголетки и годовики лосося характеризуются равным соотношением полов (см. гл. 4). Преобладание самцов среди старшевозрастных пестряток связано с созреванием части ювенильных самцов по карликовому типу с последующей задержкой в реке.

На Европейском Севере России в реках, отличающихся более теплым термическим режимом, часть самцов начинает созревать по карликовому типу на втором году жизни (табл. 106). Такую картину мы наблюдаем на НВУ лосося, приуроченных к южной части рассматриваемого региона.

В бассейне Печоры в этом возрасте начинают созревать самцы верховой Печоры (Владимирская, 1957) и р. Уньи (Мартынов, 1983). В притоках Печоры, расположенных севернее, созревающие самцы начинают встречаться на третьем (2+) году жизни. На Кольском полуострове карликовые самцы, созревающие на втором году жизни, отмечены нами в р. Варзуге (Драганов и др. 1990), которая отличается от других рек полуострова более высоким содержанием тепла. С возрастом доля созревших самцов увеличивается, и старшие возрастные группы пестряток могут полностью состоять из карликовых самцов, например в бассейне Печоры, где нами встречены восьмилетние (7+) особи. Наличие карликовых самцов, возраст которых превосходит максимальный возраст покатников в популяции, является свидетельством их многократного участия в нересте.

Высокая доля карликовых самцов среди пестряток печорского лосося рассматривается как приспособление к компенсации недостатка крупных самцов на НВУ (Никольский и др., 1947; Владимирская, 1957). Действительно, на Европейском Севере России, пожалуй, только в притоках Печоры старшевозрастные пестрятки (4+ и выше) представлены исключительно карликовыми самцами. В этом отношении показательна половая структура пестряток р. Печорской Пижмы, в которой карликовые самцы начинают созревать на втором году жизни и составляют 100 % в старших возрастных группах, причем они могут многократно принимать участие в нересте. Замедление роста карликовых самцов печорского лосося в год созревания приближает их по этому показателю к туводным видам рыб, рост которых, как известно, замедляется при созревании.

В популяциях лосося Кольского полуострова (реки Варзуга, Поной, Йоканьга) самцы на стадии пестрятки принимают участие в воспроизводстве, как правило, один раз и не образуют контингента многократно нерестящихся карликовых самцов. Относительно низкая доля карликовых самцов среди пестряток, по-видимому, связана с отсутствием дефицита крупных самцов в нерестовых стадах лосося этого региона. В отличие от печорских у карликовых самцов названных рек рост в год созревания ускоряется по сравнению с ювенильными ровесниками.

Отнерестившиеся предшествующей осенью карлики встречаются среди покатной молодежи. Их доля среди самцов-покатников в разных популяциях лосося на Севере России изменяется от 7,0 до 12,0 %. Однако задержка карликовых самцов в реке, сопровождающаяся повышенной смертностью, приводит к тому, что во всех популяциях лосося среди мигрирующей в море молодежи преобладают самки, доля которых на несколько процентов выше, чем самцов.

Созревание пестряток-самцов по карликовому типу определяется наследственными факторами (Glebe, Saunders, 1986) и модифицируется комплексом условий среды обитания (Hutchings, Myers, 1994). По данным Торпа (Thorpe, 1986, 1994), созревание пестряток атлантического лосося по карликовому типу в реках Западной Европы связано с ускорением их

роста, т. е. наблюдается та же закономерность, что и в реках Мурмана. В то же время установлено (Рубан, 1979; Rowe et al., 1991), что при созревании у карликовых самцов происходит накопление жировых запасов. Данные А.К. Рубана относятся к печорскому лососю, у которого созревание самцов по карликовому типу в отличие от рек Мурмана и Западной Европы сопровождается не ускорением, а замедлением роста. Поэтому высказанное авторами предположение о том, что толчком к созреванию ювенильных самцов по карликовому типу является накопление энергетических запасов до генетически детерминированного уровня представляется более вероятным, чем ускорение роста.

Карликовые самцы способны не менее эффективно, чем крупные, оплодотворять икру и оставлять жизнеспособное потомство (Myers, Hutchings, 1987). В период размножения несколько карликовых самцов могут образовывать совместно с парой крупных рыб так называемые нерестовые ассоциации. Доля икры, оплодотворенной карликовыми самцами атлантического лосося в одной из рек Шотландии, в среднем составила 11 % (Jordan, Youngson, 1992, цит. по: Флеминг, 1998). Карликовые самцы в структуре проходной формы вида *S. salar* способствуют повышению устойчивости популяций, снижая инбридинг, гарантируя оплодотворение икры, особенно в популяциях, где среди нерестовых мигрантов преобладают самки.

Катадромная миграция молоди в реках. Длины лососевых рек первого порядка на Севере России колеблются от 39 км (р. Сидоровка) до 1800 км (реки Печора, Северная Двина с Вычегдой) и охватывают практически весь спектр изменчивости данного показателя в пределах ареала. Большие различия в протяженности лососевых рек послужили основанием для предположения о соответствующих различиях в продолжительности ската молоди лосося в них (Владимирская, 1957; Дирин, 1981, 1985б; см. гл. 4). Скат молоди из рек в море приурочен к периоду с благоприятными для мигрантов условиями, который на Севере России кратковременен (Бакштанский и др., 1981; Мартынов, 1983; Кузьмин, 1985; Неклюдов, 1985; Лоенко, Черницкий, 1986; Веселов, Каможин, 2001; и др.). Средняя продолжительность покатной миграции смолтов лосося на Севере России независимо от длины реки равняется одному месяцу с отклонениями в несколько дней в ту или иную сторону. Скат основного контингента молоди проходит в еще более сжатые сроки и укладывается в две недели.

Относительно короткий период ската молоди лосося в притоках р. Печоры (Мартынов, 1983) может рассматриваться как адаптация к миграции в протяженных реках, где «миграционное окно» по мере прогрева воды перемещается в магистральном русле от верховьев к устью, а в притоках – от устья к верховьям (см. гл. 4). В популяциях, воспроизводящихся в таких крупных реках, как Печора, видимо, имеет место осенняя покатная миграция пестряток лосося из горной части нерестовых притоков

в равнинную (в пределах нерестового района). Данное явление послужило дополнительным основанием для предположения о растянутости покатной миграции молоди лосося в крупных речных системах и зимовки смолтов в магистральном русле основной реки (Дирин, 1981). На наш взгляд, предпокатная миграция старшевозрастных пестряток из верховий в нижнее течение нерестовых притоков Печоры может рассматриваться как популяционное приспособление, позволяющее большей части рыб попасть в «миграционное окно».

Характер миграции покатников определяется комплексом условий (Бакштанский и др., 1976; Лоенко, Черницкий, 1986; Варнавский, 1990), среди которых абиотические рассматриваются как фактор, запускающий и координирующий процессы смолтификации и миграции рыб (Бараникова, 1975). В период покатной миграции в качестве основного фактора, во многом модифицирующего остальные, выступает температура воды, которая определяет не только начало и динамику, но и трофические условия ската через воздействие на развитие биоты водоемов.

По календарным срокам миграция смолтов лосося в северных реках России приходится на июнь-июль и во всех исследованных популяциях укладывается в один месяц. Вариации сроков ската не выходят за пределы июня-июля и определяются межгодовыми и локальными особенностями гидрометеорологических условий.

Катадромная миграция пестряток атлантического лосося для нагула в эстуарной зоне достаточно широко распространена в реках северных провинций Канады (Power, 1969; Power, Shoener, 1966; Hutchings, 1986; Cunjak, Chadwick, 1989). Основная часть пестряток мигрировала в эстуарий из маленькой лососевой реки на северо-западном побережье Ньюфаундленда весной за неделю до ската смолтов и лишь небольшая часть осенью (Cunjak, Chadwick, 1989). Покатники покидали эстуарий, а пестрятки нагуливались там в течение лета и возвращались на зимовку в реку. На севере России катадромная весенняя миграция пестряток лосося отмечена в беломорской р. Стрельне (Долотов, 1997). По устному сообщению Э.Л. Бакштанского, мелкая покатная молодь лосося р. Варзуги по своим характеристикам ближе к пестрятке, чем к смолту. Ее смолтификация, по-видимому, завершается в распресненных водах Белого моря, которые используются покатной молодь лосося и других беломорских рек для промежуточного нагула. Пребывание постсмолтов лосося в Белом море отражается на чешуе части взрослых рыб в виде переходного кольца.

На северо-востоке ареала постсмолты атлантического лосося из рек, впадающих в Баренцево море, перемещаются к районам нагула, расположенным в Норвежском море, против общего направления теплых квазистационарных морских течений. Молодь лосося из беломорских рек до выхода в открытый океан определенное время проводит в водах Белого моря и, по-видимому, попадает в Баренцево море, придерживаясь стоковых течений. Постсмолты лосося появляются в западной части Баренце-

ва моря на границе с Норвежским в октябре-ноябре, о чем свидетельствует повышение вылова в это время на единицу усилия ярусами за счет рыб возраста P+0+ (Шестопап, Мартынов, 1985).

7.2. ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРСКОГО ПЕРИОДА ЖИЗНИ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ АРЕАЛА

Биологические группы. Созревание производителей атлантического лосося по «озимому» типу рассматривается как адаптация к воспроизводству в протяженных речных системах (Берг, 1935; Шмидт, 1947). Действительно, в крупных лососевых реках доля «озимых» рыб велика и может достигать 100 %. Однако есть относительно короткие реки (Кола, Йоканьга, Варзуга, Выг, Нива, Онега и др.), в которые заходит, или в свое время заходило, много «озимых» рыб. В этом случае вряд ли можно рассматривать созревание рыб по «озимому» типу как приспособление к преодолению только пресноводного участка миграционного пути, поскольку в перечисленных реках нижняя граница НВУ располагается в нескольких десятках, а то и в километрах от моря. С другой стороны, основные морские районы нагула и зимовки указанных популяций находятся в южной части Норвежского моря и отстоят от мест размножения на многие сотни километров, преодоление которых требует существенных затрат времени и энергии. Большую роль протяженных морских миграций в формировании сезонных рас проходных тихоокеанских лососей, в частности амурской кеты, отмечал И.Б. Бирман (1981). Протяженность морского отрезка миграционного пути для восточно-европейских популяций атлантического лосося изменяется примерно от 0,8 (реки западного Мурмана) до 3,2 тыс. км (реки на востоке ареала). Затраты времени лососей при совершении нерестовых миграций, наряду с затратами энергии, на наш взгляд, имеют существенное значение в формировании их межпопуляционной дифференциации. Одно дело, когда небольшие лососевые реки находятся в пределах морских районов нагула, и совершенно другое, когда НВУ в верховьях реки отделены от морских районов нагула и зимовки протяженным магистральным руслом (реки Висла, Рейн и др.) или же в дополнение к этому не менее протяженным пространством океана (реки Печора, Северная Двина, Мезень). В первом случае для достижения нерестилищ потребуется минимальное время, а в остальных затраты времени будут исчисляться многими десятками дней.

Среднюю скорость лососей, совершающих морскую преднерестовую миграцию, можно принять равной 30 км/сут (Шмидт, 1947; Азбелев, 1960; Бакштанский и др., 1991; Потуткин, 2004), а скорость в реке – 33 км/сут (Новиков, 1956; Летовальцева, 1967). Тогда, например, для преодоления расстояния от Фарерских островов до устья р. Печоры рыбам потребуется 3 мес. и дополнительно 1,5–2,0 мес. на прохождение пресноводного учас-

тка миграционного пути. Если учесть, что в реке половые продукты зашедших из моря рыб созревают в течение 2 мес., то суммарный бюджет времени на нерестовую миграцию и формирование половых продуктов для печорского лосося составляет 7 мес. Период же с благоприятными условиями для миграции и нереста на крайнем востоке ареала не превышает 5 мес. (май–сентябрь). Как видим, для реализации бюджета времени на воспроизводство в нашем примере потребуется два вегетационных сезона, что в состоянии осуществить только рыбы, созревающие по «озимому» типу.

Косвенным подтверждением значимости морских условий жизни в формировании биологических групп в популяциях атлантического лосося может служить отсутствие «озимых» рыб на Североамериканском континенте. Северо-американский лосось нагуливается у западных берегов Гренландии до $65^{\circ}30'$ с. ш., а зимует в районе между 42° и 55° с. ш. на удалении примерно 250–600 км от Ньюфаундленда (Reddin, Shearer, 1987; Reddin, 1988; Reddin, Friedland, 1993), т. е. в относительной близости к нерестовым рекам. В этих условиях бюджет времени на воспроизводство сокращается за счет уменьшения его «морской» составляющей и может быть реализован рыбами летней биологической группы. Протяженность же пресноводного участка миграционного пути для североамериканских популяций атлантического лосося не превышает 400 км (Schaffer, Elson, 1975). Распространение лосося в наиболее протяженной р. Сент Джон (цит. по: Джефард, 1998) до ее зарегулирования ограничивалось порогами, расположенными примерно в 400–500 км от устья.

Таким образом, созревание атлантического лосося на северо-востоке ареала по «озимому» типу может рассматриваться прежде всего как приспособление к большим затратам времени на миграцию из морских районов нагула к нерестилищам в условиях относительно узкого «миграционного окна». Вместе с тем рыбы осенней биологической группы совмещают морскую преднерестовую миграцию с нагулом, и их последние морские приросты длины и массы значительно превышают таковые «яровых» рыб, приближаясь по величине к годовым (см. гл. 6). Данное обстоятельство, а также более высокая жирность рыб осенней биологической группы (Тилик, 1935) позволяют рассматривать созревание лососей по «озимому» типу как адаптацию двойного назначения: к затратам времени и энергии на миграцию к нерестилищам и воспроизводство.

Размеры и возраст. На примере атлантического лосося из рек Канады (летняя биологическая группа) показано (Schaffer, Elson, 1975), что средняя масса рыб в популяциях положительно коррелирует с длиной нерестовых рек и носит адаптивный характер к уровню энергетических затрат на преодоление пресноводного участка миграционного пути. Об уровне энергетических затрат лососем на преодоление пресноводного участка миграционного пути можно судить по потерям массы нерестовых мигрантов в бассейне Печоры (Мартынов, 1983). Преодоление анадромными мигрантами шугорского лосося 1000-километрового отрезка магист-

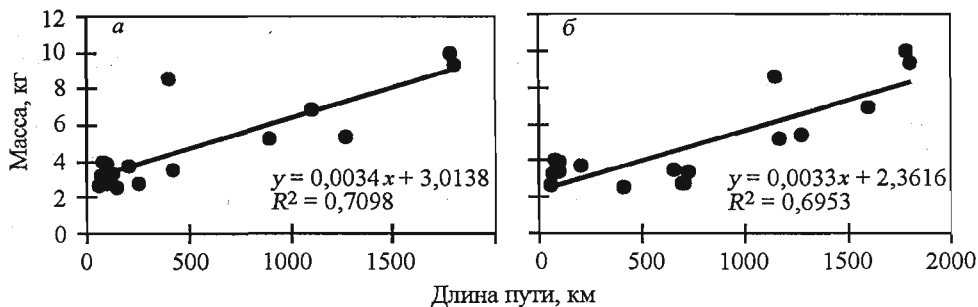


Рис. 107. Зависимость средней массы анадромных мигрантов атлантического лосося от длины миграционного пути.

а – длина нерестовых рек; б – длина миграционного участка с выключенным экзогенным питанием (по данным табл. 107)

Fig. 107. The mean weight of angled fish plotted against migratory way length.

а – length of rivers; б – length of migratory way without food. Data from table 107

ральной реки в течение месяца сопровождается потерей 23 % массы тела, что составляет более половины суммарных потерь за время пребывания в реке и нерест (см. гл. 4).

Средняя масса производителей в популяциях лосося на Севере России, так же как и в популяциях атлантического лосося Канады, положительно коррелирует с длиной нерестовых рек (рис. 107, а). Из общей картины выделяется лосось р. Онеги, отличающийся высокими размерно-весовыми характеристиками при относительно небольшой длине нерестовой реки. Если учесть, что при заходе в Белое море нерестовые мигранты лосося перестают питаться (см. гл. 6), и суммировать с длинами нерестовых рек беломорского лосося протяженность миграции рыб в Белом море, то данный феномен пропадает (см. рис. 107, б). Таким образом, высокие размерно-весовые показатели онежского лосося можно рассматривать в контексте повышенных затрат энергии рыбами на прохождение протяженного беломорского участка миграционного пути, к тому же преодолеваемого ими против течений, существующих в Белом море.

Продолжительность морского периода жизни лосося положительно коррелирует с размерами нерестовых мигрантов (см. гл. 3), и ее изменчивость следует рассматривать в контексте адаптированности рыб в популяциях к уровню затрат энергии на миграцию к нерестилищам и воспроизводство.

Взаимоотношения полов. Таким образом, увеличение затрат энергии на воспроизводство может компенсироваться при переходе лососей на более длительный морской нагул и, частично, созревание по «озимому» типу, что приводит к соответствующим изменениям в структуре популяций. Однако самки и самцы атлантического лосося на Севере России по мере продвижения на восток и увеличении протяженности миграционного пути по-разному реагируют на меняющиеся условия обитания (см. гл. 3 и табл. 107). На наш взгляд, в основе данного явления лежат

Таблица 107. Протяженность миграционного пути и средняя масса производителей атлантического лосося на Севере России

Table. 107. Extent of migration way and average weight of Atlantic salmon in the North of Russia

Река	Протяженность миграционного пути, км				Средняя масса рыб, кг
	пресноводный	беломорский	океанический	всего	
Печенга	100	0	2100	2200	3,88
Бол. Зап. Лица	99	0	2100	2199	3,36
Ура	73	0	2150	2223	3,24
Тулома	60	0	2200	2260	2,69
Кола	75	0	2200	2275	3,99
Йоканьга	203	0	2400	2603	3,70
Поной	426	230	2400	3056	3,50
Варзуга	254	450	2400	3104	2,81
Умба	125	600	2400	3125	3,36
Выг	100	600	2400	3100	2,80
Онега	400	750	2400	3550	8,60
Сев. Двина	1100	500	2400	4000	6,90
Сояна	143	270	2400	2813	2,60
Мезень	900	270	2670	3840	5,20
Щугор	1270	0	3000	4270	5,40
Ильч	1800	0	3000	4800	9,30
В. Печора	1780	0	3000	4780	10,0

Примечание. Таблица составлена по данным, представленным в гл. 3.

существенные различия между рыбами разного пола в энергетических затратах на формирование половых продуктов. Как показано Джонсоном с соавторами (Jonsson et al., 1991), доля гонад от общей массы тела у половозрелых лососей, выраженная в энергетическом эквиваленте (кДж), составляет у самок 27,8 %, а у самцов – 4,5 %, т. е. энергетические затраты самок на формирование половых продуктов в 6,2 раза выше, чем у самцов. При одинаковых размерах с самками и соответственно сопоставимом уровне энергозапасов самцы располагают большими возможностями на энергозатраты, не связанные с генеративной функцией, и при выключенном экзогенном питании в состоянии преодолевать без ущерба формирование половых продуктов значительно большие расстояния. Поэтому с удлинением миграционного пути к нерестилищам самки начинают испытывать недостаток энергетических запасов при меньших размерах, чем самцы.

В «яровых» популяциях лосося, воспроизводящихся в относительно небольших речных системах недалеко от основных морских районов нагула (реки западного Мурмана), возникающее противоречие разрешается в результате перехода большинства самок на двухлетний морской нагул, в то время как самцы созревают в основном как тинда. При возрастании

энергетических затрат, не связанных с формированием половых продуктов, до уровня, близкого к верхней границе адаптационных возможностей «яровых» самок с двухлетним периодом морского нагула, возникает предпосылка к их созреванию после трех лет морского нагула. Однако такая адаптация на первых порах, по-видимому, является избыточной, ведет к снижению темпа воспроизводства и слабо поддерживается отбором. В условиях возникновения дефицита времени самки начинают переходить к созреванию после одного года морского нагула по «озимому» типу. В популяциях лосося появляется заледка (реки восточного Мурмана), доля которой по мере продвижения к востоку ареала возрастает и достигает максимального значения в популяции лосося р. Варзуги, в то время как большинство самцов продолжает созревать по «яровому» типу как тинда. В результате в бассейне р. Варзуги, на достаточно большом удалении от основных морских районов нагула, сформировалась своеобразная популяция лосося, почти полностью представленная рыбами с одним годом морского нагула, в которой наиболее ярко проявляется половой диморфизм по типу созревания.

При воспроизводстве на еще большем удалении от морских районов нагула самки лосося вновь переходят к созреванию после двух лет морского нагула, но уже как «озимые» рыбы. Вслед за ними созревать по «озимому» типу после одного и двух лет морского нагула начинают самцы. И наконец, при воспроизводстве на самых удаленных от морских районов нагула нерестилищах, расположенных в бассейне Верхней Печоры, все самки и самцы лосося созревают по «озимому» типу после двух и более лет морского нагула.

В популяциях лосося на Севере России анадромные мигранты, особенно самцы, представлены особями, сильно различающимися по размерам. Не исключено, что подразделение самцов в популяциях лосося на мелких и крупных может быть связано с особенностями влияния размерно-весовых параметров производителей на жизнеспособность потомства. Как показано на примере горбуши, кеты и нерки р. Большой, относительно низкими показателями смертности на поздних этапах эмбрионального развития характеризовалось потомство от мелких (младших) и крупных (старших) самцов, в то время как средневозрастные самцы давали потомство с относительно высокой смертностью (Чебанов, 1984). Более высокая выживаемость потомства была отмечена для балтийского лосося (Казаков, 1979) при оплодотворении икры спермой младшевозрастных самцов. Относительно высокая выживаемость потомства мелких и крупных самцов в популяциях проходных лососей может быть одним из механизмов повышения внутривидовой гетерогенности размерно-весовых характеристик рыб. В частности, бимодальное распределение самцов по морскому возрасту в популяциях атлантического лосося западного Мурмана (см. рис. 60), скорее всего, обусловлено более высоким выживанием потомства мелких ($P+1+$) и крупных ($P+3+$) рыб.

Различия в размерно-возрастной структуре, типе полового созревания (биологические группы, карликовость), характере роста между самками и самцами в той или иной степени проявляются во всех исследованных популяциях лосося на Севере России. Они воспроизводятся в поколениях и устойчивы во времени. Наличие комплекса биологических особенностей у рыб разного пола и специфика их географической изменчивости дают основание рассматривать самцов и самок атлантического лосося аналогично самцам и самкам проходных дальневосточных лососей (Алтухов и др., 1997) как относительно самостоятельные взаимообусловленные внутривидовые адаптивные системы.

7.3. СООТНОШЕНИЕ РЕЧНОГО И МОРСКОГО ПЕРИОДОВ ЖИЗНИ В ОНТОГЕНЕЗЕ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ

Чем быстрее растут пестрятки в реке, тем в более раннем возрасте они смолтифицируются и мигрируют в море. Рост посмолтов в море сохраняет достаточно высокий уровень изменчивости. Однако быстро растущие в морской период жизни рыбы не созревают раньше тугорослых, о чем свидетельствует отсутствие различий в средних годовых приростах у разновозрастных по морскому периоду особей. Другими словами, в отличие от возраста смолтификации морской возраст созревания не может рассматриваться как функция роста. Возникает вопрос, не оказывает ли влияние на морской рост и возраст созревания возраст и характер роста рыб в предшествующий речной период жизни. В известных нам публикациях, где рассматривается данная проблема, выводы носят весьма противоречивый характер. В ряде работ отмечается как положительная, так и отрицательная связь возраста покатника и размерно-весовых показателей взрослых рыб (Берг, 1935, 1948; Кучина, 1935б; Халтурин, 1967, 1969, 1971, 1972, 1978; Дирин, 1976, 1980, 1985а). Д.К. Дирин (1976) предложил обозначить разницу в размерах ровесников по морскому возрасту, различающихся по длительному речному периоду жизни (par_r), термином Δ -par_r (дельта-парр). Другие исследователи не обнаруживают такой зависимости (Песлак, 1968; Смирнов, 1971, 1979; Казаков, Мельникова, 1980; Казаков, 1983; и др.), а третьи приводят данные об отрицательной связи между возрастом покатника и размерами взрослых рыб (Титенков, 1968; Зборовская, 1936). Многие авторы отмечают разнонаправленность рассматриваемой зависимости в пределах одной популяции у рыб разного пола и возраста. Имеющиеся в нашем распоряжении материалы по десяти популяциям лосося (см. Приложение, табл. 5–7, 9, 10, 12–15, 18–21, 27) демонстрируют практически весь спектр отмечавшихся ранее связей между возрастом покатника и размерами производителей. В популяции лосося р. Поной положительная связь между рассматриваемыми параметрами прослеживается для самок «озимого» лосося в доминирующей

возрастной группе P+2+ ($p \ll 0,05$). Абсолютные различия производителей по массе в крайних возрастных группах по речному периоду жизни в разные годы ($n = 3$) колебались от 0,2 до 0,5 кг. В остальных случаях такая связь не просматривается.

В р. Варзуге по материалам за 1985 г. при подразделении рыб на сезонные группировки практически во всех возрастных и половых группах имело место достоверное ($p < 0,05$) превышение длины и массы старших по речному периоду жизни рыб (рис. 108).

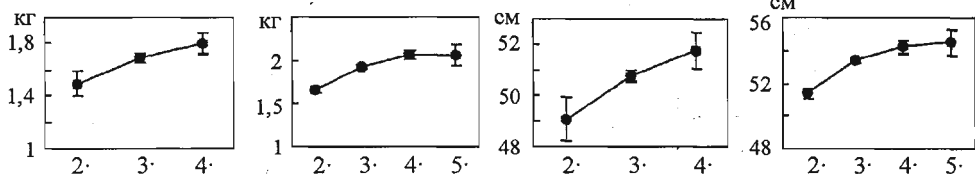
Нами выявлены достоверные различия ($p < 0,05$) по средней продолжительности речного периода жизни между рыбами с разным периодом морского нагула (Приложение, табл. 54). В большинстве случаев средняя продолжительность речного периода жизни возрастала у старшевозрастных по морскому периоду жизни рыб (реки Печора, Умба, Поной, Йоканьга, Кола), в трех случаях (реки Тулома, Ура, Бол. Зап. Лица) она понижалась, в популяции варзугского лосося не изменялась, а у лосося р. Печенги вначале повышалась у рыб возрастной группы P+2+, а затем снижалась у рыб в возрасте P+3+, причем в большей мере изменчивость проявлялась у самок.

Таким образом, следует признать, что во многих популяциях атлантического лосося на северо-востоке ареала прослеживается положительная связь между длительностью речного и морского периодов жизни. При этом данная связь усиливается в популяциях по мере продвижения на восток.

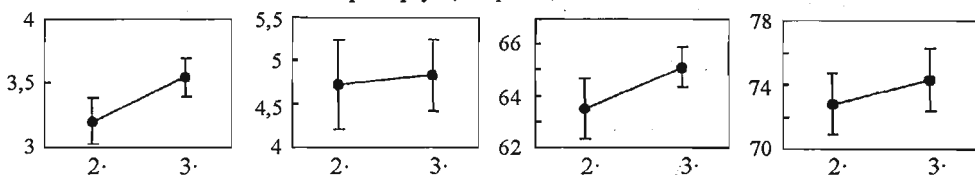
Размерно-зависимая смертность покатников и постсмолтов атлантического лосося предполагает более высокую выживаемость крупных рыб, среди которых, как правило, преобладают старшевозрастные особи. Сопоставление возрастного состава покатников и речного периода жизни производителей показало, что в реках Варзуга и Поной, в которых средние показатели длины разновозрастных покатников существенно отличаются, средняя продолжительность речного периода жизни производителей достоверно выше, чем средний возраст скатывающейся в море молоди (рис. 109). При соответствующем сопоставлении производителей и покатников лосося р. Йоканьги, в которой различия средних показателей длин у покатников в разных возрастных группах практически отсутствуют, наблюдается обратная картина.

Рассмотренные особенности состава возрастной структуры популяций на разных этапах онтогенеза свидетельствуют о наличии дифференцированной по возрасту (размерам) смертности рыб. В случае с лососем рек Варзуга и Поной повышение средней продолжительности речного периода жизни производителей по сравнению с покатниками согласуется с имеющимися в литературе данными о наличии отрицательной связи между размерами и смертностью покатников атлантического лосося. Повышение среди анадромных мигрантов лосося р. Йоканьги младшевозрастных по речному периоду жизни рыб может быть связано с близкой размерной изменчивостью покатников этой популяции в пределах разных

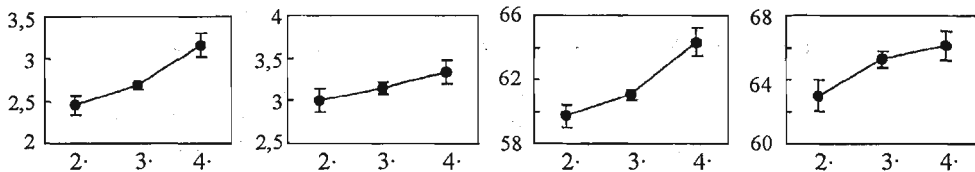
р. Варзуга, межень, P+1+



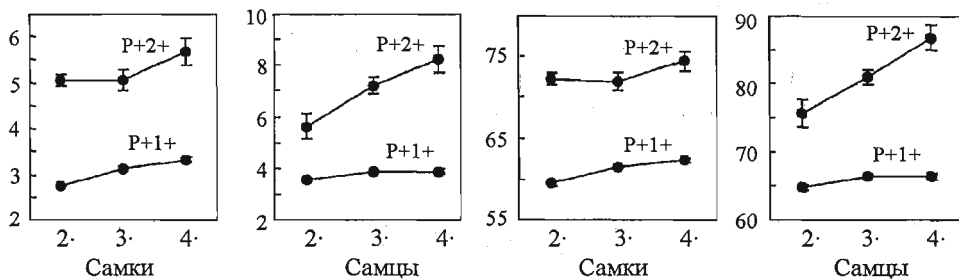
р. Варзуга, закройка, P+2+



р. Варзуга, заледка, P+2



р. Варзуга, осень



Возраст речного периода жизни взрослых рыб

Рис. 108. Зависимость длины и массы производителей атлантического лосося р. Варзуги от длительности речного периода жизни (по данным табл. 19, 20 Приложения)

Fig. 108. Dependence of length and mass of adult Atlantic salmon from the Varzuga River on the length of the river life period (data from tabl. 19, 20 Appendix)

возрастных групп, что приводит к нивелировке зависимости смертности рыб от их возраста.

Адаптивная изменчивость атлантического лосося в реке и море формируется в рамках единого жизненного цикла и в конечном счете направлена на поддержание оптимальной численности популяций в различающихся условиях обитания. При этом приспособительная изменчивость, сложившаяся на одном из этапов онтогенеза, не должна нарушаться под давлением отбора на другом. Зависимость речного и морского периодов

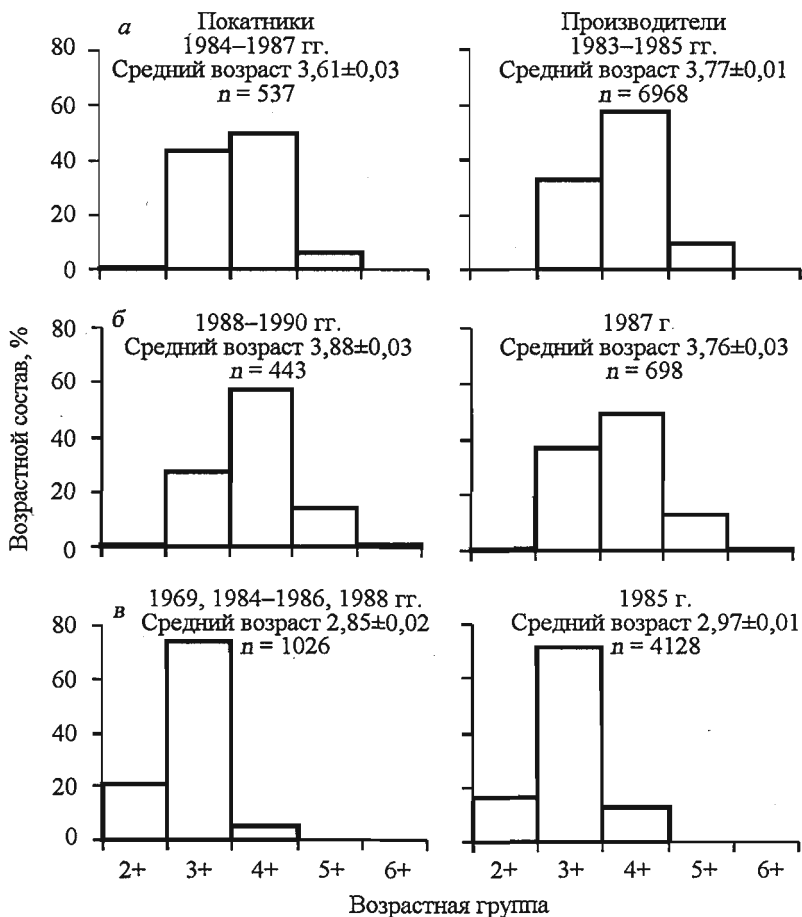


Рис. 109. Возрастной состав покатников и возрастная структура речного периода жизни рекрутов атлантического лосося в реках Поной (а), Йоканьга (б) и Варзуга (в)

Fig. 109. Age composition of smolts and age structure of the river period of Atlantic salmon in the Ponyoy (а), Iokanga (б), and Varzuga Rivers (в)

жизни атлантического лосося, рассмотренная выше, не противоречит данной посылке. Повышенная выживаемость более крупной и в большинстве случаев старшевозрастной покатной молоди может рассматриваться как компенсаторная повышенной смертности данных рыб при длительном пребывании в реке. В результате вклад геномов разных возрастных категорий покатников в генофонд популяции становится сбалансированным. К такому же результату приводит близкое к пропорциональному созреванию разновозрастной молоди через разное количество лет морского нагула, а также проявление феномена «Δ-part». В последнем случае корректировка вклада геномов покатников той или иной возрастной группы в генофонд популяции осуществляется через размерно-зависимый механизм формирования плодовитости производителей. Так, при

значении «Δ-part», равном 0,3 кг, показатель НАП изменяется примерно на 10 %. Межпопуляционные различия в соотношении речного и морского периодов жизни атлантического лосося, видимо, отражают соответствующие различия в давлении отбора, определяемые условиями обитания той или иной популяции.

Таким образом, изменчивость атлантического лосося в морской период жизни направлена на сохранение (скорее всего) адаптивной изменчивости, сложившейся в реке. Согласно А.С. Серебровскому (1973), выход из противоречия между адаптивным прогрессом в начале и конце онтогенеза может быть достигнут включением в него морфогенеза в той или иной форме. У проходных лососей речной и морской этапы онтогенеза разделены смолтификацией, сопровождающейся настолько глубокими морфофизиологическими изменениями в организме рыб, что, по мнению В.С. Варнавского (1990), позволяет сопоставить смолтификацию лососевых с морфогенезом земноводных. В результате разрешения противоречия о начале и конце онтогенеза у атлантического лосося мы наблюдаем относительную независимость адаптивной изменчивости в речной и морской периоды жизни.

7.4. ИСТОРИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ ФОРМИРОВАНИЯ ВНУТРИВИДОВОЙ СТРУКТУРЫ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ АРЕАЛА

Роль исторических факторов в формировании специфических популяций атлантического лосося на северо-востоке ареала может быть более или менее достоверно очерчена при решении вопроса о локализации ледниковых рефугиумов вида в Европе в четвертичный период. Максимальное и постмаксимальное оледенения не захватывали часть современного ареала атлантического лосося на территории Испании, Франции и Германии (Benn, Evans, 1998, цит. по: Makhrov et al., 2003). Существование здесь ледникового рефугиума атлантического лосося признается целым рядом авторов (Зелинский, 1985; Казаков, Титов, 1995; и др.). Предположение о возможности существования рефугиума на востоке ареала было высказано на основе результатов изучения белкового полиморфизма современных популяций атлантического лосося Р.В. Казаковым и С.Ф. Титовым (1995) и развито в последующих исследованиях (Kudersky, Titov, 2003). Согласно этим представлениям, популяции атлантического лосося, населявшие восточную часть ареала в Микулинский межледниковый период, пережили Валдайское оледенение в приледниковых озерных водоемах и в процессе отступления ледника колонизировали восточную часть ареала и Балтику. Таким образом, авторами априори подразумевается трансформация морской проходной формы атлантического лосося в пресноводную и последующий переход последней в морскую проходную.

В ранних работах (Dahl, 1927 и Menzies, 1931, цит. по: Берг, 1935) указывается, что в реки Франции и Германии заходили крупные «озимые» рыбы. В бассейне Балтийского моря «озимый» лосось наряду с «яровым» заходил в р. Вислу и поднимался на расстояние около 1000 км (Zarnecki, 1956, 1963, цит. по: Казаков и др., 1982). В отдельные годы заход единичных лососей осенней биологической группы отмечен в реки Нева (Берг, 1948) и Нарова (Казаков и др., 1982). Изредка рыбы осенней биологической группы встречаются в нерестовых стадах пресноводного лосося Ладожского озера (Валетов, 1999). Особенностью восточных популяций лосося от р. Колы на западе до верхнего течения р. Печоры на востоке является созревание части или всех рыб по «озимому» типу. По этому признаку восточные популяции сходны с популяциями континентальной части Западной Европы, которые до антропогенной трансформации сохраняли предковый генофонд.

Сходство черт биологической структуры ряда европейских континентальных и восточных популяций лосося может рассматриваться как один из аргументов в пользу представления о происхождении восточных популяций вида от популяций из западноевропейского рефугиума. В контексте данного положения приледниковые пресноводные водоемы, включая Балтийское приледниковое озеро, послужили своеобразным миграционным каналом для расселения рыб из западного рефугиума на восток. Наибольшего развития приледниковые озерные водоемы достигали в начальный период деградации последнего ледникового покрова, когда существовал мощный сток талых вод в западном направлении через Балтику, а на более поздней стадии дегляциации, после прорыва ледового покрова в восточной части, – через Печору (Квасов, 1975). В верховьях р. Печоры в период последнего ледникового периода существовало изолированное пресноводное озеро со стоком на юг в бассейн Каспия (цит. по: Зверева, 1969), которое в начальный период дегляциации через систему приледниковых озер получило связь с европейским рефугиумом атлантического лосося. Если бы атлантический лосось сохранился в данном водоеме с Микулинского периода, то следовало ожидать формирования на востоке ареала специфических пресноводных популяций лосося, аналогичных таковым Северной Америки, однако они здесь отсутствуют. Видимо, морская проходная форма, проникнув из западноевропейского ледникового рефугиума в Балтийское приледниковое озеро, трансформировалась в проходную пресноводную форму. В пользу такого представления свидетельствует наличие смолтификации у современных проходных пресноводных лососей Онежского и Ладожского озер, рассматриваемая как преадаптация и позволяющая рыбам при изменении условий перейти к морскому нагулу (Черницкий, 1993).

На последующих этапах дегляциации единая приледниковая озерная система подразделилась на изолированные озера, в различных условиях которых на базе предкового генофонда западноевропейских популяций в

конечном итоге сформировались современные популяции морской проходной формы атлантического лосося. Отступление ледника сопровождалось перемещением приледниковых нагульных водоемов и удлинением миграционных путей к нерестилищам, что способствовало формированию соответствующих адаптаций к высокому уровню энергетических затрат на миграции к местам нереста. Послеледниковая трансгрессия (до 70-метровой отметки; Кузнецов, 1960; Былинский, 1962) создала благоприятные условия обратной трансформации проходной пресноводной формы лосося в морскую. Окончательно формирование современного облика восточных популяций атлантического лосося завершилось в постбореальный период, когда похолодание климата сделало невозможным пребывание рыб зимой в восточной части Баренцева моря.

Популяции атлантического лосося на западном Мурмане, представленные рыбами летней биологической группы, видимо, сформировались при расселении лосося из островного рефугиума, располагавшегося на юге Франции, и могли быть источником формирования всех современных европейских островных популяций, популяций Скандинавского и Кольского полуостровов, в первую очередь западного Мурмана. Не исключено, что часть промежуточных по биологической структуре популяций Кольского п-ва, а также западной и южной частей бассейна Белого моря образовались при интеграции предковых геномов континентальной и островной частей западноевропейского рефугиума.

На основании генетического сходства ряда североамериканских популяций атлантического лосося с североамериканскими высказывается мнение о существовании потока генов с Североамериканского континента в Европу (Махров и др., 2001; Makhrov et al., 2005). Однако данное сходство может быть связано не только с потоком генов из североамериканских популяций атлантического лосося, но и с колонизацией Североамериканского континента атлантическим лососем из островной части европейского рефугиума по мере дегляциации последнего ледникового покрова, североамериканская часть которого деградировала позже европейской примерно на 2,5 тыс. лет. Так, в Северной Америке отступление ледников началось 13 тыс. л. н. и завершилось около 7,5 тыс. л. н. (Prest, 1970; Borns, 1973, цит. по: Гросвальд, 1983), а в Европе таяние покровных ледников началось 17 тыс. л. н. и завершилось к началу голоцена около 10 тыс. л. н. (Квасов, 1975). При таких условиях европейская часть ареала атлантического лосося, скорее всего, была заселена рыбами из европейского ледникового рефугиума еще до конца дегляциации Североамериканского континента.

СОСТОЯНИЕ ЛОСОСЕВОГО ХОЗЯЙСТВА НА СЕВЕРЕ РОССИИ

Человек издавна оказывал воздействие на популяции атлантического лосося. На Севере России рыболовство как фактор элиминации половозрелых лососей существовало еще в доисторические времена (Смирнов, 1971). То обстоятельство, что заселение человеком побережья Белого моря во многом определялось характером распределения лосося (Кузнецов, 1960), свидетельствует о большом значении проходной формы вида в экономическом становлении края. Лосось играл существенную роль в экономике Русского Севера в историческое время (Брейтфус, 1913; Якобсон, 1911, 1914; Алеев, 1913а, б, 1914, 1916; Мейснер, 1920; Солдатов, 1924; Монастырский, 1935; Телегин, 1936; Овсянников, 1938; и др.) и по сей день сохраняет экономическое значение в тех районах, где остались его нативные популяции (Зубченко и др., 1991а, 2002, 2003; Долотов, 1997; Калюжин, 2003; Прусов, 2004; Мартынов, 2005).

С развитием общества и совершенствованием техники промысла влияние человека на вид возрастало. В XX столетии под давлением антропогенных факторов начинается прогрессирующая деградация среды обитания лосося, что наряду с интенсификацией вылова привело к сокращению его численности и внутривидового разнообразия (Netboy, 1974).

Представление о снижении численности атлантического лосося за вторую половину XIX столетия можно получить на основе данных промысловой статистики (рис. 110).

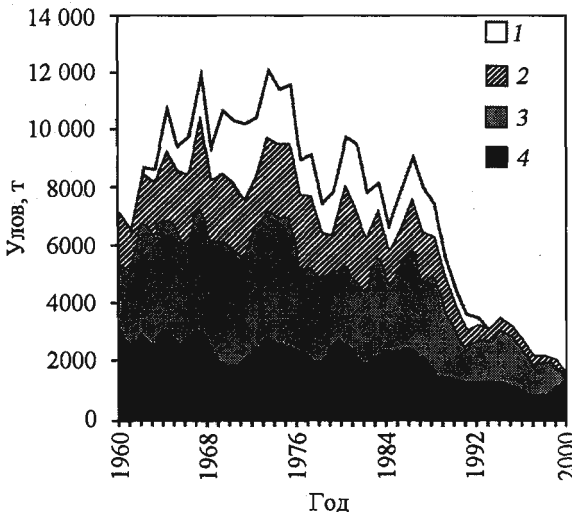


Рис. 110. Уловы атлантического лосося в четырех районах Северной Атлантики.

1 – Гренландия и Фареры; 2 – Северная Америка; 3 – Южная Европа; 4 – Скандинавия и Россия (по: Maill, 2002)

Fig. 110. Nominal catches of Atlantic salmon in four North Atlantic regions.

1 – Greenland et Faroes; 2 – North America; 3 – Southern Europe; 4 – Scandinavia et Russia (after: Maill, 2002)

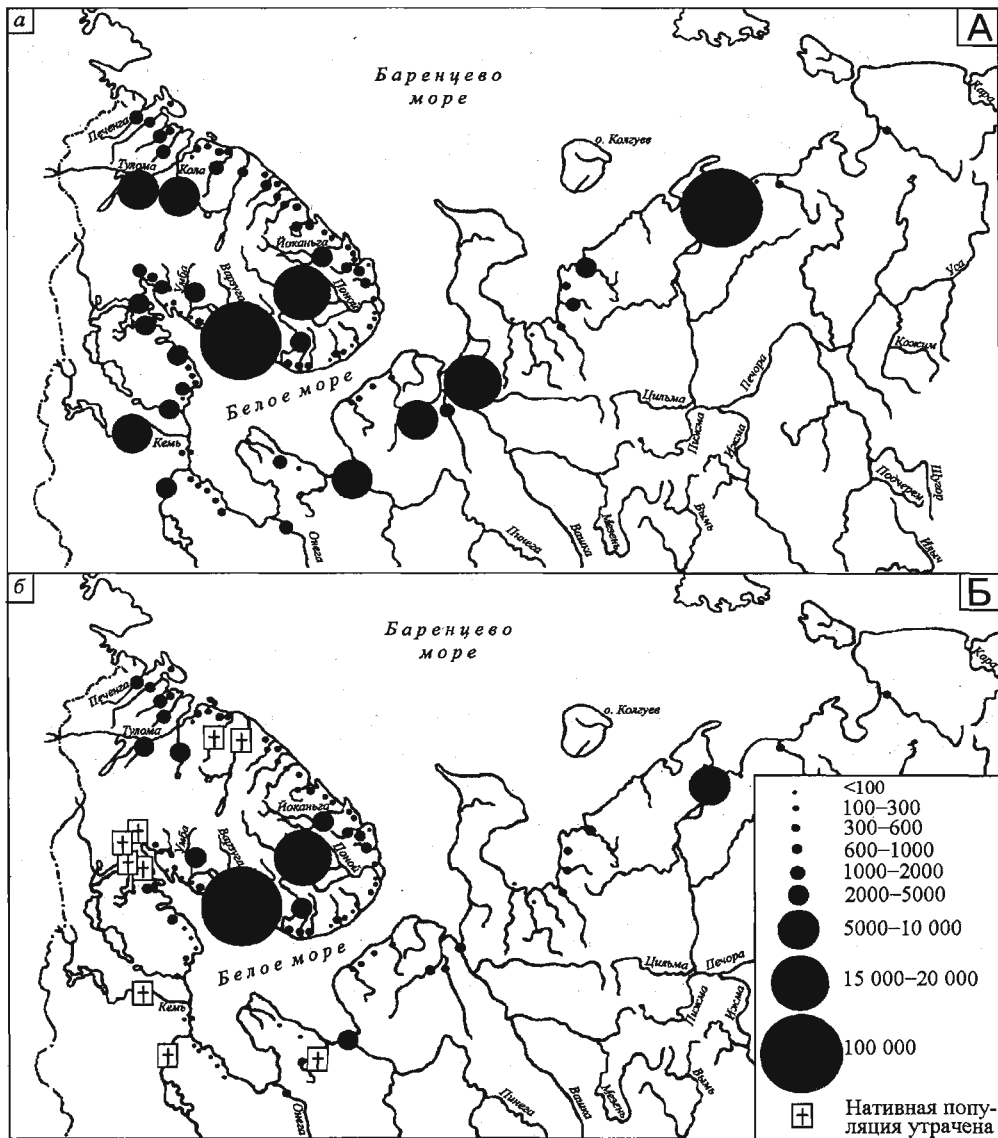


Рис. 111. Численность (экз.) нерестовых стад атлантического лосося в реках Севера России (по данным табл. 31 Приложения): *а* – до депрессии запасов; *б* – современная
 Fig. 111. Abundance (sp.) of stocks of Atlantic salmon in the Rivers of North Russia (data from Table 3, Appendix): *a* – before depression of stock, *b* – at present

По сравнению с 70-ми годами прошлого века к началу нынешнего столетия мировые уловы лосося снизились почти в 5 раз. Падение уловов произошло как в континентальных водах, так и в морских районах нагула.

Уловы лосося на русском Севере в период с 1876 по 1909 г. колебались от 240 до 1040 т в год при среднегодовом вылове 720 т (Брейтфус, 1913). На Беломорский район приходилось 44,5, Печорский – 24,4, Мурман – 20,0, Мезенский залив с Чешской губой – 11,1 % среднегодовых уловов. Начиная с середины прошлого столетия, среднегодовые уловы лосося в России сократились почти на порядок:

Промысловый район	Средние годовые уловы (т) по периодам (годы)					
	1950– 1959	1960– 1969	1970– 1979	1980– 1989	1990– 1999	2000– 2005
Мурман	48,9	56,4	63,0	57,0	31,4	1,8
Терский	327,6	238,1	272,9	232,2	88,8	59,8
Карельский.....	20,4	6,5	3,6	6,2	0,2	1,5
Юго-восточная часть						
Белого моря.....	256,5	107,9	85,8	74,4	30,3	18,8
Чёшский	14,5	10,7	5,3	1,3	0,0	0,0
Печорский	483,0	266,0	180,2	151,1	3,1	3,8
Все районы	1150,9	685,6	610,8	522,2	153,8	85,7

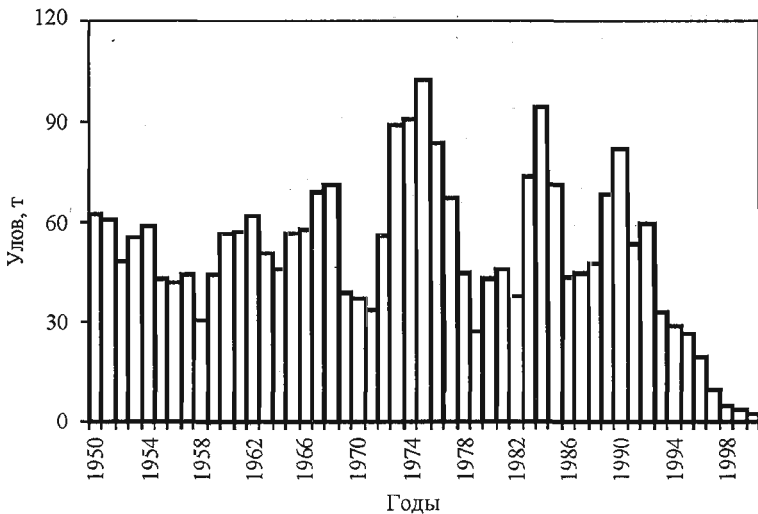
Падение уловов в той или иной степени характерно для всех промысловых районов региона (рис. 111, табл. 55 Приложения). В первую очередь депрессия запасов лосося наступила в реках Карелии, затем Чешского промыслового района, юго-восточной части бассейна Белого моря, Печорского промыслового района, и, наконец, в последнее десятилетие наблюдается снижение численности основных промысловых популяций лосося в реках Кольского полуострова (Рыжков, Сидоров, 1981; Амстиславский, Кулида, 1989; Мартынов, 1990, 2002, 2005; Мартынов и др., 1990; Лоенко, 2000; Лысенко, 2000; Калюжин, 2003; Антонова, 1975, 1981, 19876, 2000а, б; Костылев, 1987; Дирин, 1977, 1995, 2003; Дирин, Мартынов, 1987; Веселов, Казаков, 1998; Зубченко, 2006; и др.).

8.1. МУРМАН

Атлантический лосось заходит на нерест в 31 реку региона (см. Приложение, табл. 3). В начале прошлого века уловы атлантического лосося в регионе достигали 9000 пудов, т. е. 144 т (Брейтфус, 1913). Особенно важным районом промысла являлся Кольский залив и впадающая в него р. Тулома. С 1958 по 1995 г. промысел атлантического лосося на Мурмане велся на речных тонях рыбоучетными заграждениями в следующем режиме: сутки лова, сутки пропуска, что обеспечивало изъятие 50 % анадромных мигрантов. Вначале РУЗы были установлены на основных лососях реках, а затем и на второстепенных. Примерно с 1966 по 1980 г. РУЗы ежегодно устанавливались на 17–20 реках. После 1980-го года ко-

Рис. 112. Уловы атлантического лосося на Мурмане по данным промысловой статистики.

Fig. 112. Catches of Atlantic salmon in Murman according to the data of fishery statistics



личество речных тоней снижается, и до середины 90-х годов РУЗы устанавливаются лишь на ос-

новных промысловых реках. Начиная с 1993 г. промышленный лов атлантического лосося на Мурмане сворачивается, уступая место спортивному рыболовству. В настоящее время уловы лосося на Мурмане составляют менее 10 т (рис. 112).

Основное хозяйственное значение имеет лосось рек Колы, Туломы, Йоканьги, Уры, Печенги, Западной Лицы (рис. 113, 114). Сокращение промысла атлантического лосося на Мурмане к концу прошлого века связано с истощением ресурсов. В первую очередь снизились уловы лосося в малых реках (рис. 115). Если на РУЗах, ставившихся на крупных лососевых реках, в течение всего промыслового сезона присутствовал ихтиолог-наблюдатель, собиравший биологические материалы из уловов и осуществлявший контроль над соблюдением промыслового режима, то на малых реках такой контроль в большинстве случаев отсутствовал. Исключение составляет р. Тюва, впадающая в Кольский залив. Благодаря постоянному контролю над режимом промысла уловы лосося в этой реке в течение 24 лет оставались стабильными (см. рис. 115). На других малых реках в погоне за выгодой рыбаки практиковали тотальное изъятие анадромных мигрантов лосося из ловушек (устное сообщение В.Д. Нестерова для р. Варзино). В результате численность анадромных мигрантов лосося в малых реках Мурмана в 80-х годах прошлого века снизилась до уровня, при котором промысел стал убыточным и был прекращен. Хозяйственное использование лосося малых рек Мурмана возобновилось в конце прошлого – начале нынешнего века с внедрением спортивного рыболовства (Зубченко и др., 1991а).

Свертывание промысла на малых реках не привело к существенному сокращению уловов лосося на Мурмане, поскольку в 80-х годах происходит увеличение численности и соответственно уловов в основных лососевых реках региона, в первую очередь в реках Кола и Тулома (см. рис. 114).

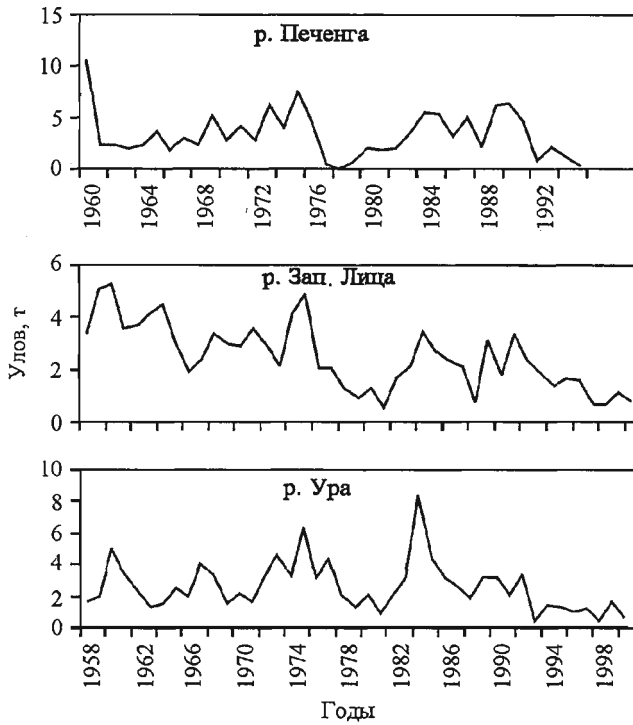


Рис. 113. Уловы атлантического лосося в реках Печенга, Бол. Зап. Лица, Ура по данным промысловой статистики

Fig. 113. Atlantic salmon catches in the Pechenga, Big West Litsa, Ura Rivers according to the data of fishery statistics

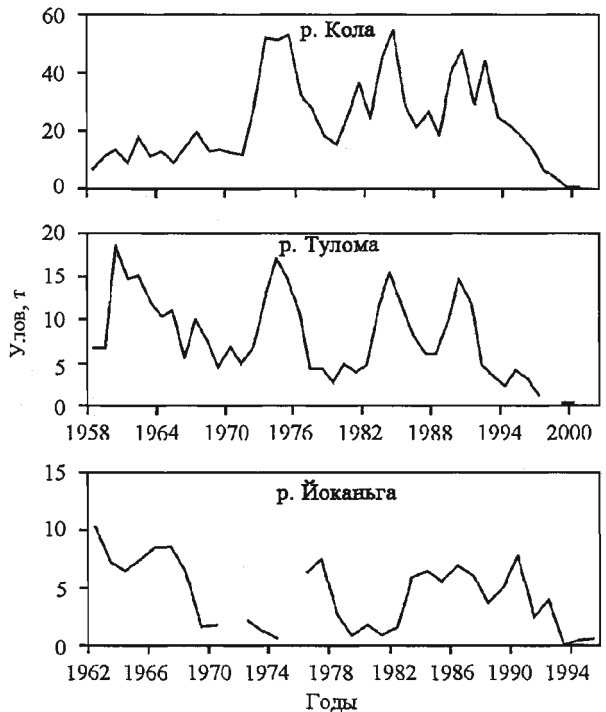


Рис. 114. Уловы атлантического лосося в реках Кола, Тулома, Йоканьга по данным промысловой статистики

Fig. 114. Atlantic salmon catches in the Kola, Tuloma, Jokanga Rivers according to the data of the fishery statistics

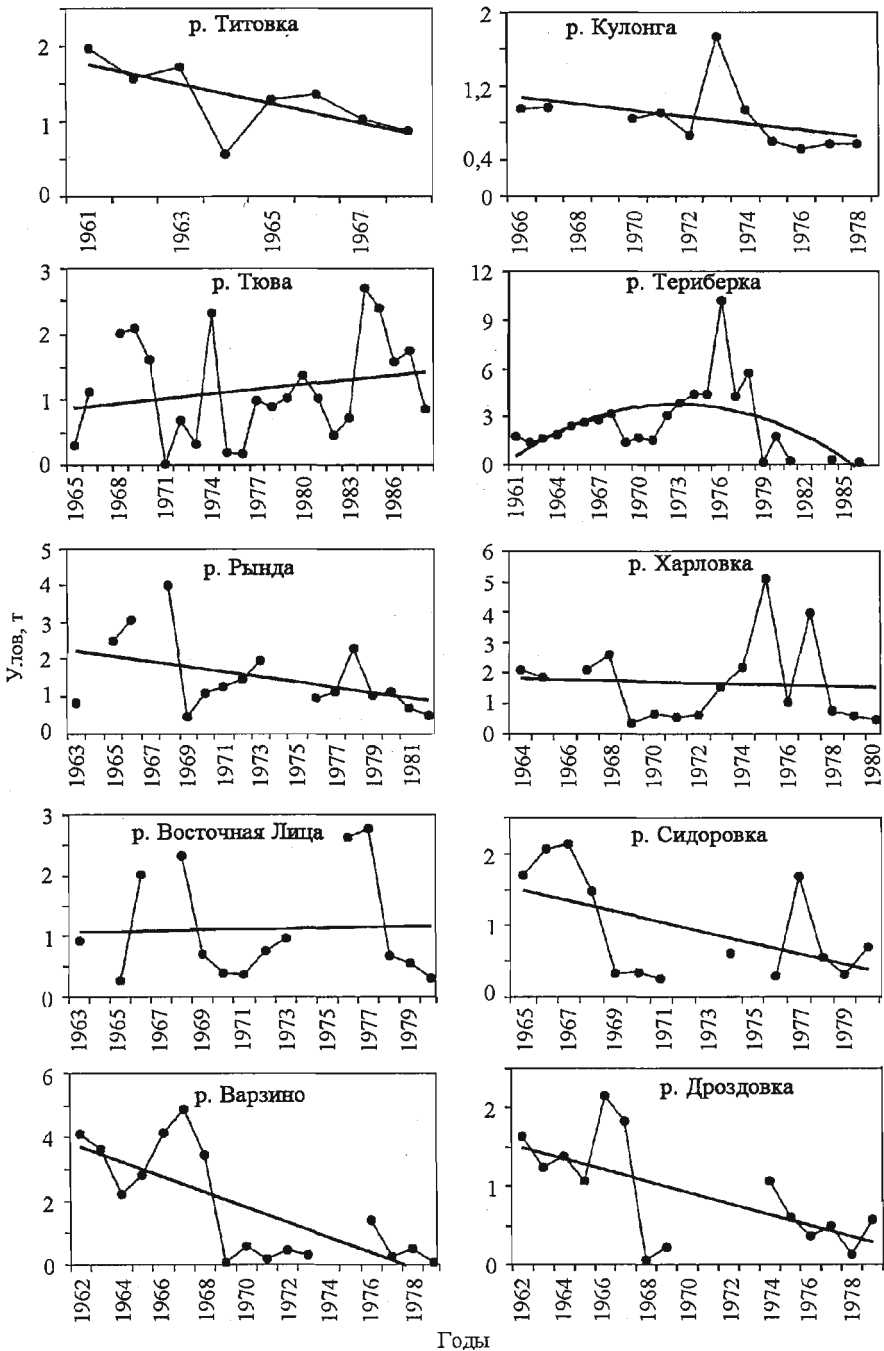


Рис. 115. Уловы атлантического лосося в малых реках Мурмана по данным промысловой статистики. Прямыми линиями показаны тренды уловов

Fig. 115. Atlantic salmon catches in small rivers of Murman according to the data of fishery statistics. Straight lines show catches trends

Снижение уловов лосося в этих реках начинается в 90-х годах прошлого века. С начала нынешнего века промысел лосося в реках Кола и Тулома прекращается. Анадромные мигранты пропускаются в реки, где организовано спортивное рыболовство (Зубченко, 2006).

8.2. ТЕРСКИЙ ПРОМЫСЛОВЫЙ РАЙОН

По данным К.Ф. Телегина (1936), в первой половине 30-х годов прошлого столетия в Терском районе Мурманской области на участке беломорского побережья от р. Пялицы до р. Умбы (без р. Поной) на морских и речных тонях вылавливалось следующее количество лосося: 1932 г. – 80,57; 1933 г. – 159,28; 1934 г. – 285,70; 1935 г. (по 19 августа) – 166,06 т. Более 85 % уловов приходилось на Варзугский промысловый район, в котором лосось сохранил промысловое значение до настоящего времени.

Относительное благополучие промысловых запасов на Терском берегу Белого моря связано с удовлетворительным состоянием численности варзугского (Калюжин, 2003) и понойского (Прусов, 2004) лососей. В целом же уловы лосося в Терском промысловом районе снизились в связи с утратой лосося рек Нивы и бассейна губы Княжей в результате гидростроительства, а также падения численности лосося рек Умбы, Колвицы и Лувеньги. Со второй половины 90-х годов прошлого века уловы лосося на речных тонях в бассейне р. Варзуги снизились (рис. 116), что во многом связано с увеличением доли пропускаемых через РУЗ рыб (Калюжин, 2003). Вместе с тем в отдельные годы (Калюжин, 2003), включая последние пять лет (по данным управления «Мурманрыбвод»), численность пропускавшихся в р. Варзугу анадромных мигрантов лосося была в

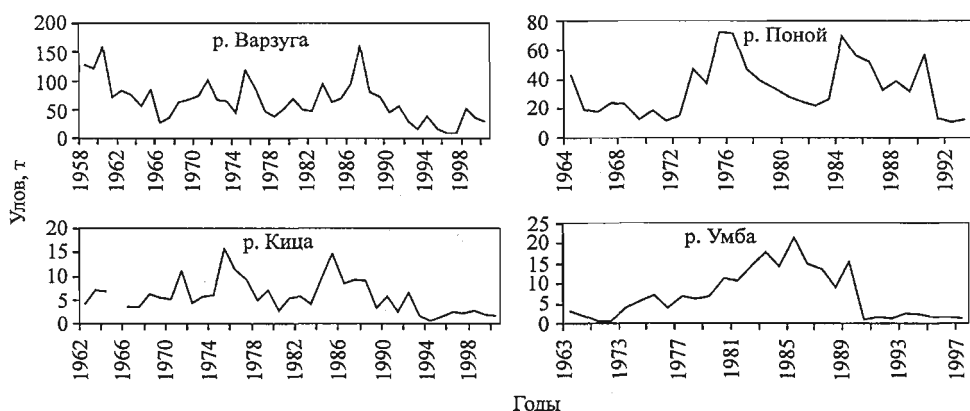


Рис. 116. Уловы атлантического лосося в реках Терского промыслового района по данным промысловой статистики

Fig. 116. Atlantic salmon catches in the Varzuga and the Kitsa Rivers according to the data of commercial statistics

2–3 раза ниже сохраняющего лимита, который определен в 19 тыс. рыб (Калюжин, 2003).

Мурман и Терский промысловый районы входят в состав Мурманской области, в реках которой потенциальные возможности НВУ атлантического лосося в настоящее время используются нативными популяциями вида на 35 % (Зубченко, 2006).

8.3. КАРЕЛЬСКИЙ ПРОМЫСЛОВЫЙ РАЙОН

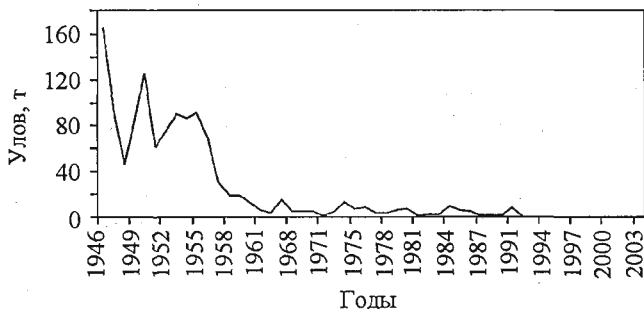
В Карельском промысловом районе промысел базировался на лососе рек Выг, Кемь и Кереть (Горский, 1935; Новиков, 1953; Костылев, 1987). Падение уловов связано со строительством гидросооружений и последующей утратой нативных популяций лосося в реках Выг, Кемь и Ковда. Численность популяции лосося в р. Кереть в последнее время снизилась в результате инвазии *Gyrodactylus salaris*, занесенного в результате рыбодоводных мероприятий из Балтийского бассейна (Щуров, 1998; Кудерский и др., 2003). Можно констатировать, что в Карелии как число популяций, так и численность лосося к настоящему времени по сравнению с началом прошлого века сильно сократились, причем численность более чем на порядок. Для Восточной Финноскандии показано, что популяции лосося исчезли в 39 реках, а 13 популяций нуждаются в восстановлении (Веселов, 2006).

8.4. ЮГО-ВОСТОЧНАЯ ЧАСТЬ БАСЕЙНА БЕЛОГО МОРЯ

Снижение запасов атлантического лосося в данном регионе было отмечено в начале 80-х годов прошлого века (Стасенков, 1981; Кулида, 1981б, 1984, 1985; Амстиславский, Кулида, 1989). В первую очередь снижение запасов лосося произошло в бассейне Мезени (рис. 117). С 1955 по 1960 г. (за пять лет) наблюдалось прогрессирующее уменьшение промысловых уловов в 10 раз. Начиная с 1965 г. уловы мезенского лосося стабилизировались на среднегодовом уровне 6 т при межгодовых колебаниях от 0,1 до 15,1 т. Промысловый лов был прекращен в 1982 г. в силу его нерентабельности. Низкая численность производителей мезен-

Рис. 117. Уловы атлантического лосося р. Мезени по данным промысловой статистики

Fig. 117. Atlantic salmon catches in the Mezen River according to the data of commercial statistics



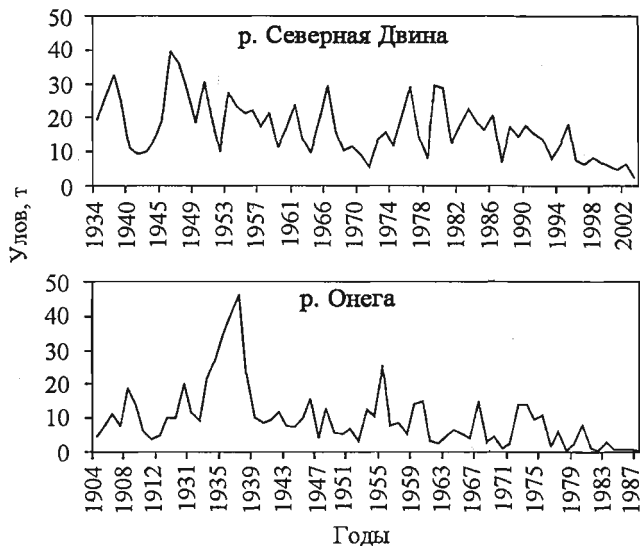


Рис. 118. Уловы атлантического лосося рек Северная Двина и Онега по данным промысловой статистики

Fig. 118. Atlantic salmon catches in the Severnaja Dvina and Onega Rivers according to the data of commercial statistics

ского лосося сопровождается снижением плотности молоди на нерестилищах. В 1990 г. плотность пестряток в верхнем течении Мезени составляла 0,5 экз/100 м², а в 1994 г. снизилась до 0,2 экз/100 м² (Климов и др., 1995).

Интересно, что до начала резкого снижения численности мезенского лосося в бассейне реки еще не проводились сплошные рубки леса, и нерестилища сохраняли первозданную чистоту. Исключение составляли дноуглубительные работы в магистральном русле реки, что, по мнению специалистов, могло стать причиной снижения численности лосося (Кулида, 1981б). На наш взгляд, причиной резкого снижения численности мезенского лосося в течение короткого промежутка времени на порядок был перелом. Уменьшение эффективной численности популяций ниже критических значений может привести к обеднению ее генофонда и оказать необратимое влияние на способность к восстановлению (Нелсон, Суле, 1991). Ситуация с мезенским лососем это подтверждает: после резкого снижения численности установился более низкий уровень ее колебаний. Отсутствие в течение десятков лет значительных всплесков численности, свидетельствующих о тенденции к восстановлению запасов, заставляет думать, что произошедшие изменения в структуре популяций мезенского лосося носят необратимый характер.

Аналогичная картина характерна для популяции онежского лосося (рис. 118): с конца 30-х по первую половину 80-х годов прошлого века численность популяции снизилась в 10 раз, что послужило предпосылкой закрытия ее промышленного лова в 1984 г. Контрольный лов онежского лосося в 2002 г., организованный на участке традиционного промысла в 23 км от устья реки с помощью РУЗа, аналогичного рыбопромысловому забору, показал, что средняя масса онежского лосося снизилась до 4,2 кг при средней длине 68,4 см (Устюжинский, Сквородько, 2003). По сравнению со второй половиной 70-х годов прошлого века (Кулида, 1981б, 1984) средняя масса онежского лосося снизилась более чем в 2 раза. Снижение средних размеров онежского лосося связано с

негативными изменениями в структуре популяции. Доля рыб летней биологической группы, представленной в основном тиндой, возросла до 85,7 %; соотношение полов сдвинулось в пользу самцов (3:1); доля рыб возрастной группы P+1+ составила 63,3 %, P+2+ – 31,0 % (Устюжнинский, Сквородько, 2003). Если предположить, что оставшиеся 5,7 % рекрутов были представлены рыбами в возрасте P+3+, то средняя продолжительность морского периода жизни онежского лосося в настоящее время составляет 1,42 года, в то время как в 70-х годах она достигала 2,30 года (Кулида, 1981б). Омоложение, повышение доли самцов и снижение размеров онежского лосося связано с выпадением из популяции поздно созревающих рыб осенней биологической группы. Таким образом, в результате перепромысла и, видимо, обеднения генофонда произошла значительная трансформация популяции «озимого» лосося р. Онеги в «яровую». Наряду с переловом негативное влияние на естественное воспроизводство онежского лосося оказал молевой сплав леса (Амстиславский, 1984; Амстиславский, Кулида, 1989).

Снижение численности лосося в реках Кулой и Сояна послужило причиной прекращения его промысла в этих реках в 80-х годах прошлого века. Несмотря на это, популяции кулойского и соянского лососей не восстановились. К настоящему времени из всех рек рассматриваемого района промысел лосося сохранился только в р. Северной Двине (см. рис. 118), а также на морских тонях Зимнего берега Белого моря. В последнее десятилетие уловы северодвинского лосося сохраняют тенденцию к снижению, а на морских тонях в основном вылавливается лосось рек Терского берега Белого моря.

8.5. ПРОМЫСЕЛ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ НА ТОНЯХ БЕЛОГО МОРЯ

Промысел лосося в бассейне Белого моря издавна велся не только в реках, но и на прибрежных морских тонях. В конце прошлого века прибрежный морской промысел ставными неводами давал в пределах Мурманской области в среднем 50 %, Архангельской – 60 % уловов лосося (Кулида, Мартынов, 1987). Высокая доля прибрежных морских уловов свидетельствует не только о довольно высокой экономической эффективности этого рода промыслов, но и значительном влиянии прибрежного промысла на численность нерестовых стад беломорского лосося. В настоящее время прибрежный морской промысел лосося в Белом море сократился по сравнению с уровнем прошлого столетия, но продолжает играть существенную роль в рыбном хозяйстве русского Севера.

Популяционный состав морских уловов лосося в Белом море оценивался путем мечения рыб (Кузьмин, 1981в; Кулида, Мартынов, 1987). За все годы мечения возврат меток составил 25,7 % (Кулида, Мартынов, 1987),

что не отражает степень промысловой эксплуатации беломорского лосося на протяжении всей путины. Следует отметить, что при мечении лосося на морских тонях Терского берега в 1980 г. возврат меток составил 43,2 % (Кузьмин, 1981в). Относительно низкий возврат меток в нашем случае связан с тем, что мечение проводилось осенью, включая период шугования рек, когда промысел лосося на речных тонях прекращается (реки Умба, Поной, Северная Двина и др.) или же приостанавливается до ледостава (реки Варзуга и Кица). В этот период значительная часть меченых рыб могла пройти на нерестилища.

О составе морских уловов можно судить по доле рыб разного происхождения среди повторно выловленных особей. Значительное количество меток (от 9,0 до 89,7 % на различных промысловых участках) было возвращено рыбаками с морских тоней. Рыбы, помеченные и повторно выловленные на морских тонях, могли зайти в любую беломорскую реку. Наиболее достоверно о популяционном составе прибрежных морских уловов можно судить по соотношению рыб, помеченных на морских тонях и повторно выловленных в нерестовых реках (рис. 119). Наиболее сложным популяционным составом характеризовались уловы лосося на морских тонях Зимнего берега в районе Майда – Койда, где 78 % составили рыбы из рек Терского берега Белого моря. На участке Терского берега между реками Стрельна и Варзуга (помечено 1162 экз. рыб) повторный возврат меток был в основном из р. Варзуги и ее притока р. Кицы. Только один экземпляр лосося, помеченный здесь, был отловлен в р. Колвице, впадающей в куттовую часть Кандалакшского залива западнее р. Умбы. Таким образом, на морских тонях Терского берега на участке Стрельна – Варзуга и Зимнего берега на участке Майда – Койда преобладали рыбы из беломорских рек Мурманской области, причем на лосося р. Варзуги приходилось 88,4 %.

В период с 1981 по 1983 г. на РУЗах в бассейне р. Варзуги было учтено 124 446 экз. лосося, из них 61 494 экз. было пропущено на нерестилища (данные управления «Мурманрыбвод»). Как показало мечение, за этот же период на морских тонях в пределах Мурманской и Архангельской областей было выловлено 67 201 экз. варзугского лосося. Таким образом, из 191 647 учтенных экз. варзугского лосося промышленностью было изъято 130 153 экз., что в среднем составило 67,9 % от общей численности нерестовых стад. Сопоставимая доля (62,5 %) промыслового изъятия нерестовых мигрантов варзугского лосося на морских и речных тонях в бассейне Белого моря была получена ранее на основе анализа материалов по мечению вальчаков варзугского лосося (Бакштанский, Яковенко, 1976). С учетом присутствия варзугского лосося в уловах на морских тонях севернее Стрельны, где мечение не проводилось, и наличии ее незаконного лова на нерестилищах доля изъятия человеком основной промысловой популяции лосося бассейна Белого моря приближается к предельно допустимому уровню.

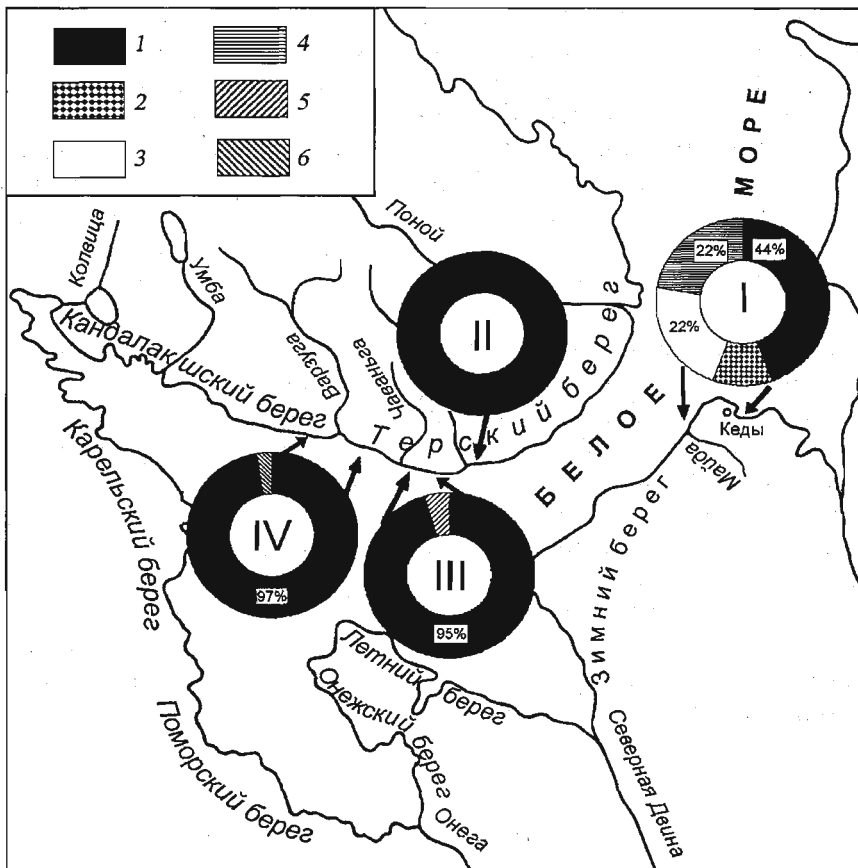


Рис. 119. Популяционный состав уловов атлантического лосося на морских тонях Зимнего и Терского берегов Белого моря.

1 – р. Варзуга; 2 – р. Умба; 3 – р. Поной; 4 – р. Северная Двина; 5 – р. Чаванга; 6 – р. Колвица (по: Кулида, 1987); I – морской участок между р. Майда и д. Кеды, II – район впадения р. Стрельни, III – район между деревнями Чапوما и Чаванга, IV – район впадения р. Варзуги (по: Кулида, Мартынов, 1987 с дополнениями)

Fig. 119. Population composition of Atlantic salmon catches on marine fishing places of Zimniy and Terskiy shores of the White sea.

1 – the Varzuga River; 2 – the Uмба River; 3 – the Ponoy River; 4 – the Severnaya Dvina River; 5 – the Chavanga River; 6 – the Kolvitsa River (after: Kulida, 1987); I – a marine area between Maida River and v. Kedy, II – the region of the Strelna River mouth, III – the region between Chapoma and Chavanga villages, IV – the region of the Varzuga River mouth (after: Kulida, Martynov, 1987 with additions)

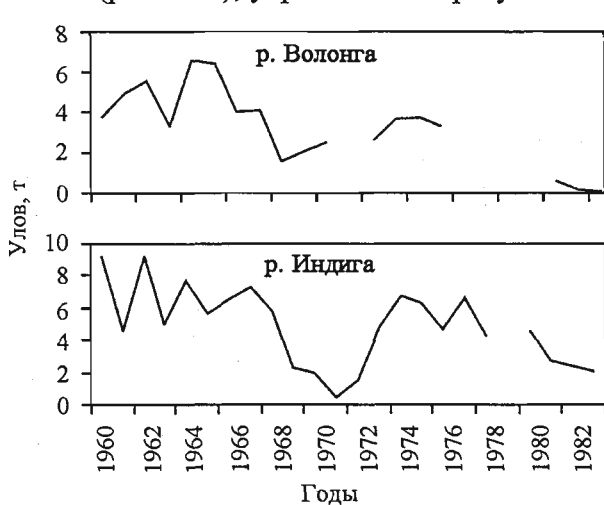
Регулирование промысла лосося в Белом море ведется на основе выделения лимитов для отдельных районов. При этом не учитывается популяционный состав морских уловов, что затрудняет определение реальной промысловой нагрузки на популяции лосося отдельных рек и снижает качество управления ресурсом. Так, при выделении лимитов на вылов лосося у побережья Белого моря в пределах Архангельской области до настоящего времени принимается, что в данном районе облавливается

лосось рек этой области. Вместе с тем на основе мечения вальчаков и нерестовых мигрантов лосося давно показано, что у Зимнего берега в морских уловах преобладает рыба из рек Мурманской области (Бакштанский, Яковенко, 1976; Кулида, Мартынов, 1987). Таким образом, при распределении лимитов на лов лосося в бассейне Белого моря следует учитывать, что на морских тонях Зимнего берега Архангельской области вылавливается лосось, воспроизводящийся в реках Терского берега Мурманской области, и выделение лимитов на морские тони Зимнего берега должно осуществляться за счет популяций лосося рек Варзуги и Поноя.

Поскольку прибрежный морской промысел лосося на Белом море имеет большое значение в экономике поморского населения, его запрет представляется нецелесообразным (Калюжин, 2003; Зубченко, 2006), поэтому он должен осуществляться на основе лимитирования в рамках единого управляемого лососевого хозяйства в бассейне Белого моря. Вместе с тем современное управление эксплуатацией нативных популяций лосося в бассейне Белого моря разрозненно и не учитывает особенностей популяционного состава уловов на конкретных участках моря, воспроизводительных возможностей нерестово-выростных угодий в реках и реальной численности популяций. Регулирование промысла лосося должно базироваться на данных о популяционном составе морских уловов и обеспечивать заполнение нерестилищ производителями в соответствующих реках.

8.6. ЧЁШСКИЙ ПРОМЫСЛОВЫЙ РАЙОН

В данном районе промысел базировался на лососе рек Индиги и Волонги (рис. 120), утративших в результате перелова промысловое значение еще в середине 80-х годов прошлого столетия (Мартынов и др., 1990).



не еще в середине 80-х годов прошлого столетия (Мартынов и др., 1990). Со времени запуска промысла прошло почти 30 лет, но восстановления численности популяций

Рис. 120. Уловы атлантического лосося рек Волонги и Индиги по данным промысловой статистики

Fig. 120. Atlantic salmon catches in the Volonga and Indiga Rivers according to the data of commercial statistics

не наблюдается. Располагая данными по режиму работы РУЗов, мы можем в ретроспективе оценить уровень промышленной нагрузки на популяции, при которых произошла их депрессия (см. гл. 3). К депрессии численности привело нарушение режима работы РУЗов, когда вместо 50 % на нерестилища пропускалось 30 % производителей.

8.7. ПЕЧОРСКИЙ ПРОМЫСЛОВЫЙ РАЙОН

Промысел печорского лосося на протяжении последнего столетия характеризовался довольно высокой интенсивностью. О снижении численности печорского лосося писал еще В.К. Солдатов (1924). Впоследствии на это обстоятельство обращали внимание многие исследователи, считая основной причиной падения запасов чрезмерно высокое промышленное изъятие (Монастырский, 1935; Новиков, 1965; Чистобаева, 1973, 1974; Антонова, 1975, 1976, 2000; Чуксина, 1976, 1977; Антонова, Чуксина, 1981, 1985, 1987б; Мартынов, 1990, 2002, 2003; Мартынов и др., 1990; Сидоров, 2004).

Для понимания сложившейся ситуации, когда условия естественного воспроизводства стада находятся в хорошем состоянии, а само стадо исчезает, следует подробнее остановиться на истории промысла печорского лосося и принятия управленческих решений.

Кривая среднегодовых уловов печорского лосося по десятилетиям почти за столетний период имеет выраженный одновершинный характер (рис. 121). До конца первого десятилетия прошлого века среднегодовые уловы составляли около 150 т и, видимо, отражали недоиспользование запасов. В 20–40-е годы в связи с освоением края среднегодовые уловы повысились в 2 раза и стабилизировались на уровне 300 т. Лосося промышленляли по всему бассейну Печоры, вылавливая 73,5 % в нижнем, 20,6 % –

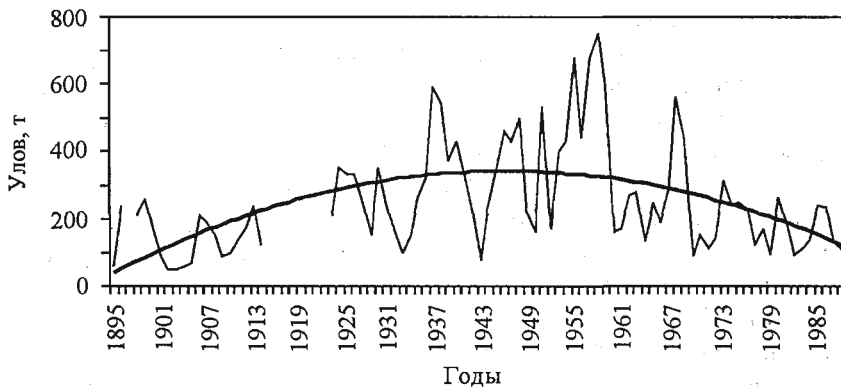


Рис. 121. Уловы атлантического лосося р. Печоры по данным промысловой статистики

Fig. 121. Atlantic salmon catches in the Pechora River according to the data of commercial statistics

в среднем и 5,9 % – в верхнем течении реки (Антонова, Чуксина, 1987б). На наш взгляд, именно в этот период промысел печорского лосося базировался на оптимальном уровне численности стада и не подрывал запасов. С начала 30-х годов промысел лосося в верхнем течении реки был запрещен и осуществлялся только в нижнем течении и Болванской губе. В 50-е годы произошло резкое увеличение промысловой нагрузки на печорского лосося: среднегодовые уловы за десятилетие возросли до 500 т. Интенсификации промысла способствовало внедрение в практику рыболовства более совершенных орудий лова и увеличение размеров промысловых участков. Лосось промыслился на многочисленных речных и морских тонях, где использовалось более 600 ставных неводов и около сотни плавных сетей. На промысле было занято 700 – 800 рыбаков (Летовальцева, 1967). В средней части печорской дельты (Андег – Месино) улов на одного рыбака составлял 0,9 т, на 10 км выше по реке – 0,44 т, а еще на 20 км выше – 0,24 т, что свидетельствует о высокой интенсивности промысла, изымавшего не менее 60–70 % численности нерестовых стад (Новиков, 1959). Видимо, именно в этот период произошел подрыв запасов печорского лосося.

В соответствии с рекомендациями Полярного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии (ПИНРО) в конце 50-х годов в реках Европейского Севера России вводится 50 %-ный объем промышленного изъятия анадромных мигрантов атлантического лосося (В Ученом совете ПИНРО..., 1959). Равные значения величин изъятия и пропуска обосновывались практикой эксплуатации промысловых популяций лосося на рыбоучетных заграждениях в ряде рек Кольского полуострова и должны были гарантировать численность нерестовых стад на уровне 50-х годов и даже обеспечивать расширенное воспроизводство запасов (Азбелев, 1960). Предложенный режим эксплуатации априори учитывал существовавший уровень нелегального вылова производителей на нерестилищах. В целях удешевления и оптимизации управления хозяйственным использованием самого крупного стада атлантического лосося на Севере России с 1958 г. повсеместно запрещается его промысел на Печоре и с 1959 г. концентрируется на рыбоучетном заграждении на участке «Ольховый Куст», расположенном в 40 км от устья реки, где ведется ставными неводами методом сплошного перекрытия русла реки (Пономарев, 1960, 1962; рис. 122). Лишь весной по большой воде до установки РУЗа практиковался промысел заледки плавными сетями. В результате произошла некоторая стабилизация запасов печорского лосося. Однако промысловое изъятие половины нерестового стада на перекрытии в условиях незаконного рыболовства в бассейне Печоры и развитие иностранного промысла в открытом море (1961–1981 гг.) не позволили обеспечить расширенное воспроизводство и восстановление запасов. За весь период работы заграждения наблюдалось устойчивое снижение численности нерестово-

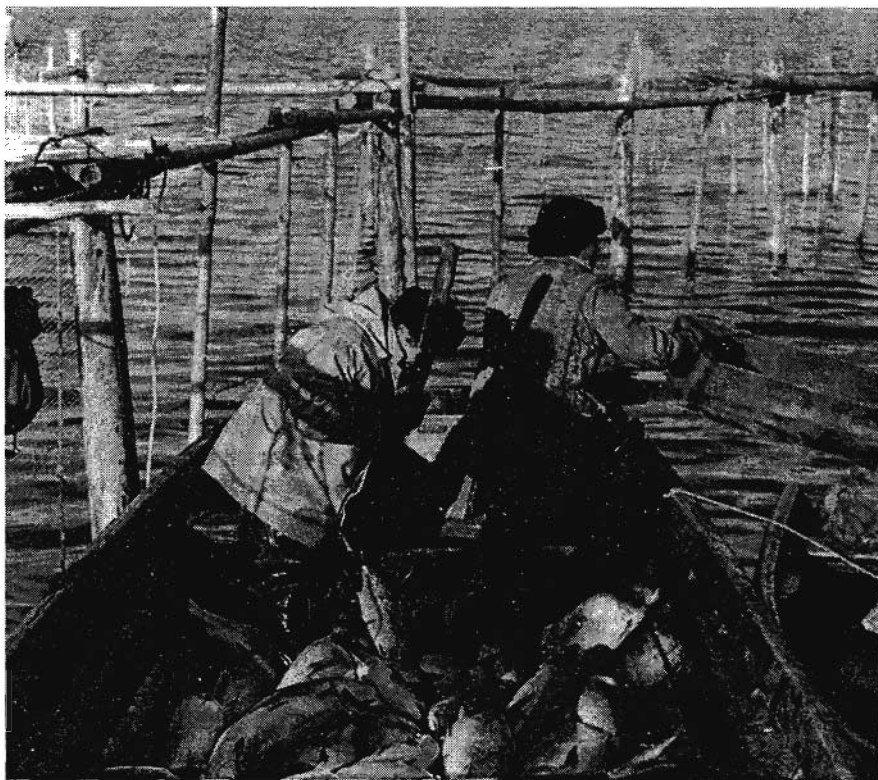


Рис. 122. Рыбоучетное заграждение на р. Печоре. «Ольховый куст», 1988 г. Фото автора

Fig. 122. Fish counting fence on the Pechora River. «Olkhovyy Kust», 1988. Photo by the author

го стада и хронический недопуск производителей на нерестилища (рис. 123).

По данным ряда авторов (Чистобаева, 1973; Антонова, 1975; Чуксина, 1977; и др.), размерам НВУ в бассейне Печоры соответствует нерестовый контингент в 50 тыс. рыб, участие которого в естественном воспроизводстве могло обеспечить стабильные среднегодовые уловы печорского лосося в 300–350 т, т. е. на уровне 20–40-х годов прошлого столетия. Однако в отдельные годы вместо 50 тыс. рыб в реку пропускалось менее 10 тыс. рыб (Чуксина, 1976). По данным промысловой статистики, за период с 1964 по 1988 г. через рыбоучетное заграждение в низовьях Печоры в среднем ежегодно пропускалось 33,8 тыс. рыб, что составляло 67,6 % от нормы пропуска.

Падение численности печорского лосося сопровождалось изменениями в структуре популяций (Антонова, 1975; Мартынов, 1979; Антонова, Чуксина, 1987б). Только за первые десять лет при эксплуатации стада морским иностранным промыслом и отечественным ловом на рыбопро-

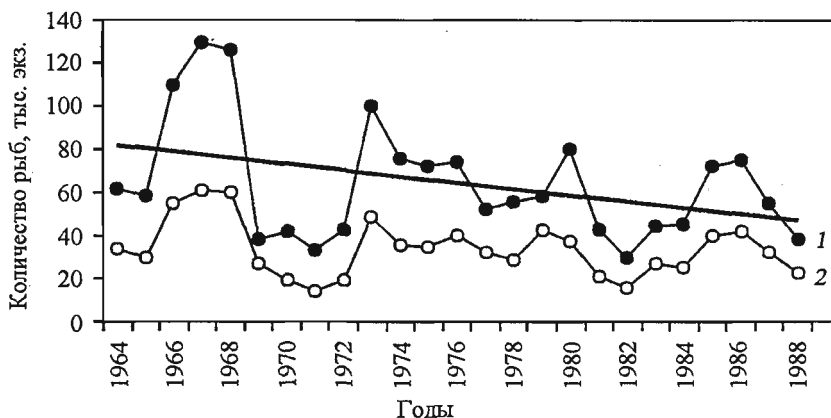


Рис. 123. Учетная численность нерестовых стад (1) и количество пропущенных на нерестилища рыб (2) на рыбоучетном заграждении по данным управления «Севрыбвод» и СевПИНРО (по: Мартынов, 1990)

Fig. 123. Considered number of spawning stocks (1) and the number of omitted ones on breeding grounds (2) on fish counting fence according to the data of Sevryybvod and SevPINRO (after: Martynov, 1990)

мысловом заграждении снизился средний морской возраст рыб, масса и длина уменьшились соответственно на 0,8 кг и 4 см (Антонова, 1975). Сократилась доля остатка, и перестали встречаться особи возрастной категории P+1+SM+, составлявшие ранее до 12 % (Азбелев, Лагунов, 1960).

За четыре десятилетия (с 1938 по 1973–1978 гг.) снизились размеры лосося в р. Щугор – основном лососевом притоке Печоры. Средняя длина самок уменьшилась на 6,0 см, самцов – на 8,8 см, а средняя масса рыб в исследовательских уловах – на 1,8 кг (оба пола; Мартынов, 1979). Снижение размеров производителей щугорского лосося произошло в результате сокращения длительности пребывания рыб в море до первого нереста. Если в 1938 г. средняя продолжительность морского нагула рекрутов печорского лосося составила 2,25 года (P·2+ – 75,4 %; P·3+ – 24,2 %; P·4+ – 0,4 %), то в 1973–1978 гг. – 2+ года. На 3 см сократилась средняя длина рыб в возрастных категориях P+2+ и P+3+ (Мартынов, 1979). Снижение возраста и средних размеров рыб в популяции стало причиной уменьшения средней индивидуальной плодовитости самок с 11 722 до 8837 икринок, что привело к снижению показателя популяционной плодовитости с 7319 до 4996. Однако индивидуальная и относительная плодовитость одноразмерных рыб возросла, что может рассматриваться как компенсаторное явление, повышающее воспроизводительные возможности популяции при ее омоложении. Увеличение плодовитости одноразмерных рыб сопровождалось снижением на 22 % средней массы икринок.

За период с 1952–1956 гг. по 1976 г. произошло омоложение нерестового стада лосося верховьев Печоры. Если до 1956 г. рыбы в возрасте P+2+ производителей на нерестилищах не отмечены (Владимирская,

1957), то в конце 70-х годов они начинают единично встречаться в исследовательских уловах (Кулида, 1976).

Таким образом, падение численности половозрелой части популяции и молоди на нерестилищах, снижение размеров и омоложение производителей как в смешанном стаде в низовьях Печоры, так и на отдельных нерестовых притоках, снижение показателя популяционной плодовитости, увеличение плодовитости одноразмерных рыб и снижение средней массы икринок в ястыках половозрелых рыб свидетельствуют о напряженном состоянии запасов печорского лосося накануне запуска промысла.

Иностраннный промысел атлантического лосося в открытом море следует рассматривать в контексте регулирования национального промысла как фактор, снижавший запасы лосося в российских реках. По оценкам различных исследователей (Бакштанский, Нестеров, 1973; Бугаев, 1987; Яковенко, 1987; Антонова, Чуксина, 1987а), морским иностраннным промыслом изымалось до 1/3 национальных запасов атлантического лосося. В связи с этим в течение 20 лет его запасы находились под двойным прессом промысла.

Несмотря на запрет лова лосося за рамками промышленного рыболовства, пропущенные в реку рыбы подвергались браконьерскому вылову. «Наибольший урон производителям лосося на Верхней Печоре наносят браконьеры ... Жители местных поселков..., при попустительстве инспекторов госрыбинспекции, по ночам ловят лосося, как на летних стойбищах, так и при движении его в сентябре на нерестилища. Добывают его сетью, неводом и даже острогой» (Боган, 1968, с. 306). Нелегальное рыболовство существовало повсеместно и имело тенденцию к возрастанию. По нашим экспертным оценкам, в 80-х годах прошлого столетия нелегальный вылов печорского лосося в реках составлял 30–50 % от пропущенных на нерест рыб, а в первый год запрета промысла достиг, по данным анкетного опроса, 60–70 % от общей численности стада (Мартынов, Захаров, 1990).

Однако такие факторы, как вылов атлантического лосося в открытом океане и нелегальный вылов производителей на нерестилищах, в достаточной мере не учитывались при регулировании промысла печорского лосося. В практике рыболовства долевым пропуском производителей на нерестилища был абсолютизирован и оторван от оптимальной численности популяций и потенциальных возможностей нерестово-вырастных угодий. Режим промысла оставался неизменным даже в условиях явной депрессии численности стад. В результате хронический дефицит производителей на нерестилищах привел к прогрессирующему снижению численности печорского лосося, что послужило основанием для запуска промысла с 1989 г.

Анализ естественного воспроизводства печорского лосося со времени запуска промысла представляет интерес для оценки результатов принятых протекционистских мер и разработки рекомендаций по его охране

и восстановлению запасов. Во-первых, следует остановиться на характеристике условий воспроизводства печорского лосося. Во-вторых, оценить численность нерестовых стад при заходе в главную реку и на нерестилища. В-третьих, рассмотреть динамику эффективной численности стад и плотности молоди на нерестилищах.

В конце 80-х годов в Печорском промысловом районе основными загрязнителями воды в магистральном русле р. Печоры были предприятия нефтяной, газовой и угольной промышленности. В бассейнах Илыча, Ижмы и верховьях Печоры проводился молевой сплав леса. Ущерб рыбным запасам наносился разработкой в русле Печоры песчано-гравийных смесей, ежегодный объем добычи которых составлял 2,5 млн. т (Мартынов, 1990). В большей степени загрязнению подвергалось магистральное русло Печоры. Основные же нерестилища лосося находились в удовлетворительном состоянии: в той или иной степени было загрязнено около 15 % нерестово-вырастного фонда (реки Кожим, Вуктыл и Ижма; Мартынов, 1983; Сидоров и др., 1989, 1990). В целом загрязнение носило локальный характер. По мере миграции в речном стоке поллютанты подвергались сильному разбавлению и в нижнем течении реки находились в пределах ПДК. Так, проведенный нами анализ (Allen-Gil, Martynov, 1995) показал низкое содержание тяжелых металлов в мышцах проходных и жилых рыб в приустьевой зоне Печоры.

В период запрета промысла в бассейне Печоры произошел ряд крупных аварий на нефтепромыслах, что стало причиной загрязнения реки нефтепродуктами. Однако следует отметить, что за счет выноса поллютантов загрязнению в основном подвергалось магистральное русло реки, а на основных нерестилищах лосося сохранился естественный гидрологический и гидрохимический режим (Захаров и др., 2000). Загрязненные участки магистрального русла реки являются местом транзитного пребывания мигрирующих к местам нереста и морского нагула рыб. Сохранению естественных условий воспроизводства печорского лосося способствовала организация на западном склоне Урала национального парка «Югыд ва». В результате в настоящее время около 80 % нерестово-вырастного фонда печорского лосося находится в пределах особо охраняемых территорий этого парка и Печоро-Илычского государственного биосферного заповедника.

Хорошее санитарное состояние основных нерестилищ печорского лосося (Сидоров, 1979; Мартынов, 1983, 1990), прекращение в 1982 г. иностранного промысла атлантического лосося в открытом море и запуск в 1989 г. отечественного промысла создавали благоприятные условия для восстановления запасов печорского лосося.

В период запрета промысла мониторинг за численностью нерестовых мигрантов печорского лосося проводился плавными сетями с шагом ячеи 70 мм в районе урочища «Ольховый Куст» с правом изъятия в научных целях 1000 рыб ежегодно. По оценкам сотрудников СевПИПРО, в

р. Печору в период запрета промысла в разные годы заходило от 45 до 80 тыс. производителей лосося (Антонова, 2000а; Антонова, Студенов, 2003). По нашим оценкам (Мартынов, Урнышев, 1994; Мартынов, 2003), в первые годы после запрета промысла численность потомков от нереста производителей, зашедших в реку в последние годы перед запуском промысла, составляла 40–50 тыс. рыб и не выходила за пределы сохраняющего лимита.

Однако большинство заходящих в реку производителей не достигали нерестилищ. По нашим данным, в 1989 г. сразу же после запуска промысла только местным населением было выловлено около 70 % нерестового стада печорского лосося (Мартынов, Захаров, 1990). В последующие годы браконьерство приобретает тотальный характер. В результате с 1992 по 1994 г. в бассейне Печоры выявлено участие в репродукции от 800 до 3300 производителей (Государственный доклад ..., 1993, 1999; Сидоров и др., 1995). Низкий современный уровень эффективной репродуктивной численности производителей на нерестилищах подтверждается данными мониторинга за плотностью нерестовых гнезд лосося в бассейне Верхней Печоры (рис. 124). Недостаток производителей на нерестилищах привел к снижению плотности молоди на НВУ более чем 20 раз (табл. 108). Для сравнения: в конце 80-х – начале 90-х годов прошлого столетия плотность пестряток в расчете на 100 м² в малых лососевых реках Карелии составляла: для Керети – 42,0–72,0, Лижмы – 38,0–78,0, Кумсы – 49,5, Пяльмы – 39,4 экз. (Валетов и др., 1995). В р. Варзуге плот-

Таблица 108. Плотность пестряток атлантического лосося в бассейне Верхней Печоры, экз/100 м²

Table 108. Density of Atlantic salmon parr in the upper part of the Pechora River basin, sp/100 m²

Район исследований	Годы	Плотность	Авторы
<i>Верховья Печоры</i>			
Кордон Шежим	1953–1954	11,0	Владимирская, 1957
От Гаревки до Собинской	1983–1989	8,3	Антонова, 2000а
	1991–1995	2,4	– «–
	1996–1999	2,0	– «–
Кордон Шежим	1998	1,0–1,5	Государственный..., 1999
	2001	0,4	Мартынов, Куприянов, 2004
<i>Река Ильч</i>			
От р. Ук-Ю до Ыджид Ляга	1996	1,4	Антонова, 2000а
	1998	1,3	– «–
Кордон Усть-Ляга	2002	0,8	Мартынов, Куприянов, 2004
	2003	0,8	– «–
<i>Река Унья</i>			
От р. Кисуньи до р. Бердыш	1994–1999	2,1	Антонова, 2000а

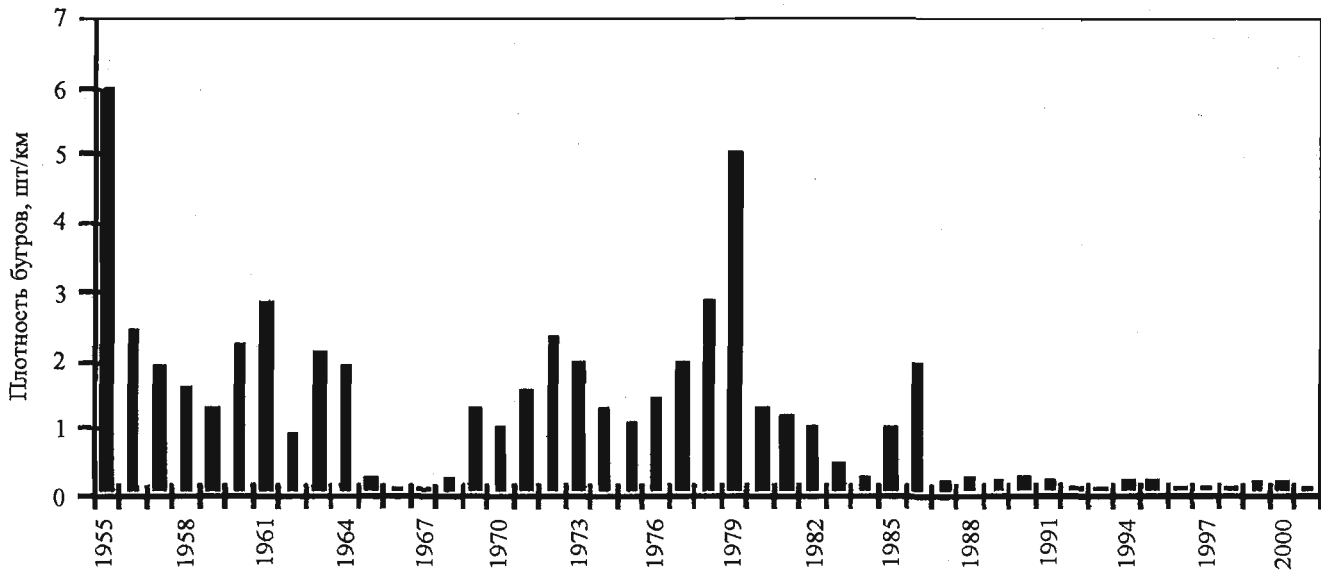


Рис. 124. Изменение плотности нерестовых бугров атлантического лосося в верхьях рек Печоры и Илыча (по: Королев, 2000 с дополнениями)

Fig. 124. Variations of Atlantic salmon redds density (one/km) in the upper reaches of the Pechora and Ilych Rivers (after: Korolev, 2000 with additions)

ность пестряток в пересчете на 100 м² на различных участках реки изменялась от 2–5 экз. в протоках до 100–120 экз. на гребневых участках порогов (Веселов, Калюжин, 2001; Калюжин, 2003).

Несмотря на крайне низкую репродуктивную численность производителей и плотность молоди на нерестилищах, в 2003 г. на основании рекомендации СевПИНРО (Антонова, Студенов, 2003) промысел печорского лосося был возобновлен. В результате из выделенного лимита в 33 т рыболовецкими бригадами на территории Ненецкого национального округа и Усть-Цилемского р-на Республики Коми было выловлено 3 т печорского лосося, что свидетельствует о низкой численности нерестового стада и необоснованности лимита (Сидоров, 2004). При современной низкой эффективной численности стада (более чем на порядок ниже сохраняющего лимита) дальнейшим промыслом и «научным» ловом печорский лосось будет уничтожен.

Превентивным шагом в восстановлении печорского лосося мог бы стать мораторий на его промысловый лов и повышение эффективности охраны производителей на побережье Печорского моря и в самой Печоре. При крайне низкой численности эффективной части стада следует отказаться от ежегодного изъятия 1000 производителей печорского лосося в нижнем течении реки в «научных целях» и осуществлять мониторинг с использованием прижизненных методов исследований.

8.8. ПРОБЛЕМЫ СОХРАНЕНИЯ И РАЦИОНАЛЬНОЙ ЭКСПЛУАТАЦИИ ЗАПАСОВ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ НА СЕВЕРЕ РОССИИ

Многолетняя практика управления запасами лосося показала, что тотальный запрет промысла в целях скорейшего восстановления ресурса себя не оправдал. Вместе с тем методология сохранения биологического разнообразия предполагает дифференцированный подход к разработке управленческих решений, включая популяционно-видовой и экосистемный (Павлов, 1992; Павлов и др., 1994, 2000, 2001). Решение проблемы восстановления запасов лосося в реках Севера требует разработки и внедрения новых подходов к управлению естественным воспроизводством уникального промыслового вида с учетом не только биологических, но и социально-экономических факторов, в конечном счете определяющих результативность управленческих решений.

Биологические аспекты. При разработке и прогнозировании последствий влияния практических мероприятий на промысловый вид следует учитывать, что целостным объектом, адекватно реагирующим на антропогенное воздействие, выступает та или иная популяция данного вида (Яблоков, 1980).

На востоке рассматриваемого региона лосось представлен гетерогенными стадами, воспроизводящимися в крупных речных системах Печо-

ры, Северной Двины и Мезени. Залогом успешного управления ресурсами гетерогенных стад лосося является нормирование антропогенных нагрузок на каждую популяцию. Популяционный подход важен не только при ведении промысла в крупных реках, но и на морских прибрежных тонях. При разработке управленческих решений важно учитывать не только биологическую, но и пространственную структуру популяций, особенно при разработке мер по сохранению среды обитания вида (Зелинский, Смирнов, 1987). В связи с этим объектом управленческого воздействия следует рассматривать целостные бассейны рек первого порядка (например, бассейны Печоры, Северной Двины и т.д.).

Социальные аспекты. С позиций устойчивого развития отношений человека к объекту промысловой эксплуатации целесообразно рассматривать в рамках системы «разумный хищник – жертва». В этой системе в роли «разумного хищника» выступает некий гетерогенный социум, который в нашем случае можно подразделить на три категории: деревенское население, городское население (в пределах бассейна той или иной реки) и «пришлые люди». Наиболее тесно с биологическим объектом контактирует первая категория социума. Она же объективно является самой заинтересованной в устойчивом использовании ресурса, поскольку испытывает прямую экономическую зависимость от состояния ресурса. Вторая категория социума в меньшей мере зависима от биологического ресурса, так как городское население имеет более широкие возможности независимой реализации своих экономических интересов. И, наконец, третья категория (геологические партии, туристические группы и др.) является наиболее независимой от состояния биологического ресурса частью социума и в меньшей мере заинтересованной в его сохранении.

В соответствии с исторически сложившимся характером взаимоотношений различных категорий социума с популяциями лосося в первую очередь при разработке управленческих решений должны учитываться интересы местного населения. Первая категория социума должна пользоваться приоритетом в общей системе пользования ресурсом. Интересы местного населения могут быть учтены в рамках лицензионного рыболовства, при организации промышленного лова и проведении природоохранных мероприятий. Интересы же второй и третьей групп социума в отношении использования ресурсов лосося в регионе могут быть реализованы в рамках спортивного рыболовства на базе национальных парков и обществ любителей-рыболовов. Важно подчеркнуть, что во избежание подрыва численности популяции «жертвы» пользование ресурсом различными группами социума должно регламентироваться в рамках общего допустимого улова.

Экономические аспекты. Экономическое преимущество рекреационных форм рыболовства над коммерческим наглядно продемонстрировано зарубежным опытом, который используется при эксплуатации запасов лосося на Кольском полуострове (Зубченко и др., 1991; Долотов

2006; Зубченко, 2006). Однако абсолютизация той или иной формы эксплуатации ресурса по признаку наибольшей экономической эффективности не всегда оправдана с позиций сохранения запасов ресурса на оптимальном уровне. При рассмотрении экономических аспектов практической деятельности социальные факторы должны учитываться в первую очередь.

На Севере России в условиях крайней депрессии запасов лосося основной задачей управленческих решений является восстановление ее численности. В настоящее время при тотальном запрете и отсутствии реальных рычагов управления браконьерством эксплуатация ресурса приобрела неуправляемый характер и практически полностью перешла в сферу теневой экономики. Перелома ситуации в положительную сторону (восстановление ресурса) можно добиться при сочетании ужесточения природоохранного законодательства с приобщением в первую очередь местного населения к пользованию ресурсом в рамках, пусть ограниченного, лицензионного рыболовства. По мере восстановления ресурса можно постепенно переходить к полномасштабному режиму его эксплуатации с учетом биологических, социально-экономических и правовых аспектов проблемы.

8.9. СОСТОЯНИЕ ЗАВОДСКОГО ВОСПРОИЗВОДСТВА АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ НА СЕВЕРЕ РОССИИ

Рыбоводные заводы по искусственному воспроизводству атлантического лосося на Севере России были построены в 20–30-е и последующие годы прошлого столетия (Нусенбаум, 1950; Артамонова, Махров, 2005). Это функционирующие по настоящее время Тайбольский, Умбский, Кандалакшский, Князегубский, Кемский, Выгский, Онежский, Солзинский (рис. 125) и ныне уже не существующие Зимнезолотицкий (1922–? гг.), Пинежский, Варзугский (1932–1960 гг.), Соянский (1932–1964 гг.), Петрозаводский (1977–1989 гг.) рыболовные заводы. «Следует подчеркнуть, что заводское воспроизводство семги возникло в нашей стране не как мера, направленная на сохранение запасов этой ценной рыбы под угрозой сокращения естественного воспроизводства... Заводским воспроизводством семги стали заниматься под влиянием не критического отношения к мнимым успехам зарубежного опыта искусственного размножения проходных видов рыб путем массового выпуска их личинок. ... В результате, без достаточных на то оснований, заводское воспроизводство семги предполагалось в значительной мере и как подмена естественного воспроизводства в таких местах, где последнее сохраняло свою эффективность, например на Сояне, Онеге и Варзуге» (Нусенбаум, 1950, с. 125). К перечню последних следует добавить р. Умбу. Лишь по прошествии десятилетий после строительства первых рыболовных заводов, когда стало

БАРЕНЦЕВО
МОРЕ

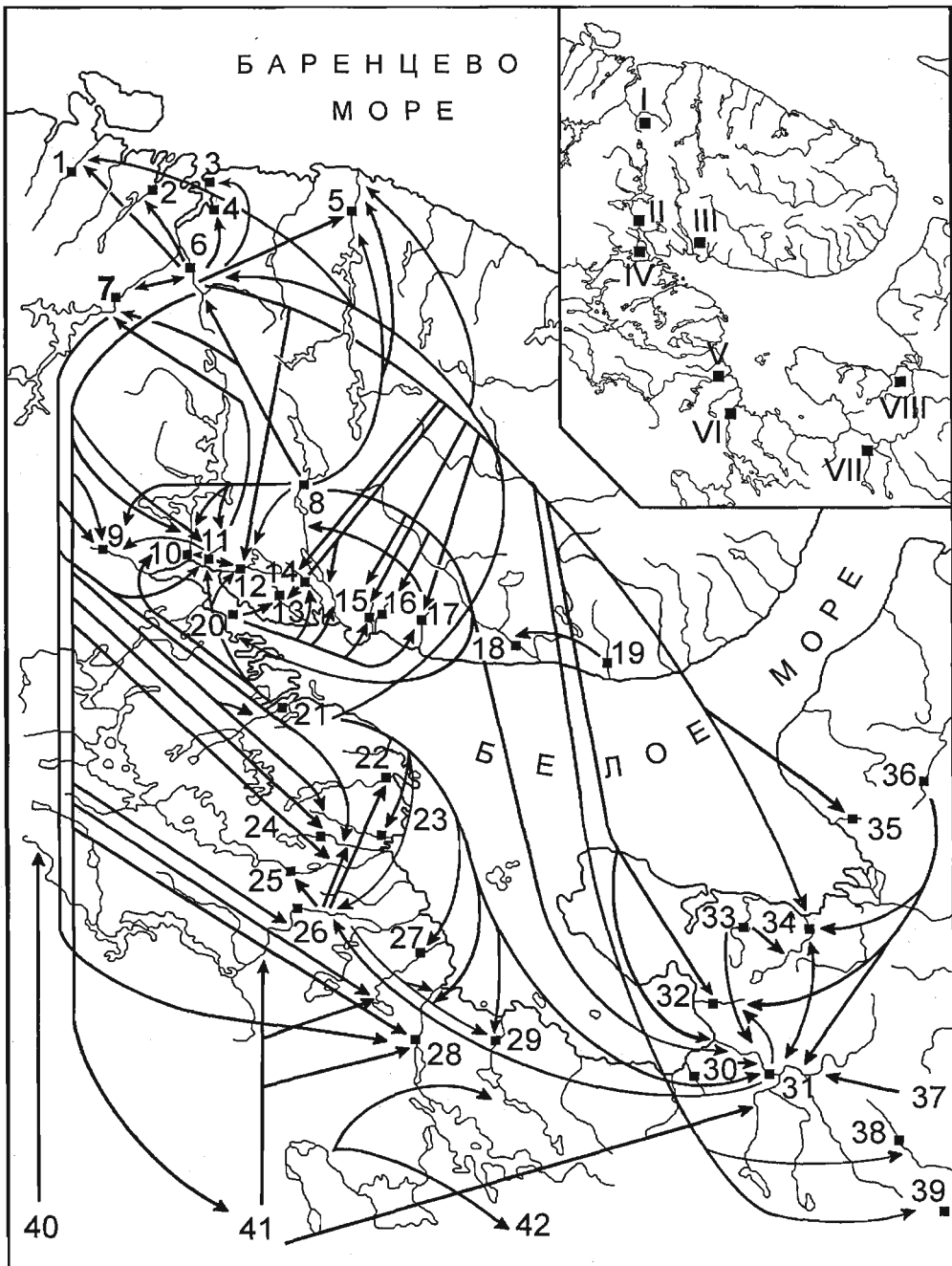


Рис. 125. Трансплантации икры и молоди атлантического лосося на Севере России (по: Артамонова, Махров, 2005 с дополнениями).

Реки: 1 – Титовка, 2 – Ура, 3 – Тюва, 4 – Ваенга, 5 – Воронья, 6 – Кола, 7 – Тулома, 8 – Умба, 9 – Канда, Ковда и мелкие реки Кандалакшского залива, 10 – Нива, 11 – Лувеньга, 12 – Колвица, 13 – Порья, 14 – Пила, 15 – Кузрека, 16 – Хлебная, 17 – Оленица, 18 – Варзуга, 19 – Чаванга, 20 – Княжья губа Белого моря, 21 – Кереть, 22 – Калга, 23 – Воньга, 24 – Кузема, 25 – Поньгома, 26 – Кемь, 27 – Шуя (Беломорская), 28 – Выг с притоками, 29 – Сума, 30 – Нименьга, 31 – Онега, 32 – Тамица, 33 – Сюзьма, 34 – Солза, 35 – Мудьюга, 36 – Сояна, 37 – Юла, 38 – Емца, 39 – Пукса (бассейн Балтийского моря), 40 – притоки оз. Сайма, 41 – Шуя, 42 – Кумса (приток Онежского оз.).

Действующие лососевые рыболовные заводы: I – Тайбольский (с 1934 г.), II – Кандалакшский (с 1957 г.), III – Умбский (с 1932 г.), IV – Княжегубский (с 1957 г.), V – Кемский (с 1971 г.), VI – Выгский (с 1956 г.), VII – Онежский (с 1933 г.), VIII – Солзенский (с 1985 г.).

Fig. 125. Transplantation of eggs and juveniles of Atlantic salmon in North of Russia (after: Artamonova, Makhrov, 2005 with editions).

The Rivers: 1 – Titovka, 2 – Ura, 3 – Tjuva, 4 – Vaenga, 5 – Voron'ya, 6 – Kola, 7 – Tuloma, 8 – Umba, 9 – Kanda, Kovda and small Rivers of Kandalaksha Bay, 10 – Niva, 11 – Luven'ga, 12 – Kolvitsa, 13 – Por'ya, 14 – Pila, 15 – Kuzreka, 16 – Khlebnaya, 17 – Olenitsa, 18 – Varzuga, 19 – Chavan'ga, 20 – Knyazhaya guba of the White Sea, 21 – Keret', 22 – Kalga, 23 – Von'ga, 24 – Kuzema, 25 – Pon'goma, 26 – Kem', 27 – Shuya (The White Sea basin), 28 – Vyg with tributaries, 29 – Suma, 30 – Nimen'ga, 31 – Onega, 32 – Tamitsa, 33 – Sjuz'ma, 34 – Solza, 35 – Mud'juga, 36 – Soyana, 37 – Jula, 38 – Emtsа, 39 – Puksa (The Baltic Sea basin), 40 – tributaries of the Saimaa Lake, 41 – Shuya, 42 – Kumsа (the Onega Lake basin).

Working Atlantic salmon hatcheries: I – Taybol'skiy, II – Kandalakshskiy, III – Umbskiy, IV – Knyazhegubskiy, V – Kemskiy, VI – Vygskiy, VII – Onezhskiy, VIII – Solzenskiy.

очевидным, что инкубация икры и массовый выпуск в реки личинок лосося не приводят к увеличению его уловов, часть заводов была реконструирована, а часть закрыта. Основное внимание стали обращать на совершенствование технологии выращивания молоди до покатного состояния (Нусенбаум, 1950).

Однако, несмотря на успехи в совершенствовании технологии заводского воспроизводства атлантического лосося (Казаков, 1990), эффективность лососевых заводов на Севере России оставляет желать много лучшего по целому ряду обстоятельств.

Большинство рыболовных заводов, предназначавшихся для компенсации ущерба естественному воспроизводству атлантического лосося от гидростроительства, строили на реках практически после полной утраты в них нативных популяций лосося (Кандалакшский, Княжегубский, Кемский, Выгский, Солзенский). Тайбольский рыболовный завод был построен на р. Коле и предназначался для компенсации ущерба, нанесенного гидростроительством на р. Туломе. В результате для загрузки производственных мощностей заводов использовалась икра из «чужих» популяций лосося и практиковался выпуск заводской молоди в «чужие» реки (см. рис. 125). В общей сложности за всю историю заводского воспроизводства атлантического лосося чужеродная молодь выпускалась в 30 лососевых рек бассейнов Баренцева и Белого морей (Артамонова и др., 2002). Наиболее широко осуществлялись перевозки икры атлантического лосося р. Колы. В результате отмечались случаи генетического загрязнения нативных популяций лосося, хотя, учитывая масштабы трансплантаций икры и молоди, негативный эффект мог быть значительно выше (Артамонова и др., 2005).

Меньшее генетическое загрязнение нативных популяций атлантического лосося на Севере России обусловлено низкой выживаемостью заводской молоди в естественных условиях. Как отмечает В.С. Артамонова с соавт. (2002), промысловый возврат от заводской молоди лосося при выпуске в «чужие» реки в среднем на порядок ниже, чем при выпуске той же молоди в «родные» реки. В свою очередь выживаемость заводской молоди, выпускавшейся в «родные» реки, примерно на порядок меньше, чем дикой в естественных условиях. Так, возврат взрослых рыб от диких покотников, помеченных метками Карлина, в различных реках на Севере России изменялся от 2,1 до 12 %, в среднем составляя 5 % (Бакштанский и др., 1976). Возврат от заводской молоди, помеченной обрезанием жирового плавника и выпущенной в «родные» реки, изменялся в пределах 0,1–2,08 % (Бакштанский и др., 1980; Ермолаев, 1984; Вшивцев, 1990; Черницкий, Лоенко, 1990; Лоенко, 2000), а при выпуске в «чужие» реки – от 0,003 до 0,02 % (Костылев, Поляков, 1980; Лоенко, 1985; Смирнов и др., 1987).

На фоне низкой выживаемости заводской молоди лосося выделяется Тайбольский рыболовный завод, промысловый возврат от продукции которого в разные годы изменялся от 0,44 до 2,08% (Белоусов, 1978; Бакштанский и др., 1980; Салмов, 1981; Вшивцев, 1990; Лоенко 2000). Относительно высокий возврат в данном случае обусловлен тем, что молодь Тайбольского рыболовного завода расселяется на естественных нерестилищах в бассейне р. Колы на стадии пестрятки и лишь через год, после адаптации к естественным условиям, скатывается в море (см. раздел 3.1.5). В результате среди анадромных мигрантов лосося р. Колы доля рыб заводского происхождения в период с 1984 по 1998 г. в среднем составила 12,6 %, достигая в отдельные годы 27,9 % (Лоенко, 2000). Однако заводские лососи отличаются от «диких» рыб динамикой нерестового хода, возрастной и половой структурой, соотношением биологических и сезонных групп. Среди «заводского» контингента производителей снижается доля самок и старшевозрастных рыб, возрастает доля тинды, уменьшаются средние показатели длины и массы рыб (Салмов, 1981; Вшивцев, 1990; Зубченко и др., 2003; см. раздел 3.1.5).

Таким образом, под влиянием Тайбольского рыболовного завода происходит трансформация нативной популяции лосося р. Колы. Изменения в популяциях рыб, вызванные рыболовством, сходны по характеру с соответствующими изменениями в результате иррационального промысла. Однако реакция популяций на воздействие промысла во многом носит адаптивный характер, в то время как рыболовство, тиражируя лишь часть популяционного генофонда, приводит к необратимым изменениям в их структуре (Алтухов и др., 1997). Например, перевозки молоди из бассейна Балтики привели к заражению атлантического лосося р. Кереть паразитическим сосальщиком *Girodactylus salaricus* и в результате численность популяции снизилась (Шульман и др., 1998; Щуров, 1998).

Несмотря на более чем 80-летний опыт искусственного воспроизводства атлантического лосося на Севере России, нативные популяции лосося в реках, где ее нерестилища были полностью или частично подтоплены водами водохранилищ и изолированы плотинами гидросооружений, к настоящему времени не восстановлены (см. Приложения табл. 3). Данное обстоятельство само по себе свидетельствует о низкой эффективности принимавшихся компенсационных мероприятий, следовательно, нельзя рассчитывать на рыбоводство как альтернативу естественному воспроизводству в условиях современной трансформации нативных популяций лосося под воздействием антропогенных факторов, доминирующее положение среди которых на Севере России занимает перелов. По ситуации, когда нерестилища лосося находятся в хорошем состоянии, а популяции деградируют, рассматриваемый регион отличается от Западной Европы и ряда районов Северной Америки, где основным фактором, лимитирующим естественное воспроизводство лососей, является антропогенная трансформация биотопов (Пауэр, 1998; Лихатович, 2004). Вместе с тем в последнее время предпринимаются попытки обоснования строительства новых рыбоводных заводов для «спасения» исчезающих в результате перелова популяций атлантического лосося (Спасти уникальную семгу, 2006). Как это ни парадоксально, предлагается вернуться к началу прошлого века, построив в нижнем течении р. Печоры личиночный лососевый рыбоводный завод. Биологические предпосылки такого решения проблемы, безусловно, отсутствуют, однако с экономических позиций данные попытки вполне объяснимы. Например, в США еще «в 1870 году менеджеры лосося, владельцы рыбоперерабатывающих заводов, рыбаки и политики с энтузиазмом восприняли идею рыбоводства. Они верили, что эта технология позволит сохранить поставки лосося, при этом не имея никакого научного обоснования своей веры ... Рыбоводство было молчаливым партнером, облегчающим освоение и деградацию рек региона. Прибыль получили все. Менеджеры лосося – солидный бюджет, предприниматели – минимально контролируемый доступ к рекам, а политикам в заслугу было поставлено решение потенциально тяжелой проблемы. Выгодная сделка – по рукам! Среду обитания обменяли на рыбозаводы» (Лихатович, 2004, с. 11). Видимо, по аналогичным соображениям на Севере России предлагается «обменять» на рыбоводные заводы не среду обитания, а сами исчезающие в результате перелова нативные популяции лосося.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На европейском Севере России насчитывается 114 рек первого порядка, в которых до начала проявления антропогенного влияния воспроизводилось не менее 140 анадромных морских популяций атлантического лосося. В этом большом регионе сформировались специфические популяции, адаптированные к существованию в своеобразных физико-географических условиях северо-восточной части ареала. По мере продвижения к востоку в популяциях лосося возрастает доля «озимых» рыб, увеличивается продолжительность морского нагула до первого нереста, повышаются масса и длина анадромных мигрантов, среди них возрастает доля самок, увеличивается доля самцов, созревающих на стадии пестрятки.

Важным фактором, определяющим клинальную изменчивость анадромных мигрантов лосося на северо-востоке ареала, является удлинение миграционных путей к нерестилищам, что ведет к возрастанию затрат энергии и времени на их достижение. Увеличение среднего морского возраста и средних размеров впервые созревающих лососей является адаптацией к возрастанию затрат энергии, а созревание рыб по «озимому» типу – это в первую очередь приспособление к увеличению времени, необходимого для достижения нерестилищ.

У самцов и самок географическая изменчивость проявляется по-разному, что в основном связано с большими различиями в затратах энергии на формирование половых продуктов. Особенности проявления географической изменчивости рыб по половому признаку определяют формирование среди анадромных мигрантов лосося так называемых сезонных групп. Географическая изменчивость по половому признаку, дифференцированное по полу созревание на стадии пестрятки по карликовому типу, появление половых различий в росте в морской период жизни позволяют рассматривать самцов и самок атлантического лосося, аналогично проходным дальневосточным лососям (Алтухов и др., 1997), как относительно самостоятельные взаимообусловленные внутривидовые адаптивные системы.

Средняя продолжительность речного периода жизни атлантического лосося на Севере России отрицательно коррелирует с теплосодержанием вод на нерестово-выростных участках и достигает наибольших значений в популяциях, воспроизводящихся в реках Мурманского побережья Кольского полуострова и уральских притоках р. Печоры. Молодь атлантического лосося в реках бассейна Баренцева моря растет быстрее, чем в беломорских. Региональные особенности роста карликовых самцов состоят в замедлении их роста в год созревания в бассейне р. Печоры и ускорении –

в реках Кольского полуострова. Рост пестряток в экспериментальных условиях при подогреве воды сохраняет циклический характер, свойственный им в естественных условиях, что позволяет предположить наличие эндогенно обусловленных сезонных циклов роста, «притертых» в каждой популяции к соответствующим сезонным климатическим циклам.

Продолжительность покатной миграции молоди при существенной разнице в длине рек составляет месяц. В крупных речных системах на востоке ареала «миграционное окно» перемещается от верховьев к устью в магистральных руслах рек и от устья к верховьям – в горных притоках. Последнее обстоятельство привело к возникновению предпокатной осенней миграции пестряток, позволяющей им весной следующего года после смолтификации попасть в «миграционное окно».

В экосистемах горных рек региона молодь атлантического лосося занимает специфическую гидрогеографическую стацию на порогах, где также обитают хариус, голянь, подкаменщик, голец усатый, кумжа, пескарь и елец. Пищевые отношения между молодь лосося и туводными видами рыб сглаживаются за счет расхождения микростаций и спектров питания и при современной низкой численности, в первую очередь атлантического лосося и хариуса, не становятся конкурентными. Экологическая ниша молоди атлантического лосося в связи с депрессией его численности занимает туводными видами, в первую очередь голянном, который образует в лососевых реках, судя по поведению и особенностям питания, ряд экологических форм.

Речной и морской этапы онтогенеза атлантического лосося проходят в сильно отличающихся условиях среды и характеризуются относительной независимостью формирования изменчивости. Эти этапы объединены и взаимообусловлены жизненным циклом. Размерно-возрастная изменчивость атлантического лосося в морской период жизни не приводит к нарушению соответствующей изменчивости, возникшей в речной период жизни.

На европейском Севере России наблюдается глубокая депрессия численности большинства популяций атлантического лосося, что привело к снижению на порядок среднегодовых уловов по сравнению с 50 годами прошлого столетия. В удовлетворительном состоянии остаются только крупные промысловые популяции лосося в реках Варзуге и Поное. Более всего снизились запасы лосося в Карельском промысловом районе и восточной части региона: в первом случае это связано в основном с утратой промысловых популяций в результате гидростроительства, а во втором – с переловом.

Рыбоводные заводы Севера России имеют низкую эффективность и не могут служить альтернативой естественному воспроизводству по ряду причин:

– изъятие из естественного воспроизводства полноценных производителей при пустующих нерестово-выростных участках;

- вытеснение «дикой» молоди лосося с участков реки в результате выпуска молоди, выращенной в условиях завода;
- существенное обеднение и загрязнение генофонда популяций;
- распространение болезней.

Кроме того, выживаемость молоди атлантического лосося в ряду «дикий» покотник в родной реке – «заводской» покотник в родной реке – «заводской» покотник в чужой реке каждый раз снижается на порядок.

Повсеместно под влиянием иррационального рыболовства и рыбоводства наблюдается трансформация нативных популяций атлантического лосося: катастрофически снижается численность, происходят измельчание и омоложение рыб, изменяется соотношение разных биологических групп, уменьшаются размеры икры. Такого рода негативные процессы ведут к потере сложившихся популяционных адаптаций и в конечном счете самих популяций.

Антропогенные изменения условий на НВУ атлантического лосося на Севере России связаны с гидростроительством, добычей полезных ископаемых, вырубкой лесов и загрязнением нефтепродуктами и сточными водами. В результате гидростроительства утрачены популяции атлантического лосося рек Паз, Териберка, Воронья, Нива, Канда, Ковда, Кемь, Выг, Солза. Однако основные нерестово-выростные участки популяций лосося на северо-востоке ареала находятся в хорошем состоянии, что служит объективной предпосылкой для их восстановления. В то время как в ряде стран предпринимаются попытки создать «популяции лососей без рек», в России состояние проблемы можно характеризовать как «реки без лосося».

Совершенно очевидна необходимость разработки и внедрения эффективных программ по восстановлению популяций атлантического лосося. Эти программы должны учитывать биологические особенности и современную численность, а также сложившиеся в каждом районе социальные и экономические условия. Заслуживает внимания позитивный опыт охраны и управления нативными популяциями атлантического лосося при организации спортивного рыболовства в других странах, поскольку он позволяет не только сохранить нативные популяции, но и служит экономическому развитию больших районов с учетом интересов местного населения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агроклиматический атлас мира. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1972. 115 с.
- Азбелев В.В.* Некоторые данные по возврату семги от известного числа производителей // Научно-техн. бюл. ПИНРО, 1958. № 2 (6). С. 53–55.
- Азбелев В.В.* К вопросу о продолжительности жизни молоди семги в реке // Научно-техн. бюл. ПИНРО, 1959. № 2 (10). С. 38–41.
- Азбелев В.В.* Материалы по биологии семги Кольского полуострова и ее выживаемости // Тр. ПИНРО, 1960. Вып. 12. С. 5–70.
- Азбелев В.В.* Семга Баренцева моря // Рыбы Мурманской области. Мурманск, 1966. С. 169–176.
- Азбелев В.В., Громов Г.Д., Лагунов И.И.* О повторном нересте семги // Вопросы ихтиологии внутренних водоемов. Петрозаводск: Гос. изд-во Карельской АССР, 1956. С. 131–140. (Тр. Карельск. фил. АН СССР. Вып. V).
- Азбелев В.В., Лагунов И.И.* Некоторые данные о морских миграциях семги // Вопросы ихтиологии, 1956. Вып. 6. С. 117–118.
- Азбелев В.В., Лагунов И.И.* Некоторые итоги изучения биологии лосося (*Salmo salar* L.) рек Кольского полуострова // Советские рыбохозяйственные исследования в морях Европейского Севера. М., 1960. С. 435–441.
- Азбелев В.В., Сурков С.С., Яковенко М.Я.* Материалы по биологии горбуши, акклиматизированной в бассейне Белого и Баренцева морей // Науч.-техн. бюл. ПИНРО, 1962. № 2/3. С. 37–38.
- Алеев В.* Отчет о поездке на зимний берег Белого моря в 1911 г. Статистико-экономическое обследование побережья и рыболовных угодий // Материалы к познанию русского рыболовства. СПб., 1913а. Т. II. Вып. 2. С. 33–78.
- Алеев В.* Поездка на Летний и Онежский берега Белого моря в 1910 г. и описание морских рыболовных угодий // Материалы к познанию русского рыболовства. СПб., 1913б. Т. II. Вып. 2. С. 79–135.
- Алеев В.* Поездка на рр. Поной и Варзугу в 1912 г. // Материалы к познанию русского рыболовства. Петроград, 1914. Т. III. Вып. 9. С. 25–53.
- Алеев В.* Поездка на реки Мезень и Кулой с Сояной в 1913 г. // Материалы к познанию русского рыболовства. Петроград, 1916. Т. V. Вып. 5. 51 с.
- Алисов Б.П.* Климатические пояса и области // Физико-географический атлас мира. М.: Изд-во АН СССР и Главн. Упр. геодезии и картографии ГГК СССР, 1964. С. 20.
- Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т.* Популяционная генетика лососевых рыб. М.: Наука, 1997. 288 с.
- Амстиславский А.* Нерестилищам семги – строгую охрану // Рыбоводство и рыболовство, 1984. № 9. С. 16.
- Амстиславский А., Кулида С.* Слово об онежской семге // Рыбоводство, 1989. № 5. С. 7–9.
- Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России. М.: Наука, 1998. 224 с.
- Антонова В.П.* Промысел печорской семги и причины снижения ее уловов // Рыбн. хоз-во, 1975. № 7. С. 8–11.
- Антонова В.П.* Биологическая оценка нерестовой семги р. Печоры // Экология и систематика лососевидных рыб: Мат-лы совещ. Л., 1976. С. 5–8.
- Антонова В.П.* Фонд нерестово-выростных угодий семги в бассейне реки Печоры // Вопросы лососевого хозяйства на Европейском Севере. Петрозаводск, 1987. С. 52–61.
- Антонова В.П.* Состояние естественного воспроизводства семги в печорском бассейне в период отсутствия промысла // Состояние и динамика природных комплексов особо охраняемых территорий Урала: Тез. докл. науч.-практ. конф. Сыктывкар, 2000а. С. 8–9.

Антонова В.П. Состояние запасов печорской семги и результаты многолетнего запрета ее промысла // Атлантический лосось (биология, охрана и воспроизводство): Мат-лы междунар. конф. Петрозаводск, 2000б. С. 5—6.

Антонова В.П., Мартынов В.Г. Миграция вальчаков семги (*Salmo salar* L.) в бассейне реки Печора // Миграции животных на европейском Северо-Востоке России. Сыктывкар, 2004. С. 161—165. (Тр. Коми науч. центра УрО РАН. № 175).

Антонова В.П., Студенов И.И. Пути управления запасом атлантического лосося реки Печора // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: Тез. докл. III (XXVI) междунар. конф. Сыктывкар, 2003. С. 7—8.

Антонова В.П., Чуксина Н.А. Условия обитания молоди семги в нижних семужьих протоках р. Печоры // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: Тез. докл. Петрозаводск, 1974. С. 117—119.

Антонова В.П., Чуксина Н.А. Современное состояние запасов печорской семги // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: Мат-лы семинара. Петрозаводск, 1981. С. 208—209.

Антонова В.П., Чуксина Н.А. Влияние промысла на уловы, возврат потомств и структуру нерестовых стад семги р. Печора // Исследования по популяционной биологии и экологии лососевых рыб водоемов Севера. Л., 1985. С. 5—10.

Антонова В.П., Чуксина Н.А. Влияние иностранного промысла на численность нерестовых стад семги реки Печоры // Вопросы лососевого хозяйства на Европейском Севере. Петрозаводск, 1987а. С. 20—26.

Антонова В.П., Чуксина Н.А. Состояние естественного воспроизводства и причины сокращения численности печорской семги // Материалы совещания по атлантическому лососю (25—27 марта 1986 г.). М., 1987б. С. 72—79.

Антонова В.П., Чуксина Н.А. Воздействие морского иностранного промысла на запасы семги рек Архангельской области // Рыбн. хоз-во, 1987в. № 8. С. 29—31.

Антропова Л.В., Волков В.А., Потанин В.А., Эрштадт Т.А. Динамика вод. Льды // Атлас океанов. Северный Ледовитый океан. Л., 1980. С. 138—139.

Артамонова В.С., Махров А.А. Популяционная структура семги (*Salmo salar* L.) и ее изменение под влиянием рыбоводства // Ихтиофауна малых рек и озер Восточного Мурмана: биология, экология, ресурсы. Апатиты: Кольский НЦ РАН, 2005. С. 144—248.

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

Белоусов А.Н. Влияние искусственного производства на динамику численности семги р. Колы // Рыбн. хоз-во, 1978. № 4. С. 20—21.

Бакитанский Э.Л. О перспективах лососеводства // Лососевидные рыбы. Л., 1980. С. 172—174.

Бакитанский Э.Л., Загураева Л.Ф., Нестеров В.Д. Результаты мечения молоди атлантического лосося в 1960—1974 гг. // Тр. ВНИРО. М., 1976. Т. 113. С. 19—23.

Бакитанский Э.Л., Задорина В.М., Лоенко А.А. и др. Характеристика ската и особенности заводской и дикой молоди семги в р. Лувеньге // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: Мат-лы семинара. Петрозаводск, 1981. С. 147—150.

Бакитанский Э.Л., Кловач Н.В., Лепская В.А. Миграции атлантического лосося // Биотопические основы распределения промысловых и кормовых морских животных. М.: ВНИРО, 1991. С. 94—116.

Бакитанский Э.Л., Нестеров В.Д. Некоторые данные к оценке влияния иностранного промысла на запасы семги // Рыбн. хоз-во, 1973. № 7. С. 18—21.

Бакитанский Э.Л., Нестеров В.Д. Охотничья активность щуки и возможность ее влияния на суточную ритмику ската молоди атлантического лосося // Биологические основы и пути повышения эффективности разведения ценных промысловых рыб. М., 1976. С. 39—42. (Тр. Всесоюз. НИИ морского рыбного хозяйства и океанографии. Т. 113).

- Бахитанский Э.Л., Нестеров В.Д.* Скорость течения воды в охотничьей точке пестрятки атлантического лосося // Морфология, структура популяций и проблемы рационального использования лососевидных рыб. Л., 1983. С. 14–15.
- Бахитанский Э.Л., Нестеров В.Д.* Поведение заводских покатников атлантического лосося *Salmo salar* L. после периода адаптации к естественным условиям // Экология и воспроизводство проходных лососевых рыб в бассейнах Белого и Баренцева морей. Мурманск, 1985. С. 88–100.
- Бахитанский Э.Л., Нестеров В.Д., Неклюдов М.Н.* Поведение молоди атлантического лосося (*Salmo salar* L., Salmonidae) в период ската // Вопросы ихтиологии, 1980а. Т. 20, вып. 4 (123). С. 694–701.
- Бахитанский Э.Л., Нестеров В.Д., Неклюдов М.Н.* Формирование стайного поведения молоди атлантического лосося (*Salmo salar* L., Salmonidae) в период покатной миграции // Вопросы ихтиологии. 1987. Т. 27, вып. 6. С. 1000–1009.
- Бахитанский Э.Л., Нестеров В.Д., Пупышев В.А.* Влияние освещенности на поведение пестряток и покатников атлантического лосося и шук // Биология атлантического лосося на Европейском Севере СССР. Сыктывкар, 1990. С. 77–87 (Тр. Коми науч. центра УрО АН СССР. № 114).
- Бахитанский Э.Л., Нестеров В.Д., Симуков Ю.А.* О состоянии лососеводства в Мурманской и Архангельской областях // Лососевидные рыбы. Л., 1980б. С. 192–206.
- Бахитанский Э.Л., Чуксина Н.А.* Некоторые данные по питанию покатной молоди атлантического лосося и горбуши в р. Сояна // Биология атлантического лосося на Европейском Севере СССР. Сыктывкар, 1990. С. 54–64. (Тр. Коми науч. центра УрО АН СССР. № 114).
- Бахитанский Э.Л., Яковенко М.Я.* Миграция вальчаков атлантического лосося из р. Варзуги // Тр. ВНИРО. М., 1976. Т. 33. С. 33–38.
- Баранникова И.Л.* Функциональные основы миграций рыб. Л.: Наука, 1975. 210 с.
- Барач Г.П.* Сравнительно-морфологические исследования чешуи лососевых рыб // Тр. Зоол. ин-та ГССР. Тбилиси, 1946. Вып. VI. С. 173–212.
- Берг Л.С.* Яровые и озимые расы у проходных рыб // Изв. АН СССР. Отд. физ.-мат. и естеств. наук, 1934. Т. 5. С. 711–732.
- Берг Л.С.* Материалы по биологии семги. Обзор работ по исследованию семги, произведенных в 1930–1934 гг. Всесоюзным институтом озерного и речного рыбного хозяйства // Изв. ВНИОРХ, 1935. Т. 20. С. 3–113.
- Берг Л.С.* Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. Ч. 1. 466 с.
- Бирман И.Б.* О сроках формирования годовых колец на чешуе тихоокеанских лососей // Докл. АН СССР, 1960. Т. 132, № 5. С. 1187–1190.
- Бирман И.Б.* Некоторые особенности линейного роста и структура чешуи тихоокеанских лососей // Изв. ТИНРО, 1968. Т. 64. С. 15–34.
- Бирман И.Б.* Морские миграции и происхождение сезонных рас проходных лососей (Salmonidae) // Вопросы ихтиологии. 1981. Т. 21, вып. 1 (126). С. 37–48.
- Блинов Н.И., Никифоров Е.Г., Певунина Т.П. и др.* Физические свойства вод. Температура воды на поверхности. Температура воды на глубине 100 м // Атлас океанов. Северный Ледовитый океан. Л., 1980. С. 118–119.
- Боган Ф.Е.* О врагах семги на Верхней Печоре // Зоол. журн., 1968. Т. 47, вып. 2. С. 306–308.
- Богатов В.В.* Методы определения дистанции дрейфа донных беспозвоночных (на примере р. Буреи) // Экология, 1979. № 4. С. 82–88.
- Богатов В.В.* Дрейф речного бентоса // Биология пресных вод Дальнего Востока. Владивосток, 1984. С. 107–120.
- Богданов Д.В.* Краткая физико-географическая характеристика главных морей // География Мирового океана. Северный Ледовитый и Южный океаны. Л.: Наука, 1985. С. 131–141.

- Брейтфус Л.Л.* Рыбный промысел русских поморов в Северном Ледовитом океане; его прошлое и настоящее. Отд. оттиск из «Материалов к познанию русского рыболовства». СПб., 1913. Т. II. Вып. 1. 60 с.
- Брюзгин В.Л.* Методы изучения роста рыб по чешуе, костям и отолитам. Киев, 1969. 188 с.
- Бугаев В.Ф.* Влияние иностранного промысла на популяцию семги реки Кереть // Вопросы лососевого хозяйства на Европейском Севере. Петрозаводск, 1987. С. 26–30.
- Бугаев В.Ф., Первозванский В.Я., Шустов Ю.А., Щуров И.Л.* Выедание щукой заводской молоди семги в р. Кереть // Рыбн. хоз-во, 1986. № 1. С. 51–52.
- Буйнович А.Г., Васильев А.Н., Кошелев И.Д. и др.* Химические свойства вод // Атлас океанов. Северный Ледовитый океан. Л., 1980. С. 154–164.
- Буков О.В.* Особенности экологии и современная численность молоди семги бассейна верхней Печоры // Материалы совещания по атлантическому лососю (25–27 марта 1986 г.). М., 1987. С. 50–57.
- Буков О.В.* Оценка заполнения нерестилиц производителями семги в бассейне верхней Печоры // Материалы симпозиума по атлантическому лососю: Тез. докл. Сыктывкар, 1990а. С. 26.
- Буков О.В.* Последствия биологической мелиорации на сумужье-нерестовой реке Ильч / Материалы симпозиума по атлантическому лососю: Тез. докл. Сыктывкар, 1990б. С. 30.
- Былинский Е.Н.* Новые данные по стратиграфии четвертичных отложений и палеогеографии бассейна р. Мезени // Докл. АН СССР. 1962. Т. 147, № 6. С. 1421–1424.
- Вазанов Е.А.* Склеритограммы как метод анализа сезонного роста рыб. Новосибирск, 1978. 137 с.
- Валетов В.А.* Лосось Ладожского озера (биология, воспроизводство). Петрозаводск, 1999. 90 с.
- Валетов В.А., Веденеев В.П., Михайленко В.Г., Щуров И.Л.* Эффективность воспроизводства шуйского лосося // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: Тез. докл. междунар. конф. Петрозаводск, 1995. С. 16–8.
- Варнаровский В.С.* Смолтификация лососевых. Владивосток: ДВО РАН, 1990. 179 с.
- Васильева Н.Е., Мельникова М.Н.* Изменения кишечного эпителия семги (*Salmo salar* L.) в период нереста // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки, 1965. № 4. С. 32–35.
- Веселов А.Е.* Особенности поведения и распределения личинок семги (*Salmo salar* L.) в речных условиях // Актуальные проблемы биологии и рационального использования природных ресурсов Карелии: Тез. докл. Респ. конф. мол. ученых спец. и студ. Петрозаводск, 1989. С. 17–19.
- Веселов А.Е.* Экологические и поведенческие основы воспроизводства атлантического лосося (*Salmo salar* L.) в реках Восточной Фенноскандии. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2006. 50 с.
- Веселов А.Е., Казаков Р.В.* Ретроспектива уловов и современная ревизия популяций атлантического лосося (*Salmo salar* L.) в России // Проблемы лососевых на Европейском Севере. Петрозаводск, 1998. С. 3–12.
- Веселов А.Е., Калюжнин С.М.* Экология, поведение и распределение молоди атлантического лосося. Петрозаводск: Изд-во «Карелия», 2001. 160 с.
- Веселов А.Е., Кузьмин О.Г.* Поведение покатников молоди атлантического лосося (*Salmo salar* L.) в реке Варзуга // Актуальные проблемы биологии и рационального использования природных ресурсов Карелии: Тез. докл. Респ. конф. мол. ученых спец. и студ. Петрозаводск, 1989. С. 19–20.
- Виленская Н.И., Маркевич Н.Б.* К методике определения плодовитости весовым методом на примере лососевых рыб // Вопросы ихтиологии, 1988. Т. 28, вып. 1. С. 159–163.
- Владимирская М.И.* Нерестилища семги в верховьях Печоры и меры для увеличения их производительности // Тр. Печоро-Ильч. заповедн., 1957. Вып. 6. С. 130–200.
- Владимирская М.И.* Зависимость нереста семги в реке Печоре от гидрологических условий // Вопросы ихтиологии, 1960. Т. I. Вып. 16. С. 111–120.

В Ученом совете ПИНРО // Бюл. ПИНРО, 1959. № 2 (10). С. 54.

Вшивцев А.С. Эффективность работы Тайбольского рыбоводного завода // Биология атлантического лосося на Европейском Севере СССР. Сыктывкар, 1990. С. 121—133. (Тр. Коми науч. центра УрО АН СССР. № 114)

Вшивцев А.С., Мартынов В.Г., Мишукова Т.Ф. Оценка эффективности работы Нижнетуломского рыбохода // Рыбн. хоз-во, 1988. № 5. С. 63—66.

Гершанович Д.Е., Яковлев В.Н. Физико-географическое районирование Атлантического океана // Биологические ресурсы Атлантического океана. М.: Наука, 1986. С. 7—22.

Головков Г., Кожин Н. Рыбоход на реке Туломе // Рыбн. хоз-во, 1939. № 6. С. 40—44.

Гольцберг А.И., Береснева А.И. Продолжительность безморозного периода // Физико-географический атлас мира. М.: Изд-во АН СССР и Главн. упр. геодезии и картографии ГК СССР, 1964. С. 35.

Горский Н.Б. Семга реки Выг, ее промысел и биология // Тр. Карел. научно-исслед. рыбохоз. станции, 1935. Т. 1. С. 173—226.

Государственный водный кадастр. Многолетние данные о режиме и ресурсах поверхностных вод суши. Бассейн Печоры. Л.: Гидрометеиздат, 1985. Т. I. РСФСР. Вып. 9. 150 с.

Государственный водный кадастр. Многолетние данные о режиме и ресурсах поверхностных вод суши. Бассейны Онеги, Северной Двины и Мезени. Л.: Гидрометеиздат, 1986. Т. I. РСФСР. Вып. 8. 195 с.

Государственный доклад о состоянии окружающей природной среды Республики Коми в 1992 году. Сыктывкар, 1993. 93 с.

Государственный доклад о состоянии окружающей природной среды Республики Коми в 1999 году. Сыктывкар, 1999. 263 с.

Гошева Т.Д., Щербина Л.И. Особенности биологии семги рек Союна и Кулой // Экология и систематика лососевидных рыб: Мат-лы совещ. по изучению лососевидных рыб. Л., 1976. С. 27—31.

Гринюк И.Н. Об эффективности естественного нереста семги // Материалы рыбохозяйственных исследований Северного бассейна. Мурманск, 1963. Вып. I. С. 43—46.

Гринюк И.Н. Промысел, воспроизводство и прогнозирование численности нерестового стада семги реки Поной // Биология промысловых рыб внутренних водоемов северной части европейской территории СССР. Мурманск, 1977. С. 156—182. (Тр. ПИНРО. Вып. XXXII).

Гринюк И.Н., Задорина В.М. Исаева С.А. Экология пестряток и покатников семги реки Поной // Биология промысловых рыб внутренних водоемов северной части европейской территории СССР. Мурманск, 1977. С. 79—104. (Тр. ПИНРО. Вып. XXXII)

Гринюк И.Н., Шустов Ю.А. Биология сеголетков семги и молоди других видов рыб бассейна реки Поной // Биология промысловых рыб внутренних водоемов северной части европейской территории СССР. Мурманск, 1977. С. 79—86. (Тр. ПИНРО. Вып. XXXII)

Гросвальд М.Г. Покровные ледники континентальных шельфов. М.: Наука, 1983. 216 с.

Гуляева А.М. Биология семги реки Северной Двины // Тр. Карел. отд. ГОСНИОРХ, 1966. Т. 4, вып. 1. С. 27—59.

Гурович Э.В. Бентос и дрейфт водных беспозвоночных верховой реки Мезени // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: Тез. докл. междунар. конф. Петрозаводск, 1995. С. 25—27.

Даниленко Л.А. Ихтиофауна р. Волонги Архангельской области // Вопросы ихтиологии, 1964. Т. 4, вып. 2 (31). С. 382—384.

Даниленко Л.А. Биология и численность семги реки Волонга (Чёшская губа Баренцева моря): Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1965. 172 с.

Даниленко Л.А. О повторном нересте семги в реке Волонга // Тр. ГОСНИОРХ, 1967. Т. 20. С. 312—323.

Данильченко П.Г. Материалы по биологии семги р. Мезени // Изв. ВНИОРХ. Л., 1935. Т. 20. С. 312—323.

Дгебуадзе Ю.Ю. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука, 2001. 279 с.

Дерец В.П., Мартынов В.Г. Биологическая характеристика нерестовых мигрантов семги р. Индига // Экологические аспекты сохранения видового разнообразия на европейском Северо-Востоке России. Сыктывкар, 1996. С. 86—89. (Тр. Коми науч. центра УрО РАН. № 148)

Джефард С.Р. Атлантический лосось в Соединенных Штатах Америки // Атлантический лосось. СПб., 1998. С. 396—413.

Дирин Д. К. Основные направления экологической изменчивости лососей // Лососевидные рыбы (морфология, систематика и экология): Тез. докл. 1-го совещ. по лососевидным рыбам. Л., 1976. С. 29—31.

Дирин Д.К. Биологические аргументы против промысла лососей сплошным перекрытием рек // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: Тез. докл. Сыктывкар, 1977. С. 87—91.

Дирин Д.К. Основные параметры размерно-возрастной изменчивости лососей // Лососевидные рыбы. Л.: Наука, 1980. С. 133—158.

Дирин Д.К. Где зимуют смолты? // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: Мат-лы семинара. Петрозаводск, 1981. С. 153—156.

Дирин Д.К. Внутренние факторы репродуктивной изменчивости лососей // Экология и воспроизводство проходных лососевых рыб в бассейнах Белого и Баренцева морей. Мурманск, 1985а. С. 74—87.

Дирин Д.К. О миграции смолтов лососей больших рек в связи с проблемой охраны и воспроизводства видов // Экологические исследования перспективных объектов марикультуры в Белом море. Л., 1985б. С. 102—121.

Дирин Д.К. Проблема «экологического права» с учетом биологии и симбиотических связей лососей // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: Тез. докл. междунар. конф. Петрозаводск, 1995. С. 235—237.

Дирин Д.К. О состоянии «правового поля» лососевых водоемов // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: Тез. докл. междунар. конф. Сыктывкар, 2003. С. 30.

Дирин Д.К., Мартынов В.Г. Состояние и пути сохранения запасов атлантического лосося в северном регионе СССР // Материалы совещания по атлантическому лососю (25—27 марта 1986 г.). М., 1987. С. 26—39.

Долотов С.И. Лососевые реки Кольского полуострова. Река Стрельна. Мурманск: ПИНРО, 1997. 39 с.

Долотов С.И. Эколого-биологические аспекты рационального управления запасом атлантического лосося *Salmo salar* L. (на примере р. Йоканьга, бассейн Баренцева моря): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2006. 22 с.

Донауров С.С. Распространение и питание дневных хищных птиц в Печоро-Ильчском заповеднике // Тр. Печоро-Ильчского заповедника. М., 1948. Вып. 4, ч. 2. С. 67—87.

Драганов М.А., Мартынов В.Г., Лысенко Л.Ф. Условия естественного воспроизводства и популяционная структура атлантического лосося (*Salmo salar* L.) в бассейне р. Варзуга // Биология атлантического лосося на Европейском Севере СССР. Сыктывкар, 1990. С. 5—30. (Тр. Коми науч. центра УрО АН СССР. № 114).

Дребенцов В.С. Водные млекопитающие и птицы Мурманской области и их роль в жизни пресноводных рыб // Рыбы Мурманской области. Мурманск: Мурманск. кн. изд-во, 1966. С. 135—142.

Евтюхова Б.К. Некоторые закономерности динамики темпа роста и плодовитости балтийского лосося // Тр. Балт. НИИРХ, 1970. Вып. 4. С. 284—338.

Ермолаев Г.И. Экологические основы повышения эффективности заводского разведения атлантического лосося *Salmo salar* L. и *Salmo salar* L. *morpha Sebago* Girard в Карелии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ГосНИОРХ, 1984. 19 с.

Ермолин В.П. Воздействие хищников на популяции рыб в Саратовском водохранилище // Вопросы ихтиологии, 1979. Т. 19, вып. 3 (116). С. 476–481.

Заболоцкий А.А. Бенгос р. Подчерем и его роль в питании молоди семги // Изв. Всесоюз. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва, 1959. Т. 48. С. 44–64.

Задорина В.М. Характеристика питания покатной молоди семги рек Колы и Варзуги // Биология промысловых рыб внутренних водоемов северной части европейской территории СССР. Мурманск, 1977. С. 105–108. (Тр. ПИНРО. Вып. XXXII)

Захаров А.Б., Шубин Ю.П., Сидоров Г.П. Мониторинг печорских популяций атлантического лосося (*Salmo salar* L.) // Атлантический лосось (биология, охрана и воспроизводство): Мат-лы междунар. конф. Петрозаводск, 2000. С. 23–24.

Захарченко Г.М. Питание налима *Lota lota* (L.) в верховьях Печоры // Вопр. ихтиологии. 1973. Т. 13, вып. 2. С. 371–373.

Зборовская М.Б. Рыболовство в северо-западном районе Онежского озера // Рыбное хоз-во Карелии. Л., 1936. Вып. 3. С. 73–90.

Зверева О.С. Особенности биологии главных рек Коми АССР в связи с историей их формирования. Л.: Наука, 1969. 280 с.

Зверева О.С., Кучина Е.С., Соловкина Л.Н. Рыбные богатства Коми АССР и пути их освоения. Сыктывкар: Коми кн. изд-во, 1955. 106 с.

Зелинский Ю.П. Хромосомные наборы атлантического лосося жилой популяции озер Куйто (бассейн Белого моря) // Вопр. ихтиологии, 1976. Т. 16, вып. 6 (101). С. 1119–1123.

Зелинский Ю.П. Структура и дифференциация популяций и форм атлантического лосося. Л.: Наука, 1985. 128 с.

Зелинский Ю.П., Смирнов Ю.А. Вопросы охраны генофонда при интенсификации хозяйственного использования запасов атлантического лосося // Вопросы лососевого хозяйства на Европейском Севере. Петрозаводск, 1987. С. 5–8.

Зенкевич Л.А. Моря СССР, их фауна и флора. М.: Изд-во АН СССР, 1951. 368 с.

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

Зубченко А.В., Веселов Е.А., Калюжин С.М. Биологические основы управления запасами семги в реке Варзуге и Варзугском промысловом районе: Практические рекомендации. Мурманск-Петрозаводск, 2002. 77 с.

Зубченко А.В., Веселов Е.А., Калюжин С.М. Горбуша (*Oncorhynchus gorbusha*): проблемы акклиматизации на Европейском Севере России. Петрозаводск–Мурманск: Изд-во «Фолиум», 2004. 82 с.

Зубченко А.В., Долотов С.И., Крылова С.С., Лазарева Л.В. Лососевые реки Кольского полуострова. Река Кола. Мурманск: ПИНРО, 2003. 66 с.

Зубченко А.В., Кузьмин О.Г., Новиков О.Н., Сорокин А.Л. Рекреационный лов лосося на Кольском полуострове (программа развития). Мурманск: ПИНРО, 1991а. 150 с.

Зубченко А.В., Кузьмин О.Г., Неклюдов М.Н. и др. Лососевые реки Кольского полуострова. Река Йоканья. Мурманск: ПИНРО, 1991б. 50 с.

Зюганов В.В., Зотин А.А., Третьяков В.А. Жемчужницы и их связь с лососевыми рыбами. М., 1993. 134 с.

Ивлев В.С. Экспериментальная экология питания рыб. М.: Пищепромиздат, 1955. 242 с.

Иешко Е.П., Шульман Б.С. Паразитофауна молоди семги некоторых рек карельского побережья Белого моря // Экологическая паразитология. Петрозаводск, 1994. С. 45–53.

Каганский А.С., Ляпина В.А., Осипова А.Н. Физические свойства вод. Температура воды на поверхности // Атлас океанов. Атлантический и Индийский океаны. Л., 1977. С. 128–140.

Казаков Р.В. Влияние самцов атлантического лосося на потомство в период раннего онтогенеза // Качество производителей и половых продуктов рыб. Л., 1979. С. 28–39.

Казаков Р.В. Изменчивость размеров атлантического лосося *Salmo salar* L. и кумжи *S. trutta* L. в зависимости от возраста смолтов // Биологические основы воспроизводства лососевых рыб. Л., 1983. С. 3—37 (Тр. ГосНИОРХ. Вып. 200).

Казаков Р.В. Искусственное формирование популяций проходных лососевых рыб. М.: Агропромиздат, 1990. 239 с.

Казаков Р.В., Кузьмин О.Г., Шустов Ю.А., Щуров И.Л. Атлантический лосось реки Варзуга. СПб.: Гидрометеоздат, 1992. 108 с.

Казаков Р.В., Мельникова М.Н. Размерно-весовые показатели и рыболовное качество половых продуктов атлантического лосося с разной продолжительностью речного и морского периодов жизни // Сб. научных трудов ГосНИОРХ. 1980. Вып. 149. С. 3—37.

Казаков Р.В., Мурза И.Г., Ильенкова С.А., Христофоров О.Л. Озимые самки атлантического лосося *Salmo salar* L. (Salmonidae) в реке Нарова // Вопросы ихтиологии, 1982. Т. 22, вып. 5. С. 883—885.

Казаков Р.В., Тумов С.Ф. Популяционно-генетическая структура атлантического лосося. СПб.: ГосНИОРХ, 1995. 45 с. (Научные тетради; №1).

Казаков Р.В., Тумов С.Ф. Популяционно-генетическая организация вида *Salmo salar* L. // Атлантический лосось. СПб.: Наука, 1998. С. 43—72.

Калецкая М.С., Граве М.К., Корина Н.А., Макиевский С.И. Рельеф и геологическое строение // Север европейской части СССР. М.: Наука, 1966. С. 21—87.

Калинин И.Н. Торговые отношения лопарей с русскими в XVIII веке // Изв. Рус. геогр. общ-ва, 1929. Т. 61, вып. 1. С. 15—24.

Калюжин С.М. Атлантический лосось Белого моря: проблемы воспроизводства и эксплуатации. Петрозаводск, 2003. 264 с.

Калюжный Э.Е., Шестопал И.П. Состояние стад и характеристика семги в морской период жизни // Рыбн. хоз-во, 1983. № 12. С. 29—30.

Квасов Д.Д. Позднечетвертичная история крупных озер и внутренних морей Восточной Европы. Л.: Наука, 1975. 279 с.

Кленова М.В. Отчет о работе комиссии по механическому анализу грунта при Государственном океанографическом институте // Бюл. Гос. океаногр. ин-та, 1931. Вып. 1. 8 с.

Клепиков В.В., Саруханян Э.И., Смирнов Н.П. Особенности гидрологии // География Мирового океана. Северный Ледовитый и Южный океаны. Л.: Наука, 1985. С. 65—87.

Климов А.И., Студенов И.И., Завиша А.Г. Состояние естественного воспроизводства атлантического лосося в верховьях р. Мезени // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: Тез. докл. междунар. конф. Петрозаводск, 1995. С. 38—139.

Конрадт А.Г. Исследование главных эндокринных органов онежской семги в связи с биологией ее размножения // Тр. Лаб. основ рыбоводства, 1949. Т. 2. С. 148—161.

Корнилова В.П. Суточный ход питания молоди печорской семги (*Salmo salar* L.) // Материалы рыбохозяйственных исследований Северного бассейна. Мурманск, 1964. Вып. IV. С. 60—63.

Корнилова В.П. О рыбах низовьев реки Щугор // Тр. Сев. отд. ПИНРО, 1967. Вып. 4. С. 60—63.

Корнилова В.П. Некоторые результаты изучения биологии и численности семги в период концентрированного лова на реке Печоре // Тез. докл. симпози. по естественному и искусственному воспроизводству атлантического лосося и его промыслу. Мурманск, 1971. С. 10—13.

Корнилова В.П., Летовальцева В.И. Питание молоди печорской семги (*Salmo salar* L.) // Материалы рыбохозяйственных исследований Северного бассейна. Мурманск, 1964. Вып. IV. С. 53—59.

Королев В.В. Рыбы // Земля девственных лесов. Сыктывкар, 2000. С. 95—100.

Костылев Ю.В. Искусственное воспроизводство беломорской семги. Проблемы и перспективы развития // Особенности биологии и разведения лососевых рыб. Л., 1981а. С. 34—42 (Сб. тр. ГосНИОРХ. Вып. 163).

Костылев Ю.В. Проблемы искусственного воспроизводства семги в Карелии // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: Мат-лы семинара. Петрозаводск, 1981б. С. 143—145.

Костылев Ю.В. Современное состояние естественного и искусственного воспроизводства семги в Карельской АССР и пути повышения его эффективности // Материалы совещания по атлантическому лососю (25—27 марта 1986 г.). М., 1987. С. 40—49.

Костылев Ю.В., Ермолаев Г.И. О повышении выживаемости заводской молоди лососевых рыб при выпуске рыболовной продукции // Воспроизводство запасов лососевых рыб во внутренних водоемах Карельской АССР. Мурманск, 1982а. С. 68—90.

Костылев Ю.В., Ермолаев Г.И. Семга реки Поньгома (биология, промысел, искусственное воспроизводство) // Воспроизводство запасов лососевых рыб во внутренних водоемах Карельской АССР. Мурманск, 1982б. С. 91—112.

Костылев Ю.В., Поляков В.Н. К вопросу об эффективности искусственного воспроизводства лосося и путях ее повышения // Лососевидные рыбы. Л.: Наука, 1980. С. 207—210.

Красиков С.В. Особенности строения нерестовых гнезд семги (*Salmo salar* L.) реки Мезень // Рациональное использование и воспроизводство природных ресурсов: Мат-лы II молодеж. науч. конф. Сыктывкар, 1993. С. 25.

Круглова А.Н. Видовой состав зоопланктона лососевых рек бассейна Онежского озера // Лососевые (Salmonidae) Карелии. Петрозаводск, 1976. С. 138—145.

Круглова А.Н. Зоопланктон притоков Онежского озера // Лососевые нерестовые реки Онежского озера. Л., 1978. С. 67—80.

Круглова А.Н., Шустов Ю.А. Планктон некоторых рек Онежского озера и его роль в питании молоди лососевых // Лососевые (Salmonidae) Карелии. Петрозаводск, 1976. С. 146—149.

Кудерский Л.А., Иешко Е.П., Шульман Б.С. История формирования ареала монотипной *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 — паразита молоди атлантического лосося *Salmo salar* Linnaeus, 1758 // Атлантический лосось: биология, охрана и воспроизводство. Петрозаводск, 2003. С. 149—155.

Кузнецов В.В. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 322 с.

Кузьмин О.Г. Влияние некоторых видов рыб на эффективность естественного воспроизводства атлантического лосося в малых нерестовых реках Кольского полуострова // Научно-технический прогресс в рыбной промышленности: Тез. докл. Всесоюз. конф. молодых ученых. М., 1976. С. 19—21.

Кузьмин О.Г. Биолого-экологические особенности естественного воспроизводства атлантического лосося *Salmo salar* L. и горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в малых реках Кольского полуострова // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: Мат-лы семинара. Петрозаводск, 1981а. С. 197—199.

Кузьмин О.Г. Нерестово-вырастной фонд атлантического лосося (*Salmo salar* L.) малых рек Кольского п-ова // Материалы семинара по проблеме «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера». Петрозаводск, 1981б. С. 116—118.

Кузьмин О.Г. Опыт мечения анадромных мигрантов атлантического лосося // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: Мат-лы семинара. Петрозаводск, 1981в. С. 33—38.

Кузьмин О.Г. Экологическая характеристика и репродуктивное значение малых лососевых рек Кольского полуострова // Экология биологических ресурсов северного бассейна и их промысловое использование: Тр. ПИНРО. Мурманск, 1984. С. 36—48.

Кузьмин О.Г. К биологии семги малых лососевых рек Восточного Мурмана // Экология и воспроизводство проходных лососевых рыб в бассейнах Белого и Баренцева морей. Мурманск, 1985. С. 25—41.

Кузьмин О.Г., Смирнов Ю.А. Условия обитания и рост молоди семги *Salmo salar* L. (Salmonidae) в малых реках Кольского полуострова // Вопросы ихтиологии, 1982. Вып. 4. С. 773—781.

- Кузьмин О.Г., Яковенко М.Я., Щуров И.Л., Шустов Ю.А., Маслов С.Е.* Семга *Salmo salar* р. Умбы (естественное и искусственное воспроизводство): Практические рекомендации. Петрозаводск, 1989. 44 с.
- Кулида С.В.* К биологии семги бассейна верхней Печоры // Лососевидные рыбы (морфология, систематика и экология): Тез. докл. 1-го совещ. по изуч. лососевидн. рыб. Л., 1976а. С. 64–65.
- Кулида С.В.* Современная структура популяции и экология семги бассейна верхней Печоры // Экология и систематика лососевидных рыб: Мат-лы 1-го совещ. по изуч. лососевидн. рыб. Л., 1976б. С. 64–69.
- Кулида С.В.* Вопросы воспроизводства печорской семги // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: Мат-лы семинара. Петрозаводск, 1981а. С. 99–101.
- Кулида С.В.* Биология, состояние запасов и промысловое использование семги рек юго-восточной части Белого моря (по материалам 1979–1981 гг.). Архангельск: СевПИПРО, 1981б. Оп. 1179 н/о. 51 с.
- Кулида С.В.* Исследования биологии семги рек юго-восточной части Белого моря // Рыбн. хоз-во, 1982. № 2. С. 48–49.
- Кулида С.В.* Биологические особенности семги восточной части Белого моря и рекомендации по совершенствованию ее промысла. Архангельск: СевПИПРО, 1984. Оп. 1322 н/о. 44 с.
- Кулида С.В.* Материалы по биологии северодвинской семги // Исследования популяционной биологии и экологии лососевых рыб водоемов Севера. Л., 1985. С. 11–16.
- Кулида С.В.* Биология, промысел и эффективность заводского разведения онежской семги // Состояние и перспективы развития лососевого хозяйства Европейского Севера, Сб. науч. тр. ПИПРО. Мурманск, 1986. С. 12–22.
- Кулида С.В.* Семга рек восточной части Белого моря // Материалы совещания по атлантическому лососю (25–27 марта 1986 г.). М., 1987. С. 58–62.
- Кулида С.В.* Результаты исследований нерестово-вырастного фонда семги в бассейне реки Онега в 1981–1987 годах // Материалы рыбохозяйственных исследований водоемов Европейского Севера. Архангельск, 2002. С. 168–188.
- Кулида С.В., Дерез В.П.* Биологическая характеристика популяции соянской семги // Экология и воспроизводство проходных лососевых рыб в бассейнах Белого и Баренцева морей. Мурманск, 1985. С. 16–24.
- Кулида С.В., Мартынов В.Г.* Популяционный состав уловов семги на тонях Белого моря // Рыбн. хоз-во, 1987. № 11. С. 39–42.
- Кучина Е.С.* Биология и промысел семги реки Сояны (притока реки Кулоя) // Изв. ВНИОРХ. Л., 1935а. Т. 20. С. 264–293.
- Кучина Е.С.* Возраст и темпы роста семги рек Вороньей и Териберки // Изв. ВНИОРХ. Л., 1935б. Т. 20. С. 187–204.
- Кучина Е.С.* Общая характеристика ихтиофауны, стерлядь и лососевые р. Северной Двины // Изв. Коми филиала Всесоюзн. географ. о-ва. Сыктывкар, 1967. Т. 2, вып. 1 (11). С. 92–105.
- Лагунов И.И., Азбелев В.В.* О состоянии туломского стада семги в связи с работой рыбохода на реке Туломе // Рыбн. хоз-во, 1958. № 5. С. 16–19.
- Латин Ю.Е.* Закономерности динамики популяций рыб в связи с длительностью их жизненного цикла. М.: Наука, 1971. 176 с.
- Леванидов В.Я., Леванидова Н.М.* Дрифт личинок насекомых в крупной предгорной реке на примере р. Хор (бассейн Уссури) // Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток, 1981. С. 22–37.
- Летовальцева В.И.* Результаты мечения семги на Печоре в 1960–1964 гг. // Изв. Коми филиала Всесоюз. географ. о-ва. Сыктывкар, 1967. Т. 2, вып. 1 (11). С. 142–146.
- Лешко Ю.В.* Пресноводные моллюски бассейна Печоры. Л.: Наука, 1983. 127 с.

- Лешко Ю.В. Современное состояние гидробиологического режима водоемов бассейна р. Мезени // Экологические аспекты сохранения видового разнообразия на европейском Северо-Востоке России. Сыктывкар, 1996. С. 97—106. (Тр. Коми науч. центра УрО РАН. № 148).
- Лешко Ю.В., Мартынов В.Г., Гурович Э.В. Бентос среднего течения реки Пижмы Печорской // Экологические аспекты сохранения видового разнообразия на европейском Северо-Востоке России. Сыктывкар, 1996. С. 107—117. (Тр. Коми науч. центра УрО РАН. № 148).
- Лихатович Д. Лосось без рек. История кризиса тихоокеанских лососей. Владивосток: Издательский дом «Дальний Восток», 2004. 376 с.
- Литнев М.Н., Римш Е.Я. Некоторые закономерности динамики численности балтийского лосося // Тр. Балт. НИИРХ, 1961. Т. 3. С. 5—104.
- Лоенко А.А. К вопросу об эффективности работы Кандалакшского рыбоводного завода // Экология и воспроизводство проходных лососевых рыб в бассейнах Белого и Баренцева морей. Мурманск, 1985. С. 101—110.
- Лоенко А.А. Состояние запасов семги и меры по их увеличению // Воспроизводство рыбных запасов: Мат-лы совещ. в г. Ростове-на-Дону с 28 сентября по 2 октября 1998 г. М., 2000. С. 107—118.
- Лоенко А.А., Черницкий А.Г. Сравнительный анализ миграции смолтов семги *Salmo salar* L. и кумжи *Salmo trutta* L. // Вопросы ихтиологии, 1986. Т. 26, вып. 5. С. 795—801.
- Лоскутова О.А. Веснянки (*Plecoptera*) в экосистемах уральских и тиманских притоков Печоры: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1999. 23 с.
- Лысенко Л.Ф. Массовая гибель семги в р. Варзуге // Рыбн. хоз-во, 1994. № 4. С. 32.
- Лысенко Л.Ф. О самках атлантического лосося *Salmo salar* L., возвращающихся в реку в год ската // Вопросы ихтиологии, 1997. Т. 47, вып. 6. С. 427—428.
- Лысенко Л.Ф., Берестовский Е.Г. Лососи реки Варзуга. Мурманск: Мурманский морской биологический институт КНЦ РАН, 1999. 36 с.
- Ляпина В.А. Границы распространения плавучего льда // Атлас океанов. Северный Ледовитый океан. Л., 1980. С. 148—149.
- Малкин Е.М. Репродуктивная и численная изменчивость промысловых популяций рыб. М.: ВНИРО, 1999. 146 с.
- Мартынов В.Г. Семга (*Salmo salar* L.) реки Щугор // Тр. Коми филиала АН СССР. Сыктывкар, 1979. № 40. С. 5—32.
- Мартынов В.Г. Влияние перераспределения стока реки Печоры на естественное воспроизводство семги // Ожидаемые изменения биологических ресурсов при переброске части стока р. Печоры на юг. Сыктывкар, 1982. С. 46—52 (АН СССР, Коми фил. Серия препринтов «Научные доклады», вып. 82).
- Мартынов В.Г. Семга уральских притоков Печоры (экология, морфология, воспроизводство). Л.: Наука, 1983. 127 с.
- Мартынов В.Г. Сбор и первичная обработка биологических материалов из промысловых уловов атлантического лосося (методические рекомендации). Сыктывкар, 1987. 36 с.
- Мартынов В.Г. Состояние запасов и пути восстановления численности атлантического лосося на европейском Северо-Востоке СССР // Биология атлантического лосося на Европейском Севере СССР. Сыктывкар, 1990. С. 145—161. (Тр. Коми науч. центра УрО АН СССР. № 114).
- Мартынов В.Г. Деградация нативных популяций атлантического лосося (*Salmo salar* L.) в России // Разнообразие и управление ресурсами животного мира в условиях хозяйственного освоения Европейского Севера: Тез. докл. междунар. конф. Сыктывкар, 2002. С. 31.
- Мартынов В.Г. Современное состояние и проблема сохранения нативных популяций атлантического лосося в бассейне реки Печора // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: Тез. докл. III (XXVI) Междунар. конф. Сыктывкар, 2003. С. 55—56.
- Мартынов В.Г. Атлантический лосось (*Salmo salar* L.) на северо-востоке ареала (структура популяций, экология, хозяйственное значение): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Сыктывкар, 2005. 34 с.

Мартынов В.Г., Бахитанский Э.Л., Нестеров В.Д. и др. Проблема сохранения природных популяций атлантического лосося на Севере СССР // Тез. докл. симпозиума по атлантическому лососю. Сыктывкар, 1990. С. 11–18.

Мартынов В.Г., Воробьева Н.К., Горшкова Г.Л. Режим выращивания молоди атлантического лосося с использованием подогрева воды // Эколого-фаунистические исследования на европейском Северо-Востоке России. Сыктывкар, 1998. С. 65–74 (Тр. Коми науч. центра УрО РАН. № 157).

Мартынов В.Г., Вишневцев А.С., Семочкин А.И. Структура нерестового стада и линейный рост семги реки Йоканьга: Тез. докл. III Всесоюз. совещ. по лососевидным рыбам. Тольятти, 1988. С. 193–195.

Мартынов В.Г., Горшкова Г.Л. Формирование колец на чешуе молоди семги при интенсификации ее роста // Рыбн. хоз-во. 1986. № 11. С. 33–34.

Мартынов В.Г., Дерез В.П. Покатная миграция молоди атлантического лосося (*Salmo salar* L.) в реке Зимняя Золотица // Закономерности зональной организации комплексов животного населения европейского Северо-Востока России. Сыктывкар, 2005. С. 178–188 (Тр. Коми науч. центра УрО РАН. № 177).

Мартынов В.Г., Захаров А.Б. Оценка незаконного вылова семги в бассейне реки Печора по результатам анкетного опроса // Тез. докл. симпозиума по атлантическому лососю. Сыктывкар, 1990. С. 28.

Мартынов В.Г., Кузнецова Г.М. Семга *Salmo salar* L. реки Умба // Экология и воспроизводство проходных лососевых рыб в бассейнах Белого и Баренцева морей. Мурманск, 1985. С. 3–15.

Мартынов В.Г., Кулида С.В. Летне-осеннее питание молоди семги в бассейне верхней Печоры // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: Тез. докл. Сыктывкар, 1977. С. 56–57.

Мартынов В.Г., Курьянов А.Г. Современная численность молоди семги (*Salmo salar* L.) в бассейне верхней Печоры // Проблемы особо охраняемых природных территорий Европейского Севера (к 10-летию национального парка «Югыд ва»): Мат-лы докл. науч.-практ. конф. Сыктывкар: Коми науч. центр УрО РАН, 2004. С. 95–96.

Мартынов В.Г., Куценко В.С. О влиянии Нижнетуломской ГЭС на скат молоди семги (*Salmo salar* L.) // Исследования по популяционной биологии и экологии лососевых рыб водоемов Севера. Л., 1985. С. 17–25.

Мартынов В.Г., Мартынов Н.П. Возможный источник ошибок определения возраста печорской семги (*Salmo salar* L.) // Тр. Коми филиала АН СССР, Сыктывкар, 1979. № 40. С. 147–157.

Мартынов В.Г., Урнышев А.П. Прогнозирование численности нерестовых стад печорской семги // Тр. Коми науч. центра УрО РАН. Сыктывкар, 1994. № 136. С. 45–51.

Мартынов В.Г., Чистобаева Р.Е. О формировании ареала дальневосточной горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* Walb., акклиматизированной в бассейнах Белого и Баренцева морей // Тез. докл. VI молодежн. научн. конф. Сыктывкар, 1974. С. 18–19.

Махров А.А. Кумжа *Salmo trutta* L. бассейнов Белого и Баренцева морей // Адаптация и эволюция животного населения полярных морей в условиях океанического перегляциала. Апатиты: Изд-во КНХ РАН, 1999. С. 110–120.

Мейснер В.И. Семужий промысел на Севере России, его прошлое, настоящее и будущее // Изв. Отд. рыболовства и научно-промысл. исследований, 1920. Т. 1, вып. 2. С. 87–91.

Мельникова М.Н. Опыт определения численности семги в р. Варзуге // Научно-тех. бюл. ВНИОРХ. Л., 1958. № 6–7. С. 43–47.

Мельникова М.Н. Биология семги р. Варзуги // Изв. ВНИОРХ. Л., 1959а. Т. 48. С. 80–93.

Мельникова М.Н. Сравнительная характеристика молоди семги рек Варзуги, Колы и Емцы // Научно-техн. бюл. ВНИОРХ. Л., 1959б. № 8. С. 12–15.

Мельникова М.Н. Методика и результаты мечения вальчаков семги в р. Варзуга в 1958–1959 гг. // Научно-техн. бюл. ГосНИОРХ. Л., 1962. № 15. С. 78–81.

Мельникова М.Н. Семга Терского берега Белого моря // Рыбы Мурманской области. Л., 1966. С. 152—168.

Мельникова М.Н. Некоторые особенности молоди семги (*Salmo salar* L.) ряда рек бассейна Белого моря // Вопросы ихтиологии, 1970. Т. 10, вып. 3 (62). С. 442—451.

Мельникова М.Н. Рост молоди семги в реках в зависимости от гидрологического и гидробиологического режима // Изв. ГосНИОРХ. Л., 1976а. Т. 122. С. 69—105.

Мельникова М.Н. Современное состояние стада невского лосося // Лососевидные рыбы (морфология, систематика и экология): Тез. докл. 1-го совещ. по изуч. лососевидн. рыб. Л., 1976б. С. 75—76.

Мельникова М.Н. Значение гидрологических особенностей рек для воспроизводства семги // Тр. ГосНИОРХ. Л., 1979. Вып. 141. С. 90—99.

Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М., 1974. 256 с.

Мина М.В., Клевезаль Г.А. Рост животных (анализ на уровне организма). М.: Наука, 1976. 292 с.

Митанс А.Р. Сравнительная характеристика условий существования, питания и роста молоди лосося в реках Латвии // Рыбохозяйственные исследования в бассейне Балтийского моря. Рига, 1971. Вып. 8. С. 3—54.

Митанс А.Р. Эффективность естественного и искусственного воспроизводства балтийского лосося как результат особенностей его пресноводного периода жизни // Рыбохозяйственные исследования в бассейне Балтийского моря. Рига, 1975. С. 110—152. (Тр. Балт. НИИРХ. Вып. 11).

Митнев В.К., Шульман Б.С. Влияние гидросооружений и водохранилищ на паразитофауну атлантического лосося (*Salmo salar*) // Паразитология, 1980. Т. 14, вып. 2. С. 97—102.

Михин В.С. Естественное размножение семги на р. Емце // Вопросы ихтиологии, 1959а. Вып. 12. С. 92—100.

Михин В.С. Промысел семги в р. Варзуга // Изв. ВНИОРХ. Л., 1959б. Т. 48. С. 11—17.

Михин В.С., Шнайхер А.О. О нерестилищах и естественном нересте семги // Научно-техн. бюл. ВНИОРХ. Л., 1957. № 5. С. 39—43.

Моисеев П.А. Биологические ресурсы Мирового океана. М., 1969. 339 с.

Монастырский Г.Н. О состоянии сырьевых ресурсов семги // Тр. ВНИРО. Л., 1935. Т. 2. С. 5—59.

Мурза И.Г., Христофоров О.Л. Определение стадий зрелости гонад и прогнозирование возраста достижения половой зрелости у атлантического лосося и кумжи. Л.: ГосНИОРХ, 1991. 102 с.

Муромцев А.М. Динамика вод. Течения на поверхности // Атлас океанов. Атлантический и Индийский океаны. Л., 1977. С. 204—207.

Нейфельд Н.Д. Редкие хищные птицы в северном Предуралье // Тр. Коми НЦ УрО РАН СССР. Сыктывкар, 1989. С. 21—28.

Неклюдов М.Н. Возраст и рост семги реки Поной // Экология и воспроизводство проходных лососевых рыб в бассейнах Белого и Баренцева морей. Мурманск, 1985. С. 42—58.

Неклюдов М.Н. Динамика роста покатников семги р. Порьи в период ската // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря: Тез. докл. III региональной конференции, кн. II. Кандалакша, 1987.

Неклюдов М.Н. Биологическая характеристика покатников семги р. Поной // Биология атлантического лосося на Европейском Севере СССР. Сыктывкар, 1990. С. 31—41. (Тр. Коми науч. центра УрО АН СССР. № 114).

Нелсон К., Суле М. Сохранение генофонда промысловых рыб // Популяционная генетика и управление рыбным хозяйством. М.: Агропромиздат, 1991. С. 399—430.

Нестеров В.Д. Морфоэкологическая характеристика проходного гольца *Salvelinus alpinus* (L.) Кольского полуострова // Экология и воспроизводство проходных лососевых рыб в бассейнах Белого и Баренцева морей. Мурманск, 1985а. С. 111—12.

Нестеров В.Д. Поведение молоди атлантического лосося (*Salmo salar* L.) в период покатной миграции: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1985б. 24 с.

Нестеров В.Д., Лепская В.А., Бакитанский Э.Л. Влияние абиотических факторов среды на динамику покатной миграции молоди атлантического лосося // Проблемы биологии и экологии атлантического лосося. Л.: Наука, 1985. С. 97–104.

Никифоров Н.Д. О воспроизводстве семги // Рыбн. хоз-во, 1958. № 5. С. 19–20.

Никифоров Н.Д. Развитие, рост и выживаемость эмбрионов и молоди семги в естественных условиях // Изв. ВНИОРХ. Л., 1959а. Т. 48. С. 65–79.

Никифоров Н.Д. Воспроизводство семги. М.: ГосНИОРХ, 1959б. 37 с.

Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов. М.: Наука, 1965. 382 с.

Никольский Г.В., Громчевская Н.А., Морозова Г.И., Пикулева В.А. Рыбы бассейна Верхней Печоры. М.: Изд-во. МОИП, 1947. Вып. 6 (21). 224 с.

Новиков П.И. Рыбы и рыболовство на озерах Алаярви и Юлиярви // Рыбное хозяйство Карелии. Петрозаводск, 1933. Вып. 2.

Новиков П.И. Семга. Петрозаводск, 1936. 61 с.

Новиков П.И. Северный лосось – семга. Петрозаводск: Гос. изд-во Карельской АССР, 1953. 135 с.

Новиков П.И. О миграциях кемской семги (*Salmo salar*) // Вопросы ихтиологии внутренних водоемов. Петрозаводск: Гос. изд-во Карельской АССР, 1956. С. 141–147. (Тр. Карельск. фил. АН СССР. Вып. V).

Новиков П.И. Динамика уловов семги по Советскому Союзу // Изв. ВНИОРХ. Л., 1959. Т. 48. С. 7–10.

Новиков П.И. Биологические показатели, интенсивность отлова и численность стада семги (*Salmo salar* L.) р. Печоры в 1962 году // Вопросы ихтиологии, 1965. Т. 5, вып. 1 (34). С. 203–205.

Новиков П.И., Гошева Т.Д. Результаты биологических исследований семги р. Печоры // Материалы сессии учен. совета ПИНРО по результатам исследований в 1962–1963 гг. Мурманск, 1964. С. 190–193.

Новоселов А.П., Студенов И.И., Дерез В.П. Состав ихтиофауны как показатель видового разнообразия рыб реки Зимняя Золотица (Зимний берег Белого моря) // Малые реки: Современное экологическое состояние, актуальные проблемы: Международн. науч. конф., Тольятти, 23–27 апр. 2001. Тольятти, 2001. С. 151.

Нусенбаум Л.Н. Состояние и пути рационализации заводского воспроизводства семги // Вестник Ленинградского университета. Л., 1950. С. 117–128.

Овсянников Н.С. Биология семги (*Salmo salar* L.) Кольского залива с краткой промысловой характеристикой // Тр. Мосрыбвуза. М., 1938. Т. 6. С. 87–138.

Орлов А.В. Особенности поведения молоди семги в р. Щугор // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря: Тез. докл. III регион. конф., кн. II. Кандалакша, 1987. С. 344–346.

Остроумов Н.А. Рыбы / Зверева О.С., Кучина Е.С., Остроумов Н.А. Рыбы и рыбный промысел среднего и нижнего течения Печоры. Сыктывкар: Коми филиал АН СССР, 1953. С. 61–117.

Павлов Д.С. Подходы к охране редких и исчезающих рыб // Вопр. ихтиологии, 1992. Т. 32, № 5. С. 3–19.

Павлов Д.С., Букварева Е.Н., Флинт В.Е. Стратегия сохранения редких видов России. М.: ИНА-Природа МПР России, 2000. 56 с.

Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В. Покатная миграция рыб через плотины ГЭС. М.: Наука, 1999. 256 с.

Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузищин К.В. и др. Тихоокеанские благородные лососи и форели Азии. М.: Научный мир, 2001. 200 с.

Павлов Д.С., Савваитова К.А., Соколов Л.И., Алексеев С.С. Редкие и исчезающие животные: рыбы. М.: Высш. школа, 1994. 332 с.

Песлак Я.К. Влияние возраста и темпа роста самок балтийского лосося на потомство при искусственном воспроизводстве рыб // Рыбохозяйственные исследования в бассейне Балтийского моря. Рига, 1968. Вып. 4. С. 227–234.

Поляков Г.Д. Экологические закономерности популяционной изменчивости рыб. М.: Наука, 1975. 154 с.

Пономарев В.И. Активность пищеварительных ферментов семги р. Щугор в речной период жизни (на примере карбогидраз) // Биология атлантического лосося на Европейском Севере СССР. Сыктывкар, 1990. С. 104–114. (Тр. Коми науч. центра УрО АН СССР. № 114).

Пономарев В.И., Лоскутова О.А., Серегина Е.Ю. Биотопическое распределение хариуса реки Щугор в подледный период // Эколого-фаунистические исследования на европейском Северо-Востоке России. Сыктывкар, 1998. С. 65–74. (Тр. Коми науч. центра УрО РАН. № 157).

Пономарев Ф.А. Опыт концентрированного лова семги. Архангельск: Архангел. кн. изд-во, 1960. 44 с.

Пономарев Ф.А. Концентрированный лов рыбы на Печоре // Рыбн. хоз-во, 1962. № 4. С. 56–63.

Потелов В.А. Отряд Cetacea. Китообразные // Фауна европейского Северо-Востока России. Млекопитающие (Китообразные, Хищные, Ластоногие, Парнопалые). Т. II, ч. 2. СПб.: Наука, 1998а. С. 7–31.

Потелов В.А. Отряд Pinnipedia. Ластоногие // Фауна европейского Северо-Востока России. Млекопитающие (Китообразные, Хищные, Ластоногие, Парнопалые). Т. II, ч. 2. СПб.: Наука, 1998б. С. 186–242.

Потуткин А.Г. Миграции атлантического лосося (*Salmo salar* L.) в прибрежном районе Белого моря и бассейне реки Варзуга: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2004. 24 с.

Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). М.: Изд-во АН СССР, 1966. 376 с.

Правдин И.Ф., Тихий М.И. Очерк рыбного хозяйства Кумсинско-Выгского района в связи с возможным влиянием на это хозяйство гидротехнических сооружений // Рыбное хозяйство Карелии. Петрозаводск: Изд-во Карельск. науч.-иссл. рыбохоз. станции, 1933. Вып. 2. С. 159–178.

Привольнев Т.И. Семужий промысел на реках Ковда и Кереть (по материалам, собранным в октябре и ноябре 1932 г.) // Рыбное хозяйство Карелии. Петрозаводск: Изд-во Карельск. науч.-иссл. рыбохоз. станции, 1933. Вып. 2. С. 64–90.

Привольнев Т.И. Характер нерестилищ лосося на р. Нарве // Науч.-техн. бюл. ГосНИОРХ. Л., 1962. № 15. С. 25–26.

Пробатов А.Н. Материалы по научно-промысловому обследованию Карской губы и реки Кары. М.: Изд-во АН СССР, 1934. 164 с.

Прусов С.В. Атлантический лосось (*Salmo salar* L.) реки Поной (экология, воспроизводство, эксплуатация): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2004. 24 с.

Щецко Н.Г., Бирзник О.А., Гусев. Отчет о работе экспедиции по изысканию и экономическому обоснованию строительства Печорского семужьего завода за 1938 год. Госархив Архангельской области, ф. 2828, оп. 3., д. 5а.

Реддин Д.Г. Особенности морского периода жизни атлантического лосося // Атлантический лосось. СПб., 1998. С. 266–286.

Ресурсы поверхностных вод СССР. Гидрологическая изученность. Северный край. Л.: Гидрометеиздат, 1965. Т. 3. 612 с.

Рубан А.К. Динамика накопления и распределение жира в тканях и органах молоди семги // Печорский лосось. Сыктывкар, 1979. С. 65–81. (Тр. Коми филиала АН СССР. № 40).

Рыжков Л.П., Сидоров Г.П. Состояние запасов атлантического лосося *Salmo salar* L. в водоемах Европейского Севера СССР и основные пути их увеличения // Особенности биологии и разведения лососевых рыб. Л., 1981. С. 24–33. (Сб. тр. ГосНИОРХ. Вып. 163).

Салмов В.З. Значение естественного и искусственного воспроизводства семги для р. Кола // Тр. ПИНРО. Мурманск, 1981. Вып. 45. С. 94–111.

Световидова А.А. Возраст и темп роста семги реки Поной // Изв. ВНИОРХ. Л., 1935а. Т. 20. С. 205–222.

Световидова А.А. Возраст и темп роста семги реки Нивы (Кольский полуостров) // Изв. ВНИОРХ. Л., 1935б. Т. 20. С. 223–230.

Серебровский А.С. Некоторые проблемы органической эволюции. М.: Наука, 1973. 168 с.

Сидоров Г.П. Возрастная, половая структура и рост молоди семги р. Щугор // Печорский лосось. Сыктывкар, 1979а. С. 33–56. (Тр. Коми филиала АН СССР. № 40).

Сидоров Г.П. Питание сеголеток семги и хариуса р. Щугор // Печорский лосось. Сыктывкар, 1979б. С. 135–146. (Тр. Коми филиала АН СССР. № 40).

Сидоров Г.П. Ресурсы лососевидных рыб бассейна р. Печора // Проблемы особо охраняемых природных территорий Европейского Севера (к 10-летию национального парка «Югыд ва»): Мат-лы докл. науч.-практ. конф. Сыктывкар: Коми науч. центр УрО РАН, 2004. С. 142–143.

Сидоров Г.П., Братцев А.А., Захаров А.Б. Влияние техногенной эрозии долины на рыб р. Кожим // Биология атлантического лосося на Европейском Севере СССР. Сыктывкар, 1990. С. 134–144. (Тр. Коми науч. центра УрО АН СССР. № 114).

Сидоров Г.П., Братцев А.А., Захаров А.Б. и др. Влияние горных разработок на лососевые реки Урала. Сыктывкар, 1989. 15 с. (Серия препринтов «Науч. рекомендации народн. хоз-ву». Вып. 81).

Сидоров Г.П., Мартынов В.Г., Шубин Ю.П. Морфобиологическая характеристика анадромного и туводного сига *Coregonus lavaretus pidschian* реки Вымь // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: Тез. докл. III (XXVI) Междунар. конф. Сыктывкар, 2003. С. 81.

Сидоров Г.П., Шубина В.Н. Осеннее питание хариуса и молоди семги в р. Щугор // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: Тез. докл. Петрозаводск, 1974. С. 93–95.

Сидоров Г.П., Шубина В.Н. Ручейники в питании молоди лосося (*Salmo salar* L.) и хариуса (*Thymallus thymallus* L.) р. Щугор // Биология атлантического лосося на Европейском Севере СССР. Сыктывкар, 1990. С. 65–76. (Тр. Коми науч. центра УрО АН СССР. № 114).

Сидоров Г.П., Шубин Ю.П., Захаров А.В., Пономарев В.И. Состояние печорского лосося // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: Тез. докл. Междунар. конф. Петрозаводск, 1995. С. 69–70.

Смирнов А.Г. Исследование биологии и промысел семги в реках восточной части Терского берега и на Мурмане в 1932 и 1933 гг. // Изв. ВНИОРХ. Л., 1935а. Т. 20. С. 114–186.

Смирнов А.Г. Семга реки Пинегги, ее жизнь и промысел // Изв. ВНИОРХ. Л., 1935б. Т. 20. С. 231–263.

Смирнов А.Ф. Выгозерское водохранилище // Водохранилища СССР и их рыбохозяйственное значение / Изв. ГосНИОРХ, Л., 1961. Т. 40. С. 7–18.

Смирнов Ю.А. Лосось Онежского озера (биология, воспроизводство, использование). Л.: Наука, 1971. 144 с.

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

Смирнов Ю.А., Первозванский В.Я. Характеристика лосося каменской популяции // Лососевые (*Salmonidae*) Карелии. Петрозаводск, 1976. С. 14–22.

Смирнов Ю.А., Шустов Ю.А., Кузьмин О.Г., Яковенко М.Я. Некоторые аспекты экологии молоди семги в связи с проблемой повышения производительности нерестово-выростных угодий // Биология промысловых рыб внутренних водоемов северной части европейской территории СССР. Мурманск, 1977. С. 109–118. (Тр. ПИНРО. Вып. XXXII).

Смирнов Ю.А., Шустов Ю.А., Щуров И.Л. и др. Опыт изменения порядка выпуска продукции Выгского рыбоводного завода для повышения промыслового возврата семги // Вопросы лососевого хозяйства на Европейском Севере. Петрозаводск, 1987. С. 75—79.

Солдатов В.К. Рыбы реки Печоры. М.; Петроград, 1924. 74 с. (Тр. Сев. науч.-промысл. экспедиции. Вып. 17).

Соловкина Л.Н. Рост и летнее питание молоди семги в реке Печорская Пижма // Зоол. журн., 1964. Т. 43, вып. 10. С. 1499—1510.

Соловкина Л.Н. Дифференцирование стад и популяций семги европейского Северо-Востока СССР // Тез. докл. симпозиума по естеств. и искусств. воспроизводству атлант. лосося и его промыслу. Мурманск, 1971. С. 50—52.

Соловкина Л.Н. Рыбные ресурсы Коми АССР. Сыктывкар: Коми фил. АН СССР, 1975. 168 с.

Спановская В.Д. Относительная плодовитость рыб (определение, использование как показателя разнокачественности самок) // Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. Вильнюс, 1976. Ч. 2. С. 63—69.

Спасти уникальную семгу // Маяк, 2006. Январь. 2/318. С. 31—32

Стасенок В.А. Состояние запасов семги бассейнов рек юго-восточной части Белого моря // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: Мат-лы семинара. Петрозаводск, 1981. С. 101—102.

Студенов И.И. Условия и состояние естественного воспроизводства атлантического лосося в бассейне р. Северной Двины: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1997. 24 с.

Студенов И.И., Завиша А.Г. Условия естественного воспроизводства атлантического лосося в р. Ваеньге (бассейн р. Северной Двины) // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: Тез. докл. Междунар. конф. Петрозаводск, 1995. С. 72—73.

Студенов И.И., Титов С.Ф., Семенова О.В. Состояние естественного воспроизводства и популяционная структура атлантического лосося *Salmo salar* в притоках реки Ваги и реке Ваеньге (бассейн р. Северной Двины) // Вопр. ихтиологии, 2001. Т. 41, № 2. С. 210—219.

Суркова Е.И. Акклиматизация горбуши и кеты в бассейне Баренцева и Белого морей // Рыбы Мурманской области. Мурманск, 1966. С. 294—321.

Телегин К.Ф. О семге беломорского побережья // За рыбную индустрию Севера. Л.: Сов. печатник, 1936. № 1. С. 15—17.

Теплов В.П. Материалы по питанию выдры в Печоро-Ильчском заповеднике // Науч.-метод. зап. Главн. упр. по заповедн. М., 1947. Вып. 9

Теплов В.П. Водоплавающие птицы района Печоро-Ильчского заповедника // Тр. Печоро-Ильч. заповедн., Сыктывкар, 1948. Вып. 4, ч. 2. С. 3—66.

Теплов В.П. О питании тайменя (*Nucho taimen* Pall.) и его взаимоотношениях с молодью семги (*Salmo salar* L.) // Зоол. журн., 1951. Т. 30, вып. 6. С. 641—643.

Теплов В.П. Речная выдра в районе Печоро-Ильчского заповедника // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1953. Т. 58, вып. 6. С. 6—17.

Теплов В.П., Теплова Е.Н. Млекопитающие Печоро-Ильчского заповедника // Тр. Печоро-Ильч. заповедн., Сыктывкар, 1947. Вып. 5. С. 18—20.

Теплова Е.Н., Теплов В.П. Питание щуки в бассейне верхней Печоры // Вопр. ихтиологии, 1953. Вып. 1. С. 94—103.

Термины. Понятия. Справочные таблицы // Атлас океанов. М.: ГУНИО МО СССР, 1980. 156 с.

Тилик З.Е. Данные по химическому составу семги // Изв. ВНИОРХ. Л., 1935. Т. 20. С. 324—327.

Титенков И.С. Рыбы и рыбный промысел Ладожского озера // Биологические ресурсы Ладожского озера. Л., 1968. С. 130—173.

Титов С.Ф., Казаков Р.В., Антонова В.П. Внутрипопуляционная дифференциация атлантического лосося *Salmo salar* L. реки Печоры. 1. Особенности генетического полиморфизма в Пижме и Верхней Печоре // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Л., 1992. Вып. 304. С. 146–155.

Уралов Н.С. Динамика вод. Льды // Атлас океанов. Северный Ледовитый океан. Л., 1980. С. 150–152.

Устюжский Г.М., Сквородько А.А. О результатах исследований нерестового стада семги реки Онега на рыбоучетном заграждении (РУЗ) в 2002 году // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: Тез. докл. III (XXVI) Междунар. конф. Сыктывкар, 2003. С. 89.

Флеминг Ян А. Размножение атлантического лосося // Атлантический лосось. СПб., 1998. С. 127–141.

Хаймина О.В., Махров А.А., Широков В.А., Артамонова В.С. Изменение генетической структуры популяции семги *Salmo salar* Linnaeus, 1758 р. Кереть (Белое море) в результате инвазии паразита *Gyrodactylus salaricus* Malmberg // Чужеродные виды в Голарктике (Борок-2): Тез. докл. 2-го Междунар. симпози. по изучению инвазийных видов. Рыбинск – Борок, 2005. С. 179–180.

Халтурин Д.К. Лосось и форель Ладожского озера: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1967. 28 с.

Халтурин Д.К. К изучению линейного и весового роста лососей // Изв. Гос. НИОРХ. 1969. Т. 65. С. 131–134.

Халтурин Д.К. Анализ влияния длительности рафт-периода на рост тихоокеанских и атлантических лососей // Докл. АН СССР, 1971. Т. 200, вып. 2. С. 488–491.

Халтурин Д.К. Закономерности роста тихоокеанских и атлантических лососей в связи с их ранним онтогенезом // Экология, 1972. № 2. С. 21–35.

Халтурин Д.К. Возраст смолта и продолжительность морского периода жизни лососей // Вопр. ихтиологии, 1978. Т. 18, вып. 6 (113). С. 983–999.

Чебанов Н.А. Влияние длины тела и возраста производителей на жизнеспособность потомства в период раннего онтогенеза у некоторых видов рода *Oncorhynchus* (Salmonidae) // Вопр. ихтиологии, 1984. Т. 24, вып. 4. С. 609–619.

Черницкий А.Г. Миграция и переход в морскую воду молоди лососей рода *Salmo* при естественном и искусственном воспроизводстве: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1993. 33 с.

Черницкий А.Г., Лоенко А.А. Биология заводской молоди семги после выпуска в реку. Апатиты: Изд-во Кольского науч. центра АН СССР, 1990. 120 с.

Чистобаева Р.Е. Состояние запасов и условия воспроизводства печорской семги // Охрана живой природы в Коми АССР. Сыктывкар, 1973. Вып. 2. С. 23–27.

Чистобаева Р.Е. Биологические основы регулирования рыбного промысла реки Печоры // Биологические проблемы Севера: Тез. докл. VI симп. Якутск, 1974. Вып. 2. С. 31–36.

Чуксина Н.А. Пути сохранения и увеличения численности стад лососевых рыб р. Печоры // Экология и систематика лососевидных рыб: Мат-лы 1-го совещ. по изучению лососевидных рыб. Л., 1976. С. 100–103.

Чуксина Н.А. Состояние запасов и пути увеличения численности стад ценных промысловых рыб в Печорском бассейне // Охрана природы в Коми АССР. Сыктывкар, 1977. Вып. 4. С. 51–57.

Шапошникова Г.Х. Биология молоди семги и тинды реки Выг // Тр. Карел. науч. исслед. рыбохоз. станции. Петрозаводск, 1935. Т. 1. С. 227–239.

Шентякова Л.Ф. О единой методике реконструкции роста рыб по чешуе // Вопр. ихтиологии, 1966. Т. 6, вып. 2. С. 303–313.

Шестопал И.П. О районах нагула атлантического лосося // Лососевидные рыбы (морфология, систематика и экология): Мат-лы совещ. по лососевидным рыбам. Л.: ЗИН АН СССР, 1976. С. 125–126.

Шестопал И.П., Кузнецова Г.М., Лысенко Л.Ф. О питании семги в море // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: Мат-лы семинара. Петрозаводск, 1981. С. 185–188.

Шестопал И.П., Мартынов В.Г. Размерная, половая, возрастная структура и рост атлантического лосося *Salmo salar* L. в Норвежском и Баренцевом морях // Экология и воспроизводство проходных лососевых рыб в бассейнах Белого и Баренцева морей. Мурманск, 1985. С. 59–73.

Шмидт П.Ю. Миграция рыб. Изд. 2-е, доп. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1947. 363 с.

Шубина В.Н. Дрифт донных беспозвоночных в уральской семужье-нерестовой реке Щугор (бассейн Печоры) // Тр. Коми филиала АН СССР. Сыктывкар, 1979. № 40. С. 119–134.

Шубина В.Н. Гидробиология лососевой реки Северного Урала. Л.: Наука, 1986. 158 с.

Шубина В.Н., Лоскутова О.А., Кулида С.В. Гидробиологическая характеристика нерестово-выростных угодий молоди семги р. Онега // Биология атлантического лосося на Европейском Севере СССР. Сыктывкар, 1990. С. 42–53. (Тр. Коми науч. центра УрО АН СССР. № 114).

Шубина В.Н., Мартынов В.Г. Особенности питания рыб в семужье-нерестовой реке Щугор // Экологические исследования природных ресурсов Севера нечерноземной зоны. Сыктывкар, 1977. С. 70–84.

Шубина В.Н., Мартынов В.Г. Дрифт донных беспозвоночных в лососевых реках Европейского Севера СССР в период ледостава // Гидробиол. журн., 1990. Т. 26, № 6. С. 27–31.

Шульман Б.С., Иешко Е.П., Шуров И.Л. Зараженность молоди семги (*Salmo salar* L.) *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 в р. Кереть (Северная Карелия) // Паразиты и болезни морских и пресноводных рыб Северного бассейна. Мурманск: ПИНРО, 1998. С. 97–102.

Шустер Б.И. Промысел рыбы на Верхнетуломском водохранилище // Доклады отделений и комиссий Географического общества СССР. Л., 1969. С. 173–192.

Шустов Ю.А. Экология молоди атлантического лосося. Петрозаводск, 1983. 152 с.

Шустов Ю.А. Экологические аспекты поведения молоди лососевых рыб в речных условиях. СПб.: Наука, 1995. 160 с.

Шуров И.Л. Атлантический лосось реки Керети (естественное и искусственное воспроизводство) // Проблемы лососевых на Европейском Севере // Петрозаводск, 1998. С. 53–64.

Яблоков А.В. Популяционная биология. М.: Высш. шк., 1980. 304 с.

Якобсон Р.П. Статистико-экономическое обследование морского побережья и рыболовных угодий на Онежской губе между г. Кемью и Онегой и онежского закола в 1911 г. // Материалы к познанию русского рыболовства. СПб., 1913. Т. II, вып. 5. 60 с.

Якобсон Р.П. Отчет по обследованию рыболовных угодий Александровского и Кемского уездов Архангельской губернии // Материалы к познанию русского рыболовства. СПб., 1914. Т. III, вып. 2. 318 с.

Яковенко М.Я. Миграция атлантического лосося, воспроизводящегося в реках СССР, и влияние иностранного промысла на его уловы в советских водах // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря: Тез. докл. III регион. конф. Кандалакша, 1987. Кн. 11. С. 368–370.

Яндовская Н.И., Казаков Р.В. Методические указания по инкубации икры, выдерживанию и подращиванию личинок атлантического лосося при регулировании температуры воды. Л.: ГосНИОРХ, 1974. 23 с.

Яндовская Н.И., Казаков Р.В., Лейзерович Х.А. Инструкция по разведению атлантического лосося. Л.: ГосНИОРХ, 1979. 79 с.

Ястребов А.А. Индивидуальная и внутривидовая вариабельность размеров икринок горбуши и кеты // Тр. Кольского фил. Мурман. биол. ин-та. Мурманск, 1965. Вып. 9 (13). С. 26–32.

Albrecht M.-L. Die quantitative Untersuchung der Bodenfauna fließender Gewässer // Ztschr. Fischerei, 1959. Bd 8. S. 481–550.

Allen K. A. Distinctive aspects of the ecology of stream fishes: a review // J. Fish. Res. Board. Can., 1969. V. 26. No. 6. P. 1429–1458.

Allen-Gil S.M., Martynov V.G. Heavy metal burdens in nine species of freshwater and anadromous fish from the Pechora river, northern Russia // The Science of the Total Environment, 1995. V. 160/161. P. 653–659.

Bagliniere J.L. La Determination de l'age nar scalimktrie cher le saumon atlantique (*Salmo trutta* L.) dans son aire de rkpatriation mkridionale: utilisation pratique et difficultks la mkthode // Bull Fr. Pkche Piscic. 1985. V. 298. P. 69–105.

Bakhtansky E., Nesterov V. The downstream migration of the young salmon in the Arctic // ICES C. M., 1974. M: 6. 4 p.

Bakhtansky E.L., Pupyshev V.A., Nesterov V.D. Behaviour of pike and pike's influence on the downstream migration of young salmon in the period of light ripples // ICES C.M., 1977. M:6. 12 p.

Baum E.T., Meister A.L. Fecundity of Atlantic salmon (*Salmo salar*) from two Maine rivers // J. Fish. Res. Bd. Canada, 1971. V. 28. No. 5. P. 764–767.

Berg L.C. Vernal and Hiemal races among anadromous fishes // J. Fish. Res. Bd. Canada, 1959. V. 16, No. 4. P. 515–537.

Carlin B. Tagging of salmon smolts in the River Logan // Rep. Inst. Frehs water Res. Drottinholm, 1955. V. 36. P. 57–74.

Cunjak R.A. Behaviour and microhabitat of young Atlantic salmon (*Salmo salar*) during winter // Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1998. V. 45. P. 2156–2159.

Cunjak R.A., Chadwick E.M.P. Downstream movements and estuarine residence by Atlantic salmon parr (*Salmo salar*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1989. V. 46. P. 1466–1471.

Dannevig A., Høst P. Sources of error in computing I_1 – I_2 etc. from scales taken from different parts of the fish // J. Cons. Int. Explor. Mer. 1931. V. 6. No. 1. P. 64–93.

Dweyer W.P., Piper R.G. Atlantic salmon growth efficiency as affected by temperature // Progr. Fish.-Cult., 1987. V. 49. No. 1. P. 57–59.

Glebe B.D., Saunders R.L. Genetic factors in sexual maturity of cultured Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr and adults reared in sea cages // Salmonid age at maturity / Ed. D.J. Meerburgt. Canad. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci., 1986. No. 89. P. 24–29.

Gudjonsson T. The releases and return of tagged salmon at Kollafjordur, Iceland // ICES C. M., 1970, M: 6. 6 p.

Gross M.R. One species with two biologies: Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the wild and in aquaculture // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1998. V. 55 (Suppl. 1). P. 131–144.

Hart P., Hamrin S.F. Pike as a selective predator. Effects of prey size, availability, cover and pike jaw dimensions // Oikos, 1988. V. 51. No. 2. P. 220–226.

Hoar W.S. The weight-length relationship of the Atlantic salmon // J. Fish. Res. Bd. Can., 1939. V. 4 (5). P. 441–150.

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

Hutchings J.A. Lakeward migration by juvenile Atlantic Salmon, *Salmo salar* // J. Fish. Aquat. Sci., 1986. V. 43. P. 732–741.

Hutchings J.A., Myers R.A. The evolution of alternative mating strategies in variable environments // Evol. Ecol., 1994. V. 8. P. 256–268.

Javaid M.Y., Anderson J.M. Thermal acclimation and temperature selection in Atlantic salmon, *Salmo salar*, and Rainbow trout, *S. gairdneri* // J. Fish. Res. Bd. Can., 1967. V. 24 (7). P. 1507–1513.

Jensen A.J., Jonsen B.O. Difficulties in ageing Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and brown trout (*Salmo trutta*) from cold rivers due to lack of scales as yearlings. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1982. V. 39 (2). P. 321–325.

Jensen A.J., Zubchenko A.V., Heggberget T.G. et al. Cessation of the Norwegian drift net fishery: changes observed in Norwegian and Russian populations of Atlantic salmon // ICES J. Marine Sci., 1999. V. 56. P. 84–95.

- Jonsson N., Jonsson B., Hansen L.P. Energetic cost of spawning in male and female Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // J. Fish Biol., 1991. V. 39. N 5. P. 739–744.
- Jordan W.C., Youngson A.F. The use of genetic marking to assess the reproductive success of mature male Atlantic salmon parr (*Salmo salar* L.) under natural spawning conditions // J. Fish Biol., 1992. V. 41. No. 4. P. 613–618.
- Kazakov R.V. Distribution of Atlantic Salmon, *Salmo salar* L. in freshwater bodies of Europe // J. Aquacult. Fish. Manag., 1992. V. 23. P. 461–475.
- Kerr B.B. Scale to length ratio, age and growth of Atlantic salmon in Miramichi fisheries // J. Fish. Res. Board Canada. 1961. Vol. 18. No. 1. P. 117–124.
- Kokovkin A., Leummens H. Hydrology // Pechora ecosystems. Research and basin wide Management Programme. Moscow – Syktyvkar, 2002. P. 65–74.
- Koo T.S.O. Age end growth studies of red salmon scales by graphical means // Studies of Alaska, Red Salmon. Seattle: Univ. Washington Press, 1962. V. 1. P. 51–100.
- Kudersky L.A., Titov S.F. The lines of range evolution in European subspecies of Atlantic salmon // Atlantic salmon: biology, conservation and restoration. Petrozavodsk, 2003. P. 69–76.
- Larsson H.-O. The influence of predation after release on the result of salmon smolt planting // ICES C. M., 1977. M: 44. 9 p.
- Larsson P.-O. Size dependent mortality in salmon smolt plantings // ICES, 1977. M: 43. 9 p.
- Lear W.H. Scale characteristics of Atlantic salmon from various areas in the North Atlantic // Int. Council Explor. Sea // C. M., 1972. M: 10. 9 p.
- Lear W.H., Sandeman E.T. Use of scale characters and discriminant function for identifying continental origin of Atlantic salmon // Int. Commis. Northwest Alt. Fish. Res. Doc., 1974. No. 40. P. 12.
- Lindroth A. The body / scale relationship in Atlantic salmon // J. Cons. Perman. Int. Explor. Mer., 1963. V. 28. No. 1. P. 137–152.
- Loskutova O. Aquatic macrofauna // Pechora ecosystems. Research and basin wide Management Programme. Moscow – Syktyvkar, 2002. P. 85–91.
- MacCrimmon H.R., Gots B.L. World distribution of Atlantic salmon, *Salmo salar* // J. Fish. Res. Bd. Can., 1979. V. 36. No. 4. P. 422–457.
- MacKinnell S., Thomson A.J. Recent events concerning Atlantic salmon escapees in the Pacific // ICES J. Marine Sci., 1997. V. 54. P. 1221–1225.
- MacPhail D.K. Photographic reproductions Atlantic salmon scales from fish of known sea ages. Halifax: 1974. Techn. Rep. Series No. MAR/T-74-1 (Resource Develop. Branch Maritimes Region). 55 p.
- Makhrov A.A., Salmenkova E.A., Altukhov Y.P. Localization of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) glacial refuge by means of allozyme markers // Atlantic salmon: biology, conservation and restoration. Petrozavodsk, 2003. P. 84–87.
- Makhrov A.A., Verspoor E., Artamonova V.S., O'Sullivan M. Atlantic salmon colonization of the Russian Arctic coast: pioneers from North America // J. Fish Biology, 2005. V. 67 (supplement A). P. 68–79.
- Martynov V.G. On variability of scales characteristics in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // ICES C. M. 1983/M: 5. 21p.
- Martynov V.G., Chaput J., Whoriskey F., Anderson J. Fishes of the shallow rapids and riffles of the Pizhma river, Pechora river basin, Russia // Can. Tec. Rep. of Fish. Aquat. Sci., 1994. No. 2000. 31 p.
- Mills D.H. The ecology of the young stages of the *Atlantic salmo* in the river Bran, Rosshire // Freshwater and salmon Fish. Res., 1964. No. 32. 58 p.
- Myers R.A., Hutchings J.A. Mating of anadromous Atlantic salmon, *Salmo salar* L., with mature male parr // J. Fish Biol. 1987. V. 31. No. 2. P. 143–146.
- Netboy A. The Atlantic salmon – a vanishing species. London: Faber and Faber, 1968. 457 p.
- Netboy A. The salmon, their fight for survival. Boston: Houghton Mifflin, 1974. 613 p.
- Parker R.R. Effects of formalin on length and weight of fishes // J. Fish. Res. Bd. Canada, 1963. V.20(6). P. 1441–1456.

- Power G. The salmon of Ungava Bay // Arctic Inst. North Am. Tech. Pap., 1969. No. 22. 72 p.
- Power G., Shooner G. Juvenile salmon in the estuary and lower Nabisipi River and some results of tagging // J. Fish. Res. Board Can., 1966. V. 23. P. 947–961.
- Randall R.G. Effect of sea-age on the reproductive potential of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in Eastern Canada // Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1989. V. 46. P. 2210–2218.
- Reddin D.G. Sea-surface temperature and distribution of Atlantic salmon // Present and future Atlantic salmon management // Symp. Proc. marine recreational fisheries. Ed. R. H. Stround Savannah, Georgia: National Coalition for Marine Conservation Inc., 1988. P. 25–36.
- Reddin D.G., Friedland K.D. Marine environmental factors influencing the movement and survival of Atlantic salmon // Salmon in the sea and new enhancement strategies. Ed. D. Mills, 1993. P. 79–103.
- Reddin D.G., Shearer W.M. Sea-surface temperature and distribution of Atlantic salmon in the Northwest Atlantic Ocean // American Fisheries Society Symposium on Common Strategies in Anadromous / Catadromous Fishes, 1987. V. 1. P. 262–275.
- Ritter Y.A. Relationship between smolt size and tag return rate for hatchery reared Atlantic salmon (*Salmo salar*) // ICES, 1977. M: 27. 12 p.
- Rowe D.K., Thorpe J.E., Shanks A.M. Role of fat stores in the migration of male Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr // Canad. J. Fish. Aquat. Sci., 1991. V. 48. P. 405–413.
- Saunders R.L. The Thermal biology of Atlantic salmon: influence of temperature on salmon culture with reference to constraints imposed by low temperature // Institute of freshwater research. Drottningholm, 1986. Rep. No. 63. P. 77–90.
- Saunders R.L., Bailey J.K. The role of genetics in Atlantic salmon management // Atlantic salmon: its future, 1980. Surrey. P. 182–200.
- Schaffer W.M., Elson P.F. The adaptive significance of variations in life history among local populations of Atlantic salmon in North America // Ecology, 1975. V. 56, No. 3. P. 577–590.
- Scott W.B., Crossman E.J. Freshwater fishes of Canada // J. Fish. Res. Bd. Can., 1973. Bul. 184. 969 p.
- Starmach K. Rybacka i biologiczna charakterystyka rzek // Pol. Arch. Hydrobiol. 1956. T. 3 (16). S. 307–332.
- Stolete L. The forgotten salmon of the Merrimack. Washington: Department of the interior Northeast region, 1981. 214 p.
- Shearer W.M. Report of the second Atlantic salmon scale reading workshop // ICES, 1989. M:7. 52 p.
- Thorpe J.E. Age of first maturity in Atlantic salmon, *Salmo salar*: freshwater period influences and conflicts with smolting // Salmonid age at maturity / Ed. D.J. Meerburg: Canad. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci., 1986. No. 89. P. 7–14.
- Thorpe J.E. Reproductive strategies in Atlantic salmon, *Salmo salar* L. // J. Aquacult. Fish. Manag., 1994. V. 25. P. 77–87.
- Vladimirskaia M.I. Young salmon in the upper part of the river Pechora // Rapp et Proc. Verb. Reunions. Conseil Perm. Int. Explor. Mer., 1959. V. 148. P. 53–57.
- Warner K. The landlocked salmon spawning run at Cross Lake thoroughfare, Maine // Copeia, 1962. No. 11. P. 131–138.
- Waters T.F. Diurnal periodicity in the drift of stream invertebrates // Ecology, 1962. V. 43. No. 2. P. 316–320.
- Waters T.F. The drift of stream insects // Annu. Rev. Entomol., 1972. V. 17. P. 253–272.

Таблица 1. Теплосодержание вод на нерестилищах атлантического лосося в реках Европейского Севера России (по данным справочника «Государственный водный кадастр...», 1985, 1986)

Table 1. Sum of daily water temperature on Atlantic salmon breeding grounds in the European North of Russia

№ п. п	Река	Гидрометеопост	Сумма градусо-дней			
			n, лет	M±m	lim	CV, %
<i>Мурман</i>						
1	Печенга	ст. Печенга	25	1426,8±31,2	1169–1780	10,9
2	Титовка	15 км от устья	24	1397,5±32,5	1027–1658	11,4
3	Зап. Лица	ст. Б. Зап. Лица	9	1530,6±60,3	1342–1938	11,8
		ж.-д. мост	11	1434,1±37,5	1255–1661	8,7
4	Ура	ст. Ура–Губа	19	1337,9±38,4	957–1659	12,5
5	Б. Тюва	ст. Тюва–Губа	18	1447,0±49,8	924–1771	14,6
6	Тулома	порог Томкиш	17	1702,2±33,4	1511–2028	8,1
7	Кола	1429 км Окт.ж. д.	25	1529,2±33,2	1170–1802	10,9
		исток	19	1535,4±39,7	1167–1885	11,3
		г. Кола	19	1532,6±43,6	1159–1930	12,4
8	Воронья	исток	11	1389,5±53,9	1062–1614	12,9
		ст. Воронья	6	1426,1±50,7	1317–1633	8,7
		ст. Голицино	16	1367,4±36,7	1014–1622	10,4
9	Териберка	пос. Териберка	18	1295,3±40,9	940–1604	13,4
10	Варзина	ст. Варзино	5	1194,1±64,7	1057–1381	12,1
11	Вост. Лица	ст. Вост. Лица	13	1198,0±42,6	981–1522	12,8
12	Йоканьга	ст. Йоканьга	12	1355,3±47,2	1112–1643	12,1
<i>Терский берег Белого моря</i>						
13	Поной	ст. Поной	12	1265,3±52,1	919–1529	14,3
		ст. Краснощелье	18	1452,2±38,1	1167–1677	11,1
		ст. Каневка	26	1394,9±37,8	1032–1818	13,8
14	Сосновка	ст. Сосновка	19	1378,3±50,5	1018–1885	16,4
15	Пялица	ст. Пялица	4	1561,9±67,1	1409–1708	8,6
16	Чапома	ст. Чапома	3	1570,4±74,4	1494–1719	8,2
17	Стрельна	ст. Стрельна	15	1627,4±49,2	1316–1911	11,7
		ст. Слюдянка	7	1593,9±88,3	1286–1929	14,7
18	Варзуга	ст. Варзуга	25	1672,3±37,9	1298–1983	11,3
19	Оленица	ст. Оленица	18	1520,9±44,1	1221–1883	12,3
<i>Кандалакиский берег Белого моря</i>						
20	Кузρέка	ст. Кузρέка	16	1638,9±37,7	1381–1849	9,2
21	Умба	исток	26	1232,9±35,7	955–1613	14,8
		Родвиньга	2	1843,2±15,4	1689–1997	11,8
		порог Полянка	19	1743,8±36,8	1468–1992	9,2
22	Колвица	д. Колвица	19	1668,5±48,2	1136–1991	12,6

<i>Карельский берег Белого моря</i>						
23	Кереть	ж.-д. мост	15	1925,5±44,9	1589–2184	9,0
24	Гридина	с. Гридино	9	1906,4±28,6	1807–2025	4,5
25	Воньга	ж.-д. мост	12	1969,9±47,3	1652–2173	8,3
26	Поньгома	с. Поньгома	18	1900,5±51,7	1437–2153	11,5
27	Шуя	с. Шуерецкое	21	1953,2±26,9	1697–2231	6,3
<i>Бассейн Онеги</i>						
28	Онега	д. Надпорожский Погост	25	2247,5±35,6	1919–2535	7,9
		д. Череповская	21	2141,5±43,6	1741–2445	9,3
		д. Казаково	20	2095,4±29,6	1806–2271	6,3
		с. Турчасово	21	2131,6±35,6	1808–2315	7,7
		с. Порог	25	2187,1±37,2	1832–2493	8,5
29	Кена	д. Коровий двор	21	2289,8±37,1	1911–2513	7,4
<i>Бассейн Северной Двины</i>						
30	Пинега	д. Согры	21	1817,1±40,7	1402–2035	10,3
		п. Северный	20	1843,2±47,1	1497–2211	11,4
		д. Засурье	21	1896,6±41,1	1508–2141	9,9
31	Юла	д. Пачиха	14	1618,1±66,2	1028–1985	15,3
32	Ежуга	п. Широкое	19	1599,9±35,5	1316–1798	9,7
33	Емца	ж. д мост	20	1626,1±21,3	1426–1781	5,9
		с. Сельцо	21	1829,3±27,2	1548–1990	6,8
		с. Емецк	21	1950,1±32,1	1633–2112	7,5
		д. Филлевская	24	2222,8±38,3	1826–2539	8,4
34	Вага	г. Шенкурск	21	2229,6±42,7	1825–2480	8,8
		с. Усть-Сюма	22	2238,1±36,0	1892–2438	7,6
		д. Верхолузье	27	2074,3	–	–
36	Вычегда	д. Пузла	11	1443,4	–	–
37	Вочь	д. Верхняя Вочь	20	1357,7	–	–
38	Пругт	д. Климово	23	1702,5	–	–
39	Нившера	д. Троицк	28	1795,2	–	–
40	Вымь	ГМС Шомуква	17	1429,9	–	–
<i>Бассейн Кулой</i>						
41	Кулой	д. Кулой	20	1526,0±42,8	1199–2162	12,5
42	Сояна	д. Сояна	18	1527,3±40,2	1235–1842	8,4
<i>Зимний берег Белого моря</i>						
43	Золотица	д. Верхняя	22	1675,6±39,1	1281–1951	10,9
<i>Бассейн Мезени</i>						
44	Мезень	д. Макарий	33	1343,6	–	–
		д. Разгорт	21	1834,3±36,1	1362–2093	9,0
		с. Большая Пысса	21	1695,9±46,4	1219–2025	12,5
		с. Койнас	21	1720,4±41,5	1204–1996	11,1
45	Б. Лоптюга	д. Буткан	23	1635,6	–	–

Окончание табл. 1

Ending table 1

46	Мезенская Пижда	д. Ларкино	25	1648,6±45,9	1175-2061	13,9
<i>Бассейн Печоры</i>						
47	Печора	с. Усть-Унья	33	1599,3	—	—
48	Илыч	Шежимдикост	15	1392,5	—	—
		пос. Приуральск	11	1537,8	—	—
49	Шугор	ГМС Верхний Шугор	33	1131,1	—	—
		д. Мичабичевник	40	1396,2	—	—
50	Уса	Усинский водозабор	20	970,3	—	—
51	Косью	р. п. Косью	27	1272,7	—	—
52	Кожим	р. п. Кожим	29	1148,8	—	—
53	Сыня	совхоз Сыня	20	1374,0	—	—
54	Ижда	с. Извайль	28	1728,7	—	—
		с. Усть-Ухта	33	1748,2	—	—
55	Седью	пос. Седью	19	1640,9	—	—
56	Пижда	д. Левкинская	23	1433,0	—	—
		д. Боровая	35	1704,8	—	—
57	Цильма	д. Номбур	33	1597,9	—	—
		с. Трусово	35	1657,6	—	—

Таблица 2. Средние многолетние температуры поверхности воды (°C) в средней части Восточного Мурмана и разных участках Белого моря (по: Кузнецов, 1960)

Table 2. Average surface water temperature in the White Sea and adjacent part of the Barents Sea (after: Kuznetsov, 1960)

Место наблюдений	Месяц													Амплитуда средних месячных	Средняя температура	
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Год		за I – IV	за VI – VIII
	Средняя часть Восточного Мурмана	1,2	0,4	0,1	0,9	2,7	6,2	9,2	10,1	8,1	5,6	3,8	2,6		4,2	10,0
Северная часть Горла Белого моря	-1,3	-1,7	-1,7	-1,4	0,2	3,5	6,7	8,4	7,6	4,7	1,8	-0,2	2,2	10,1	-1,5	6,2
Зимний берег около южной границы Горла	-0,2	-0,3	-0,4	0,1	2,2	6,8	10,3	10,6	7,7	4,3	1,0	-0,2	3,5	11,0	-0,2	9,2
Северная часть Онежского залива	-	-	-	-0,4	2,9	7,3	9,9	10,2	7,6	3,8	0,0	-1,4	-	-	-	9,1
Центральная часть Онежского залива	-1,7	-1,4	-1,2	-0,3	2,9	5,5	11,3	11,9	9,0	4,0	0,2	-1,8	3,2	13,7	-1,1	9,6
Восточная часть Карельского берега	-1,3	-1,3	-1,2	-0,7	1,8	8,3	13,8	13,4	9,3	4,0	0,9	-0,8	3,8	15,1	-1,1	11,8
Западный край Кандакшского залива	-0,3	-0,4	-0,4	-0,2	1,1	8,1	14,4	13,7	8,8	13,3	0,3	-0,2	4,0	14,8	-0,3	12,1

Таблица 3. Список лососевых рек первого порядка и численность нерестовых стад атлантического лосося на Севере России

Table 3. Schedule of the salmon rivers and abundance of Atlantic salmon spawning stocks in the North of Russia

№ п. п	Река	Длина, км	Площадь водосбора, км ²	Средняя годовая численность производителей	
				до депрессии запасов; экз. (годы)	современная численность; экз. (годы)
<i>г. Мурман</i>					
1	Печенга	101,2	2532	1970 (1960 – 1990)	<1400 (1991 – 1995)
2; 3	Моча	12,2		224 (1978)	Нет данных
	Большая Эйна	8,9			
4	Титовка	79,1	1226	1000 (1960 – 1968)	-«-
5	Б. Западная Лица	98,9	1688	1500 (1958 – 1990)	1500 (1991 – 2000)
6	М. Западная Лица	23,1	126	300 – 400* (1990-е)	Нет данных
7	Ура	73,4	1029	1700 (1958 – 1990)	1300 (1991 – 2000)
8	Тулома (зарегулирована ГЭС)	60,0	21216	6800 после зарегулирования (1970 – 1990)	3200 (1991 – 2000)
9	Кола	75,0	3846	8300 (1958 – 1990)	<5000* (наст. время)
10	Средняя	55,0	567,0	< 300* (1990-е)	Нет данных
11	Кулонга			367 (1966 – 1978)	< 100* (наст. время)
12	Тюва	55,0	471,0	1000 (1968 – 1988)	<500* (наст. время)
13	Зарубиха	28,1	181,3	<300* (1990-е)	Нет данных
14	Климовка	34,0	184,0	<500* (1990-е)	-«-
15	Долгая	18,0	92,8	<300* (1990-е)	-«-
16	Териберка (зарегулирована ГЭС)	128,0	2226,0	1400 (1931 – 1933) до зарегулирования	Нативная популяция утрачена
17	Воронья (зарегулирована ГЭС)	151,0	9944,0	881 (1965 – 1969) до зарегулирования	-«-
	Белосуиха (приток р. Воронья)			502 (1963 – 1980)	< 200 (наст. время)
18	Оленка	53,0	491,0	Нет данных	Нет данных
19	Трящина	18,0	129,0	< 300*	-«-
20	Рында	98,0	1010,0	632 (1963 – 1980)	< 300* (наст. время)
21	Золотая	36,0	213,0	300 (1964 – 1978)	< 200 (наст. время)
22	Харловка	126,0	1990,0	600 (1964 – 1979)	< 300* (наст. время)
23	Восточная Лица	118,0	1870,0	450 (1963 – 1979)	< 300* (наст. время)
24	Сидоровка	39,0	395,0	400 (1965 – 1971)	<200* (наст. время)
25	Варзина	28,0	1090	900 (1962 – 1968)	< 200* (наст. время)

№ п. п	Река	Длина, км	Площадь водосбора, км ²	Средняя годовая численность производителей	
				до депрессии запасов; экз. (годы)	современная численность; экз. (годы)
26	Дроздовка	54,0	468,0	340 (1962 – 1968)	< 200* (наст. время)
27	Черная (I)	23,6	103,8	Нет данных	Нет данных
28	Ивановка	21,5	135,2	150*	<150* (наст. время)
29	Савиха	26,4	207,2	150 – 200* (1990-е)	150 – 200* (наст. время)
30	Йоканьга	202,7	5945,0	2400 (1962 – 1985)	2000 (1986 – 1995)
31	Качаловка	19,0	63,0	100 – 150* (1990-е)	100 – 150* (наст. время)
<i>II. Терский промысловый район</i>					
32	Западная	37,0	169,0	100 – 150* (1990-е)	100 – 150* (наст. время)
33	Черная (II)	32,0	233,0	< 200* (1990-е)	< 200* (наст. время)
34	Лумбовка	85,0	1039,0	1000* (1990-е)	1000* (наст. время)
35	Каменка (I)	59,1	482,9	700* (1990-е)	700* (наст. время)
36	Песчанка	32,0	158,0	100* (1990-е)	100* (наст. время)
37	Качковка	60,0	843,0	760 (1969 – 1982)	500* (наст. время)
38	Орловка	16,0	256,0	<200* (1990-е)	< 200* (наст. время)
39	Поной	425,7	15467,0	20 000 (1964 – 1993)	20 000* (наст. время)
40	Даниловка	39,0	262,0	100* (1990-е)	100* (наст. время)
41	Глубокая (I)	27	169	100* (1990-е)	100*
42	Снежница	43,0	235,0	200* (1990-е)	200* (наст. время)
43	Сосновка	79,0	582,0	200* (1990-е)	200* (наст. время)
44	Глубокая (II)	28,0	152,0	100* (1980-е)	100* (наст. время)
45	Бабья	42,0	348,0	Нет данных	Нет данных
46	Лиходеевка	37,0	308,0	300* (1980-е)	300* (наст. время)
47	Пулоньга (I)	77,5	733,0	< 400* (1980-е)	< 400* (наст. время)
48	Большая Кумжевая	43,0	149,0	100* (1980-е)	100* (наст. время)
49	Пялица	91,6	946,3	< 500* (1980-е)	< 500* (наст. время)
50	Чалома	115,3	1106,6	< 500* (1980-е)	<500* (наст. время)
51	Югина	44,0	207,0	400* (1980-е)	400* (наст. время)
52	Стрельна	213,2	2774,1	3300 (1995 – 1997)	3300* (наст. время)
53	Каменка (II)	53,0	315,0	150* (1980-е)	150* (наст. время)
54	Чаваньга	51,0	1212,0	900* (1980-е)	900* (наст. время)

№ п. п.	Река	Длина, км	Площадь водосбора, км ²	Средняя годовая численность производителей	
				до депрессии запасов; экз. (годы)	современная численность; экз. (годы)
55	Индера	34,0	284,0	100* (1980-е)	100* (наст. время)
56	Варзуга	254,0	9836,0	100 000 (1980-е)	100 000 (наст. время)
57	Сальница	22,0	119,0	<100* (1980-е)	< 100* (наст. время)
58	Оленица	62,0	403,0	200* (1980-е)	200* (наст. время)
59	Хлебная	19,0	261,0	100* (1980-е)	100* (наст. время)
60	Кузрека	41,0	255,0	<200* (1980-е)	< 200* (наст. время)
61	Черная (III)	24,0	102,0	100* (1980-е)	100* (наст. время)
62	Умба	125,0	6248,0	5000 (1969 – 1989)	1100 (1990 – 1995)
63	Пила	47,01	323,0	<100*	< 100*
64	Порья	40,01	234,0	<200 (1970 – 1984)	Нет данных
65	Рязанка	29,0	102,0	<100* (1980-е)	< 100 (наст. время)
66	Колвица	9,0	1310,0	1100 (1958 – 1975)	< 200* (наст. время)
67	Лувеньга	300	202,0	1000 (1968 – 1977)	< 200 (наст. время)
68	Нива (зарегулиро- вана ГЭС)	33,0	13118,0	1000*	Нативная популя- ция утрачена
<i>III. Карельский промысловый район</i>					
69	Канда (зарегули- рована ГЭС)			Нет данных	Нативная популя- ция утрачена
70	Княжая			-«-	-«-
71	Ковда (зарегули- рована ГЭС)			3000 (1909)	Нативная популя- ция утрачена
72	Нильма	16,1	164,5	Нет данных	Нет данных
73	Пулоньга (II)	52,0	640,9	-«-	-«-
74	Кереть	100,1	3393,0	3500 (1910-е)	700 (1991 – 1996)
75	Гридина	60,0	468,2	5000 (1910-е)	< 1000 (1980-е)
76	Черная (III)			300 (1910-е)	< 50 (1980-е)
77	Калга	58,0	932,9	300 (1910-е)	< 50 (1980-е)
78	Сиг–река	57,9	402,1	300* (1910-е)	< 50* (1980-е)
79	Воньга	98,1	1927	1400 (1910-е)	< 300 (1980-е)
80	Кузема	69,0	940,4	100 (1910-е)	< 100 (1980-е)
81	Поньгома	103,1	1200,0	2500 (1920-е)	< 300 (1980-е)
82	Летняя	77,3	1007,0	2000* (1920-е)	< 300* (1980-е)
83	Кемь (зарегулиро- вана ГЭС)	357,6	28223,0	5500 (1929 – 1934)	Нативная популяция утрачена
84	Шуя	79,9	938,0	300 (1910-е)	< 100 (1980-е)
85	Выг (зарегулиро- вана сооружения- ми ГЭС и канала)	313,7	27156,0	3100 (1930 – 1932)	Нативная популяция утрачена

№ п. п	Река	Длина, км	Площадь водосбора, км ²	Средняя годовая численность производителей	
				до депрессии запасов; экз. (годы)	современная численность; экз. (годы)
86	Кузрека	44,5	367,2	200 (1930-е)	< 50 (1980-е)
87	Сума	157,5	2041	300 (1930-е)	< 50 (1980-е)
88	Колежма	86,8	755,8	200 (1910-е)	< 50 (1980-е)
89	Руйга	77,2	767,9	200* (1910-е)	< 50* (1980-е)
90	Нюхча	104,9	1772,0	400 (1910-е)	< 50 (1980-е)
<i>IV. Юго-восточная часть бассейна Белого моря</i>					
91.	Онега	416	56900,0	1700 (1958 – 1977)	< 500* (2000 – 2004)
92.	Летняя Золотица	27	–	<200*	< 200*
93.	Вежма	49	–	1500 (до 1960)	< 100* (1995 – 2003)
94.	Сюзьма	158	78	<100 (1985 – 1987)	< 100 (наст. время)
95.	Солза (зарегулирована плотиной)	156	1420	300 (1985)	Нативная популяция утрачена*
96.	Северная Двина	1750	362000	5600 (1934 – 1985)	2600 (1991 – 2003)
97.	Зимняя Золотица	177	1950	300* (1965 – 1970)	< 300* (наст. время)
98.	Това	92	–	200*	200*
99.	Ручьи	41	–	200*	200*
100.	Мегра	119	2180	200*	200*
101.	Кулой	235	1900	1340 (1974)	< 500* (наст. время)
	Сояна (приток р. Кулой)	140	5860	9000 (1972 – 1975)	< 1000* (наст. время)
102.	Мезень	966	7800	16 300 (1946 – 1957)	1000 (1980 – 2003)
<i>V. Чешский промысловый район</i>					
103.	Вижас	219	3050	<50*	<50*
104.	Ома	268	5050	<50*	<50*
105.	Пёша	257	5060	<600*	<600*
106.	Волонга	110	767	1800 (1960 – 1975)	<500* (наст. время)
107.	Великая	75	–	600*	600*
108.	Индига	193	3790	3200 (1960 – 1978)	<1000* (наст. время)
<i>VI. Печорский промысловый район</i>					
109.	Печора	1809	322 000	100 000 (1930 – 1950)	< 10000* (1995 – 2004)
110.	Нерута	148	2430	<50*	< 50*
111.	Черная (IV)	308	7290	600*	600*
112.	Корогаиха	199	12 700	600*	600*
113.	Кара	257	13 400	Единично	Единично

Примечание. При составлении таблицы использованы опубликованные данные (Привольнов, 1933; Горский, 1935; Смирнов, 1935а; Новиков, 1959; Ресурсы поверхностных вод..., 1965; Гошева, Щербина, 1976; Кулида, Дерц, 1985; Зубченко и др., 1991; Дологов, 1997; Казаков, Веселов, 1998; Щуров, 1998; Веселов, Каложин, 2001) и материалы статистики; * – по экспертным оценкам.

Таблица 4. Уловы и средняя масса атлантического лосося рек Печенги, Бол. Западной Лицы и Уры (по данным управления «Мурманрыбвод»)

Table 4. Commercial catches and mean weight of Atlantic salmon in the Pechenga, the West Litzia and the Ura Rivers registered by «Murmansrybvod» office

Год	Река								
	Печенга			Западная Лица			Ура		
	Улов		Навеска, кг	Улов		Навеска, кг	Улов		Навеска, кг
	шт.	т		шт.	т		шт.	т	
1958	—	—	—	507	3,350	6,61	475	1,590	3,35
1959	—	—	—	668	5,090	7,62	379	1,970	5,20
1960	2503	10,55	4,21	1128	5,270	4,67	1122	5,040	4,49
1961	553	2,27	4,10	962	3,550	3,69	999	3,350	3,35
1962	469	2,31	4,93	952	3,680	3,87	567	2,380	4,20
1963	320	1,97	6,16	987	4,140	4,19	420	1,260	3,00
1964	382	2,41	6,31	830	4,480	5,40	397	1,540	3,88
1965	889	3,59	4,04	736	2,910	3,95	760	2,540	3,34
1966	391	1,80	4,60	417	1,890	4,53	455	1,940	4,26
1967	900	3,06	3,40	732	2,390	3,27	1335	3,990	2,99
1968	638	2,30	3,61	978	3,340	3,42	1019	3,380	3,32
1969	2354	5,23	2,22	1165	2,950	2,53	537	1,540	2,87
1970	1193	2,81	2,36	1101	2,890	2,62	891	2,150	2,41
1971	—	4,11	—	778	3,530	4,54	593	1,600	2,70
1972	738	2,78	3,77	665	2,910	4,38	885	3,220	3,64
1973	1563	6,13	3,92	606	2,107	3,48	1215	4,516	3,72
1974	1280	3,98	3,11	1290	4,160	3,22	—	3,290	—
1975	1711	7,50	4,38	1346	4,900	3,64	1646	6,310	3,83
1976	1182	4,45	3,76	622	2,020	3,25	1035	3,100	3,00
1977	108	0,56	5,19	792	2,040	2,58	1281	4,350	3,40
1978	7	0,03	4,29	310	1,250	4,03	674	2,110	3,13
1979	135	0,73	5,41	317	0,900	2,84	433	1,280	2,96
1980	539	1,95	3,62	273	1,280	4,69	480	2,060	4,29
1981	483	1,76	3,64	172	0,540	3,14	199	0,830	4,17
1982	489	1,96	4,01	397	1,660	4,18	589	2,080	3,53
1983	868	3,55	4,09	567	2,080	3,67	1033	3,170	3,07
1984	1153	5,47	4,74	872	3,414	3,92	2214	8,320	3,76
1985	1533	5,35	3,49	749	2,700	3,60	1285	4,380	3,41
1986	1014	3,14	3,10	894	2,360	2,64	1237	3,180	2,57
1987	1391	5,07	3,64	731	2,120	2,90	883	2,660	3,01
1988	485	2,12	4,37	279	0,740	2,65	600	1,840	3,07
1989	1459	6,19	4,24	1288	3,120	2,42	1165	3,160	2,71
1990	1899	6,29	3,31	581	1,810	3,12	737	3,100	4,21
1991	1423	4,73	3,32	1071	3,360	3,14	639	2,060	3,22
1992	258	0,88	3,41	1150	2,390	2,08	1678	3,350	2,00
1993	1171	2,20	1,88	1087	1,940	1,78	210	0,400	1,90
1994	442	1,22	2,76	793	1,360	1,72	839	1,420	1,69
1995	157	0,39	2,48	853	1,660	1,95	674	1,350	2,00
1996	Промысел закрыт			978	1,590	1,63	572	0,990	1,73
1997				404	0,685	1,70	661	1,214	1,84
1998				370	0,634	1,71	265	0,489	1,85
1999				651	1,128	1,73	858	1,623	1,89
2000				392	0,770	1,96	340	0,631	1,86

Примечание. Прочерк обозначает отсутствие данных.

Таблица 5. Масса и длина рекрутов атлантического лосося р. Печенги 08.06 – 27.07 1985 г. (наши данные)

Table 5. Mean length and weight of Atlantic salmon first-time spawners in the Pechenga River on 8 June – 27 July 1985 (our data)

Возраст	Пол	n	Масса, кг			Длина АС, см		
			$M \pm m$	lim	σ	$M \pm m$	lim	σ
2+1+	♀♀	62	1,93±0,05	1,0–2,8	0,37	57,08±0,40	49,0–64,0	3,14
	♂♂	113	1,84±0,03	1,0–2,7	0,34	56,44±0,34	46,0–64,0	3,60
3+1+	♀♀	206	2,06±0,03	1,1–3,1	0,41	58,32±0,24	49,0–66,0	3,46
	♂♂	291	1,95±0,02	1,0–3,0	0,42	58,04±0,21	47,0–66,0	3,66
4+1+	♀♀	79	2,01±0,05	1,0–3,0	0,41	58,59±0,38	52,0–66,0	3,37
	♂♂	85	1,93±0,05	1,0–3,3	0,43	58,49±0,38	50,5–68,0	3,50
5+1+	♀♀	12	2,27±0,07	2,0–2,7	0,23	60,25±0,68	57,0–64,0	2,35
	♂♂	16	2,07±0,08	1,6–2,8	0,33	59,84±0,72	54,0–66,0	2,89
6+1+	♀♀	2		1,9; 2,1			58,0; 59,0	
	♂♂	1		2,1			60,0	
P+1+	♀♀	361	2,03±0,02	1,0–3,1	0,40	58,23±0,18	49,0–66,0	3,40
	♂♂	506	1,93±0,02	1,0–3,3	0,41	57,82±0,16	46,0–68,0	3,68
2+2+	♀♀	5	4,46±0,35	3,5–5,5	0,78	75,90±1,98	71,5–82,0	4,42
3+2+	♀♀	133	5,48±0,08	3,0–8,4	0,91	80,82±0,36	64,0–89,0	4,10
	♂♂	10	6,21±0,46	3,7–8,9	1,46	84,50±2,05	75,0–98,0	6,47
4+2+	♀♀	113	5,50±0,09	3,2–7,8	0,91	80,66±0,46	55,0–90,0	4,83
	♂♂	6	6,27±0,48	5,1–8,1	1,16	86,67±1,89	81,0–94,0	4,63
5+2+	♀♀	32	5,17±0,20	3,5–8,8	1,11	80,03±0,88	72,0–94,0	4,98
	♂♂	1		7,3			89,0	
P+2+	♀♀	283	5,44±0,06	3,0–8,8	0,94	80,58±0,27	55,0–94,0	4,53
	♂♂	17	6,29±0,31	3,7–8,9	1,30	85,53±1,38	75,0–98,0	5,67
2+3+	♀♀	13	8,68±0,36	7,1–11,5	1,30	94,35±1,02	89,0–100,0	3,69
	♂♂	2		8,0; 10,0			94,0; 100,5	
3+3+	♀♀	59	10,63±0,20	7,3–14,7	1,51	100,43±0,48	91,5–110,0	3,71
	♂♂	16	12,57±0,53	9,2–17,0	2,13	105,19±1,20	96,0–114,0	4,79
4+3+	♀♀	31	9,99±0,29	6,6–15,2	1,63	98,47±0,73	89,0–108,0	4,08
	♂♂	9	14,34±0,71	10,8–17,3	2,12	110,11±1,80	101,5–118,0	5,39
5+3+	♀♀	4	11,13±0,05	11,0–11,2	0,10	100,88±1,33	98,0–104,0	2,66
P+3+	♀♀	107	10,23±0,16	6,6–15,2	1,62	99,14±0,41	89,0–110,0	4,24
	♂♂	27	12,90±0,47	8,0–17,3	2,46	106,24±1,14	94,0–118,0	5,92
3+4+	♀♀	1		11,5			105,0	
	♂♂	1		15,1			116,0	
В среднем	♀♀	752	4,49±0,11	1,0–15,2	2,96	72,51±0,57	49,0–110,0	15,52
	♂♂	551	2,62±0,11	1,0–17,3	2,61	61,15±0,52	46,0–118,0	12,20
	♀♂	1303	3,70±0,08	1,0–17,3	2,96	67,70±0,42	46,0–118,0	15,28

Примечание. В табл. 5 – 21 в возрастных группах объединены рыбы с приростом и без прироста на чешуе.

Таблица 6. Масса и длина рекрутов атлантического лосося р. Бол. Западной Лицы (15.06 – 28.07 1985 г., наши данные)

Table 6. Mean length and weight of Atlantic salmon first-time spawners in the Big West Litzja River on 15 June – 28 July 1985 (our data)

Возраст	Пол	n	Масса, кг			Длина АС, см		
			$M \pm m$	lim	σ	$M \pm m$	lim	σ
2+1+	♀♀	1		1,8			55,0	
	♂♂	8	1,51±0,10	1,2–1,8	0,27	53,38±0,98	49,0–57,0	2,77
3+1+	♀♀	15	1,95±0,08	1,5–2,7	0,31	56,33±0,93	51,0–63,0	3,62
	♂♂	72	1,61±0,03	1,0–2,5	0,27	54,26±0,39	47,0–61,0	3,27
4+1+	♀♀	43	1,92±0,04	1,3–2,5	0,28	57,65±0,44	52,0–64,0	2,90
	♂♂	173	1,71±0,02	1,1–2,5	0,26	55,66±0,23	48,0–66,0	3,09
5+1+	♀♀	31	2,01±0,06	1,6–2,8	0,32	58,61±0,54	54,0–67,0	3,03
	♂♂	70	1,79±0,03	1,2–2,5	0,27	56,54±0,38	50,0–65,0	3,18
6+1+	♀♀	1		1,8			57,0	
	♂♂	8	1,71±0,09	1,3–2,0	0,24	54,88±1,14	48,0–59,0	3,23
P+1+	♀♀	91	1,95±0,03	1,3–2,8	0,30	57,73±0,33	51,0–67,0	3,12
	♂♂	331	1,70±0,02	1,0–2,5	0,27	55,47±0,18	47,0–66,0	3,24
3+2+	♀♀	22	4,49±0,13	3,0–5,6	0,63	75,64±0,58	69,0–80,0	2,70
	♂♂	7	4,36±0,37	3,2–5,8	0,98	76,71±1,71	71,0–83,0	4,54
4+2+	♀♀	92	4,90±0,07	3,4–6,5	0,65	77,92±0,35	72,0–86,0	3,32
	♂♂	49	5,08±0,16	3,3–7,6	1,13	78,90±0,79	68,0–92,0	5,52
5+2+	♀♀	42	4,83±0,13	3,1–7,0	0,81	77,62±0,49	70,0–83,0	3,18
	♂♂	18	4,98±0,24	3,5–6,5	1,02	78,61±1,10	70,0–87,0	4,67
P+2+	♀♀	156	4,83±0,06	3,0–7,0	0,70	77,52±0,26	69,0–86,0	3,27
	♂♂	74	4,99±0,13	3,2–7,6	1,10	78,62±0,61	68,0–92,0	5,22
3+3+	♀♀	8	7,98±0,35	5,9–8,9	0,99	91,38±1,03	85,0–94,0	2,92
	♂♂	10	8,88±0,47	6,4–12,0	1,48	94,30±1,66	88,0–106,0	5,25
4+3+	♀♀	31	8,44±0,24	4,8–11,0	1,32	91,90±0,95	77,0–101,0	5,27
	♂♂	22	9,95±0,36	6,8–12,5	1,70	98,00±1,18	87,0–107,0	5,53
5+3+	♀♀	9	8,38±0,37	6,7–10,0	1,10	92,33±0,91	89,0–97,0	2,74
	♂♂	6	11,37±0,62	9,0–12,7	1,51	99,83±2,41	90,0–107,0	5,91
P+3+	♀♀	48	8,35±0,18	4,8–11,0	1,22	91,90±0,65	77,0–101,0	4,52
	♂♂	38	9,89±0,29	6,4–12,7	1,76	97,32±0,93	87,0–107,0	5,70
В среднем	♀♀	295	4,51±0,13	1,3–11,0	2,24	73,75±0,72	51,0–101,0	12,36
	♂♂	443	2,95±0,12	1,0–12,7	2,55	62,93±0,67	47,0–107,0	14,13
	♀♂	738	3,58±0,09	1,0–12,7	2,55	67,25±0,53	47,0–107,0	14,45

Таблица 7. Масса и длина рекрутов атлантического лосося р. Уры (11.06 – 26.07 1985 г., наши данные)

Table 7. Mean length and weight of Atlantic salmon first-time spawners in the Ura River on 11 June – 26 July 1985 (our data)

Возраст	Пол	n	Масса, кг			Длина АС, см		
			$M \pm m$	lim	σ	$M \pm m$	lim	σ
2+1+	♀	3	1,57±0,20	1,2–1,9	0,35	53,67±0,67	53,0–55,0	1,15
	♂	17	1,48±0,05	1,1–1,9	0,22	54,91±0,73	49,0–60,5	3,01
3+1+	♀	9	1,52±0,11	1,1–2,2	0,34	54,67±1,03	50,0–59,0	3,08
	♂	112	1,66±0,03	0,8–2,7	0,32	56,44±0,34	48,0–69,0	3,61
4+1+	♀	42	1,70±0,06	0,9–2,5	0,42	57,33±0,61	46,0–64,0	3,94
	♂	264	1,77±0,02	1,0–3,1	0,36	57,89±0,21	49,0–68,0	3,40
5+1+	♀	41	1,76±0,05	1,2–2,7	0,32	57,74±0,52	52,0–69,0	3,32
	♂	158	1,83±0,03	1,0–3,1	0,35	58,74±0,25	51,0–69,0	3,17
6+1+	♀	3	1,47±0,18	1,2–1,8	0,31	55,00±2,00	51,0–57,0	3,46
	♂	11	1,79±0,09	1,3–2,2	0,30	58,55±1,01	53,0–63,0	3,36
7+1+	♂	1		1,40			57,00	
P+1+	♀	98	1,70±0,04	0,9–2,7	0,37	57,08±0,37	46,0–69,0	3,66
	♂	563	1,76±0,01	0,8–3,1	0,35	57,76±0,15	48,0–69,0	3,48
2+2+	♀	2		4,0; 4,3			77,0; 81,0	
3+2+	♀	85	4,71±0,09	2,5–7,5	0,86	79,68±0,45	66,0–96,0	4,15
	♂	6	4,67±0,18	4,0–5,1	0,44	80,00±2,22	73,0–86,0	5,44
4+2+	♀	176	4,80±0,05	2,5–7,0	0,73	80,32±0,27	70,0–93,0	3,53
	♂	15	5,19±0,30	3,2–6,9	1,16	83,60±1,60	71,0–94,5	6,19
5+2+	♀	103	4,89±0,08	2,6–7,0	0,84	80,66±0,41	66,0–89,5	4,20
	♂	12	5,93±0,27	4,0–7,4	0,93	85,88±1,37	78,0–95,0	4,75
6+2+	♀	2		3,2; 4,3			71,0; 80,0	
P+2+	♀	368	4,79±0,04	2,5–7,5	0,79	80,23±0,20	66,0–96,0	3,90
	♂	33	5,37±0,19	3,2–7,4	1,07	83,77±1,01	71,0–95,0	5,79
3+3+	♀	20	7,54±0,22	5,3–9,4	0,96	94,18±1,06	82,5–101,0	4,72
	♂	9	10,77±0,45	8,8–12,5	1,35	106,50±1,81	93,5–112,0	5,44
4+3+	♀	51	8,04±0,22	2,3–11,6	1,55	95,56±0,75	83,0–109,0	5,36
	♂	29	10,61±0,31	7,4–13,3	1,65	103,69±0,99	93,0–111,0	5,31
5+3+	♀	9	9,00±0,50	6,8–11,8	1,50	98,44±1,92	88,0–109,5	5,77
	♂	4	11,18±1,24	9,0–14,0	2,47	101,88±2,13	97,5–106,0	4,25
6+3+	♀	2		7,4; 7,5			92,0; 92,5	
	♂	1		12,00			100,00	
P+3+	♀	82	8,01±0,16	2,3–11,8	1,45	95,46±0,58	82,5–109,5	5,28
	♂	43	10,73±0,25	7,4–14,0	1,63	104,02±0,81	93,0–112,0	5,29
5+4+	♂	1		17,60			120,00	
В среднем	♀	548	4,72±0,09	0,9–11,8	2,01	78,37±0,51	46,0–109,5	12,00
	♂	640	2,57±0,10	0,8–17,6	2,48	62,31±0,53	48,0–120,0	13,36
	♂	1188	3,56±0,07	0,8–17,6	2,51	69,72±0,44	46,0–120,0	15,05

Таблица 8. Уловы и средняя масса атлантического лосося рек Туломы и Колы по данным управления "Мурманрыбвод"

Table 8. Commercial catches and mean weight of Atlantic salmon in the Tuloma and the Kola Rivers "Murmanrybvod" office

Год	Тулома			Кола		
	Улов		Навеска, кг	Улов		Навеска, кг
	шт.	т		шт.	т	
1958	2150	6,57	3,06	997	6,5	6,52
1959	2227	6,76	3,04	2729	10,9	3,99
1960	5453	18,7	3,43	5143	13,3	2,59
1961	5446	14,75	2,71	2785	9,11	3,27
1962	6104	15,07	2,47	4896	17,6	3,59
1963	3974	12,03	3,03	2347	11,39	4,85
1964	2163	10,36	4,79	1558	12,82	8,23
1965	2699	10,9	4,04	2326	9,1	3,91
1966	1810	5,54	3,06	2808	14,59	5,20
1967	4297	9,97	2,32	6017	19,31	3,21
1968	3100	7,47	2,41	3701	12,77	3,45
1969	2294	4,42	1,93	5518	13,3	2,41
1970	3055	6,88	2,25	4332	12,6	2,91
1971	1627	4,87	2,99	3780	11,94	3,16
1972	3247	6,95	2,14	8490	29,82	3,51
1973	4824	12,15	2,52	8693	51,75	5,95
1974	6348	17,05	2,69	15420	51,2	3,32
1975	5521	14,88	2,70	11518	53,17	4,62
1976	4020	10,67	2,65	8256	32,64	3,95
1977	1414	4,25	3,01	6151	27,71	4,50
1978	1884	4,38	2,32	4498	18,16	4,04
1979	1347	2,71	2,01	5353	15,54	2,90
1980	1964	4,88	2,48	6326	24,55	3,88
1981	1711	3,96	2,31	6199	36,27	5,85
1982	2029	4,72	2,33	4958	23,90	4,82
1983	4513	11,69	2,59	9917	45,27	4,56
1984	5387	15,55	2,89	10304	54,93	5,33
1985	3832	11,40	2,97	5564	28,29	5,08
1986	3532	8,15	2,31	6427	21,18	3,30
1987	2673	6,13	2,29	5748	26,27	4,57
1988	3011	6,17	2,05	4805	18,01	3,75
1989	4195	10,09	2,41	10689	40,49	3,79
1990	5740	14,76	2,57	13647	47,72	3,50
1991	3456	11,73	3,39	4972	28,88	5,81
1992	2443	4,67	1,91	11308	44,21	3,91
1993	1741	3,4	1,95	9092	24,96	2,75
1994	1408	2,29	1,63	7071	21,93	3,10
1995	2299	4,12	1,79	5776	18,36	3,18
1996	1899	3,23	1,70	5067	13,69	2,70
1997	700	1,187	1,70	2666	6,198	2,32
1998		Нет данных		1503	3,778	2,51
1999	177	0,398	2,25	200	0,518	2,59
2000	196	0,451	2,30	200	0,625	3,13

Таблица 9. Масса и длина рекрутов атлантического лосося р. Туломы (наши данные)
 Table 9. Mean length and weight of Atlantic salmon first-time spawners in the Tuloma River (our data)

Возраст	Пол	n	Масса, кг			Длина АС, см		
			$M \pm m$	lim	σ	$M \pm m$	lim	σ
15.06 – 06.09 1985 г.								
2+1+	♀	3	1,73±0,39	1,2–2,5	0,68	49,67±2,60	45,0–54,0	4,51
	♂	11	1,68±0,16	1,0–2,7	0,54	53,82±1,42	49,0–64,0	4,71
3+1+	♀	14	1,63±0,06	1,3–2,2	0,23	53,39±0,88	49,0–60,0	3,31
	♂	161	1,80±0,03	1,1–3,0	0,36	54,86±0,29	43,0–65,0	3,69
4+1+	♀	47	1,95±0,06	1,4–3,7	0,44	57,14±0,57	53,0–72,0	3,94
	♂	364	1,89±0,02	1,0–3,1	0,36	56,39±0,18	47,0–66,0	3,37
5+1+	♀	19	1,96±0,11	1,4–3,1	0,46	56,95±0,99	50,0–65,0	4,31
	♂	145	1,94±0,03	1,2–3,2	0,38	56,54±0,35	44,0–68,0	4,19
6+1+	♂	3	2,27±0,14	2,1–2,6	0,25	60,33±1,86	58,0–64,0	3,21
7+1+	♂	1		1,80			55,00	
P+1+	♀	83	1,89±0,05	1,2–3,7	0,44	56,19±0,47	45,0–72,0	4,31
	♂	685	1,87±0,01	1,0–3,2	0,37	56,03±0,14	43,0–68,0	3,73
2+2+	♀	1		3,00			68,00	
3+2+	♀	165	4,11±0,04	2,9–6,0	0,57	74,15±0,27	66,0–84,0	3,50
	♂	28	4,33±0,18	2,8–6,3	0,93	75,77±0,96	66,0–85,0	5,10
4+2+	♀	573	4,36±0,03	2,5–7,6	0,71	75,02±0,16	57,3–86,5	3,71
	♂	76	4,45±0,13	2,0–6,9	1,16	75,38±0,67	60,0–86,0	5,82
5+2+	♀	114	4,45±0,07	3,3–6,7	0,70	75,63±0,32	66,0–84,0	3,45
	♂	10	4,11±0,18	3,0–5,0	0,57	75,10±1,52	65,0–83,0	4,82
6+2+	♀	2		4,6; 4,85			72,0; 77,0	
P+2+	♀	855	4,32±0,02	2,5–7,6	0,69	74,92±0,13	57,3–86,5	3,66
	♂	114	4,39±0,10	2,0–6,9	1,07	75,44±0,52	60,0–86,0	5,53
3+3+	♀	32	7,35±0,19	4,4–9,3	1,07	88,45±0,80	78,0–100,0	4,51
	♂	19	9,42±0,32	6,5–12,0	1,40	95,50±1,09	86,0–102,0	4,75
4+3+	♀	61	7,43±0,15	3,5–10,5	1,21	89,03±0,64	69,0–98,5	5,03
	♂	23	10,43±0,43	6,7–15,0	2,07	99,11±1,13	89,0–109,0	5,44
5+3+	♀	6	7,73±0,39	6,7–9,1	0,97	91,00±1,04	89,0–94,5	2,55
	♂	2		9,0; 9,4			97,5; 97,5	
6+3+	♀	1		9,50			95,00	
P+3+	♀	100	7,44±0,12	3,5–10,5	1,16	89,02±0,48	69,0–100,0	4,77
	♂	44	9,94±0,27	6,5–15,0	1,81	97,48±0,79	86,0–109,0	5,27
В среднем	♀	1038	4,43±0,04	1,2–10,5	1,39	74,78±0,24	45,0–100,0	7,87
	♂	843	2,64±0,07	1,0–15,0	2,03	60,82±0,40	43,0–109,0	11,60
	♀♂	1881	3,62±0,04	1,0–15,0	1,92	68,53±0,28	43,0–109,0	11,94
11.06 – 01.09 1986 г.								
2+1+	♀	2		1,8; 1,4			58,0; 53,0	
	♂	15	1,71±0,06	1,4–2,1	0,21	55,67±0,55	50,0–59,0	2,13
3+1+	♀	68	1,52±0,04	0,9–2,5	0,29	53,75±0,34	46,0–62,0	2,80
	♂	242	1,73±0,02	0,8–2,7	0,29	55,63±0,18	46,0–62,0	2,73

Окончание табл. 9

Ending tabl. 9

Возраст	Пол	n	Масса, кг			Длина АС, см		
			$M \pm m$	lim	σ	$M \pm m$	lim	σ
4+1+	♀♀	93	1,57±0,04	1,0–2,6	0,35	53,96±0,35	45,5–65,0	3,35
	♂♂	339	1,74±0,02	0,9–3,0	0,30	55,77±0,15	43,0–70,0	2,72
5+1+	♀♀	29	1,54±0,05	1,25–2,2	0,26	54,24±0,55	51,0–96,0	2,96
	♂♂	66	1,74±0,03	0,8–2,5	0,28	55,91±0,33	45,0–62,0	2,65
6+1+	♂♂	9	1,73±0,14	1,1–2,4	0,42	56,22±1,94	47,0–68,0	5,83
7+1+	♂♂	2		1,7; 1,8			55,0; 58,0	
P+1+	♀♀	192	1,55±0,02	0,9–2,6	0,31	53,95±0,22	45,5–65,0	3,10
	♂♂	673	1,73±0,01	0,8–3,0	0,30	55,74±0,11	43,0–70,0	2,75
2+2+	♀♀	5	3,75±0,18	3,1–4,2	0,40	72,60±1,03	69,0–75,0	2,30
3+2+	♀♀	142	3,81±0,05	2,2–6,0	0,59	73,83±0,30	60,0–84,0	3,56
	♂♂	12	3,56±0,38	1,8–6,2	1,30	71,33±2,55	57,0–85,0	8,82
4+2+	♀♀	319	4,02±0,04	1,7–7,8	0,69	75,02±0,19	67,0–86,0	3,37
	♂♂	17	4,36±0,30	2,6–6,5	1,22	77,00±1,45	68,0–87,0	5,97
5+2+	♀♀	112	4,16±0,06	2,9–7,0	0,66	75,46±0,30	65,0–86,0	3,16
	♂♂	6	4,47±0,77	2,0–6,8	1,88	73,17±3,81	57,0–82,0	9,33
6+2+	♀♀	1		5,00			80,0 0	
P+2+	♀♀	579	4,00±0,03	1,7–7,8	0,67	74,80±0,14	60,0–86,0	3,42
	♂♂	35	4,10±0,24	1,8–6,8	1,39	74,40±1,33	57,0–87,0	7,86
3+3+	♀♀	9	7,46±0,55	5,0–10,5	1,64	89,22±2,25	75,0–99,0	6,76
	♂♂	2		7,1; 6,4			85,0; 90,0	
4+3+	♀♀	31	7,42±0,26	5,1–10,9	1,44	89,48±0,86	78,0–100,0	4,77
	♂♂	8	9,90±1,02	6,0–15,0	2,88	98,38±2,78	85,0–109,0	7,87
5+3+	♂♂	3	10,40±0,78	9,3–11,9	1,35	100,00±1,00	99,0–102,0	1,73
P+3+	♀♀	40	7,43±0,23	5,0–10,9	1,47	89,43±0,82	75,0–100,0	5,19
	♂♂	13	9,53±0,72	6,0–15,0	2,60	97,08±2,08	85,0–109,0	7,50
	♀♀	811	3,59±0,05	0,9–10,9	1,51	70,58±0,36	45,5–100,0	10,39
В среднем	♂♂	721	1,99±0,05	0,8–15,0	1,26	57,39±0,28	43,0–109,0	7,48
	♀♀	1532	2,83±0,04	0,8–15,0	1,61	64,37±0,29	43,0–109,0	11,26

Таблица 10. Масса и длина рекрутов атлантического лосося р. Колы (1985 г., наши данные)

Table 10. Mean length and weight of «wild» Atlantic salmon first-time spawners in the Kola River, 1985 (our data)

Возраст	Пол	n	Масса, кг			Длина АС, см		
			$M \pm m$	lim	σ	$M \pm m$	lim	σ
<i>Лососи естественного воспроизводства (выловлены 11.06 – 19.09)</i>								
2+1+	♂♂	54	2,22±0,04	1,4–3,0	0,32	63,10±0,44	56,0–71,0	3,22
3+1+	♀♀	10	2,24±0,29	0,7–3,5	0,92	63,60±2,07	52,0–70,0	6,54
	♂♂	326	2,34±0,02	1,1–3,9	0,42	63,80±0,21	49,0–73,0	3,83
4+1+	♀♀	2		1,7; 2,7			55,0; 67,0	
	♂♂	71	2,42±0,05	1,6–3,5	0,45	64,66±0,45	56,0–72,0	3,75
5+1+	♀♀	1		1,50			52,00	
P+1+	♂♂	11	2,44±0,18	1,4–3,3	0,58	64,00±1,56	54,0–70,0	5,16
	♀♀	13	2,17±0,23	0,7–3,5	0,85	62,31±1,93	52,0–70,0	6,97
2+2+	♂♂	462	2,34±0,02	1,1–3,9	0,42	63,86±0,18	49,0–73,0	3,79
	♀♀	7	7,05±0,27	6,3–8,1	0,72	88,86±1,30	84,0–95,0	3,44
3+2+	♂♂	1		5,20			79,00	
	♀♀	174	5,89±0,11	3,8–11,7	1,42	84,26±0,45	74,0–100,0	5,91
4+2+	♂♂	12	6,42±0,81	2,3–11,3	2,81	86,00±3,73	62,0–106,0	12,93
	♀♀	148	5,87±0,10	3,8–11,8	1,23	83,93±0,38	73,0–100,0	4,60
5+2+	♂♂	12	7,52±0,57	4,9–11,8	1,98	89,58±1,87	77,0–105,0	6,47
	♀♀	17	5,77±0,33	3,8–8,8	1,37	83,59±1,13	76,0–94,0	4,66
6+2+	♂♂	1		8,30			93,00	
P+2+	♀♀	2		6,3; 6,6			90,0; 88,0	
P+2+	♂♂	348	5,90±0,07	3,8–11,8	1,33	84,21±0,28	73,0–100,0	5,31
	♀♀	26	6,96±0,47	2,3–11,8	2,39	87,65±1,95	62,0–106,0	9,96
3+3+	♂♂	105	9,40±0,14	5,7–14,2	1,43	96,25±0,50	69,0–110,0	5,08
	♀♀	47	11,34±0,27	8,1–15,2	1,82	102,51±0,86	92,0–117,0	5,90
4+3+	♂♂	80	9,55±0,18	6,4–15,3	1,64	97,76±0,51	87,0–110,0	4,59
	♀♀	41	12,17±0,37	8,3–16,2	2,36	104,54±0,94	93,0–119,0	6,03
5+3+	♂♂	1		7,30			88,00	
P+3+	♀♀	4	11,30±0,88	9,3–13,5	1,77	101,00±4,22	90,0–109,0	8,45
	♂♂	186	9,45±0,11	5,7–15,3	1,53	96,85±0,36	69,0–110,0	4,95
3+4+	♂♂	92	11,71±0,22	8,1–16,2	2,10	103,35±0,64	90,0–119,0	6,10
	♀♀	3	13,77±0,90	12,5–15,5	1,55	106,33±1,67	103,0–108,0	2,89
4+4+	♂♂	1		1870			117,00	
P+4+	♀♀	4	15,00±1,39	12,5–18,7	2,77	109,00±2,92	103,0–117,0	5,83
В среднем	♀♀	547	7,02±0,10	0,7–15,3	2,30	87,99±0,38	52,0–110,0	8,88
	♂♂	584	4,11±0,15	1,1–18,7	3,73	71,45±0,65	49,0–119,0	15,79
	♂♂	1131	5,52±0,10	0,7–18,7	3,44	79,46±0,46	49,0–119,0	15,33
<i>Лососи заводского воспроизводства (выловлены 11.06 – 16.09)</i>								
2+1+	♀♀	1		3,00			70,00	
3+1+	♂♂	65	2,18±0,05	1,3–3,0	0,41	62,05±0,47	54,0–70,0	3,75
	♀♀	6	1,71±0,28	1,1–3,0	0,67	58,42±2,63	53,0–71,0	6,44

Окончание табл. 9

Ending tabl. 9

Возраст	Пол	n	Масса, кг			Длина АС, см		
			$M \pm m$	lim	σ	$M \pm m$	lim	σ
4+1+	♂♂	267	2,36±0,03	1,3–3,8	0,44	64,10±0,22	54,0–74,0	3,61
	♀♀	3	2,77±0,38	2,0–3,2	0,67	65,67±2,85	60,0–69,0	4,93
P+1+	♂♂	14	2,21±0,13	1,5–2,9	0,49	62,57±1,26	55,0–70,0	4,72
	♀♀	10	2,16±0,26	1,1–3,2	0,83	61,75±2,20	53,0–71,0	6,97
2+2+	♂♂	346	2,32±0,02	1,3–3,8	0,44	63,65±0,20	54,0–74,0	3,77
	♀♀	19	5,51±0,28	4,2–8,5	1,20	82,16±0,92	74,0–90,0	4,00
3+2+	♂♂	1		5,20			88,00	
	♀♀	20	5,48±0,35	4,2–10,5	1,55	81,93±1,17	76,0–100,0	5,24
4+2+	♂♂	3	4,34±1,06	2,4–6,1	1,84	78,00±8,50	65,0–94,0	14,73
	♀♀	6	5,52±0,32	4,3–6,6	0,79	84,33±2,12	78,0–91,0	5,20
P+2+	♀♀	45	5,50±0,19	4,2–10,5	1,30	82,34±0,70	74,0–100,0	4,70
	♂♂	4	4,56±0,78	2,4–6,1	1,57	80,50±6,51	65,0–94,0	13,03
2+3+	♀♀	2		10,7; 8,0			101,0; 90,0	
3+3+	♀♀	6	8,92±0,59	7,4–11,2	1,46	94,33±2,75	87,0–103,0	6,74
	♂♂	3	11,10±1,76	7,7–13,6	3,06	100,67±1,76	98,0–104,0	3,06
P+3+	♀♀	8	9,03±0,51	7,4–11,2	1,44	94,63±2,28	87,0–103,0	6,44
	♂♂	3	11,10±1,76	7,7–13,6	3,06	100,67±1,76	98,0–104,0	3,06
В среднем	♀♀	63	5,42±0,28	1,1–11,2	2,13	80,63±1,34	53,0–103,0	10,60
	♂♂	353	2,42±0,05	1,3–13,6	0,98	64,15±0,29	54,0–104,0	5,48
	♀♀	416	2,87±0,08	1,1–13,6	1,65	66,65±0,43	53,0–104,0	8,79

Примечание. В таблице объединены материалы по «яровым» и «озимым» рыбам.

Таблица 11. Уловы и средняя масса атлантического лосося рек Поной и Йоканьга по данным управления «Мурманрыбвод»

Table 11. Commercial catches and mean weight of Atlantic salmon in the Ponoj and Iokanga Rivers registered by "Murmansrybvod" office

Год	Йоканьга			Поной		
	Улов		Средняя масса, кг	Улов		Средняя масса, кг
	шт.	т		шт.	т	
1962	1831	10,3	5,63			
1963	1631	7,16	4,39			
1964	1325	6,48	4,89	11833	42,85	3,62
1965	2243	7,53	3,36	6499	19,16	2,95
1966	1590	8,59	5,40	4329	18,01	4,16
1967	2497	8,52	3,41	6364	23,86	3,75
1968	1674	6,42	3,84	9082	22,55	2,48
1969	784	1,61	2,05	4107	12,58	3,06
1970	551	1,76	3,19	4705	18,24	3,88
1971		Нет данных		4326	11,64	2,69
1972	729	2,23	3,06	4012	14,85	3,70
1973	393	1,34	3,41	13608	46,76	3,44
1974	224	0,63	2,81	12512	37,22	2,97
1975		Нет данных		23706	72,0	3,04
1976	1734	6,32	3,64	20052	71,46	3,56
1977	1240	7,55	6,09	15516	46,3	2,98
1978	869	2,68	3,08	11700	38,76	3,31
1979	312	0,85	2,72	7751	32,97	4,25
1980	523	1,75	3,35	7841	28,1	3,58
1981	236	0,89	3,77	5304	24,68	4,65
1982	504	1,56	3,10	4474	22,1	4,94
1983	902	5,92	6,56	8309	26,42	3,18
1984	1249	6,43	5,15	17986	69,49	3,86
1985	892	5,6	6,28	18117	55,85	3,08
1986	1587	6,85	4,32	16078	52,22	3,25
1987	1722	6,03	3,50	10553	32,27	3,06
1988	1119	3,71	3,32	10009	38,72	3,87
1989	1415	5,08	3,59	9541	31,47	3,30
1990	1668	7,82	4,69	18774	57,35	3,05
1991	557	2,54	4,56	4228	13,14	3,11
1992	1666	3,9	2,34	2753	10,37	3,77
1993	16	0,05	3,13	2643	12,37	4,68
1994	180	0,44	2,44		РУЗ снят	
1995	252	0,53	2,10			
1996						

Промысел закрыт

Таблица 12. Масса и длина рекрутов атлантического лосося р. Йоканьги (21.06 – 11.09 1987 г., наши данные)

Table 12. Mean length and weight of Atlantic salmon first-time spawners in the Iokanga River on 21 June – 11 September 1987 (our data)

Возраст	Пол	n	Масса, кг			Длина АС, см		
			$M\pm m$	lim	σ	$M\pm m$	lim	σ
2+1+	♂♂	7	1,56±0,11	1,1–1,9	0,29	54,57±1,08	51,5–58,5	2,85
3+1+	♀♀	2		1,3; 1,7			51,0; 56,0	
4+1+	♂♂	182	1,83±0,03	1,1–3,7	0,41	55,49±0,27	45,5–74,0	3,70
	♀♀	2		1,1; 2,9			50,0; 63,0	
5+1+	♂♂	182	1,99±0,04	0,9–3,4	0,48	56,94±0,31	45,5–65,5	4,19
	♀♀	1		3,5			70,5	
6+1+	♂♂	46	2,18±0,08	1,4–3,3	0,51	58,33±0,63	51,0–66,5	4,25
P+1+	♀♀	1		2,5			62,0	
3+2+	♂♂	5	2,1±0,47	1,1–3,5	1,05	58,10±3,86	50,0–70,5	8,63
	♀♀	418	1,94±0,02	0,9–3,7	0,47	56,43±0,20	45,5–74,0	4,08
4+2+	♀♀	34	5,56±0,20	3,3–7,8	1,17	78,01±0,79	68,0–87,5	4,59
5+2+	♀♀	90	5,19±0,15	2,6–9,2	1,41	76,87±0,53	65,5–89,0	4,98
	♂♂	8	6,11±0,81	3,4–10,3	2,30	80,81±2,80	71,5–94,0	7,92
6+2+	♀♀	15	4,99±0,27	3,5–7,9	1,06	77,67±0,86	70,5–83,5	3,34
	♂♂	1		6,5			83,5	
P+2+	♀♀	2		4,9; 5,8			71,5; 78,5	
	♂♂	1		6,0			83,0	
3+3+	♀♀	141	5,26±0,11	2,6–9,2	1,32	77,20±0,40	65,5–89,0	4,73
	♂♂	10	6,14±0,64	3,4–10,3	2,03	81,30±2,23	71,5–94,0	7,06
4+3+	♀♀	19	7,58±0,21	5,9–9,4	0,93	88,05±0,54	81,5–91,5	2,33
	♂♂	6	9,83±0,44	8,6–11,4	1,07	96,83±1,63	90,5–102,5	4,00
5+3+	♀♀	52	7,82±0,17	5,3–10,3	1,22	89,13±0,50	82,0–96,5	3,59
	♂♂	17	10,59±0,18	9,3–12,4	0,72	99,03±0,66	93,5–103,5	2,71
6+3+	♀♀	14	8,66±0,34	6,6–11,1	1,27	91,61±0,99	83,5–98,0	3,71
	♂♂	12	11,19±0,49	9,0–13,7	1,69	98,58±1,37	90,5–106,5	4,75
P+3+	♀♀	1		13,1			100,0	
	♂♂	85	7,90±0,13	5,3–11,1	1,21	89,30±0,38	81,5–98,0	3,52
В среднем	♀♀	36	10,73±0,22	8,6–13,7	1,30	98,54±0,61	90,5–106,5	3,66
	♂♂	231	6,17±0,12	1,1–11,1	1,89	81,24±0,53	50,0–98,0	8,07
	♀♀	464	2,71±0,12	0,9–13,7	2,49	60,23±0,58	45,5–106,5	12,40
	♂♂	695	3,86±0,11	0,9–13,7	2,83	67,22±0,57	45,5–106,5	14,91

Примечание. В таблице объединены материалы по «яровым» и «озимым» рыбам.

Таблица 13. Масса и длина атлантического лосося р. Поной (1983 г., наши данные)

Table 13. Mean length and weight of Atlantic salmon in the Ponoj River (1983, our data)

Возраст	Пол	n	Масса, кг			Длина АС, см		
			$M \pm m$	lim	σ	$M \pm m$	lim	σ
<i>«Яровые» лососи (выловлены 10.07 – 31.07)</i>								
2+1+	♂♂	4	1,04±0,15	0,7–1,4	0,30	44,50±2,66	38,0–51,0	5,32
3+1+	♀♀	9	1,79±0,24	1,0–3,4	0,71	54,00±2,17	46,1–68,0	6,50
4+1+	♂♂	349	1,25±0,02	0,6–3,5	0,30	47,78±0,21	39,0–65,0	3,89
	♀♀	8	1,83±0,13	1,3–2,3	0,36	55,25±1,53	48,0–60,0	4,33
5+1+	♂♂	290	1,33±0,02	0,8–2,8	0,27	48,93±0,21	40,0–62,5	3,54
	♀♀	1		2,2			58,0	
P+1+	♂♂	25	1,35±0,04	0,9–1,8	0,21	49,64±0,64	42,0–59,0	3,19
	♀♀	18	1,83±0,13	1,0–3,4	0,55	54,78±1,26	46,0–68,0	5,35
2+2+	♂♂	668	1,29±0,01	0,6–3,5	0,29	48,33±0,15	38,0–65,0	3,78
	♀♀	1		3,6			66,0	
3+2+	♂♂	3	4,00±0,31	3,4–4,4	0,53	71,17±2,62	67,0–76,0	4,54
	♀♀	25	3,37±0,13	2,0–4,8	0,67	67,80±0,76	57,0–77,5	3,81
4+2+	♂♂	15	5,25±0,31	3,7–7,8	1,20	76,30±0,85	70,0–83,0	3,30
	♀♀	52	3,89±0,10	2,9–6,2	0,70	69,65±0,42	62,5–77,0	3,05
5+2+	♂♂	33	5,04±0,23	2,8–7,3	1,33	74,70±0,98	63,0–85,0	5,61
	♀♀	1		2,5			65,0	
P+2+	♂♂	1		2,9			65,0	
	♀♀	79	3,71±0,08	2,0–6,3	0,73	68,96±0,38	57,0–79,0	3,41
В среднем	♂♂	52	5,00±0,18	2,8–7,8	1,29	74,77±0,72	63,0–85,0	5,19
	♀♀	97	3,36±0,10	1,0–6,2	1,01	66,33±0,68	46,0–79,0	6,73
	♂♂	720	1,56±0,04	0,6–7,8	1,06	50,24±0,29	38,0–85,0	7,88
	♀♀	817	1,77±0,04	0,6–7,8	1,20	52,15±0,33	38,0–85,0	9,34
<i>«Озимые» лососи (выловлены 01.08 – 29.09)</i>								
2+1+	♀♀	1		2,7			62,0	
	♂♂	1		4,0			72,0	
3+1+	♀♀	121	2,30±0,05	1,1–4,0	0,57	57,70±0,45	47,0–69,0	5,00
	♂♂	100	2,45±0,07	0,9–4,4	0,66	59,41±0,51	45,5–73,0	5,10
4+1+	♀♀	149	2,26±0,04	1,0–8,8	0,54	57,34±0,38	45,0–68,0	4,64
	♂♂	91	2,52±0,07	1,0–4,2	0,69	60,00±0,62	44,0–72,0	5,96
5+1+	♀♀	26	2,27±0,08	1,7–3,5	0,42	56,52±0,73	50,0–67,0	3,70
	♂♂	8	2,66±0,34	1,3–4,3	0,96	61,38±2,67	47,0–73,0	7,54
6+1+	♂♂	1		2,4			60,0	
P+1+	♀♀	297	2,28±0,03	1,0–4,0	0,54	57,43±0,27	45,0–69,0	4,72
	♂♂	201	2,50±0,05	0,9–4,4	0,69	59,82±0,40	44,0–73,0	5,64
2+2+	♀♀	1		3,5			69,0	
	♂♂	1		6,1			82,0	
3+2+	♀♀	74	4,43±0,07	2,7–5,9	0,64	70,72±0,44	62,0–79,5	3,77
	♂♂	68	5,96±0,12	3,7–9,2	1,02	77,94±0,52	65,0–87,0	4,32
4+2+	♀♀	107	4,60±0,07	3,0–7,2	0,76	72,58±0,42	61,0–85,0	4,31
	♂♂	117	6,37±0,11	2,6–9,8	1,22	79,26±0,46	64,0–92,0	4,96
5+2+	♀♀	4	4,93±0,19	4,7–5,5	0,39	74,50±1,19	71,0–76,0	2,38

Возраст	Пол	n	Масса, кг			Длина АС, см		
			$M\pm m$	lim	σ	$M\pm m$	lim	σ
6+2+	♂♂	11	6,18±0,37	5,0–9,4	1,22	79,77±2,00	72,0–96,0	6,64
	♀♀	1		2,7			69,0	
P+2+	♀♀	187	4,52±0,05	2,7–7,2	0,73	71,84±0,30	61,0–85,0	4,16
	♂♂	197	6,22±0,08	2,6–9,8	1,16	78,85±0,35	64,0–96,0	4,86
5+3+	♂♂	1		12,0			104,0	
	♀♀	484	3,14±0,06	1,0–7,2	1,26	63,00±0,38	45,0–85,0	8,35
В среднем	♂♂	399	4,36±0,11	0,9–12,0	2,12	69,33±0,55	44,0–104,0	11,01
	♀♀	883	3,69±0,06	0,9–12,0	1,81	65,86±0,34	44,0–104,0	10,14
<i>«Яровые» и «озимые» лососи (выловлены 10.07 – 29.09)</i>								
2+1+	♀♀	1		2,7			62,0	
	♂♂	5	1,63±0,60	0,7–4,0	1,35	50,00±5,87	38,0–72,0	13,13
3+1+	♀♀	130	2,26±0,05	1,0–4,0	0,59	57,45±0,45	46,0–69,0	5,17
	♂♂	449	1,52±0,03	0,6–4,4	0,65	50,37±0,30	39,0–73,0	6,40
4+1+	♀♀	157	2,24±0,04	1,0–3,8	0,54	57,24±0,37	45,0–68,0	4,64
	♂♂	381	1,61±0,03	0,8–4,2	0,65	51,57±0,33	40,0–72,0	6,35
5+1+	♀♀	27	2,27±0,08	1,6–3,5	0,41	56,57±0,70	50,0–67,0	3,64
	♂♂	33	1,67±0,13	0,9–4,3	0,75	52,48±1,18	42,0–73,0	6,79
6+1+	♂♂	1		2,4			60,0	
	♀♀	315	2,25±0,03	1,0–4,0	0,55	57,28±0,27	45,0–69,0	4,78
P+1+	♂♂	869	1,57±0,02	0,6–4,4	0,66	50,99±0,22	38,0–73,0	6,47
	♀♀	2		3,6; 3,5			66,0; 69,0	
2+2+	♂♂	4	4,53±0,57	3,4–6,1	1,14	73,88±3,28	67,0–82,0	6,56
	♀♀	99	4,17±0,08	2,0–5,9	0,79	69,98±0,40	57,0–79,5	3,97
3+2+	♂♂	83	5,83±0,12	3,6–9,2	1,08	77,64±0,46	65,0–87,0	4,18
	♀♀	159	4,37±0,06	2,9–7,2	0,81	71,62±0,33	61,0–85,0	4,17
4+2+	♂♂	150	6,08±0,11	2,6–9,8	1,36	78,26±0,44	63,0–92,0	5,43
	♀♀	5	4,44±0,51	2,5–5,5	1,13	72,60±2,11	65,0–76,0	4,72
5+2+	♂♂	12	5,91±0,43	2,9–9,4	1,50	78,54±2,20	65,0–96,0	7,63
	♀♀	1		2,7			69,0	
P+2+	♀♀	266	4,28±0,05	2,0–7,2	0,82	70,99±0,26	57,0–85,0	4,16
	♂♂	249	5,96±0,08	2,6–9,8	1,29	78,00±0,33	63,0–96,0	5,20
5+3+	♂♂	1		12,0			104,0	
	♀♀	581	3,18±0,05	1,0–7,2	1,22	63,56±0,34	45,0–85,0	8,19
В среднем	♂♂	1119	2,56±0,06	0,6–12,0	2,03	57,04±0,39	38,0–104,0	12,91
	♀♀	1700	2,77±0,04	0,6–12,0	1,82	59,27±0,29	38,0–104,0	11,92

Таблица 14. Масса и длина атлантического лосося р. Поной (1984 г, наши данные)

Table 14. Mean length and weight of Atlantic salmon in the Ponoj River (1984, our data)

Возраст	Пол	n	Масса, кг			Длина АС, см		
			$M\pm m$	lim	σ	$M\pm m$	lim	σ
<i>«Яровые» лососи (выловлены 05.07 – 31.07)</i>								
2+1+	♂♂	1		1,4			54,0	
3+1+	♀♀	6	1,57±0,32	0,8–2,8	0,78	51,83±3,20	44,0–63,0	7,83
	♂♂	121	1,37±0,03	0,7–2,1	0,30	50,54±0,28	42,0–57,5	3,09
4+1+	♀♀	12	1,60±0,08	1,0–2,0	0,27	51,94±0,96	46,0–57,0	3,32
	♂♂	276	1,52±0,02	0,7–2,8	0,34	51,70±0,20	42,0–62,0	3,35
5+1+	♀♀	3	1,47±0,03	1,4–1,5	0,06	50,33±0,33	50,0–51,0	0,58
	♂♂	59	1,49±0,05	0,9–2,8	0,39	51,07±0,47	44,0–60,0	3,60
6+1+	♀♀	1		1,7			52,5	
	♂♂	1		2,1			56,0	
P+1+	♀♀	22	1,58±0,09	0,8–2,8	0,43	51,72±0,97	44,0–63,0	4,56
	♂♂	458	1,47±0,02	0,7–2,8	0,34	51,33±0,16	42,0–62,0	3,35
3+2+	♀♀	136	3,82±0,07	2,2–6,6	0,87	69,35±0,38	59,0–63,0	4,45
	♂♂	38	4,70±0,26	2,0–8,92	1,63	73,47±1,17	57,0–89,0	7,22
4+2+	♀♀	157	3,91±0,06	2,20–6,2	0,80	70,05±0,34	58,5–82,0	4,24
	♂♂	45	5,03±0,20	2,6–8,5	1,32	75,82±0,83	64,0–88,0	5,57
5+2+	♀♀	20	3,61±0,23	2,2–6,6	1,02	68,28±1,03	60,5–80,0	4,62
	♂♂	12	5,42±0,44	2,9–8,0	1,52	77,04±1,86	65,0–87,0	6,43
P+2+	♀♀	313	3,85±0,05	2,2–6,6	0,85	69,63±0,25	58,5–83,0	4,38
	♂♂	95	4,95±0,15	2,0–8,9	1,48	75,03±0,66	57,0–89,0	6,46
В среднем	♀♀	335	3,70±0,05	0,8–6,6	1,00	68,45±0,34	44,0–83,0	6,24
	♂♂	553	2,07±0,06	0,7–8,9	1,48	55,40±0,42	42,0–89,0	9,82
	♀♂	888	2,69±0,05	0,7–8,9	1,54	60,32±0,36	42,0–89,0	10,71
<i>«Озимые» лососи (выловлены 03.08 – 07.10)</i>								
2+1+	♀♀	1		3,6			66,0	
3+1+	♀♀	141	2,30±0,04	1,2–4,3	0,51	58,19±0,35	49,0–71,0	4,16
	♂♂	115	2,78±0,06	0,8–4,7	0,66	62,02±0,47	42,5–75,0	5,08
4+1+	♀♀	487	2,45±0,02	1,3–4,4	0,44	59,39±0,16	48,5–71,0	3,45
	♂♂	364	3,00±0,04	1,1–5,0	0,68	63,34±0,25	45,0–74,0	4,84
5+1+	♀♀	77	2,52±0,06	1,5–4,0	0,49	59,95±0,41	50,0–69,5	3,62
	♂♂	63	2,94±0,09	1,1–4,9	0,75	62,94±0,66	47,0–73,0	5,23
6+1+	♀♀	3	3,48±0,13	3,3–3,7	0,23	65,55±1,32	63,5–68,0	2,29
	♂♂	1		3,1			66,5	
P+1+	♀♀	709	2,43±0,02	1,2–4,4	0,47	59,25±0,14	48,5–71,0	3,68
	♂♂	543	2,95±0,03	0,8–5,0	0,69	63,02±0,21	42,5–75,0	4,95
2+2+	♀♀	2		3,9; 4,5			67,0; 74,0	
	♂♂	1		6,1			80,0	
3+2+	♀♀	245	4,45±0,05	1,9–7,4	0,81	72,48±0,26	56,0–86,0	4,13
	♂♂	159	6,55±0,10	2,1–9,4	1,23	81,58±0,42	57,0–90,5	5,23
4+2+	♀♀	249	4,60±0,05	2,4–8,1	0,87	73,27±0,27	61,5–87,5	4,27
	♂♂	251	6,70±0,08	4,0–10,1	1,29	82,49±0,30	71,0–94,0	4,77
5+2+	♀♀	30	4,67±0,14	3,0–6,6	0,78	73,60±0,71	64,0–81,0	3,90

Окончание табл. 14
Ending tabl. 14

Возраст	Пол	n	Масса, кг		Длина АС, см			
			M±m	lim	M±m	lim		
P+2+	♂♂	33	7,10±0,27	4,7-10,6	83,26±0,95	73,0-96,0	5,44	
	♀♀	526	4,53±0,04	1,9-8,1	72,91±0,18	56,0-87,5	4,20	
В среднем	♂♂	445	6,68±0,06	2,1-10,6	82,23±0,24	57,0-96,0	5,00	
	♀♀	1235	3,33±0,03	1,2-8,1	65,07±0,22	48,5-87,5	7,81	
	♂♂	988	4,63±0,07	0,8-10,6	71,67±0,34	42,5-96,0	10,78	
	♀♀	2223	3,91±0,04	0,8-10,6	68,00±0,21	42,5-96,0	9,81	
	2+1+	♀♀	1		3,6		66,0	
	3+1+	♂♂	1		1,4		54,0	
3+1+	♀♀	147	2,27±0,04	0,8-4,2	57,93±0,37	44,0-71,0	4,50	
	♂♂	236	2,06±0,06	0,6-4,6	56,13±0,46	42,0-75,0	7,10	
4+1+	♀♀	499	2,43±0,02	1,0-4,4	59,22±0,16	46,0-71,0	3,63	
	♂♂	640	2,36±0,04	0,6-5,0	58,32±0,28	42,0-74,0	7,17	
5+1+	♀♀	80	2,48±0,06	1,4-4,0	59,59±0,45	50,0-69,5	4,00	
	♂♂	122	2,24±0,09	0,9-4,9	57,20±0,68	44,0-73,0	7,46	
6+1+	♀♀	4	3,03±0,45	1,7-3,7	62,25±3,38	52,5-68,0	6,76	
	♂♂	2		2,1; 3,1		56,0; 66,5		
P+1+	♀♀	731	2,41±0,02	0,8-4,4	59,02±0,15	44,0-71,0	3,92	
	♂♂	1001	2,27±0,03	0,6-5,0	57,67±0,23	42,0-75,0	7,24	
2+2+	♀♀	2		3,9; 4,4		67,0; 74,0		
	♂♂	1		6,1		80,0		
3+2+	♀♀	381	4,23±0,05	2,0-7,4	71,36±0,23	56,0-86,0	4,50	
	♂♂	197	6,19±0,11	2,0-9,4	80,02±0,46	57,0-90,5	6,50	
4+2+	♀♀	406	4,33±0,04	2,2-8,1	72,03±0,23	58,5-87,5	4,53	
	♂♂	296	6,45±0,08	2,6-10,1	81,48±0,32	64,0-94,0	5,45	
5+2+	♀♀	50	4,25±0,14	2,2-6,6	71,47±0,70	60,5-81,0	4,92	
	♂♂	45	6,65±0,25	2,9-10,6	81,60±0,94	65,0-96,0	6,29	
P+2+	♀♀	839	4,28±0,03	1,9-8,1	71,67±0,16	56,0-87,5	4,55	
	♂♂	540	6,38±0,06	1,9-10,6	80,96±0,26	57,0-96,0	5,95	
В среднем	♀♀	1570	3,41±0,03	0,8-8,1	65,79±0,19	44,0-87,5	7,62	
	♂♂	1541	3,71±0,06	0,6-10,6	65,83±0,33	42,0-98,5	13,04	
	♀♀	3111	3,56±0,03	0,6-10,6	65,81±0,19	42,0-98,5	10,65	

«Ярвые» и «козимые» лососи (выловлены 05.07 - 07.10)

Таблица 15. Масса и длина атлантического лосося р. Поной (1985 г., наши данные)

Table 15. Mean length and weight of Atlantic salmon in the Ponoy River (1985, our data)

Возраст	Пол	n	Масса, кг			Длина АС, см		
			$M \pm m$	lim	σ	$M \pm m$	lim	σ
<i>«Яровые» лососи (выловлены 06.07 – 31.07)</i>								
2+1+	♂♂	1		1,4			49,5	
3+1+	♂♂	215	1,47±0,02	0,8–2,8	0,31	51,83±0,27	42,0–65,5	3,92
4+1+	♀♀	7	1,83±0,09	1,6–2,2	0,23	56,00±0,72	53,0–59,0	1,91
	♂♂	331	1,65±0,02	0,8–2,6	0,32	53,62±0,20	40,0–65,0	3,55
5+1+	♂♂	66	1,75±0,04	0,9–2,6	0,33	54,82±0,47	42,5–64,0	3,85
6+1+	♂♂	2		1,1; 1,4			48,0; 50,5	
P+1+	♀♀	7	1,83±0,09	1,6–2,2	0,23	56,00±0,72	53,0–59,0	1,91
	♂♂	615	1,60±0,01	0,8–2,8	0,33	53,10±0,16	40,0–65,5	3,85
3+2+	♀♀	14	3,63±0,18	2,3–5,1	0,67	70,64±1,15	64,0–79,0	4,29
	♂♂	9	4,25±0,27	2,6–5,4	0,82	73,11±1,46	64,0–78,0	4,37
4+2+	♀♀	39	3,54±0,09	2,6–4,9	0,56	69,54±0,54	63,0–78,0	3,38
	♂♂	24	4,60±0,28	2,4–7,8	1,36	74,77±1,45	63,0–91,0	7,12
5+2+	♀♀	6	3,50±0,28	2,3–4,3	0,68	71,25±1,79	64,5–77,0	4,38
P+2+	♀♀	59	3,56±0,08	2,3–5,1	0,59	69,97±0,48	63,0–79,0	3,70
	♂♂	33	4,51±0,21	2,4–7,8	1,23	74,32±1,12	63,0–91,0	6,46
4+3+	♂♂	1		6,7			91,0	
3+3+	♀♀	1		5,6			83,0	
	♂♂	67	3,41±0,10	1,6–5,6	0,82	68,71±0,71	53,0–83,0	5,83
В среднем	♀♀	649	1,75±0,03	0,8–7,8	0,79	54,24±0,25	40,0–91,0	6,32
	♂♂	716	1,91±0,03	0,8–7,8	0,93	55,59±0,28	40,0–91,0	7,56
<i>«Озимые» лососи (выловлены 02.08 – 11.09)</i>								
2+1+	♀♀	1		2,2			59,0	
	♂♂	1		1,9			58,5	
3+1+	♀♀	64	2,22±0,06	1,0–3,9	0,49	58,10±0,50	48,0–69,0	3,97
	♂♂	79	2,27±0,09	1,0–4,4	0,76	57,89±0,68	47,0–70,0	6,06
4+1+	♀♀	189	2,27±0,03	1,3–3,5	0,40	58,16±0,25	48,0–67,0	3,46
	♂♂	154	2,56±0,06	1,1–4,4	0,78	60,10±0,52	43,0–72,0	6,50
5+1+	♀♀	40	2,31±0,08	1,1–3,7	0,49	59,29±0,56	51,0–69,5	3,52
	♂♂	28	3,05±0,13	1,3–4,3	0,68	63,71±0,96	47,0–69,5	5,05
6+1+	♀♀	2		2,1; 2,5			58,0; 61,5	
P+1+	♀♀	296	2,27±0,02	1,0–3,9	0,43	58,31±0,21	48,0–69,5	3,58
	♂♂	262	2,52±0,05	1,0–4,4	0,80	59,82±0,40	43,0–72,0	6,41
3+2+	♀♀	113	4,27±0,07	2,1–5,8	0,70	72,96±0,42	56,5–83,5	4,51
	♂♂	45	6,44±0,22	3,5–9,9	1,49	80,62±1,05	64,0–93,0	7,05
4+2+	♀♀	395	4,50±0,04	2,9–7,5	0,77	74,17±0,24	61,0–90,0	4,69
	♂♂	190	6,69±0,10	3,6–10,6	1,35	83,54±0,43	67,5–95,5	5,92
5+2+	♀♀	88	4,56±0,08	3,0–6,6	0,78	74,48±0,46	65,5–84,0	4,34
	♂♂	45	6,80±0,21	2,6–9,7	1,41	83,11±0,95	59,0–92,5	6,35
P+2+	♀♀	596	4,47±0,03	2,1–7,5	0,76	73,99±0,19	56,5–90,0	4,63
	♂♂	281	6,67±0,08	2,6–10,6	1,38	83,01±0,37	59,0–95,5	6,24

Возраст	Пол	n	Масса, кг			Длина АС, см		
			$M \pm m$	lim	σ	$M \pm m$	lim	σ
В среднем	♀♀	892	3,74±0,04	1,0–7,5	1,23	68,79±0,29	48,0–90,0	8,55
	♂♂	543	4,67±0,10	1,0–10,6	2,37	71,82±0,57	43,0–95,5	13,21
	♀♂	1435	4,09±0,05	1,0–10,6	1,81	69,93±0,28	43,0–95,5	10,66
<i>«Яровые» и «озимые» лососи (выловлены 06.07 – 11.09)</i>								
2+1+	♀♀	1		2,2			59,0	
	♂♂	2		1,4; 1,9			49,5; 58,5	
3+1+	♀♀	64	2,22±0,06	1,0–3,9	0,49	58,10±0,50	48,0–69,0	3,97
	♂♂	294	1,69±0,03	0,8–4,4	0,59	53,46±0,31	42,0–70,0	5,31
4+1+	♀♀	196	2,26±0,03	1,1–3,5	0,40	58,08±0,25	48,0–67,0	3,44
	♂♂	485	1,94±0,03	0,8–4,4	0,66	55,68±0,25	40,0–72,0	5,57
5+1+	♀♀	40	2,31±0,08	1,1–3,7	0,49	59,29±0,56	51,0–69,5	3,52
	♂♂	94	2,14±0,08	0,9–4,3	0,75	57,47±0,61	42,5–69,5	5,87
6+1+	♀♀	2		2,5; 2,1			61,5; 58,0	
	♂♂	2		1,1; 1,4			48,0; 50,5	
P+1+	♀♀	303	2,26±0,02	1,0–3,9	0,43	58,26±0,21	48,0–69,5	3,57
	♂♂	877	1,87±0,02	0,8–4,4	0,66	55,11±0,19	40,0–72,0	5,66
3+2+	♀♀	127	4,20±0,06	2,1–5,8	0,73	72,71±0,40	56,5–83,5	4,53
	♂♂	54	6,07±0,22	2,6–9,9	1,62	79,37±0,98	64,0–93,0	7,22
4+2+	♀♀	434	4,42±0,04	2,6–7,5	0,80	73,75±0,23	61,0–90,0	4,78
	♂♂	214	6,45±0,10	2,4–10,6	1,50	82,56±0,45	63,0–95,5	6,65
5+2+	♀♀	94	4,49±0,08	2,4–6,6	0,81	74,28±0,45	64,5–84,0	4,39
	♂♂	45	6,80±0,21	2,6–9,7	1,41	83,10±0,95	59,0–92,5	6,35
6+2+	♀♀	1		7,9			86,0	
	♂♂	1		7,9			86,0	
P+2+	♀♀	655	4,39±0,03	2,1–7,5	0,79	73,63±0,18	56,5–90,0	4,69
	♂♂	314	6,44±0,09	2,4–10,6	1,52	82,10±0,38	59,0–95,5	6,80
3+3+	♀♀	1		5,6			83,0	
4+3+	♂♂	1		6,7			91,0	
В среднем	♀♀	959	3,71±0,04	1,0–7,5	1,21	68,78±0,27	48,0–90,0	8,39
	♂♂	1192	3,08±0,06	0,8–10,6	2,23	62,25±0,39	40,0–95,5	13,34
	♀♂	2151	3,36±0,04	0,8–10,6	1,88	65,16±0,26	40,0–95,5	11,85

Таблица 16. Уловы и средняя масса атлантического лосося рек Варзуги и Кицы по данным управления «Мурманрыбвод»

Table 16. Commercial catches of Atlantic salmon in the Varzuga and the Kitsa Rivers registered by "Murmanrybvod" office

Год	Река					
	Варзуга			Кица		
	т	шт.	средняя масса, кг	т	шт.	средняя масса, кг
1958	129,00	45612	2,83			
1959	121,10	44940	2,69			
1960	159,20	56806	2,80			
1961	72,70	27920	2,60			
1962	83,00	34094	2,43	4,24	1884	2,25
1963	76,13	32105	2,37	7,04	3431	2,05
1964	55,28	20712	2,67	6,82	2936	2,32
1965	84,33	31906	2,64			
1966	26,67	10543	2,53	3,62	1574	2,30
1967	36,15	10267	3,52	3,44	1258	2,73
1968	63,25	23629	2,68	6,42	2755	2,33
1969	66,81	26524	2,52	5,46	2329	2,34
1970	74,81	27778	2,69	5,29	2171	2,44
1971	101,40	35700	2,84	11,28	4406	2,56
1972	67,65	24430	2,77	4,39	1717	2,56
1973	65,71	22875	2,87	5,70	2091	2,73
1974	45,09	14707	3,07	5,98	2130	2,81
1975	118,30	44715	2,65	15,94	6702	2,38
1976	85,45	28623	2,99	11,59	4310	3,70
1977	46,96	17677	2,66	9,30	4166	2,23
1978	38,04	14074	2,70	5,05	2047	2,47
1979	52,12	20496	2,54	7,04	2838	2,48
1980	70,73	21832	3,24	2,72	1073	2,53
1981	49,90	16079	3,10	5,36	2173	2,47
1982	46,08	13412	3,44	5,70	1953	2,92
1983	95,36	29892	3,19	4,07	1712	2,38
1984	63,35	19818	3,20	9,64	3372	2,86
1985	70,1	23508	2,98	14,85	5123	2,90
1986	95,5	35093	2,72	8,58	3315	2,59
1987	161,2	50666	3,18	9,27	3495	2,65
1988	80,13	26360	3,04	8,94	3667	2,44
1989	70,95	24354	2,91	3,21	1305	2,46
1990	45,19	14663	3,08	5,79	1299	4,46
1991	55,14	16387	3,36	2,50	988	2,53
1992	28,35	10908	2,60	6,59	2619	2,52
1993	15,50	5951	2,60	1,57	674	2,33
1994	37,76	14666	2,57	0,52	276	1,88
1995	16,73	6354	2,63	1,44	700	2,06
1996	9,90	4038	2,45	2,54	1152	2,20
1997	9,45	3853	2,45	2,21	1076	2,05
1998	52,56	19501	2,70	2,75	1031	2,67
1999	35,12	12050	2,91	1,93	760	2,54
2000	29,87	10090	2,96	1,68	676	2,49

Таблица 17. Масса и длина атлантического лосося рек Варзуги (над чертой) и Кицы (под чертой), 1983 г. (наши данные)

Table 17. Mean length and weight of Atlantic salmon in the Varzuga (above line) and Kitsa (below line) Rivers, 1983 (our data)

Возраст	Пол	Масса, кг			Длина АС, см		
		<i>n</i>	<i>M±m</i>	<i>σ</i>	<i>n</i>	<i>M±m</i>	<i>σ</i>
<i>Рыбы летней биологической группы</i>							
P+1+	♀♀	<u>213</u>	<u>2,14±0,02</u>	<u>0,30</u>	<u>212</u>	<u>59,1±0,31</u>	<u>4,51</u>
		116	1,81±0,05	0,52	116	55,4±0,48	5,12
	♂♂	<u>199</u>	<u>2,04±0,03</u>	<u>0,39</u>	<u>205</u>	<u>56,8±0,24</u>	<u>3,37</u>
		102	1,95±0,05	0,49	102	56,2±0,50	5,05
	♀♂	<u>412</u>	<u>2,09±0,02</u>	<u>0,34</u>	<u>417</u>	<u>57,9±0,20</u>	<u>3,99</u>
		218	1,87±0,03	0,51	218	55,8±0,35	5,09
P+2+	♀♀	<u>11</u>	<u>3,83±0,35</u>	<u>1,16</u>	<u>11</u>	<u>71,0±1,97</u>	<u>6,55</u>
		20	3,33±0,11	0,46	20	67,3±0,95	4,14
	♂♂	<u>11</u>	<u>5,75±0,57</u>	<u>1,89</u>	<u>11</u>	<u>80,9±2,52</u>	<u>8,37</u>
		9	4,45±0,30	0,86	9	76,3±2,06	5,83
	♀♂	<u>22</u>	<u>4,79±0,33</u>	<u>1,57</u>	<u>22</u>	<u>75,9±1,60</u>	<u>7,52</u>
		29	3,68±0,12	0,61	29	70,1±0,89	4,70
В среднем	♀♀	<u>224</u>	<u>2,22±0,03</u>	<u>0,38</u>	<u>223</u>	<u>59,7±0,31</u>	<u>4,62</u>
		136	2,03±0,05	0,61	136	57,1±0,43	4,99
	♂♂	<u>210</u>	<u>2,23±0,04</u>	<u>0,56</u>	<u>216</u>	<u>58,0±0,23</u>	<u>3,34</u>
		111	2,15±0,05	0,53	111	57,8±0,49	5,11
	♀♂	<u>434</u>	<u>2,22±0,02</u>	<u>0,41</u>	<u>439</u>	<u>58,9±0,19</u>	<u>4,05</u>
		247	2,08±0,04	0,57	247	57,4±0,32	5,04
<i>Рыбы осенней биологической группы без заледки</i>							
P+1+	♀♀	<u>126</u>	<u>2,62±0,05</u>	<u>0,51</u>	<u>126</u>	<u>59,9±0,31</u>	<u>3,41</u>
		107	2,06±0,04	0,41	108	55,7±0,35	3,67
	♂♂	<u>82</u>	<u>3,00±0,09</u>	<u>0,84</u>	<u>82</u>	<u>62,4±0,68</u>	<u>6,11</u>
		97	2,41±0,06	0,54	98	58,6±0,37	3,61
	♀♂	<u>208</u>	<u>2,77±0,05</u>	<u>0,66</u>	<u>208</u>	<u>60,9±0,29</u>	<u>4,16</u>
		204	2,23±0,03	0,47	206	57,1±0,25	3,64
P+2+	♀♀	<u>74</u>	<u>5,80±0,15</u>	<u>1,24</u>	<u>74</u>	<u>77,6±0,61</u>	<u>5,18</u>
		6	4,23±0,43	0,96	6	72,9±3,43	7,68
	♂♂	<u>67</u>	<u>6,80±0,24</u>	<u>1,94</u>	<u>67</u>	<u>81,5±0,86</u>	<u>6,99</u>
		13	6,80±0,66	2,29	13	82,1±2,40	8,32
	♀♂	<u>141</u>	<u>6,27±0,14</u>	<u>1,61</u>	<u>141</u>	<u>79,4±0,51</u>	<u>6,09</u>
		19	5,99±0,47	1,99	19	79,2±1,86	7,91
В среднем	♀♀	<u>200</u>	<u>3,80±0,06</u>	<u>0,85</u>	<u>200</u>	<u>66,4±0,29</u>	<u>4,15</u>
		113	2,17±0,04	0,45	114	56,6±0,37	3,94
	♂♂	<u>149</u>	<u>4,70±0,12</u>	<u>1,44</u>	<u>149</u>	<u>71,0±0,50</u>	<u>6,03</u>
		110	2,83±0,08	0,84	111	61,3±0,42	4,38
	♀♂	<u>349</u>	<u>4,20±0,06</u>	<u>1,14</u>	<u>349</u>	<u>68,4±0,27</u>	<u>5,04</u>
		223	2,50±0,03	0,45	225	58,9±0,28	4,16

Таблица 18. Масса и длина рекрутов атлантического лосося р. Варзуги (15.06 – 03.12 1985 г., наши данные)

Table 18. Mean weight and length of Atlantic salmon in the Varzuga River on 15 June – 3 December, 1985 (our data)

Возраст	Пол	n	Масса, кг			Длина АС, см		
			$M\pm m$	lim	σ	$M\pm m$	lim	σ
2+1+	♀♀	271	2,67±0,04	0,9–4,8	0,64	58,68±0,28	44,0–69,5	4,60
	♂♂	307	2,89±0,06	0,8–5,7	1,12	60,11±0,44	42,0–76,0	7,79
3+1+	♀♀	1103	2,85±0,02	0,6–6,0	0,83	59,34±0,17	39,0–77,0	5,65
	♂♂	1545	2,85±0,03	0,8–7,4	1,18	59,54±0,20	42,5–84,0	7,84
4+1+	♀♀	210	3,05±0,06	1,0–5,1	0,87	60,38±0,41	44,0–74,0	5,93
	♂♂	223	3,15±0,08	0,9–6,3	1,17	61,39±0,50	43,5–77,0	7,43
5+1+	♀♀	2		1,5; 4,6	2,19		50,0; 69,0	13,44
	♂♂	4	2,63±0,56	1,9–4,3	1,13	58,00±3,54	53,5–68,5	7,08
P+1+	♀♀	1586	2,85±0,02	0,6–6,0	0,81	59,37±0,14	39,0–77,0	5,55
	♂♂	2079	2,89±0,03	0,8–7,4	1,17	59,82±0,17	42,0–84,0	7,80
2+2+	♀♀	34	3,64±0,22	1,6–5,6	1,31	65,50±1,11	54,5–78,0	6,47
	♂♂	44	3,88±0,24	2,1–8,8	1,59	67,27±1,21	50,0–85,0	8,02
3+2+	♀♀	124	3,19±0,10	1,8–7,5	1,09	63,39±0,48	55,0–82,0	5,36
	♂♂	179	3,99±0,14	0,7–11,2	1,85	68,68±0,63	50,5–94,5	8,37
4+2+	♀♀	32	4,08±0,26	2,2–7,9	1,46	67,98±1,12	56,0–82,0	6,34
	♂♂	46	4,37±0,33	1,9–11,2	2,24	70,53±1,47	56,0–94,0	10,00
P+2+	♀♀	190	3,42±0,09	1,6–7,9	1,24	64,54±0,43	54,5–82,0	5,97
	♂♂	269	4,04±0,11	0,7–11,2	1,88	68,76±0,53	50,0–94,5	8,63
3+3+	♂♂	2		7,8; 8,7	0,64		89,0; 99,0	7,07
4+3+	♂♂	2		7,6; 8,9	0,92		91,0; 97,5	4,60
P+3+	♂♂	4	8,25±0,32	7,6–8,9	0,65	94,13±2,44	89,0–99,0	4,87
В среднем	♀♀	1776	2,91±0,02	0,6–7,9	0,89	59,92±0,14	39,0–82,0	5,82
	♂♂	2352	3,03±0,03	0,7–11,2	1,34	60,90±0,18	42,0–99,0	8,50
	♀♂	4128	2,98±0,02	0,6–11,2	1,17	60,48±0,12	39,0–99,0	7,48

Таблица 19. Масса и длина рекрутов «ярового» атлантического лосося р. Варзуги (25.06 – 03.09 1985 г., наши данные)

Table 19. Mean weight and length of «vernal» Atlantic salmon in the Varzuga River on 25 June – 3 October, 1985 (our data)

Возраст	Пол	n	Масса, кг			Длина АС, см		
			<i>M_{тм}</i>	lim	σ	<i>M_{тм}</i>	lim	σ
<i>Межень</i>								
2+1+	♀♀	22	1,50±0,11	0,9–2,8	0,49	49,08±0,84	44,0–59,5	3,96
	♂♂	108	1,66±0,04	0,8–2,7	0,38	51,36±0,32	42,0–61,0	3,31
3+1+	♀♀	212	1,69±0,03	0,6–3,1	0,42	50,77±0,23	39,0–64,0	3,41
	♂♂	818	1,93±0,02	0,8–3,5	0,45	53,39±0,13	42,5–79,5	3,72
4+1+	♀♀	38	1,80±0,08	1,0–2,9	0,50	51,78±0,71	44,0–60,5	4,35
	♂♂	91	2,07±0,05	0,9–3,1	0,45	54,21±0,38	43,5–62,5	3,63
5+1+	♀♀	1		1,50			50,00	
	♂♂	3	2,07±0,12	1,9–2,3	0,21	54,50±0,76	53,5–56,0	1,32
P+1+	♀♀	273	1,69±0,03	0,6–3,1	0,44	50,77±0,22	39,0–64,0	3,63
	♂♂	1020	1,91±0,01	0,8–3,5	0,45	53,25±0,12	42,0–79,5	3,72
<i>Закройка</i>								
2+2·	♀♀	4	3,20±0,18	2,8–3,6	0,37	63,50±1,17	61,5–66,0	2,35
	♂♂	1		4,30			69,00	
3+2·	♀♀	11	3,55±0,15	2,7–4,3	0,50	65,09±0,79	61,5–68,5	2,61
	♂♂	13	4,82±0,35	2,8–7,3	1,27	73,12±1,91	64,0–84,0	6,90
4+2·	♀♀	2		2,6; 3,2	0,42		61,0; 63,0	1,41
	♂♂	1		7,10			81,00	
P+2·	♀♀	17	3,39±0,12	2,6–4,3	0,50	64,35±0,63	61,0–68,5	2,58
	♂♂	15	4,93±0,34	2,8–7,3	1,32	73,37±1,76	64,0–84,0	6,81
2+2+	♀♀	1		3,60			64,50	
	♂♂	3	4,73±0,52	3,7–5,4	0,91	72,83±1,92	69,0–75,0	3,33
3+2+	♀♀	4	3,75±0,27	3,2–4,5	0,54	65,75±1,79	61,0–69,5	3,57
	♂♂	4	4,83±0,42	4,1–5,6	0,84	74,25±1,96	70,0–78,5	3,93
P+2+	♀♀	5	3,72±0,21	3,2–4,5	0,48	65,50±1,41	61,0–69,5	3,14
	♂♂	7	4,79±0,30	3,7–5,6	0,79	73,64±1,31	69,0–78,5	3,46
4+3·	♂♂	1		7,60			91,00	
В среднем	♀♀	295	1,82±0,04	0,6–4,5	0,64	51,80±0,30	39,0–69,5	5,09
	♂♂	1043	1,98±0,02	0,8–7,6	0,66	53,71±0,15	42,0–91,0	4,90
	♀♂	1338	1,94±0,02	0,6–7,6	0,66	53,29±0,14	39,0–91,0	5,01

Таблица 20. Масса и длина рекрутов «озимого» атлантического лосося р. Варзуги (15.06 – 03.12 1985 г., наши данные)

Table 20. Mean weight and length of «hiemal» Atlantic salmon in the Varzuga River on 15 June – 3 December, 1985 (our data)

Возраст	Пол	n	Масса, кг			Длина АС, см		
			$M \pm m$	lim	σ	$M \pm m$	lim	σ
<i>Заледка</i>								
2+2·	♀♀	15	2,45±0,11	1,6–3,4	0,44	59,73±0,72	54,5–64,5	2,80
	♂♂	28	3,01±0,14	2,1–4,6	0,73	63,02±0,99	50,0–74,5	5,26
3+2·	♀♀	88	2,68±0,05	1,8–3,9	0,47	61,05±0,34	55,0–69,0	3,18
	♂♂	132	3,15±0,07	0,7–5,5	0,84	65,29±0,50	50,5–78,0	5,76
4+2·	♀♀	18	3,16±0,14	2,2–4,5	0,57	64,36±0,88	56,0–72,0	3,73
	♂♂	36	3,33±0,14	1,9–5,3	0,84	66,18±0,93	56,0–77,0	5,60
P+2·	♀♀	121	2,72±0,05	1,6–4,5	0,52	61,38±0,31	54,5–72,0	3,46
	♂♂	196	3,17±0,06	0,7–5,5	0,83	65,13±0,41	50,0–78,0	5,71
P+3·	♂♂	3	8,47±0,34	7,8–8,9	0,59	95,17±3,11	89,0–99,0	5,39
<i>Осень (листопадка)</i>								
2+1+	♀♀	249	2,77±0,03	1,8–4,8	0,54	59,53±0,23	51,0–69,5	3,58
	♂♂	199	3,55±0,05	1,1–5,7	0,77	64,85±0,34	52,7–76,0	4,85
3+1+	♀♀	891	3,13±0,02	1,3–6,0	0,64	61,39±0,13	46,4–77,0	3,89
	♂♂	727	3,89±0,03	1,7–7,4	0,83	66,47±0,18	47,5–84,0	4,93
4+1+	♀♀	172	3,33±0,05	2,0–5,1	0,67	62,28±0,33	52,5–74,0	4,33
	♂♂	132	3,89±0,08	1,9–6,3	0,91	66,35±0,42	55,0–77,0	4,88
5·1+	♀♀	1		4,60			69,00	
	♂♂	1		4,30			68,50	
P+1+	♀♀	1313	3,09±0,02	1,3–6,0	0,65	61,16±0,11	46,4–77,0	3,99
	♂♂	1059	3,83±0,03	1,1–7,4	0,84	66,15±0,15	47,5–84,0	4,94
<i>Осень (крупный лосось)</i>								
2+2+	♀♀	14	5,05±0,14	4,0–5,6	0,51	72,32±0,69	68,0–78,0	2,59
	♂♂	12	5,64±0,49	3,6–8,8	1,70	75,67±2,04	65,5–85,0	7,05
3+2+	♀♀	21	5,05±0,24	2,0–7,5	1,12	71,86±1,10	58,0–82,0	5,06
	♂♂	30	7,22±0,30	3,6–11,2	1,65	80,90±1,14	67,5–94,5	6,25
4+2+	♀♀	12	5,67±0,30	4,6–7,9	1,04	74,42±1,24	68,0–82,0	4,31
	♂♂	9	8,24±0,53	6,2–11,2	1,60	86,78±1,81	79,5–94,0	5,44
P+2+	♀♀	47	5,21±0,14	2,0–7,9	0,97	72,65±0,63	58,0–82,0	4,31
	♂♂	51	7,03±0,26	3,6–11,2	1,84	80,71±1,00	65,5–94,5	7,15
В среднем	♀♀	1481	3,12±0,02	1,3–7,9	0,76	61,54±0,12	46,4–82,0	4,44
	♂♂	1309	3,86±0,03	0,7–11,2	1,15	66,63±0,17	47,5–99,0	6,06
	♀♂	2790	3,47±0,02	0,7–11,2	1,03	63,93±0,11	46,4–99,0	5,84

Таблица 21. Масса и длина рекрутов атлантического лосося р. Умбы (19.06 – 05.10 1985 г., наши данные)

Table 21. Mean length and weight of Atlantic salmon first-time spawners in the Uмба River on 19 June – 5 October 1985 (our data)

Возраст	Пол	n	Масса, кг			Длина АС, см		
			$M \pm m$	lim	σ	$M \pm m$	lim	σ
2+1+	♀♀	44	2,53±0,09	1,3–4,0	0,57	65,86±0,58	58,0–75,0	3,84
	♂♂	59	2,51±0,07	1,3–4,6	0,57	63,86±0,65	53,0–75,0	4,98
3+1+	♀♀	270	2,86±0,04	1,2–4,6	0,68	68,04±0,26	59,0–81,0	4,29
	♂♂	320	2,48±0,03	1,1–4,6	0,48	64,63±0,24	51,0–80,0	4,33
4+1+	♀♀	123	2,88±0,06	1,0–4,6	0,66	68,52±0,36	55,0–78,0	4,04
	♂♂	94	2,62±0,05	1,2–4,0	0,49	66,03±0,50	52,0–79,0	4,82
5+1+	♀♀	14	2,74±0,21	1,0–4,0	0,79	67,29±1,52	57,0–76,0	5,68
	♂♂	6	2,62±0,29	2,0–4,0	0,72	64,83±1,99	59,0–73,0	4,88
P+1+	♀♀	451	2,83±0,03	1,0–4,6	0,67	67,94±0,20	55,0–81,0	4,28
	♂♂	479	2,51±0,02	1,1–4,6	0,50	64,81±0,21	51,0–80,0	4,55
2+2+	♀♀	22	5,89±0,27	3,4–8,4	1,29	83,55±1,14	70,0–92,0	5,33
	♂♂	6	5,32±0,59	2,9–7,0	1,44	80,83±2,88	68,0–89,0	7,05
3+2+	♀♀	93	5,43±0,14	2,6–10,2	1,31	81,80±0,53	67,0–92,0	5,12
	♂♂	38	6,04±0,22	3,6–10,0	1,38	83,47±0,86	74,0–100,0	5,30
4+2+	♀♀	59	5,74±0,18	3,2–9,8	1,36	83,29±0,67	70,0–94,0	5,11
	♂♂	31	6,85±0,27	4,3–12,0	1,50	87,68±1,09	78,0–101,0	6,05
5+2+	♂♂	1		6,3			88,0	
P+2+	♀♀	174	5,60±0,10	2,6–10,2	1,33	82,52±0,39	67,0–94,0	5,17
	♂♂	76	6,31±1,17	2,9–12,0	1,49	85,04±0,70	68,0–101,0	6,12
3+3+	♀♀	1		9,0			88,0	
	♂♂	3	7,73±1,17	6,1–10,0	2,03	90,33±2,40	87,0–95,0	4,16
4+3+	♀♀	2		6,1; 8,1			89,0; 89,0	
	♂♂	1		81,0			94,0	
P+3+	♀♀	3	7,73±0,86	6,1–9,0	1,48	88,67±0,33	88,0–89,0	0,58
	♂♂	4	7,83±0,83	6,1–10,0	1,66	91,25±1,93	87,0–95,0	3,86
В среднем	♀♀	628	3,62±0,06	1,0–10,2	1,56	72,08±0,32	55,0–94,0	8,03
	♂♂	559	3,07±0,07	1,1–12,0	1,55	67,75±0,37	51,0–101,0	8,66
	♀♂	1187	3,36±0,05	1,0–12,0	1,58	70,04±0,25	51,0–101,0	8,60

Таблица 22. Выпуск рыболовной продукции и численность производителей атлантического лосося р. Кереть (по: Щуров, 1998 с изменениями)

Table 22. Number of farming juveniles of Atlantic salmon and number of adult fish in the Keret' River (after: Schurov, 1998 with additions)

Год	Производители, шт.			Доля заводских, %	Выпуск молоди, тыс. шт.
	дикие	заводские	всего		
1969	649	0	649	0	10
1970	1320	0	1320	0	10
1971	1305	0	1305	0	64,5
1972	1743	0	1743	0	13
1973	2047	7	2054	0,34	34
1974	1232	131	1363	9,6	69
1975	1579	191	1770	10,8	92
1976	1782	325	2107	15,4	75,4
1977	1752	544	2296	23,2	118
1978	1359	506	1856	27,1	127,5
1979	1154	158	1312	12,0	106
1980	2271	419	2690	15,6	129
1981	671	474	1145	41,4	77
1982	1013	577	1590	36,3	234
1983	2177	2483	4660	53,3	187,6
1984	1285	1813	3098	58,5	111,5
1985	2161	1779	3940	45,1	164,1
1986	1781	1449	3230	44,9	160,8
1987	1341	1086	2427	44,7	161,4
1988	1998	1296	3294	39,2	155,4
1989	1728	1803	3531	51,0	98,5
1990	867	1653	2520	65,7	82,4
1991	374	316	690	45,8	80,2
1992	121	415	536	77,4	99,1
1993	231	456	687	66,4	131,3
1994	50	703	753	93,4	145,3
1995	411	655	1066	61,4	70,22
1996	171	220	391	—	—

Таблица 23. Уловы атлантического лосося рек Онеги, Северной Двины и Мезени (по данным управления «Севрыбвод»)

Table 23. Commercial catches of Atlantic salmon in the Mezen, the North Dwina and the Onega Rivers registered by «Sevrybvod» office

Река									
Год	Онега			Северная Двина				Мезень	
	Улов, т	Год	Улов, т	Год	Улов, т	Год	Улов, т	Год	Улов, т
1904	4,5	1969	4,3	1934	19,5	1988	17,2	1946	164,8
1905	7,1	1970	0,9	1935	26,4	1989	14,7	1947	96,9
1906	11,1	1971	2,5	1936	32,6	1990	17,7	1948	45,6
1907	7,8	1972	14,3	1939	25,2	1991	15,4	1949	82,7
1908	18,8	1973	14,0	1940	11,2	1992	13,7	1950	125,4
1909	13,9	1974	9,8	1942	9,1	1993	8,2	1951	61,7
1910	6,1	1975	10,7	1943	10,2	1994	12,1	1952	74,6
1911	3,8	1976	1,7	1944	13,9	1995	18,2	1953	90
1912	4,7	1977	6,1	1945	19,1	1996	7,6	1954	86,7
1928	10,0	1978	0,4	1946	39,5	1997	6,3	1955	91,7
1929	10,0	1979	2,4	1947	36	1998	8,6	1956	68,3
1930	20,0	1980	8,2	1948	28	1999	7,0	1957	30,8
1931	11,5	1981	1,2	1949	18,6	2000	5,6	1958	18,5
1932	9,2	1982	0,5	1950	30,6	2001	4,7	1959	18,6
1933	21,9	1983	3,0	1951	20,6	2002	6,3	1960	12,8
1934	27,0	1984	1,0	1952	10,2	2003	2,5	1961	6,0
1935	35,0	1985	1,0	1953	27,5			1966	3,8
1936	40,5	1986	1,0	1954	23,5			1967	15,1
1937	46,3	1987	0,6	1955	21,3			1968	5,0
1938	23,0	1988	0,1**	1956	22,2			1969	4,3
1939	10,2	1989	0,1**	1957	17,5			1970	5,2
1940	8,4	1990	0,1**	1958	21,5			1971	0,7
1941	9,3	1991	0,1**	1959	11,3			1972	4,4
1942	11,6	1992	0,1**	1960	17,0			1974	13,3
1943	7,8	1993	0,1**	1961	23,9			1975	7,6
1944	7,4	1994	0,1**	1962	14,1			1976	8,2
1945	10,1	1995	0,1**	1964	9,8			1977	3,7
1946	15,8	1996	0,1**	1965	19,1			1978	3,5
1947	3,9	1997	0,1**	1966	29,3			1979	6,0
1948	13,0	1998	0,1**	1967	15,8			1980	7,0
1949	5,6	1999	0,1**	1968	10,6			1981	1,6
1950	5,2	2000	0,1**	1969	11,6			1982	2,2
1951	6,8	2001	0,1**	1970	9,1			1983	2,9
1952	3,2	2002	1,2	1971	5,5			1984	9,1
1953	12,6	2003	0,4	1972	13,4			1985	5,5
1954	10,5			1973	15,7			1986	5,2
1955	25,5			1974	11,6			1987	1,7

Окончание табл. 23

Ending tabl. 23

Река									
Год	Онега			Северная Двина				Мезень	
	Улов, т	Год	Улов, т	Год	Улов, т	Год	Улов, т	Год	Улов, т
1956	7,7			1975	20,3			1988	1,7
1957	8,4			1976	29			1989	1,5
1958	5,2			1977	14,7			1991	7,9
1959	14,3			1978	7,9			1992	0,2
1960	15,1			1979	29,6			1993	0,1
1961	3,3			1980	28,5			1994–1996	0*
1962	2,6			1981	12,7			1997	0,2
1963	4,9			1982	17,6			1998	0,2
1964	6,4			1983	22,7			1999	0,3
1965	5,2			1984	18,6			2000	0,23
1966	4,1			1985	16,5			2001	0,24
1967	15,0			1986	20,5			2002	0,23
1968	2,8			1987	6,8			2003	0,22

* Промысел закрыт.

** Лицензионный улов.

Таблица 24. Средние показатели массы и длины рекрутов атлантического лосося р. Сояны, 1972 – 1978 гг. (по: Кулида, Дерец, 1985)

Table 24. Mean weight and length of Atlantic salmon first-time spawners in the Soyana River, 1972–1978 (after: Kulida, Derets, 1985)

Возраст	Пол	n	Масса, кг	Длина АС, см
<i>Летняя биологическая группа</i>				
P+1+	♀♀	9	1,4	50,6
	♂♂	179	1,4	51,1
	♀♂	188	1,4	51,1
P+2+	♀♀	139	3,2	67,6
	♂♂	100	3,6	70,4
	♀♂	239	3,4	68,7
В среднем	♀♀	148	3,1	66,6
	♂♂	279	2,2	58,0
	♀♂	427	2,5	61,0
<i>Осенняя биологическая группа</i>				
P+1+	♀♀	321	2,0	56,1
	♂♂	86	2,1	57,3
	♀♂	407	2,0	56,3
P+2+	♀♀	150	4,0	71,3
	♂♂	20	4,6	75,0
	♀♂	170	4,1	71,7
В среднем	♀♀	471	2,6	60,9
	♂♂	106	2,6	60,6
	♀♂	577	2,6	60,8
<i>Летняя и осенняя биологические группы</i>				
P+1+	♀♀	330	2,0	56,0
	♂♂	265	1,6	53,1
	♀♂	595	1,8	54,7
P+2+	♀♀	289	3,6	69,5
	♂♂	120	3,8	71,2
	♀♂	409	3,7	69,9
В среднем	♀♀	619	2,7	62,3
	♂♂	385	2,3	58,7
	♀♂	1004	2,6	60,9

Таблица 25. Уловы атлантического лосося в бассейне р. Кулой по данным промысловой статистики (Кулида, 1984)

Table 25. Commercial catches of Atlantic salmon in the Kuloy River basin (after: Kulida, 1984)

Год	Улов, т			Год	Улов, т		
	р. Кулой	р. Сояна	Всего		р. Кулой	р. Сояна	Всего
1939	17,5	—	—	1962	—	—	—
1940	8,7	—	—	1963	2,7	—	—
1941	4,8	—	—	1964	3,7	—	—
1942	3,4	—	—	1965	3,7	3,0	6,7
1943	3,8	—	—	1966	5,2	4,5	9,7
1944	7,2	—	—	1967	9,6	3,6	13,2
1945	8,2	—	—	1968	0,8	6,0	6,8
1946	12,7	—	—	1969	1,8	3,3	5,1
1947	9,1	—	—	1970	1,0	3,3	4,3
1948	2,9	—	—	1971	—	2,0	—
1949	2,0	—	—	1972	0,3	4,8	5,1
1950	10,0	—	—	1973	0,8	11,8	19,8
1951	3,3	—	—	1974	2,4	8,0	10,4
1952	5,6	—	—	1975	—	7,4	—
1953	8,3	—	—	1976	—	4,2	—
1954	16,3	5,4	22,7	1977	—	3,5	—
1955	10,4	6,0	16,4	1978	—	2,9	—
1956	9,2	4,3	13,5	1979	—	1,7	—
1957	11,2	4,4	15,6	1980	—	1,5	—
1958	12,3	6,1	18,4	1981	—	—	—
1959	11,3	5,3	16,6	1982	—	—	—
1960	15,1	6,0	21,1	1983	—	1,7	—
1961	4,4	3,2	7,6				

Примечание. Прочерк — отсутствие данных.

Таблица 26. Уловы и средняя масса атлантического лосося р. Печоры (данные СевПИНРО и управления «Мурманрыбвод»)

Table 26. Commercial catches and mean weight of Atlantic salmon in the Pechora River registered by SevPINRO and "Murmansrybvod" office

Год	Взято в промышленность		Пропущено на нерест, шт.	Общая численность, шт.	Средняя навеска, кг
	шт.	т			
1964	28 200	250	33 800	62 000	6,7
1965	29 000	190	29 300	58 300	5,2
1966	55 000	290	55 000	110 000	5,3
1967	69 000	550	61 000	130 000	7,9
1968	66 000	440	60 000	126 000	6,5
1969	11 600	90	27 000	38 600	7,7
1970	23 000	150	19 000	42 000	6,6
1971	19 000	110	14 000	33 000	5,7
1972	24 000	150	19 000	43 000	6,2
1973	51 000	310	49 000	100 000	6,0
1974	40 400	230	36 000	76 000	5,9
1975	39 000	240	35 000	72 000	6,2
1976	34 000	230	40 000	74 000	6,6
1977	18 000	120	32 000	52 000	6,6
1978	27 000	170	29 000	56 000	6,3
1979	12 300	92,3	43 000	58 000	6,1
1980	40 000	247,1	37 000	80 000	6,5
1981	22 000	177,7	21 000	43 000	8,2
1982	13 000	90,3	16 000	30 000	7,0
1983	14 300	110,9	27 000	44 000	6,9
1984	17 800	137,5	25 000	45 000	8,1
1985	32 000	240	40 000	72 000	6,4
1986	30 200	235	42 000	75 000	7,0
1987	17 900	132,8	32 500	55 000	7,9
1988	15 000	107	23 000	38 000	7,04

Примечание. В 1979 г. перекрытие было сорвано высоким паводком воды.

Таблица 27. Масса и длина рекрутов «озимого» атлантического лосося р. Печоры (наши данные)

Table 27. Mean weight and length of «hiemal» Atlantic salmon in the Pechora River (our data)

Возраст	Пол	n	Масса, кг			Длина АС, см		
			<i>M±m</i>	lim	σ	<i>M±m</i>	lim	σ
06.08 – 15.09 1982 г.								
4+1+	♀♀	2		1,5; 2,3	0,57		50,0; 61,0	7,78
	♂♂	1		1,80			59,50	
5+1+	♂♂	1		1,50			54,00	
3+2+	♀♀	92	5,41±0,10	2,5–8,6	1,00	80,48±0,51	63,0–91,0	4,85
	♂♂	43	6,63±0,21	4,1–10,5	1,40	86,30±0,80	78,0–103,0	5,23
4+2+	♀♀	433	5,78±0,07	3,0–10,2	1,41	81,88±0,28	67,0–95,5	5,82
	♂♂	221	6,39±0,11	3,0–11,5	1,58	84,97±0,40	69,0–101,0	5,89
5+2+	♀♀	67	6,35±0,21	3,6–11,3	1,73	83,99±0,87	71,5–101,5	7,11
	♂♂	35	6,92±0,27	3,5–10,6	1,57	86,84±0,95	71,5–99,0	5,60
6+2+	♀♀	2		8,6; 9,0	0,28		88,0; 92,0	2,83
	♂♂	1		12,00			98,00	
P+2+	♀♀	594	5,80±0,06	2,5–11,3	1,42	81,93±0,24	63,0–101,5	5,92
	♂♂	300	6,50±0,09	3,0–12,0	1,59	85,42±0,34	69,0–103,0	5,83
3+3+	♀♀	43	12,42±0,37	8,6–20,5	2,45	103,80±0,78	96,0–117,5	5,10
	♂♂	25	14,52±0,43	10,4–18,5	2,17	108,88±0,85	101,0–116,0	4,24
4+3+	♀♀	60	11,43±0,35	5,4–17,5	2,75	101,60±0,99	83,0–116,0	7,65
	♂♂	36	14,29±0,54	6,3–19,0	3,25	108,39±1,29	86,5–118,0	7,72
5+3+	♀♀	4	10,45±0,33	9,8–11,2	0,66	99,38±1,84	95,0–103,5	3,68
	♂♂	2		6,5; 12,8	4,45		105,0; 82,5	15,91
6+3+	♂♂	1		14,50			112,50	
P+3+	♀♀	107	11,79±0,25	5,4–20,5	2,63	102,40±0,65	83,0–117,5	6,69
	♂♂	64	14,24±0,37	6,3–19,0	2,95	108,19±0,89	82,5–118,0	7,15
2+4+	♀♀	1		21,00			118,50	
3+4+	♀♀	10	18,08±0,91	11,8–21,0	2,87	118,60±1,74	105,5–126,0	5,51
	♂♂	12	18,76±0,58	16,2–23,0	2,00	121,42±1,27	114,0–127,5	4,40
4+4+	♀♀	5	14,72±1,07	11,8–17,0	2,38	110,80±2,51	105,0–117,0	5,62
	♂♂	6	17,30±0,92	15,0–21,0	2,25	119,75±1,76	115,0–125,5	4,31
P+4+	♀♀	16	17,21±0,79	11,8–21,0	3,16	116,16±1,59	105,0–126,0	6,37
	♂♂	18	18,27±0,50	15,0–23,0	2,14	120,86±1,02	114,0–127,5	4,32
В среднем	♀♀	719	6,93±0,12	1,5–21,0	3,15	85,66±0,40	50,0–126,0	10,63
	♂♂	384	8,32±0,21	1,5–23,0	4,11	90,73±0,64	54,0–127,5	12,55
	♀♂	1103	7,42±0,11	1,5–23,0	3,57	87,43±0,35	50,0–127,5	11,58
04.08–17.09 1983 г.								
3+1+	♀♀	4	1,66±0,17	1,3–2,0	0,34	56,00±2,61	50,5–62,0	5,21
	♂♂	2		1,2; 2,0	0,57		50,5; 57,0	4,60
4+1+	♀♀	22	2,20±0,12	1,1–3,0	0,57	59,84±1,23	49,0–74,0	5,78
	♂♂	8	1,83±0,21	1,0–2,5	0,59	56,50±2,23	49,5–66,0	6,32
5+1+	♀♀	9	2,69±0,13	2,1–3,3	0,39	62,89±1,27	57,0–68,0	3,82
	♂♂	2		2,1; 3,0	0,64		60,0; 61,0	0,71
6+1+	♂♂	1		2,50			57,50	

Возраст	Пол	n	Масса, кг			Длина АС, см		
			$M \pm m$	lim	σ	$M \pm m$	lim	σ
P+1+	♀♀	36	2,27±0,10	1,1–3,3	0,58	60,11±0,91	49,0–74,0	5,46
	♂♂	12	1,91±0,18	1,0–3,0	0,62	56,71±1,62	49,5–66,0	5,62
3+2+	♀♀	63	5,51±0,19	3,1–9,0	1,54	80,88±0,76	68,0–94,0	6,03
	♂♂	25	6,81±0,37	3,6–10,5	1,83	86,02±1,11	76,0–99,0	5,57
4+2+	♀♀	512	5,47±0,06	1,9–10,5	1,35	80,87±0,27	41,0–103,0	6,01
	♂♂	211	6,50±0,10	2,8–11,0	1,44	86,44±0,36	68,5–103,0	5,20
5+2+	♀♀	69	6,04±0,15	3,1–9,0	1,22	83,65±0,60	67,0–92,0	5,01
	♂♂	26	7,46±0,39	4,0–12,0	2,01	89,54±1,50	70,0–104,0	7,66
P+2+	♀♀	644	5,53±0,05	1,9–10,5	1,37	81,17±0,24	41,0–103,0	5,96
	♂♂	262	6,62±0,10	2,8–12,0	1,57	86,71±0,34	68,5–104,0	5,58
3+3+	♀♀	10	10,64±0,49	9,0–14,0	1,56	100,50±1,63	94,0–112,0	5,15
	♂♂	10	13,69±0,61	10,0–16,5	1,93	109,45±1,49	100,0–118,0	4,70
4+3+	♀♀	42	10,49±0,37	5,1–16,5	2,42	98,95±0,92	85,0–115,0	5,94
	♂♂	38	13,39±0,45	6,6–17,5	2,78	105,54±1,25	80,0–118,0	7,72
5+3+	♀♀	4	10,75±0,72	9,0–12,5	1,44	99,13±2,86	92,0–106,0	5,72
	♂♂	5	13,24±1,09	10,0–15,0	2,45	108,20±2,69	101,0–116,0	6,02
P+3+	♀♀	56	10,54±0,30	5,1–16,5	2,21	99,24±0,76	85,0–115,0	5,72
	♂♂	53	13,43±0,35	6,6–17,5	2,57	106,53±0,99	80,0–118,0	7,18
3+4+	♀♀	1		14,20			112,00	
4+4+	♂♂	1		22,00			129,00	
5+4+	♂♂	1		10,00			110,00	
P+4+	♀♀	1		14,20			112,00	
	♂♂	2		10,0; 22,0	8,49		110,0; 129,0	13,44
3+5+	♂♂	1		19,00			126,00	
В среднем	♀♀	737	5,77±0,08	1,1–16,5	2,12	81,55±0,33	41,0–115,0	9,09
	♂♂	330	7,64±0,19	1,0–22,0	3,39	89,12±0,64	49,5–129,0	11,66
	♀♂	1067	6,35±0,08	1,0–22,0	2,72	83,89±0,32	41,0–129,0	10,55
03.08 – 22.09 1984 г.								
3+1+	♀♀	22	2,86±0,18	1,4–5,0	0,82	62,95±0,93	52,0–73,5	4,34
	♂♂	26	2,72±0,14	1,5–4,3	0,72	62,77±1,04	54,0–73,0	5,31
4+1+	♀♀	44	3,14±0,10	1,9–5,0	0,64	66,10±0,78	56,0–86,0	5,15
	♂♂	20	3,13±0,13	2,0–4,3	0,59	65,43±0,89	57,5–73,0	3,97
5+1+	♀♀	1		2,70			63,00	
	♂♂	1		3,25			66,50	
P+1+	♀♀	67	3,04±0,09	1,4–5,0	0,71	65,02±0,62	52,0–86,0	5,05
	♂♂	47	2,90±0,10	1,5–4,3	0,69	63,98±0,71	54,0–73,0	4,87
3+2+	♀♀	138	6,47±0,15	2,8–10,6	1,76	83,28±0,54	61,0–98,0	6,30
	♂♂	82	7,46±0,24	2,8–12,5	2,20	87,84±0,78	63,0–100,0	7,04
4+2+	♀♀	285	6,71±0,10	2,8–11,0	1,75	84,23±0,36	63,5–100,0	6,11
	♂♂	205	7,93±0,16	2,8–16,0	2,30	88,93±0,52	66,5–110,0	7,40
5+2+	♀♀	48	7,61±0,26	3,8–12,0	1,82	86,98±0,94	64,0–97,0	6,54
	♂♂	17	8,47±0,69	3,8–12,8	2,85	89,29±2,23	67,0–103,5	9,21

Окончание табл. 27

Ending tabl. 27

Возраст	Пол	n	Масса, кг			Длина АС, см		
			$M \pm m$	lim	σ	$M \pm m$	lim	σ
6+2+	♂♂	3	8,93±2,37	4,8–13,0	4,10	91,00±6,03	79,0–98,0	10,4
P+2+	♀♀	471	6,73±0,08	2,8–12,0	1,78	84,23±0,29	61,0–100,0	6,28
	♂♂	307	7,84±0,13	2,8–16,0	2,33	88,68±0,42	63,0–110,0	7,42
3+3+	♀♀	5	10,39±0,51	8,8–11,5	1,13	98,20±1,36	95,0–101,0	3,03
	♂♂	16	15,67±0,74	8,0–21,0	2,98	111,16±1,58	97,0–123,0	6,32
4+3+	♀♀	28	10,63±0,39	4,5–14,6	2,05	98,73±1,11	81,0–107,0	5,88
	♂♂	54	14,18±0,37	8,5–22,0	2,70	108,25±0,70	94,0–121,0	5,14
5+3+	♀♀	4	9,81±0,85	7,5–11,5	1,70	98,0±2,15	93,5–103,0	4,30
	♂♂	14	14,89±0,73	9,3–19,0	2,73	109,43±1,38	100–116,5	5,15
P+3+	♀♀	37	10,51±0,31	4,5–14,6	1,90	98,58±0,88	81,0–107,0	5,34
	♂♂	84	14,58±0,30	8,0–22,0	2,79	109,00±0,59	94,0–123,0	5,43
4+4+	♂♂	2		21,0;27,0	4,24		121,5;126,5	3,54
	♀♀	575	6,54±0,10	1,4–14,6	2,32	82,92±0,40	52,0–107,0	9,57
В среднем	♂♂	440	8,68±0,20	1,5–27,0	4,14	90,08±0,63	54,0–126,5	14,0
	♀♀	1015	7,47±0,11	1,4–27,0	3,40	86,02±0,38	52,0–126,5	12,2

Примечание. Исследовательская выборка. В возрастных группах объединены рыбы с приростом на чешуе и без него.

Таблица 28. Нерестово-выростные площади атлантического лосося в бассейне Печоры (по: Мартынов, 1982)

Table 28. Breeding grounds of Atlantic salmon in the Pechora River basin (after: Martynov, 1982)

Река	Протяженность нерестового района по береговой линии, км	Границы нерестового района	Выростные площади, га	Нерестовые площади, га
Бассейн верховьев Печоры				
Верховья Печоры	148	От устья р. Пачгино до 33-го км от истоков	615,6	40,5
Ельма (левый приток)	18	От устья до 18-го км	32,0	2,2
Унья (левый приток)	129	От устья до р. Веретенной	469,2	30,9
Всего по бассейну Печоры	295	—	1116,8	73,6
Бассейн Илыча (приток Печоры)				
Илыч	280	От р. Сарью до 23-го км от истоков	1023,9	80,0
Пырсю (левый приток)	36	От устья до 36-го км	139,5	6,6
Укью (левый приток)	46	От устья до 46-го км	77,3	5,4
Кожимью (левый приток)	47	От устья до 47-го км	58,8	4,1
Ичет Ляга (левый приток)	16	От устья до 16-го км	32,5	2,3
Ыджид Ляга (левый приток)	40	От устья до 40-го км	98,0	6,9
Пижемью (левый приток)	25	От устья до 25-го км	35,0	2,5
Всего по бассейну Илыча	490	—	1465,0	107,8
Бассейн Вуктыла (приток Печоры)				
Вуктыл	69	От р. Гудырвож до 18-го км от истоков	138,0	9,7
Бассейн Подчерема (приток Печоры)				
Подчерем	125	От устья до 125-го км	549,3	38,5
Бассейн Щугора (приток Печоры)				
Щугор	275	От 5-го км до 275-го км от устья	1910,2	133,7
Понья (левый приток)	9	От устья до 9-го км	16,2	1,1
Чорговая (правый приток)	13	От устья до 13-го км	59,5	4,2
Глубник (правый приток)	33	От устья до 33-го км	33,0	2,3
Тельпос (левый приток)	24	От устья до 24-го км	115,2	8,1
Малый Паток (правый приток)	51	От устья до 51-го км	326,4	22,8
Большой Паток (правый приток)	103	От устья до 103-го км	648,9	45,4
Всего по бассейну Щугора	508	—	3109,4	217,6
Бассейн Усы (приток Печоры)				
Бассейн Сыни (приток Усы)				
Большая Сыня с Войвож Сыней	148	От 86-го км до 174-го км от устья	599,2	41,9
Лунавож Сыня (левый приток)	20	От устья до 20-го км	42,0	2,2
Малая Сыня (правый приток)	74	От устья до 74-го км	73,5	5,1
Всего по бассейну Сыни	242	—	714,7	49,2
Бассейн Косью (приток Усы)				
Косью	121	От р. Нидысей до р. Кожим	977,4	68,4

Река	Протяженность нерестового района по береговой линии, км	Границы нерестового района	Вырастные площади, га	Нерестовые площади, га
Вангыр (левый приток)	87	От устья до 87-го км	512,0	30,8
Кожим (правый приток)	167	От устья до 167-го км	1203,5	84,2
Всего по бассейну Косью	375	—	2692,9	183,4
Бассейн Лемвы (приток Усы)				
Лемва	151	От р. Юнь-иха до 59-го км от истоков	745,4	52,4
Юньяха (правый приток)	93	От 39-го км до 132-го км от устья	362,0	25,3
Пага (левый приток)	80	От устья до 80-го км	292,0	20,4
Харута (правый приток)	66	От устья до 66-го км	309,6	21,7
Правая Грубею (правый приток)	31	От устья до 31-го км	86,8	6,1
Всего по бассейну Лемвы	421	—	1795,8	125,9
Большая Уса и Малая Уса	80	От места слияния до 40-го км	192,0	13,4
Всего по бассейну Усы	1118	—	5395,4	371,9
Бассейн Ижмы (приток Печоры)				
Ижма	86	От р. Н. Одес до р. Черь Ижемская	153,0	10,7
Черь Ижемская (левый приток)	39	От устья до 39-го км	35,1	2,5
Сюзью (левый приток)	80	От устья до 80-го км	96,0	6,7
Седью (левый приток) с рек Посты и Вежавож	100	От устья до 100-го км	150,0	10,5
Ухта (левый приток)	146	От р. Чуть до р. Симвож	221,0	15,5
Белая Кедва с Кедвой (левый приток)	158	От устья до р. Кыввож	278,9	19,5
Всего по бассейну Ижмы	609	—	934,0	65,4
Бассейн Пижмы (приток Печоры)				
Пижма	235	От 57-го км от устья до р. Светдой	605,5	42,4
Светлая (правый приток)	40	От устья до 40-го км	70,0	4,9
Всего по бассейну Пижмы	275	—	675,5	47,3
Бассейн Цильмы (приток Печоры)				
Цильма	232	От 130-го км от устья до р. Ашуга	672,5	47,1
Мыла (правый приток) с притоками Верхний, Каменный и Лиственничный Валасами	180	От устья до 80-го км по р. Мыле и до 30 – 35-го км от устья по ее притокам	314,9	22,0
Всего по бассейну Цильмы	412	—	987,4	69,1
Итого по бассейну Печоры	3901	—	14 370,8	1000,9

Таблица 29. Линейный рост и приросты рекрутов атлантического лосося р. Печенга в речной период жизни (наши данные), мм

Table 29. Riverine growth of Atlantic salmon first-time spawners entered the Pechenga River in 1985 (our data), mm

Возраст	n	Год жизни												Скат в море		
		1-й		2-й		3-й		4-й		5-й		6-й				
		M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim	
<i>Линейный рост</i>																
2-	8	62±1,79	53-68	140±6,17	111-161										140±6,17	111-161
2+	64	59±0,69	50-71	123±1,71	90-158										148±1,80	117-182
2+ и 2-	72	59±0,66	50-71	125±1,76	90-161										147±1,75	111-182
3-	138	56±0,49	40-71	97±1,08	71-133	152±1,62	111-204								152±1,62	111-204
3+	182	55±0,42	43-71	92±0,92	57-127	140±1,41	93-195								158±1,28	117-213
3+ и 3-	320	55±0,32	40-71	94±0,71	57-133	145±1,12	93-204								156±1,02	111-213
4-	104	49±0,50	40-70	75±0,93	59-111	109±1,38	80-161	147±1,64	110-188						147±1,64	110-188
4+	49	50±0,75	42-65	75±1,30	60-97	105±1,67	88-145	143±2,48	116-182						159±2,57	127-204
4+ и 4-	153	49±0,41	40-70	75±0,76	59-111	108±1,09	80-161	146±1,37	110-188						151±1,46	110-204
5-	37	47±0,91	40-71	72±1,98	56-120	98±2,96	74-167	126±3,86	93-218	157±4,58	111-259				157±4,58	111-259
5+	6	48±2,48	40-56	71±3,47	59-80	104±6,26	83-127	130±9,44	102-170	163±13,54	133-227				183±11,18	161-236
5+ и 5-	43	47±0,84	40-71	72±1,76	56-120	99±2,68	74-167	126±3,54	93-218	158±4,31	111-259				161±4,40	111-259
6-	3	46±1,36	43-48	70±2,72	65-74	91±3,88	83-96	106±7,20	93-117	128±6,75	114-136	155±8,97	19170		155±8,97	139-170
В среднем	591	54±0,28	40-71	91±0,81	56-161	130±1,16	74-204	141±1,45	93-218	156±4,20	111-259	155±8,97	139-170		154±0,79	110-259
<i>Прирост</i>																
2-	8	62±1,79	53-68	78±4,68	59-93										0	
2+	64	59±0,69	50-71	64±1,54	40-91										25±1,30	6-59
2+ и 2-	72	59±0,66	50-71	66±1,53	40-93										22±1,48	0-59
3-	138	56±0,49	40-71	41±0,79	19-68	55±1,26	15-105								0	
3+	182	55±0,42	43-71	38±0,70	12-63	47±1,08	17-86								19±0,68	3-49
3+ и 3-	320	55±0,32	40-71	39±0,53	12-68	51±0,85	15-105								11±0,65	0-49
4-	104	49±0,50	40-70	26±0,67	15-46	34±0,83	19-62	38±0,88	9-59						0	
4+	49	50±0,75	42-65	26±0,85	15-40	30±0,96	14-49	38±1,57	20-71						16±1,08	3-34
4+ и 4-	153	49±0,41	40-70	26±0,53	15-46	33±0,66	14-62	38±0,78	9-71						5±0,69	0-34
5	37	47±0,91	40-71	25±1,40	12-52	26±1,24	12-46	28±1,33	15-51	31±1,56	15-52				0	
5+	6	48±2,48	40-56	23±2,72	15-34	32±5,02	25-56	27±3,53	19-43	33±5,44	19-57				19±5,28	5-40
5+ и 5-	43	47±0,84	40-71	25±1,26	12-52	27±1,29	12-56	28±1,23	15-51	32±1,52	15-57				3±1,24	0-40
6-	3	46±1,36	43-48	24±3,60	19-31	21±1,36	19-23	15±3,60	9-22	22±3,56	15-28	28±3,09	25-34		0	
В среднем	591	54±0,28	40-71	38±0,63	12-93	43±0,71	12-105	35±0,74	9-71	31±1,48	15-57	28±3,09	25-34		10±0,49	0-59

Примечание. Здесь и в табл. 30 - 33 расчисление выполнено по чешуе производителей, выловленных в 1985 г.

Таблица 30. Линейный рост и приросты рекрутов атлантического лосося р. Бол. Западной Лицы в речной период жизни (наши данные), мм

Table 30. Riverine growth Atlantic salmon first-time spawners entered the Big West Litsa River in 1985 (our data), mm

Возраст	n	Год жизни												Скат в море		
		1-й		2-й		3-й		4-й		5-й		6-й				
		M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim	
<i>Линейный рост</i>																
2+	9	54±0,92	50-58	123±4,03	104-142										159±6,23	133-192
3-	13	49±1,24	42-56	86±4,52	62-108	136±4,58	104-158								136±4,58	104-158
3+	56	49±0,68	39-61	82±1,39	59-104	125±2,07	87-173								150±2,22	111-192
3+ и 3-	69	49±0,60	39-61	83±1,41	59-108	127±1,94	87-173								147±2,08	104-192
4-	62	47±0,60	36-58	75±1,27	58-95	107±1,88	76-139	145±2,45	108-186						145±2,45	108-186
4+	122	46±0,38	36-58	70±0,91	51-98	99±1,30	64-142	133±1,77	92-205						150±1,59	101-223
4+ и 4-	184	46±0,32	36-58	72±0,75	51-98	102±1,10	64-142	137±1,49	92-205						149±1,35	101-223
5-	57	44±0,54	39-56	67±1,09	48-89	90±1,39	61-117	116±1,74	83-142	146±2,00	111-176				146±2,00	111-176
5+	23	44±0,92	36-53	66±2,29	48-84	88±2,15	73-109	113±2,38	90-130	137±2,96	114-167				152±2,88	123-179
5+ и 5-	80	44±0,47	36-56	67±1,01	48-89	90±1,16	61-117	116±1,41	83-142	144±1,72	111-176				148±1,68	111-179
6-	6	41±0,85	39-44	60±1,63	54-67	83±2,04	79-92	107±3,18	98-114	126±2,78	119-136	153±2,37	145-161	153±2,37	145-161	
6+	3	44±1,04	42-45	63±3,75	58-70	88±1,39	86-90	110±2,77	104-114	130±6,75	123-144	160±9,93	142-176	169±7,27	158-183	
6+ и 6-	9	42±0,81	39-45	61±1,57	54-70	85±1,63	79-92	108±2,23	98-114	128±2,70	119-144	155±3,45	142-176	158±3,73	145-183	
В среднем	351	47±0,26	36-61	74±0,75	48-142	104±1,04	61-173	130±1,27	83-205	142±1,61	111-176	155±3,45	142-176	149±0,93	101-223	
<i>Прирост</i>																
2+	9	54±0,92	50-58	68±3,77	50-84										37±5,07	16-66
3-	13	49±1,24	42-56	37±3,94	16-59	50±2,33	39-72								0	
3+	56	49±0,68	39-61	33±0,98	17-47	43±1,48	22-91								24±1,40	8-59
3+ и 3-	69	49±0,60	39-61	34±1,08	16-59	44±1,32	22-91								19±1,61	0-59
4-	62	47±0,60	36-58	27±0,98	11-45	32±1,23	5-53	38±1,33	19-70						0	
4+	122	46±0,38	36-58	24±0,68	11-47	29±0,72	9-50	34±1,02	9-84						17±0,71	0-4 1
4+ и 4-	184	46±0,32	36-58	25±0,57	11-47	30±0,64	5-53	35±0,82	9-84						11±0,75	0-4 1
5-	57	44±0,54	39-56	22±0,74	9-34	23±0,90	9-37	26±0,99	11-50	30±0,91	12-47				0	
5+	23	44±0,92	36-53	22±1,61	11-37	22±1,15	9-30	25±1,44	11-34	24±1,13	16-37				15±1,25	3,1-28
5+ и 5-	80	44±0,47	36-56	22±0,69	9-37	23±0,72	9-37	25±0,82	11-50	29±0,78	12-47				4±0,86	0-28
6-	6	41±0,85	39-44	19±1,43	16-25	23±1,27	19-25	24±2,78	16-34	19±2,25	9-25	27±1,88	20-34	0		
6+	3	44±1,04	42-45	19±3,12	16-25	25±3,18	20-31	21±3,64	14-25	20±6,81	9-33	30±5,66	19-38	9±3,12	6-16	
6+ и 6-	9	42±0,81	39-45	19±1,30	16-25	24±1,33	19-31	23±2,10	14-34	20±2,43	9-33	28±2,10	19-38	3±1,80	0-16	
В среднем	351	47±0,26	36-61	27±0,58	9-84	31±0,61	5-91	32±0,67	9-84	28±0,83	9-47	28±2,10	19-38	12±0,65	0-66	

Таблица 31. Линейный рост и приросты рекрутов атлантического лосося р. Уры в речной период жизни (наши данные), мм

Table 31. Riverine growth of Atlantic salmon first-time spawners entered the Ura River in 1985 (our data), mm

Возраст	n	Год жизни												Скат в море		
		1-й		2-й		3-й		4-й		5-й		6-й				
		M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim	
<i>Линейный рост</i>																
2+	18	53±0,91	48-63	115±4,51	78-146										146±5,98	91-180
3	18	52±1,56	45-69	90±3,98	65-137	139±4,97	103-180								139±4,97	103-180
3+	56	51±0,78	40-63	85±1,95	60-112	125±2,70	85-173								145±2,78	97-199
3+ и 3·	74	51±0,70	40-69	86±1,77	60-137	129±2,46	85-180								143±2,43	97-199
4·	53	48±0,54	41-60	73±1,23	60-100	103±1,85	82-140	138±2,46	102-187						138±2,46	102-187
4+	84	48±0,46	41-62	71±1,02	51-97	98±1,50	69-140	130±2,12	91-199						144±2,08	100-211
4+ и 4·	137	48±0,35	41-62	72±0,78	51-100	100±1,18	69-140	133±1,64	91-199						142±1,61	100-211
5·	54	45±0,48	38-60	66±0,95	51-80	87±1,10	69-103	110±1,39	86-134	139±2,01	97-174				139±2,01	97-174
5+	40	44±0,56	38-52	63±1,12	51-85	81±1,66	65-109	100±1,95	80-125	126±2,26	100-156				140±2,15	116-168
5+ и 5·	94	45±0,37	38-60	65±0,74	51-85	85±1,00	65-109	106±1,24	80-134	133±1,65	97-174				139±1,47	97-174
6·	6	43±0,62	41-45	57±1,40	54-63	78±3,30	69-89	95±3,19	82-103	117±4,19	97-125	144±3,77	128-153		144±3,77	128-153
6+	6	43±0,80	40-45	64±2,17	57-72	86±4,55	72-97	107±4,25	94-119	128±2,98	119-137	151±4,02	140-166		160±4,42	146-174
6+ и 6·	12	43±0,48	40-45	60±1,59	54-72	82±2,92	69-97	101±3,05	82-119	123±2,92	97-137	147±2,85	128-166		152±3,72	128-174
В среднем	335	48±0,28	38-69	75±0,90	51-146	101±1,24	65-180	121±1,37	80-199	132±1,53	97-174	147±2,85	128-166		142±1,01	91-211
<i>Прирост</i>																
2+	18	53±0,91	48-63	62±4,57	29-96										31±4,66	6-74
3·	18	52±1,56	45-69	37±2,77	20-68	49±2,69	34-76								0	
3+	56	51±0,78	40-63	34±1,42	17-56	40±1,53	15-66								20±1,31	3-49
3+ и 3·	74	51±0,70	40-69	35±1,27	17-68	43±1,40	15-76								15±1,39	0-49
4·	53	48±0,54	41-60	25±1,03	12-43	30±1,21	12-52	35±1,69	12-79						0	
4+	84	48±0,46	41-62	23±0,85	9-43	27±1,04	14-52	31±1,17	12-80						15±0,77	1-31
4+ и 4·	137	48±0,35	41-62	24±0,65	9-43	28±0,80	12-52	33±0,98	12-80						9±0,77	0-31
5·	54	45±0,48	38-60	21±0,65	9-31	21±0,96	9-42	22±0,89	11-43	30±1,16	11-49				0	
5+	40	44±0,56	38-52	19±0,83	12-34	18±1,11	9-34	19±0,84	11-37	25±0,84	15-35				14±0,94	5-31
5+ и 5·	94	45±0,37	38-60	20±0,52	9-34	20±0,74	9-42	21±0,64	11-43	28±0,79	11-49				6±0,82	0-31
6·	6	43±0,62	41-45	14±1,10	11-19	21±2,70	15-32	17±2,06	12-25	22±2,47	15-31	26±2,40	19-34		0	
6+	6	43±0,80	40-45	21±1,58	17-28	22±2,77	12-31	21±2,02	12-28	21±1,47	15-25	23±2,64	15-32		9±1,74	3-14
6+ и 6·	12	43±0,48	40-45	18±1,34	11-28	21±1,85	12-32	19±1,48	12-28	21±1,38	15-31	25±1,78	15-34		5±1,62	0-14
В среднем	335	48±0,28	38-69	27±0,73	9-96	29±0,71	9-76	27±0,71	11-80	27±0,74	11-49	25±1,78	15-34		10±0,64	0-74

Таблица 32. Линейный рост и прирост рекрутов атлантического лосося р. Туломы в речной период жизни (наши данные), мм

Table 32. Riverine growth of Atlantic salmon first-time spawners entered the Tuloma River in 1985 (our data), mm

Возраст	n	Год жизни												Скат в море		
		1-й		2-й		3-й		4-й		5-й		6-й				
		M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim	
<i>Линейный рост</i>																
2+	14	49±1,76	36-61	104±4,82	60-126										136±4,25	111-166
3-	26	49±0,89	41-64	89±2,49	69-118	140±2,81	117-175								140±2,81	117-175
3+	79	48±0,62	35-64	84±1,52	58-126	127±1,97	92-175								149±2,12	111-197
3 и 3+	105	48±0,51	35-64	86±1,31	58-126	130±1,72	92-175								147±1,78	111-197
4-	79	46±0,58	33-58	76±1,12	58-98	108±1,46	80-135	146±1,84	114-191						146±1,84	114-191
4+	90	45±0,56	36-58	72±0,99	58-101	101±1,29	83-135	133±1,91	101-212						151±2,34	111-271
4 и 4+	169	46±0,40	33-58	74±0,76	58-101	104±1,01	80-135	139±1,42	101-212						149±1,52	111-271
5-	46	42±0,59	36-55	69±1,34	55-98	96±1,80	67-126	123±2,53	83-185	156±3,34	104-243				156±3,34	104-243
5+	19	43±0,71	40-49	65±2,08	47-89	92±2,19	70-107	115±2,32	95-138	146±3,30	117-178				161±4,14	123-206
5 и 5+	65	42±0,47	36-55	68±1,14	47-98	95±1,44	67-126	121±1,97	83-185	153±2,60	104-243				157±2,65	104-243
6-	6	39±1,16	36-44	57±2,72	49-64	82±4,04	73-98	102±5,02	89-117	122±4,17	107-15	149±4,49	132-163	149±4,49	132-163	
В среднем	359	46±0,29	33-64	77±0,75	47-126	110±1,08	67-175	133±1,30	83-212	150±2,60	104-243	149±4,49	132-163	149±1,05	104-271	
<i>Прирост</i>																
2+	14	49±1,76	36-61	55±4,34	23-83										33±5,49	6-88
3-	26	49±0,89	41-64	40±2,07	26-69	51±1,74	37-68								0	
3+	79	48±0,62	35-64	37±1,09	19-62	43±1,14	22-74								22±1,23	3-52
3 и 3+	105	48±0,51	35-64	37±0,97	19-69	45±1,01	22-74								17±1,32	0-52
4-	79	46±0,58	33-58	30±0,84	12-49	32±0,99	14-56	38±1,19	19-74						0	
4+	90	45±0,56	36-58	27±0,75	11-46	29±0,72	12-46	32±1,01	17-77						18±1,08	3-59
4 и 4+	169	46±0,40	33-58	29±0,57	11-49	30±0,62	12-56	35±0,80	17-77						10±0,91	0-59
5-	46	42±0,59	36-55	27±1,05	19-49	27±1,08	9-43	27±1,39	9-59	32±1,56	12-59				0	
5+	19	43±0,71	40-49	22±1,68	8-40	27±1,30	19-37	23±1,14	12-31	31±1,88	15-45				15±3,22	3-65
5 и 5+	65	42±0,47	36-55	25±0,92	8-49	27±0,85	9-43	26±1,06	9-59	32±1,23	12-59				4±1,27	0-65
6-	6	39±1,16	36-44	18±1,77	12-22	25±3,47	15-37	21±3,35	15-37	20±2,07	15-28	27±1,53	22-31		0	
В среднем	359	46±0,29	33-64	31±0,58	8-83	34±0,60	9-74	32±0,70	9-77	31±1,20	12-59	27±1,53	22-31		12±0,73	0-88

Таблица 33. Линейный рост и приросты рекрутов атлантического лосося р. Колы в речной период жизни (наши данные), мм

Table 33. Riverine growth of Atlantic salmon first-time spawners entered the Kola River in 1985 (our data), mm

Возраст	n	Годы жизни										Скат в море		
		1-й		2-й		3-й		4-й		5-й				
		M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim	
<i>Линейный рост</i>														
2+	32	54±1,11	45-70	118±2,86	89-148								148±2,92	114-176
3·	47	50±0,79	40-64	89±1,93	67-133	146±2,68	98-186						146±2,68	98-186
3+	96	49±0,52	39-64	87±1,13	61-117	135±1,69	101-186						156±1,52	120-195
3+ и 3·	143	50±0,43	39-64	88±1,00	61-133	138±1,51	98-186						153±1,40	98-195
4·	48	47±0,68	40-61	81±1,44	58-111	120±2,21	87-158	164±3,42	123-236				164±3,42	123-236
4+	22	47±0,83	42-58	74±1,75	58-89	106±2,49	73-120	140±2,81	108-167				158±2,96	133-189
4+ и 4·	70	47±0,53	40-61	79±1,20	58-111	116±1,86	73-158	157±2,86	108-236				162±2,53	123-236
5·	13	45±1,44	36-54	68±2,47	58-86	94±3,49	76-120	122±4,80	104-161	150±4,58	120-183		150±4,58	120-183
5+	5	44±0,72	42-45	69±2,82	61-78	96±2,91	89-104	119±4,79	104-129	151±6,31	134-167		163±5,72	148-176
5+ и 5·	18	44±1,06	36-54	68±1,91	58-86	95±2,62	76-120	121±3,65	104-161	150±3,65	120-183		153±3,87	120-183
В среднем	263	49±0,35	36-70	88±1,07	58-148	128±1,44	73-186	149±2,84	104-236	150±3,65	120-183		155±1,14	98-236
<i>Прирост</i>														
2+	32	54±1,11	45-70	64±2,55	41-94								30±1,61	9-50
3·	47	50±0,79	40-64	39±1,37	25-72	57±1,82	28-91						0	
3+	96	49±0,52	39-64	37±0,88	19-62	48±1,32	28-91						21±1,08	3-50
3+ и 3·	143	50±0,43	39-64	38±0,74	19-72	51±1,12	28-91						14±1,11	0-50
4·	48	47±0,68	40-61	34±1,05	17-50	39±1,53	19-69	44±1,82	25-78				0	
4+	22	47±0,83	42-58	27±1,45	13-36	32±1,39	16-42	34±1,80	16-53				18±2,22	5-50
4+ и 4·	70	47±0,53	40-61	32±0,93	13-50	37±1,20	16-69	41±1,48	16-78				6±1,23	0-50
5·	13	45±1,44	36-54	23±1,72	13-31	27±1,39	19-37	27±2,52	17-41	28±2,44	16-44		0	
5+	5	44±0,72	42-45	25±2,28	19-33	28±2,01	22-34	22±2,86	13-28	32±3,26	25-44		12±2,55	6-20
5+ и 5·	18	44±1,06	36-54	23±1,37	13-33	27±1,13	19-37	26±2,00	13-41	29±1,99	16-44		3±1,48	0-20
В среднем	263	49±0,35	36-70	39±0,86	13-94	45±0,95	16-91	38±1,40	13-78	29±1,99	16-44		13±0,85	0-50

Таблица 34. Линейный рост и приросты рекрутов атлантического лосося р. Йоканга в речной период жизни (наши данные), мм

Table 34. Riverine growth of Atlantic salmon first-time spawners entered the Iokanga River in 1987 (our data), mm

Возраст	n	Год жизни										Скат в море		
		1-й		2-й		3-й		4-й		5-й				
		M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim	
<i>Линейный рост</i>														
2·	2		53; 61		115; 124									115; 124
2+	3	61±7,39	50-75	106±14,26	81-131									124±14,61 97-146
2· и 2+	5	59±4,34	50-75	112±8,63	81-131									123±8,18 97-146
3·	37	55±0,66	46-63	99±2,66	61-131	151±4,26	87-205							151±4,26 87-205
3+	187	54±0,41	44-84	98±0,88	63-137	146±1,19	94-183							169±1,43 103-211
3· и 3+	224	54±0,35	44-84	98±0,86	61-137	147±1,22	87-205							166±1,44 87-211
4·	123	53±0,41	41-66	89±0,89	69-121	132±1,40	94-171	174±1,76	121-217					174±1,76 121-217
4+	161	54±0,37	44-66	89±0,76	63-112	128±1,13	87-158	166±1,48	106-214					182±1,48 118-226
4· и 4+	284	54±0,28	41-66	89±0,58	63-121	129±0,88	87-171	169±1,16	106-217					178±1,16 118-226
5·	52	51±0,57	41-60	82±1,23	66-103	116±1,78	91-152	149±2,26	106-183	183±2,63	128-223			183±2,63 128-223
5+	26	53±0,73	44-60	83±1,51	60-97	118±1,82	100-137	152±2,51	124-177	184±3,61	146-226			200±3,63 168-242
5· и 5+	78	52±0,46	41-60	82±0,96	60-103	117±1,34	91-152	150±1,72	106-183	184±2,11	128-226			189±2,31 128-242
В среднем	591	54±0,21	41-84	92±0,52	60-137	135±0,80	87-205	165±1,06	106-217	184±2,11	128-226			175±0,92 87-242
<i>Прирост</i>														
2·	2		53; 61		54; 71									0
2+	3	61±7,39	50-75	45±7,39	31-56									19±3,06 15-25
2· и 2+	5	59±4,34	50-75	52±6,44	31-71									11±4,83 0-25
3·	37	55±0,66	46-63	44±2,35	15-74	52±2,30	25-86							0
3+	187	54±0,41	44-84	44±0,72	12-77	48±0,72	25-83							22±0,72 6-46
3· и 3+	224	54±0,35	44-84	44±0,71	12-77	49±0,71	25-86							19±0,82 0-46
4·	123	53±0,41	41-66	36±0,72	19-62	43±0,89	19-68	42±0,96	15-80					0
4+	161	54±0,37	44-66	35±0,63	8-63	39±0,72	15-66	38±0,80	15-77					16±0,57 6-40
4· и 4+	284	54±0,28	41-66	35±0,47	8-63	40±0,57	15-68	40±0,62	15-80					9±0,58 0-40
5·	52	51±0,57	41-60	31±1,05	12-46	34±1,08	19-56	34±1,35	15-59	34±1,29	22-56			0
5+	26	53±0,73	44-60	30±1,18	15-43	35±1,06	25-43	33±1,92	19-56	33±1,98	12-49			16±1,33 6-31
5· и 5+	78	52±0,46	41-60	30±0,80	12-46	34±0,80	19-56	34±1,10	15-59	34±1,08	12-56			5±0,96 0-31
В среднем	591	54±0,21	41-84	38±0,43	8-77	43±0,46	15-86	38±0,56	15-80	34±1,08	12-56			12±0,48 0-46

Примечание. Расчетление выполнено по чешуе производителей, выловленных в 1987 г.

Таблица 35. Линейный рост и приросты покатников атлантического лосося р. Йоканьга (наши данные), мм

Table 35. Growth of Atlantic salmon smolts in the Iokanga River (our data), mm

Возраст	Пол	n	Год жизни										Наблюденная длина	
			1-й		2-й		3-й		4-й		5-й			
			M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim
<i>Линейный рост</i>														
3+	♀♀	17	50±0,98	43-57	88±2,46	64-103	133±2,66	112-159					154±1,63	140-167
	♂♂	17	51±0,71	46-55	92±2,15	77-105	135±3,01	117-164					156±3,75	130-185
4-	♀♂	34	50±0,61	43-57	90±1,64	64-105	134±1,98	112-164					155±2,03	130-185
	♂♂	2		45; 47		67; 81		109; 109			145; 149			145; 149
4+	♀♀	75	49±0,44	38-57	83±1,04	60-106	117±1,11	86-141	146±1,40	106-200,7			160±1,22	138-194
	♂♂	56	48±0,49	39-57	81±0,98	68-103	116±1,29	97-140	144±1,59	119,7-207,7			159±1,75	128-193
5-	♀♂	131	49±0,33	38-57	82±0,73	60-106	117±0,84	86-141	145±1,05	105,6-207,7			160±1,02	128-194
	♂♂	1		45		79		112		134		158		158
5+	♀♀	25	43±0,59	39-52	64±2,01	51-91	94±2,38	71-114	122±2,99	76-144	147±2,08	130-167	159±2,32	135-182
	♂♂	12	44±1,04	40-50	63±2,19	56-78	99±2,21	85-111	127±2,61	113-140	153±3,60	136-167	168±3,13	153-186
В среднем	♀♂	37	43±0,52	39-52	64±1,52	51-91	96±1,78	71-114	123±2,20	76-144	149±1,88	130-167	162±1,96	135-186
	♀♀	117	48±0,41	38-57	79±1,16	51-106	115±1,46	71-159	140±1,65	76-188	147±2,08	130-167	159±0,97	135-194
	♂♂	88	48±0,43	39-57	81±1,20	56-105	117±1,53	85-164	141±1,52	113-172	154±3,33	136-167	159±1,44	128-193
	♀♂	205	48±0,30	38-57	80±0,84	51-106	116±1,06	71-164	140±1,15	76-188	149±1,84	130-167	159±0,83	128-194
<i>Прирост</i>														
3+	♀♀	17	50±0,98	43-57	39±2,06	17-50	45±2,47	34-73					21±1,84	3-34
	♂♂	17	51±0,71	46-55	41±1,83	24-54	43±2,44	21-62					21±2,23	7-36
4-	♀♂	34	50±0,61	43-57	40±1,37	17-54	44±1,72	21-73					21±1,43	3-36
	♂♂	2		45; 47		22; 34		28; 42			36; 40			0
4+	♀♀	75	49±0,44	38-57	34±0,81	20-49	35±0,81	19-50	28±0,75	18-56			15±0,62	4-25
	♂♂	56	48±0,49	39-57	33±0,89	19-48	34±0,81	24-49	28±0,80	14-38			15±1,05	3-37
5-	♀♂	131	49±0,33	38-57	33±0,60	19-49	35±0,58	19-50	28±0,55	14-56			15±0,57	3-37
	♂♂	1		45		34		33		22		24		0
5+	♀♀	25	43±0,59	39-52	21±1,58	11-39	30±1,39	18-42	28±1,75	5-45	25±2,08	6-59	13±1,20	2-32
	♂♂	12	44±1,04	40-50	19±1,40	15-29	36±2,09	20-48	28±2,18	19-45	26±1,98	19-42	14±1,42	7-26
В среднем	♀♂	37	43±0,52	39-52	20±1,16	11-39	32±1,23	18-48	28±1,36	5-45	25±1,53	6-59	13±0,93	2-32
	♀♀	117	48±0,41	38-57	32±0,87	11-50	35±0,80	18-73	28±0,70	5-56	25±2,08	6-59	15±0,58	2-34
	♂♂	88	48±0,43	39-57	32±0,97	15-54	36±0,83	20-62	28±0,76	14-45	26±1,83	19-42	16±0,91	0-37
	♀♂	205	48±0,30	38-57	32±0,64	11-54	36±0,58	18-73	28±0,52	5-56	25±1,49	6-59	15±0,51	0-37

Примечание. Расчетление выполнено по чешуе покатников, выловленных в 1985 г.

Таблица 36. Линейный рост и приросты рекрутов атлантического лосося р. Поной в речной период жизни (наши данные), мм

Table 36. Riverine growth of Atlantic salmon first-time spawners entered the Ponoj River in 1985 (our data), mm.

Возраст	n	Год жизни												Скат в море	
		1-й		2-й		3-й		4-й		5-й		6-й			
		M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim
<i>Линейный рост</i>															
2+	2		50; 92		110; 144										141; 166
3·	19	48±1,06	42-58	84±2,94	64-107	130±4,13	104-181							130±4,13	104-181
3+	90	46±0,43	39-55	75±1,01	58-104	111±1,49	82-153							136±1,77	104-178
3· и 3+	109	47±0,40	39-58	76±1,03	58-107	115±1,57	82-181							135±1,64	104-181
4·	39	47±0,72	39-58	72±1,39	55-95	109±2,31	82-163	141±2,34	116-181					141±2,34	116-181
4+	79	44±0,39	39-58	67±0,79	55-95	93±1,15	64-119	124±1,56	98-175					144±1,70	113-190
4· и 4+	118	45±0,37	39-58	69±0,74	55-95	98±1,28	64-163	130±1,48	98-181					143±1,37	113-190
5·	42	44±0,51	39-55	66±0,91	55-79	91±1,42	73-113	121±1,74	104-150	153±1,88	126-184			153±1,88	126-184
5+	13	43±0,97	36-49	64±1,97	55-79	88±2,86	73-104	112±3,11	95-135	139±3,55	126-169			156±3,74	129-178
5· и 5+	55	43±0,44	36-55	65±0,84	55-79	90±1,27	73-113	119±1,59	95-150	150±1,83	126-184			154±1,67	126-184
6·	3	43±1,85	41-47	61±3,35	55-65	80±5,14	70-86	114±5,43	104-123	135±4,73	126-141	163±3,09	160-169	163±3,06	160-169
В среднем	287	46±0,29	36-92	71±0,65	55-144	103±1,02	64-181	126±1,18	95-181	149±1,81	126-184	163±3,09	160-169	142±0,99	104-190
<i>Прирост</i>															
2+	2		50; 92		52; 60										22; 31
3·	19	48±1,06	42-58	36±2,09	22-51	46±3,07	28-80							0	
3+	90	46±0,43	39-55	28±0,77	15-56	37±1,01	19-71							25±0,96	6-46
3· и 3+	109	47±0,40	39-58	29±0,78	15-56	38±1,04	19-80							21±1,21	0-46
4·	39	47±0,72	39-58	26±1,14	15-46	36±1,83	15-71	32±1,15	19-43					0	
4+	79	44±0,39	39-58	23±0,62	12-37	25±0,82	6-43	32±0,96	12-56					20±0,93	3-37
4· и 4+	118	45±0,37	39-58	24±0,57	12-46	29±0,94	6-71	32±0,75	12-56					13±1,06	0-37
5·	42	44±0,51	39-55	22±0,71	14-31	25±1,05	14-43	29±0,93	17-46	32±1,14	19-46			0	
5+	13	43±0,97	36-49	21±1,41	15-31	25±1,64	15-37	24±1,50	15-34	27±1,61	15-34			17±3,47	3-43
5· и 5+	55	43±0,44	36-55	22±0,63	14-31	25±0,88	14-43	28±0,85	15-46	31±1,00	15-46			4±1,24	0-43
6·	3	43±1,85	41-47	18±2,25	14-22	19±1,85	15-22	34±1,79	31-37	21±1,04	19-22	28±4,71	19-34	0	
В среднем	287	46±0,29	36-92	26±0,46	12-60	32±0,67	6-80	31±0,58	12-56	31±1,00	15-46	28±4,71	19-34	14±0,77	0-46

Примечание. Расчисление выполнено по чешуе производителей, выловленных в 1985 г.

Таблица 37. Линейный рост и приросты покатников атлантического лосося р. Поной (наши данные), мм

Table 37. Growth of Atlantic salmon smolts in the Ponoj River (our data), mm

Возраст	n	Год жизни										Наблюденная длина		
		1-й		2-й		3-й		4-й		5-й				
		$M\pm m$	lim	$M\pm m$	lim	$M\pm m$	lim	$M\pm m$	lim	$M\pm m$	lim	$M\pm m$	lim	
<i>Линейный рост</i>														
2+	4	48±0,98	46-50	89±3,38	84-99								127±2,04	121-130
3·	3	46±3,61	39-50	88±4,03	80-93	128±2,96	124-134						128±2,96	124-134
3+	108	43±0,33	36-54	70±0,67	52-87	107±1,11	80-139						133±0,86	107-160
3· и 3+	111	43±0,33	36-54	70±0,72	52-93	108±1,13	80-139						133±0,84	107-160
4·	18	43±0,80	39-49	67±1,48	58-80	100±2,45	86-126	139±2,73	119-166				139±2,73	119-166
4+	88	43±0,45	35-53	66±0,67	54-81	93±0,90	72-113	128±1,55	90-161				145±1,34	111-173
4· и 4+	106	43±0,40	35-53	66±0,61	54-81	94±0,89	72-126	130±1,42	90-166				144±1,22	111-173
5·	8	40±0,98	37-46	62±2,15	54-69	84±1,08	78-88	114±1,21	108-119	148±3,74	137-168		148±3,74	137-168
5+	5	44±1,35	39-46	68±2,78	61-75	90±4,11	80-101	111±4,71	99-127	140±6,99	127-164		153±7,17	136-175
5· и 5+	13	41±0,91	37-46	64±1,82	54-75	86±1,79	78-101	113±1,89	99-127	145±3,54	127-168		150±3,49	136-175
В среднем	234	43±0,25	35-54	68±0,50	52-99	100±0,84	72-139	128±1,36	90-166	145±3,54	127-168		139±0,82	107-175
<i>Прирост</i>														
2+	4	48±0,98	46-50	41±2,65	37-49								38±2,67	31-43
3·	3	46±3,61	39-50	42±0,83	41-43	41±3,65	34-47							0
3+	108	43±0,33	36-54	27±0,53	6-41	38±0,83	22-62						26±1,04	3-50
3· и 3+	111	43±0,33	36-54	27±0,57	6-43	38±0,81	22-62						25±1,08	0-50
4·	18	43±0,80	39-49	24±1,18	17-39	33±2,18	23-58	38±2,16	22-56					0
4+	88	43±0,45	35-53	23±0,47	14-34	27±0,57	17-39	35±1,09	14-58				17±1,05	3-49
4· и 4+	106	43±0,40	35-53	23±0,44	14-39	28±0,63	17-58	35±0,98	14-58				14±1,08	0-49
5·	8	40±0,98	37-46	22±1,64	15-28	22±1,70	17-30	30±1,71	23-39	34±3,48	24-55			0
5+	5	44±1,35	39-46	24±2,40	16-30	22±1,38	19-26	21±1,78	18-26	29±3,84	19-38		13±1,73	9-18
5· и 5+	13	41±0,91	37-46	23±1,35	15-30	22±1,13	17-30	27±1,73	18-39	32±2,59	19-55		5±1,98	0-18
В среднем	234	43±0,25	35-54	25±0,39	6-49	32±0,61	17-62	34±0,93	14-58	32±2,59	19-55		19±0,84	0-50

Примечание. Расчисление выполнено по чешуе рыб, выловленных в 1984 г.

Таблица 38. Линейный рост и приросты покатников атлантического лосося р. Чаваньги (наши данные), мм

Table 38. Growth of the Atlantic salmon smolts in the Tchavan'ga River (our data), mm

Возраст	Пол	n	Год жизни									Скат в море		
			1-й		2-й		3-й		4-й		5-й	M±m	lim	
			M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim	M±m			
<i>Линейный рост</i>														
3+	♀	70	48±0,37	39-56	75±0,82	55-95	101±1,08	81-125					120±1,04	98-145
	♂	46	48±0,46	41-55	76±0,87	68-95	103±1,44	86-133					122±1,24	108-145
4+	♀	116	48±0,29	39-56	75±0,60	55-95	102±0,87	81-133					121±0,80	98-145
	♂	58	44±0,52	36-56	66±0,71	51-86	88±0,80	74-104	110±1,11	98-136			124±1,03	109-144
5+	♀	34	44±0,60	36-53	67±1,09	44-77	92±1,18	82-113	112±1,72	100-143			128±1,73	108-162
	♂	92	44±0,40	36-56	66±0,60	44-86	90±0,69	74-113	111±0,95	98-143			126±0,93	108-162
В среднем	♀	1		42		58		84		101		116		121
	♂	1		46		59		73		95		109		120
В среднем	♀	129	46±0,37	36-56	71±0,70	51-95	95±0,88	74-125	110±1,10	98-136		116	122±0,75	98-145
	♂	81	46±0,41	36-55	72±0,85	44-95	98±1,17	73-133	112±1,74	95-143		109	125±1,06	108-162
	♀♂	210	46±0,27	36-56	71±0,54	44-95	96±0,71	73-133	111±0,95	95-143	109; 116		123±0,62	98-162
<i>Прирост</i>														
3+	♀	70	48±0,37	39-56	27±0,69	12-45	26±0,69	14-41					19±0,64	5-31
	♂	46	48±0,46	41-55	28±0,75	19-43	27±0,97	16-45					19±1,01	3-31
4+	♀	116	48±0,29	39-56	27±0,51	12-45	26±0,57	14-45					19±0,56	3-31
	♂	58	44±0,52	36-56	22±0,52	15-33	23±0,58	16-38	22±0,96	1-45			14±0,69	4-24
5+	♀	34	44±0,60	36-53	22±0,89	1-33	25±0,94	18-47	20±1,20	8-42			16±1,00	6-29
	♂	92	44±0,40	36-56	22±0,46	1-33	24±0,52	16-47	21±0,75	1-45			15±0,57	4-29
В среднем	♀	1		42		16		26		17		15		5
	♂	1		46		13		14		22		14		11
В среднем	♀	129	46±0,37	36-56	22±0,50	12-45	24±0,47	14-41	21±0,94	1-45		15	17±0,53	4-31
	♂	81	46±0,41	36-55	25±0,67	1-43	26±0,70	14-47	20±1,16	8-42		14	18±0,74	3-31
	♀♂	210	46±0,27	36-56	25±0,40	1-45	25±0,40	14-47	21±0,73	1-45	14; 15		17±0,43	3-31

Примечание. В табл. 38 - 40 расчисление выполнено по чешуе рыб, выловленных в 1985 г.

Таблица 39. Линейный рост и прирост рекрутов атлантического лосося р. Варзуги в речной период жизни (наши данные), мм

Table 39. Riverine growth of Atlantic salmon first-time spawners entered the Varzuga River in 1985 (our data), mm

Возраст	n	Год жизни								Скат в море		
		1-й		2-й		3-й		4-й				
		M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim	
<i>Линейный рост</i>												
2+	9	53±2,20	42-62	103±7,80	75-137						103±7,80	75-137
2+	55	49±0,83	40-72	82±2,09	59-137						100±2,26	72-153
2+ и 2·	64	50±0,79	40-72	85±2,28	59-137						101±2,21	72-153
3+	35	46±0,77	39-56	72±1,91	53-90	104±2,98	78-137				104±2,98	78-137
3+	110	45±0,41	37-62	68±0,88	51-97	98±1,43	68-140				113±1,44	81-147
3+ и 3·	145	46±0,36	37-62	69±0,81	51-97	99±1,31	68-140				111±1,34	78-147
4+	32	45±0,85	37-56	65±1,46	50-84	94±2,89	68-142	129±4,02	90-211		129±4,02	90-211
4+	24	43±0,65	37-50	61±1,44	53-78	83±2,34	67-109	107±2,97	87-140		121±3,14	100-159
4+ и 4·	56	44±0,57	37-56	63±1,06	50-84	89±2,05	67-142	120±2,97	87-211		126±2,69	90-211
В среднем	265	46±0,32	37-72	72±0,88	50-137	97±1,15	67-142	120±2,97	87-211		112±1,18	72-211
<i>Прирост</i>												
2+	9	53±2,20	42-62	51±6,13	28-78						0	
2+	55	49±0,83	40-72	33±1,56	13-67						18±0,91	3-41
2+ и 2·	64	50±0,79	40-72	35±1,75	13-78						16±1,12	0-41
3+	35	46±0,77	39-56	25±1,38	13-41	32±1,64	16-53				0	
3+	110	45±0,41	37-62	23±0,67	9-41	29±0,80	13-56				15±0,64	3-34
3+ и 3·	145	46±0,36	37-62	24±0,61	9-41	30±0,73	13-56				12±0,72	0-34
4+	32	45±0,85	37-56	20±0,89	11-31	29±1,77	16-59	35±1,74	22-69		0	
4+	24	43±0,65	37-50	18±1,06	13-31	22±1,20	13-34	24±1,27	14-41		14±1,08	5-28
4+ и 4·	56	44±0,57	37-56	19±0,69	11-31	26±1,23	13-59	30±1,32	14-69		6±1,02	0-28
В среднем	265	46±0,32	37-72	26±0,66	9-78	29±0,64	13-59	30±1,32	14-69		11±0,56	0-41

Примечание. Расчисление выполнено по чешуе производителей, выловленных в 1985 г.

Таблица 40. Линейный рост и прирост рекрутов атлантического лосося р. Умбы в речной период жизни (наши данные), мм

Table 40. Riverine growth of Atlantic salmon first-time spawners entered the Umba River in 1985 (our data), mm

Возраст	n	Год жизни										Скат в море	
		1-й		2-й		3-й		4-й		5-й			
		M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim
<i>Линейный рост</i>													
2-	16	60±2,75	50-99	117±3,43	96-143							117±3,43	96-143
2+	32	54±0,95	39-69	101±2,53	69-127							119±2,32	96-146
2- и 2+	48	56±1,17	39-99	106±2,29	69-143							118±1,91	96-146
3-	95	51±0,54	41-69	84±1,19	62-118	124±1,70	90-189					124±1,70	90-189
3+	34	51±0,98	38-62	82±1,99	56-103	119±2,81	81-149					131±2,88	87-161
3- и 3+	129	51±0,48	38-69	83±1,02	56-118	123±1,46	81-189					126±1,48	87-189
4-	74	47±0,53	38-59	72±1,02	53-96	99±1,58	72-133	130±1,99	96-167			130±1,99	96-167
4+	7	50±2,46	41-59	76±4,08	62-93	106±5,78	78-127	134±4,65	112-152			144±5,59	121-167
4- и 4+	81	48±0,53	38-59	72±1,00	53-96	99±1,53	72-133	131±1,86	96-167			131±1,92	96-167
5-	14	46±1,52	39-59	66±2,08	53-78	86±3,37	69-112	110±4,04	89-146	137±4,70	118-180	137±4,70	118-180
В среднем	272	51±0,39	38-99	83±1,02	53-143	112±1,34	69-189	128±1,84	89-167	137±4,70	118-180	127±1,04	87-189
<i>Прирост</i>													
2-	16	60±2,75	50-99	57±2,58	40-77							0	
2+	32	54±0,95	39-69	47±2,09	15-71							18±1,71	6-46
2- и 2+	48	56±1,17	39-69	50±1,76	15-77							12±1,67	0-46
3-	95	51±0,54	41-69	33±0,84	19-52	40±1,12	12-80					0	
3+	34	51±0,98	38-62	31±1,34	19-46	38±1,46	19-56					11±0,67	6-22
3- и 3+	129	51±0,48	38-69	32±0,71	19-52	39±0,91	12-80					3±0,48	0-22
4-	74	47±0,53	38-59	24±0,72	11-40	27±1,12	12-71	31±1,22	6-56			0	
4+	7	50±2,46	41-59	26±3,02	15-37	30±3,97	12-40	28±4,12	9-40			10±1,40	3-15
4- и 4+	81	48±0,53	38-59	24±0,71	11-40	27±1,07	12-71	31±1,17	6-56			1±0,32	0-15
5-	14	46±1,52	39-59	20±1,47	12-32	20±1,66	12-34	24±2,00	12-40	27±1,66	17-37	0	
В среднем	272	51±0,39	38-99	33±0,75	11-77	34±0,80	12-80	30±1,06	6-56	27±1,66	17-37	4±0,45	0-46

Примечание. Расчеты выполнены по чешуе производителей, выловленных в 1985 г.

Таблица 41. Линейный рост и прирост рекрутов атлантического лосося р. Печоры в речной период жизни (наши данные), мм

Table 41. Riverine growth of Atlantic salmon first-time spawners entered the Pechora River in 1984 (our data), mm

Возраст	n	Год жизни											Скаг в море		
		1-й		2-й		3-й		4-й		5-й		6-й			
		M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim	lim	M±m	Lim	
<i>Линейный рост</i>															
3·	72	51±0,63	41-66	85±1,37	60-119	132±1,91	103-178							132±1,91	103-178
3+	76	49±0,56	41-63	80±1,36	60-116	124±1,75	88-169							139±1,95	100-188
3· и 3+	148	50±0,42	41-66	82±0,98	60-119	128±1,33	88-178							136±1,39	100-188
4·	106	49±0,55	38-67	74±0,98	55-106	108±1,33	74-144	153±1,88	116-206					153±1,88	116-206
4+	32	51±1,07	41-64	75±1,75	61-96	109±2,62	85-138	150±2,57	122-186					163±2,68	135-197
4· и 4+	138	49±0,50	38-67	75±0,85	55-106	108±1,18	74-144	153±1,56	116-206					156±1,61	116-206
5·	64	54±0,86	44-85	78±1,36	56-113	104±1,69	69-147	137±2,05	106-197	174±2,60	131-216			174±2,60	131-216
5+	12	53±2,43	38-66	77±3,46	58-94	100±3,53	85-122	131±5,30	113-175	171±5,88	138-208			183±6,52	144-227
5· и 5+	76	54±0,81	38-85	78±1,26	56-113	103±1,53	69-147	136±1,92	106-197	174±2,36	131-216			176±2,43	131-227
6	2		50; 61		72; 78		94; 106		133; 144		156; 180	175; 206			175; 206
В среднем	364	51±0,32	38-85	78±0,60	55-119	115±0,96	69-178	147±1,32	106-206	174±2,32	131-216	175; 206		152±1,26	100-227
<i>Прирост</i>															
3·	72	51±0,63	41-66	34±1,06	9-56	48±1,31	31-78							0	
3+	76	49±0,56	41-63	31±1,05	17-59	43±1,04	19-66							15±0,81	6-37
3· и 3+	148	50±0,42	41-66	32±0,75	9-59	46±0,85	19-78							8±0,76	0-37
4·	106	49±0,55	38-67	25±0,80	9-55	34±0,87	6-58	45±1,47	13-105					0	
4+	32	51±1,07	41-64	24±1,25	5-39	34±1,58	16-53	41±1,76	16-67					13±1,30	3-41
4· и 4+	138	49±0,50	38-67	25±0,68	5-55	34±0,76	6-58	44±1,21	13-105					3±0,56	0-41
5·	64	54±0,86	44-85	24±1,06	12-48	26±0,87	12-44	33±1,13	14-66	38±1,42	6-64			0	
5+	12	53±2,43	38-66	24±1,90	11-33	23±1,44	16-33	31±2,40	20-53	40±2,83	19-53			13±1,56	3-19
5· и 5+	76	54±0,81	38-85	24±0,94	11-48	25±0,77	12-44	32±1,02	14-66	38±1,27	6-64			2±0,59	0-19
6·	2		50; 61		17; 22		22; 28		37; 39		23; 36	19; 27		0	
В среднем		51±0,32	38-85	28±0,48	5-59	37±0,64	6-78	40±0,94	13-105	38±1,26	6-64	19; 27		5±0,42	0-41

Примечание. Расчисление выполнено по чешуе производителей, выловленных в 1984 г.

Таблица 42. Видовой состав ихтиофауны на НВУ атлантического лосося в северных реках России

Table 42. Fish species composition in the Atlantic salmon breeding grounds in the rivers of the North Russia

Вид рыбы \ Река	Река																							
	Печенга	Б. Зап. Лица	Ура	Тулума	Кола	Варзина	Сидоровка	Йоканьга	Поной	Стрельна	Чаваньга	Варзуга	Умба	Онега	Пинга	Вьмь	Мезень	Зим. Золотица	Сояна	Шугор	Волонга	Пижма	Ильч	Печора
Атлантический лосось	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
Кумжа	2	1	2	1	2	2	2	3	1	2	2	1	1	0	0	0	0	2	1	0	2	0	0	0
Арктический голец	1	1	1	0	0	3	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Сиг	2	2	2	2	2	2	2	3	1	2	1	1	2	2	2	3	1	2	0	1	0	1	1	2
Европейский хариус	0	0	0	3	0	0	0	0	3	3	2	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
Щука	1	2	2	3	2	2	3	3	1	1	2	1	2	1	2	2	2	2	2	1	1	1	2	2
Язь	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	2	1	1	1	1	1	0	1	1	1
Елец	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	2	0	2	2	0	0	0	0	0	0
Плотва	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	2	2	2	1	2	1	1	0	1	2	1
Пескарь	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0
Речной голянь	3	3	3	3	2	3	3	2	3	3	2	3	3	2	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
Гонец усатый	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	3	3	3	3	2	3	1	3	3	3
Колюшка трехиглая	1	1	1	1	1	1	2	1	1	2	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Колюшка девятиглая	2	2	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	1	0	0	0	2	2	1	0	0	0	0	0
Ерш	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	1	2	2	2	1	2	1	0	1	2	1
Окунь	2	2	0	2	0	0	0	0	2	1	1	1	2	1	2	2	2	1	3	1	0	1	2	2
Налим	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3	2	2	2	2	2	2	3	2	2	2	3	2
Подкаменщик	0		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	3	3	3		3	3	1	3	3	3

Примечание. При составлении таблицы использованы следующие источники: реки Печенга, Бол. Зап. Лица, Ура, Тулома, Кола, Сидоровка, Варзина, Йоканьга, Поной, Чаваньга – Зубченко и др., 1991; р. Умба – Кузьмин и др., 1989; р. Стрельна – Долотов, 1997; р. Онега – по устному сообщению С.В. Кулиды; реки Печора, Ильч, Печорская Пижма, Шугор, Мезень, Варзуга, Вьмь – наши данные; р. Зимняя Золотица – Новоселов и др., 2001; р. Волонга – Даниленко, 1964; 0 – отсутствует, 1 – малочислен, 2 – обычен, 3 – многочислен.

Таблица 43. Линейный рост и приросты рекрутов атлантического лосося р. Печенги в морской период жизни (наши данные), мм

Table 43. Sea growth of Atlantic salmon first-time spawners entered the Pechenga River in 1985 (our data), mm

Возраст	Пол	n	Год жизни						Заход в реку	
			1-й		2-й		3-й		M±m	lim
			M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim		
<i>Линейный рост</i>										
P+1+	♀♀	157	446±2,19	370-506					582±2,69	490-660
	♂♂	184	440±2,13	354-543					577±2,79	470-670
P+2+	♀♂	341	443±1,54	354-543					579±1,95	470-670
	♀♀	162	449±2,55	291-520	749±4,32	484-889			806±3,68	550-940
P+2+	♂♂	8	456±8,73	425-491	768±15,06	715-838			834±16,48	750-895
	♀♂	170	449±2,46	291-520	750±4,20	484-889			808±3,61	550-940
P+3-	♀♀	28	435±5,75	366-506	770±6,84	668-861	990±7,24	910-1100	990±7,24	910-1100
	♂♂	6	459±9,72	424-480	845±20,94	746-880	1057±21,72	960-1100	1057±21,72	960-1100
P+3+	♀♂	34	440±5,21	366-506	783±8,23	668-880	1002±8,20	910-1100	1002±8,20	910-1100
	♀♀	32	434±5,02	383-495	777±6,66	686-861	972±6,93	865-1053	1003±6,82	890-1090
P+3+	♂♂	12	432±9,93	382-500	805±14,23	734-879	1025±17,32	914-1119	1059±19,54	940-1180
	♀♂	44	434±4,49	382-500	785±6,42	686-879	987±7,67	865-1119	1018±8,07	890-1180
В среднем	♀♀	379	445±1,56	291-520	756±3,48	484-889	981±5,10	865-1100	744±8,02	490-1100
	♂♂	210	441±2,01	354-544	803±10,58	715-880	1036±13,74	914-1119	628±10,12	470-1180
	♀♂	589	444±1,23	291-544	761±3,42	484-889	993±5,65	865-1119	702±6,69	470-1180

Возраст	Пол	n	Год жизни						Заход в реку	
			1-й		2-й		3-й		M±m	lim
			M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim		
<i>Прирост</i>										
P+1+	♀♀	157	291±2,08	217-371					136±1,69	89-186
	♂♂	184	284±1,94	210-368					137±1,49	81-185
P+2+	♀♂	341	287±1,43	210-371					137±1,12	81-186
	♀♀	162	295±2,66	140-366	301±3,37	41-475			57±3,04	17-348
	♂♂	8	292±10,74	255-340	312±8,38	280-348			66±5,69	35-88
	♂♀	170	295±2,58	140-366	301±3,24	41-475			57±2,91	17-348
P+3-	♀♀	28	290±6,81	190-387	334±4,03	298-386	220±4,71	147-260	0	
	♂♂	6	305±12,49	265-336	385±17,43	322-431	212±28,50	80-284	0	
P+3+	♀♂	34	293±6,03	190-387	343±5,52	298-431	219±6,07	80-284	0	
	♀♀	32	289±4,99	234-344	342±4,53	295-400	195±4,97	135-251	31±2,65	9-97
	♂♂	12	286±7,61	243-317	374±11,20	298-409	219±9,24	180-288	34±4,36	15-61
В среднем	♀♂	44	288±4,14	234-344	351±4,90	295-409	202±4,64	135-288	32±2,25	9-97
	♀♀	379	293±1,57	140-387	311±2,83	41-475	207±3,78	135-260	84±2,84	0-348
	♂♂	210	285±1,84	210-368	358±9,08	280-431	217±10,82	80-288	124±2,72	0-185
	♀♂	589	290±1,21	140-387	316±2,85	41-475	209±3,82	80-288	98±2,22	0-348

Примечание. В табл. 43 – 48 расчисление выполнено по чешуе производителей, выловленных в 1985 г.

Таблица 44. Линейный рост и приросты рекрутов атлантического лосося р. Бол. Западной Лицы в морской период жизни (наши данные), мм

Table 44. Sea growth of Atlantic salmon first-time spawners entered the Big West Litsa River in 1985 (our data), mm

Возраст	Пол	n	Год жизни						Заход в реку	
			1-й		2-й		3-й			
			M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim
<i>Линейный рост</i>										
P+1+	♀♀	47	429±3,34	369-480					576±4,57	510-650
	♂♂	158	421±1,97	342-515					555±2,70	470-660
P+2+	♀♂	205	423±1,71	342-515					560±2,41	470-660
	♀♀	69	439±3,27	373-509	726±3,66	641-797			775±4,07	690-860
P+3·	♂♂	29	431±4,61	391-492	725±9,25	645-831			780±10,2	680-900
	♀♂	98	437±2,70	373-509	726±3,73	641-831			776±4,13	680-900
P+3+	♀♀	17	411±8,61	323-460	732±12,27	587-819	928±11,96	770-970	928±10,96	770-970
	♂♂	7	449±19,50	405-557	803±35,15	720-993	994±19,88	950-1070	994±19,88	950-1070
P+3+	♀♂	24	422±8,84	323-557	753±14,59	587-993	947±11,37	770-1070	947±11,37	770-1070
	♀♀	9	380±10,33	336-447	688±17,27	609-785	866±19,57	763-956	892±19,07	790-970
В среднем	♂♂	15	408±5,86	371-447	749±13,32	646-830	947±14,72	845-1023	974±14,51	870-1070
	♀♂	24	398±5,96	336-447	726±12,00	609-830	917±14,15	763-1023	943±13,98	790-1070
В среднем	♀♀	142	429±2,62	323-509	724±3,94	587-819	906±11,30	763-970	735±10,78	510-970
	♂♂	209	422±1,83	342-557	743±8,72	645-993	962±12,56	845-1070	631±10,27	470-1070
В среднем	♀♂	351	425±1,53	323-557	730±4,03	587-993	932±9,25	763-1070	673±7,98	470-1070
	<i>Прирост</i>									
P+1+	♀♀	47	280±3,21	226-329					147±2,99	112-199
	♂♂	158	273±2,08	176-341					134±1,49	83-185
P+2+	♀♂	205	275±1,77	176-341					137±1,39	83-199
	♀♀	69	288±2,78	227-335	287±3,29	213-341			48±1,73	12-85
P+3·	♂♂	29	281±4,07	249-337	294±7,41	220-393			55±2,77	30-85
	♀♂	98	286±2,31	227-337	289±3,17	213-393			503±1,51	12-85
P+3+	♀♀	17	264±8,12	190-319	321±6,79	264-377	195±7,15	120-247	0	
	♂♂	7	308±18,22	258-408	354±16,59	314-437	191±25,25	77-260	0	
P+3+	♀♂	24	277±8,65	190-408	331±7,31	264-437	194±8,59	77-260	0	
	♀♀	9	237±9,83	201-299	309±7,47	272-338	177±7,70	139-215	26±3,77	14-46
В среднем	♂♂	15	257±4,91	232-293	341±9,81	241-394	198±6,56	164-256	27±2,66	7-47
	♀♂	24	250±5,08	201-299	329±7,37	241-394	190±5,33	139-256	27±2,12	7-47
В среднем	♀♀	142	279±2,32	190-335	295±3,08	213-377	189±5,55	120-247	74±4,70	0-199
	♂♂	209	274±1,88	176-408	316±6,57	220-437	196±8,83	77-260	111±3,13	0-185
В среднем	♀♂	351	276±1,46	176-408	303±3,14	213-437	192±5,01	77-260	96±2,83	0-199

Таблица 45. Линейный рост и приросты рекрутов атлантического лосося р. Уры в морской период жизни (наши данные), мм

Table 45. Sea growth of Atlantic salmon first-time spawners entered the Ura River in 1985 (our data), mm

Возраст	Пол	n	Год жизни						Заход в реку	
			1-й		2-й		3-й			
			M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim
<i>Линейный рост</i>										
P+1+	♀♀	31	418±5,84	336-475					564±5,60	510-630
	♂♂	161	436±2,28	368-544				577±2,93	490-680	
P+2+	♀♂	192	433±2,18	336-544				575±2,63	490-680	
	♀♀	93	443±2,83	317-519	750±3,15	657-822		802±3,21	710-880	
P+3·	♂♂	8	453±11,00	415-509	780±19,06	728-892		836±18,84	780-945	
	♀♂	101	444±2,75	317-519	752±3,33	657-892		805±3,40	710-945	
P+3+	♀♀	9	406±11,27	363-449	740±13,33	680-810	922±13,23	865-1000	922±13,23	865-1000
	♂♂	6	427±18,21	368-475	791±30,37	677-860	1038±24,66	935-1100	1038±24,66	935-1100
P+3+	♀♂	15	414±9,91	363-475	760±15,39	677-860	969±19,44	865-1100	969±19,44	865-1100
	♀♀	18	412±7,59	327-465	736±9,92	651-789	927±12,42	810-1022	954±12,33	830-1035
В среднем	♂♂	10	421±11,38	365-476	788±14,96	717-849	1006±13,28	942-1058	1047±14,89	975-1110
	♀♂	28	415±6,29	327-476	755±9,47	651-849	955±11,70	810-1058	987±12,68	830-1110
В среднем	♀♀	151	432±2,64	317-519	747±3,03	651-822	925±9,24	810-1022	779±10,29	510-1035
	♂♂	185	436±2,21	365-544	786±11,15	677-892	1018±12,58	935-1100	628±10,59	490-1110
В среднем	♀♂	336	434±1,70	317-544	753±3,34	651-892	960±10,11	810-1100	696±8,48	490-1110
	<i>Прирост</i>									
P+1+	♀+♀	31	277±5,62	209-326					146±4,58	106-233
	♂+♂	161	294±2,19	210-401					140±1,77	72-197
P+2+	♀♂	192	292±2,10	209-401					141±1,66	72-233
	♀+♀	93	298±3,10	164-379	307±3,35	244-482			53±1,53	23-94
P+3·	♂+♂	8	310±12,81	270-384	327±9,79	301-383			56±1,77	48-62
	♀♂	101	299±3,03	164-384	308±3,21	244-482			53±1,42	23-94
P+3·	♀+♀	9	275±10,12	232-330	333±6,83	303-367	183±10,07	144-224	0	
	♂♂	6	290±12,48	247-316	364±20,29	296-421	248±20,37	205-335	0	
P+3+	♀♂	15	281±7,82	232-330	346±9,53	296-421	209±12,91	144-335	0	
	♀♀	18	276±6,85	184-325	324±6,51	247-369	191±6,86	132-242	27±3,02	13-58
В среднем	♂♂	10	275±7,85	237-305	367±9,42	322-415	218±12,11	170-306	41±4,30	17-56
	♀♂	28	275±7,85	237-305	339±6,56	247-415	201±6,54	132-306	32±2,72	13-58
В среднем	♀♀	151	290±2,58	164-379	311±2,91	244-482	188±5,60	132-242	66±3,79	0-233
	♂♂	185	294±2,09	210-401	353±7,82	296-421	229±10,98	170-335	127±3,08	0-197
В среднем	♀♂	336	292±1,64	164-401	318±3,03	244-482	204±6,13	132-335	99±2,92	0-233

Таблица 46. Линейный рост и приросты рекрутов атлантического лосося р. Туломы в морской период жизни (наши данные), мм

Table 46. Sea growth of Atlantic salmon first-time spawners entered the Tuloma River in 1985 (our data), mm

Возраст	Пол	n	Год жизни						Заход в реку	
			1-й		2-й		3-й			
			M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim
<i>Линейный рост</i>										
P+1+	♀♀	18	421±8,58	321-472					546±8,63	450-600
	♂♂	138	428±2,49	354-541					560±3,18	460-660
	♀♂	156	427±2,41	321-541					558±2,99	450-660
P+2.*	♀♀	6	438±4,25	423-450	712±10,78	690-750			712±10,78	690-750
	♀♂	111	435±2,52	371-508	714±3,64	626-825			753±3,46	660-850
P+2+	♂♂	19	431±5,83	384-479	731±11,52	661-819			772±11,61	700-850
	♀♀	130	434±2,31	371-508	717±3,54	626-825			756±3,43	660-850
	♀♂	30	401±6,21	319-525	696±9,53	549-849	891±10,35	690-1000	891±10,35	690-1000
P+3.	♂♂	14	411±6,57	363-442	766±15,61	692-886	970±13,90	870-1050	970±13,90	870-1050
	♀♀	44	404±4,73	319-525	718±9,47	549-886	916±9,96	690-1050	916±9,96	690-1050
	♀♂	16	400±6,78	368-447	696±13,33	577-787	868±15,40	756-961	894±15,48	780-985
P+3+	♀♀	9	393±8,07	357-431	724±18,33	649-799	937±21,27	837-1035	969±23,90	870-1090
	♂♂	25	398±5,16	357-447	706±10,90	577-799	893±13,92	756-1035	921±15,78	780-1090
	♀♂	180	425±2,40	319-525	709±3,37	549-849	883±8,67	690-1000	767±7,79	450-1000
В среднем	♀♀	181	425±2,18	354-541	740±8,46	649-886	957±12,07	837-1050	635±11,12	460-1090
	♂♂	361	425±1,62	319-541	716±3,31	549-886	908±8,16	690-1050	701±7,63	450-1090
	♀♂									
<i>Прирост</i>										
P+1+	♀♀	18	273±8,27	192-334					125±4,31	103-163
	♂♂	138	279±2,44	208-341					132±2,33	59-199
	♀♂	156	279±2,36	192-341					131±2,13	59-199
P+2.*	♀♀	6	298±4,84	277-310	274±7,23	254-301			0	
	♀♂	111	283±2,51	183-343	279±2,50	209-371			39±1,24	13-86
P+2+	♂♂	19	284±5,92	237-331	300±8,76	234-379			41±3,44	15-72
	♀♀	130	283±2,30	183-343	282±2,55	209-379			39±1,18	13-86
	♀♂	30	252±6,63	178-371	296±5,70	230-347	195±7,92	41-276	0	
P+3.	♂♂	14	260±7,19	226-318	355±12,03	301-445	204±8,66	153-255	0	
	♀♀	44	255±5,05	178-371	315±6,81	230-445	198±6,05	41-276	0	
	♀♂	16	247±6,79	208-303	296±10,53	168-340	172±8,65	115-251	26±2,73	13-56
P+3+	♀♀	9	253±7,81	210-286	331±15,47	277-397	212±13,97	158-275	33±3,67	16-55
	♂♂	25	249±5,11	208-303	309±9,20	168-397	187±8,30	115-275	28±2,24	13-56
	♀♂	180	274±2,40	178-371	284±2,33	168-371	187±6,13	41-276	39±2,59	0-163
В среднем	♀♀	181	277±2,15	208-341	324±7,35	234-445	207±7,44	153-275	107±3,92	0-199
	♂♂	361	276±1,61	178-371	292±2,65	168-445	194±4,89	41-276	73±2,95	0-199
	♀♂									

* Включен один самец.

Таблица 47. Линейный рост и приросты рекрутов атлантического лосося р. Колы в морской период жизни (наши данные), мм

Table 47. Sea growth of Atlantic salmon first-time spawners entered the Kola River in 1985 (our data), mm

Возраст	Пол	n	Год жизни								Заход в реку		
			1-й		2-й		3-й		4-й				
			$M \pm m$	lim	$M \pm m$	lim	$M \pm m$	lim	$M \pm m$	lim	$M \pm m$	lim	
<i>Линейный рост</i>													
P+1+	♀♀	3	436±32,27	381-493								560±40,01	520-640
	♂♂	105	470±2,90	356-551								636±3,71	540-720
P+2+	♀♀	108	469±2,96	356-551								634±3,91	520-720
	♂♂	83	472±3,74	401-589	789±5,05	699-933						855±6,30	770-1000
P+3-	♀♀	5	468±12,39	431-500	792±11,90	752-822						860±23,88	790-940
	♂♂	88	472±3,58	401-589	789±4,81	699-933						855±6,07	770-1000
P+3-	♀♀	17	433±7,91	392-498	770±10,89	711-865	963±9,34	890-1040				963±9,34	890-1040
	♂♂	8	437±9,02	392-464	811±15,17	736-869	1032±17,82	970-1090				1032±17,82	970-1090
P+3+	♀♀	25	434±6,00	392-498	783±9,52	711-869	985±10,64	890-1090				985±10,64	890-1090
	♂♂	26	415±4,75	376-473	749±8,98	661-844	946±9,88	850-1033				977±9,61	880-1060
P+4-	♀♀	12	433±7,48	395-470	792±16,74	711-876	997±15,65	927-1085				1030±17,49	950-1110
	♂♂	38	421±4,20	376-473	763±8,63	661-876	962±9,12	850-1085				994±9,38	880-1110
P+4-	♀♀	4	403±9,00	379-420	755±30,85	681-832	973±30,80	927-1064	1090±29,15	1030-1170		1090±29,15	1030-1170
	♂♂	4	403±9,00	379-420	755±30,85	681-832	973±30,80	927-1064	1090±29,15	1030-1170		1090±29,15	1030-1170
В среднем	♀♀	129	455±3,57	376-589	778±4,30	661-933	953±7,06	850-1040				887±8,08	520-1060
	♂♂	134	463±2,85	356-551	792±9,45	681-876	1005±11,45	927-1090	1090±29,15	1030-1170		717±14,11	540-1170
В среднем	♀♀	263	459±2,28	356-589	781±3,93	661-933	972±6,79	850-1090	1090±29,15	1030-1170		800±9,73	520-1170
	♂♂	263	459±2,28	356-589	781±3,93	661-933	972±6,79	850-1090	1090±29,15	1030-1170		800±9,73	520-1170
<i>Прирост</i>													
P+1+	♀♀	3	287±29,79	239-342								124±18,88	87-147
	♂♂	105	316±2,87	233-397								166±2,84	87-225
P+2+	♀♀	108	316±2,91	233-397								165±2,88	87-225
	♂♂	83	310±3,47	259-419	317±3,92	219-437						65±3,62	19-157
P+2+	♀♀	5	314±15,70	270-365	324±6,57	310-349						68±13,37	38-117
	♂♂	88	310±3,37	259-419	317±3,72	219-437						65±3,48	19-157
P+3-	♀♀	17	285±7,23	244-340	337±6,11	301-410	193±11,59	73-252				0	
	♂♂	8	286±10,57	247-325	375±10,71	343-424	221±9,09	168-249				0	
P+3+	♀♀	25	286±5,84	244-340	349±6,36	301-424	202±8,70	73-252				0	
	♂♂	26	272±5,57	197-325	334±6,57	262-400	197±6,82	117-255				30±4,55	8-117
P+3+	♀♀	12	282±6,99	249-315	359±11,49	308-424	205±7,33	151-247				33±5,28	15-83
	♂♂	38	275±4,41	197-325	342±6,00	262-424	200±5,19	117-255				31±3,49	8-117
P+4-	♀♀	4	259±7,10	242-273	352±28,0	302-432	218±13,00	189-246	117±7,25	103-133		0	
	♂♂	129	298±3,05	197-419	323±3,12	219-437	196±6,08	73-255				51±3,42	0-157
В среднем	♀♀	134	310±2,77	233-397	356±7,19	302-432	212±5,26	151-249	117±7,25	103-133		135±5,61	0-225
	♂♂	263	304±2,08	197-419	329±3,04	219-437	202±4,42	73-255	117±7,25	103-133		94±4,21	0-225

Таблица 48. Линейный рост и приросты рекрутов атлантического лосося р. Йоканьга в морской период жизни (наши данные), мм

Table 48. Sea growth of Atlantic salmon first-time spawners entered the Iokanga River in 1987 (our data), mm

Возраст	Пол	n	Год жизни						Заход в реку	
			1-й		2-й		3-й		M±m	lim
			M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim		
<i>Линейный рост</i>										
P+1+	♀♀	3	408±21,44	371-445					563±37,56	500-630
	♂♂	341	405±1,50	316-500				567±2,19	455-740	
	♀♂	344	405±1,50	316-500				567±2,19	455-740	
P+2-	♀♀	3	396±16,93	367-425	688±22,05	655-730		688±22,05	655-730	
	♀♀	123	401±2,21	332-462	700±3,59	618-808		773±4,19	680-890	
P+2+	♂♂	10	420±12,33	364-480	750±24,58	645-882		813±22,33	715-940	
	♀♂	133	405±3,28	332-718	703±3,93	618-882		776±4,29	680-940	
P+3-	♀♀	59	443±4,76	379-624	731±5,62	652-875	893±4,73	815-970	893±4,73	815-970
	♂♂	20	460±6,46	366-498	810±9,63	731-881	981±7,60	905-1050	981±7,60	905-1050
	♀♂	79	447±3,98	366-624	751±6,19	652-881	915±5,89	815-1050	915±5,89	815-1050
P+3+	♀♀	21	434±6,35	368-475	713±7,48	641-777	873±6,02	838-945	900±6,55	850-980
	♂♂	14	447±9,67	386-501	775±10,09	696-853	957±11,29	881-1027	993±10,13	935-1065
	♀♂	35	439±5,45	368-501	737±7,91	641-853	906±9,03	838-1027	937±9,54	850-1065
В среднем	♀♀	209	416±2,41	332-624	710±2,95	618-875	888±3,93	815-970	815±5,54	500-980
	♂♂	385	410±1,80	316-718	783±8,86	645-882	971±6,67	881-1050	610±6,62	455-1065
	♀♂	594	412±1,45	316-718	723±3,38	618-882	912±4,93	815-1050	682±6,20	455-1065
<i>Прирост</i>										
P+1+	♀♀	3	258±6,33	246-268					155±16,19	129-185
	♂♂	341	235±1,49	145-342				162±1,44	93-291	
	♀♂	344	235±1,48	145-342				162±1,43	93-291	
P+2-	♀♀	3	230±7,13	218-242	292±31,99	230-334		0		
	♀♀	123	223±2,13	143-289	299±3,12	190-392		73±2,85	18-160	
P+2+	♂♂	10	232±12,07	181-312	330±14,66	266-403		63±7,11	32-110	
	♀♂	133	224±2,16	143-312	301±3,15	190-403		72±2,70	18-160	
P+3-	♀♀	59	256±4,17	198-422	288±3,70	216-352	162±4,70	15-242	0	
	♂♂	20	269±8,35	146-315	350±11,32	254-514	171±8,87	95-242	0	
	♀♂	79	259±3,79	146-422	304±4,98	216-514	164±4,16	15-242	0	
P+3+	♀♀	21	258±6,46	209-305	279±4,98	241-315	160±6,08	96-204	27±2,70	7-64
	♂♂	14	253±9,08	202-315	328±5,86	292-366	182±6,89	147-243	36±4,61	17-89
	♀♂	35	256±5,25	202-315	298±5,57	241-366	169±4,85	96-243	31±2,53	7-89
В среднем	♀♀	209	236±2,16	143-422	294±2,28	190-392	162±3,80	15-242	48±3,00	0-185
	♂♂	385	238±1,51	145-342	338±6,47	254-514	175±5,94	95-243	146±2,60	0-291
	♀♂	594	237±1,24	143-422	302±2,44	190-514	166±3,24	15-243	112±2,77	0-291

Примечание. Расчисление выполнено по чешуе производителей, выловленных в 1987 г.

Таблица 49. Линейный рост и приросты рекрутов атлантического лосося р. Поной в морской период жизни (наши данные), мм

Table 49. Sea growth of Atlantic salmon first-time spawners entered the Ponoy River in 1985 (our data), mm

Возраст	Пол	n	Год жизни				Заход в реку	
			1-й		2-й		M±m	lim
			M±m	lim	M±m	lim		
<i>Линейный рост</i>								
P+1+	♀♀	17	401±5,55	357-449			584±7,25	535-635
	♂♂	118	395±2,71	316-509			551±4,60	440-680
	♀♂	135	396±2,47	316-509			555±4,22	440-680
P+2.	♀♀	2		380; 384		640; 645		640; 645
P+2+	♀♀	102	362±2,78	278-432	637±4,04	534-745	720±4,34	615-820
	♂♂	46	362±4,75	263-442	687±12,27	440-846	776±12,37	520-905
В среднем	♀♂	148	362±2,41	263-442	653±5,06	440-846	737±5,29	520-905
	♀♀	121	368±2,75	278-449	638±3,96	534-745	699±5,78	535-820
	♂♂	164	386±2,63	263-509	687±12,27	440-846	614±9,22	440-905
	♀♂	285	378±1,98	263-509	653±4,99	440-846	650±6,35	440-905
<i>Прирост</i>								
P+1+	♀♀	17	250±5,22	211-289			183±7,17	141-240
	♂♂	118	254±2,60	169-349			156±3,06	61-274
	♀♂	135	253±2,36	169-349			160±2,92	61-274
P+2.	♀♀	2		224; 227		256; 265		0
P+2+	♀♀	102	220±2,48	144-274	271±3,86	78-365	83±2,61	29-145
	♂♂	46	220±5,13	115-298	318±11,28	100-466	89±4,15	24-157
	♀♂	148	220±2,33	115-298	286±4,73	78-466	84±2,22	24-157
В среднем	♀♀	121	225±2,41	144-289	271±3,79	78-365	95±4,15	0-240
	♂♂	164	244±2,64	115-349	318±11,28	100-466	137±3,44	24-274
	♀♂	285	236±1,91	115-349	285±4,67	78-466	119±2,92	0-274

Примечание. В табл. 49 – 52 расчисление выполнено по чешуе производителей, выловленных в 1985 г.

Таблица 50. Линейный рост и прирост рекрутов атлантического лосося р. Варзуги в морской период жизни (наши данные), мм

Table 50. Sea growth of Atlantic salmon first-time spawners entered the Varzuga River in 1985 (our data), mm

Возраст	Пол	n	Год жизни				Заход в реку	
			1-й		2-й		M±m	lim
			M±m	lim	M±m	lim		
<i>Линейный рост</i>								
P+1+	♀ ♂	95	405±3,82	277-498			601±6,43	440-735
		88	419±3,44	333-503			627±8,18	475-770
		183	412±2,63	277-503			614±5,24	440-770
P+2·	♀ ♂	13	393±7,09	342-426	630±8,76	575-685	630±8,76	575-685
		17	392±5,31	354-431	647±9,04	605-755	647±9,04	605-755
		30	393±4,22	342-431	640±6,48	575-755	640±6,48	575-755
P+2+	♀ ♂	30	376±9,59	145-457	621±7,20	496-722	715±8,18	610-820
		29	405±11,53	122-471	713±13,23	546-866	812±14,33	670-945
		59	390±7,65	122-471	666±9,57	496-866	763±10,32	610-945
В среднем	♀ ♂	138	398±3,55	145-498	624±5,66	496-722	628±6,24	440-820
		134	413±3,50	122-503	689±10,10	546-866	670±9,05	475-945
		272	405±2,53	122-503	657±6,82	496-866	649±5,60	440-945
<i>Прирост</i>								
P+1+	♀ ♂	94	288±3,31	184-367			196±4,65	78-289
		90	310±3,28	208-379			208±6,57	94-314
		184	298±2,46	184-379			201±3,99	78-314
P+2·	♀ ♂	11	291±6,80	254-320	237±5,40	215-274	0	
		13	296±6,61	251-331	255±7,25	213-332	0	
		24	294±4,71	251-331	247±4,96	213-332	0	
P+2+	♀ ♂	26	265±9,49	32-323	245±10,39	102-486	94±7,35	13-224
		26	295±10,49	31-349	308±11,13	188-475	99±7,49	23-190
		52	279±7,27	31-349	276±8,60	102-486	96±5,21	13-224
В среднем	♀ ♂	138	283±3,23	32-367	243±7,41	102-486	155±6,59	0-289
		134	305±3,27	31-379	289±8,38	188-475	158±7,93	0-314
		272	294±2,38	31-379	266±6,10	102-486	156±5,13	0-314

Примечание. Расчисление выполнено по чешуе производителей, выловленных в 1985 г.

Таблица 51. Линейный рост и прирост рекрутов атлантического лосося р. Варзуги из различных сезонных групп в морской период жизни (наши данные), мм

Table 51. Sea growth of Atlantic salmon first-time spawners from various seasonal groups (our data), mm

Сезонная группа, возраст по морю	Пол	n	Длина покотника	Год жизни в море				Скат в море	
				1-й		2-й		M±m	lim
				M±m	lim	M±m	lim		
<i>Линейный рост</i>									
Заледка, 2·	♀♀	9	96,6±4,3	388,7±9,6	341,6-425,5	626,7±10,8	575,0-665,0	626,7±10,8	575,0-665,0
	♂♂	15	97,0±3,9	390,4±5,7	353,6-431,0	637,3±5,9	605,0-700,0	637,3±5,9	605,0-700,0
	♀♂	24	96,8±2,8	389,8±4,9	341,6-431,0	633,3±5,4	575,0-700,0	633,3±5,4	575,0-700,0
Закройка, 2 и 2+	♀♀	9	106,7±3,1	396,1±6,0	362,1-414,8	627,4±10,2	570,6-685,0	646,7±10,6	610,0-695,0
	♂♂	6	100,5±5,2	401,9±14,0	354,0-452,7	702,9±16,4	667,0-755,0	723,3±15,9	690,0-785,0
	♀♂	15	104,2±2,8	398,4±6,4	354,0-452,7	657,6±13,1	570,6-755,0	677,3±13,2	610,0-785,0
Осень, 2+	♀♀	25	113,3±3,4	373,0±11,3	144,6-456,9	621,3±8,3	495,5-722,1	727,2±7,4	665,0-820,0
	♂♂	25	111,3±2,8	406,0±13,1	121,8-471,4	716,7±15,0	545,9-865,9	826,6±14,4	670,0-945,0
	♀♂	50	112,3±2,2	389,5±8,9	121,8-471,4	669,0±10,9	495,5-865,9	776,9±10,7	665,0-945,0
Осень, 1+	♀♀	80	117,3±2,4	408,7±4,2	277,0-498,2	332,9-502,8		618,8±5,4	480,0-735,0
	♂♂	62	113,1±2,3	426,0±4,2	277,0-502,8			665,4±7,1	527,0-770,0
	♀♂	142	115,4±1,7	416,2±3,1	277,0-502,8			639,1±4,7	480,0-770,0
Межень, 1+	♀♀	15	118,5±5,8	387,5±7,6	328,0-437,7			506,0±10,8	440,0-580,0
	♂♂	26	101,7±2,8	404,0±4,7	352,4-463,7			536,7±5,6	475,0-585,0
	♀♂	41	107,8±3,0	398,0±4,2	328,0-463,7			525,5±5,7	440,0-585,0
<i>Прирост</i>									
Заледка, 2·	♀♀	9	292,1±9,3	254,3-319,6	238,0±5,5	217,1-261,1	0		
	♂♂	15	293,5±7,2	251,3-331,4	246,9±5,0	212,6-278,3	0		
	♀♂	24	292,9±5,6	251,3-331,4	243,6±3,8	212,6-278,3	0		
Закройка, 2 и 2+	♀♀	9	289,4±5,6	260,7-309,9	231,3±7,2	208,6-274,0	19,3±7,0	0-50,2	
	♂♂	6	301,4±13,8	243,3-338,8	301,0±11,6	256,8-332,4	20,5±6,7	0-35,8	
	♀♂	15	294,2±6,4	243,3-338,8	259,2±10,9	208,6-332,4	19,8±4,8	0-50,2	
Осень, 2+	♀♀	25	259,7±11,1	32,4-322,8	248,2±12,3	101,6-485,8	105,9±6,5	45,4-224,5	
	♂♂	25	294,7±11,9	31,5-348,9	310,7±12,7	187,9-475,1	109,9±6,3	58,0-189,9	
	♀♂	50	277,2±8,4	31,5-348,9	279,5±9,8	101,6-485,8	107,9±4,5	45,4-224,5	
Листопадка, 1+	♀♀	80	291,4±3,6	183,5-367,2			210,0±3,5	121,0-289,0	
	♂♂	62	312,9±4,0	208,2-378,8			239,4±5,3	132,8-314,1	
	♀♂	142	300,8±2,8	183,5-378,8			222,9±3,2	121,0-314,1	
Межень, 1+	♀♀	15	269,1±6,4	224,1-303,1			118,5±7,3	78,2-181,8	
	♂♂	26	302,3±5,4	264,9-361,7			132,7±5,1	94,2-207,6	
	♀♂	41	290,2±4,8	224,1-361,7			127,5±4,3	78,2-207,6	

Примечание. Расчеты выполнены по чешуе производителей, выловленных в 1985 г.

Таблица 52. Линейный рост и приросты рекрутов атлантического лосося р. Умбы в морской период жизни (наши данные), мм

Table 52. Sea growth of Atlantic salmon first-time spawners entered the Uмба River in 1985 (our data), mm

Возраст	Пол	n	Год жизни				Заход в реку	
			1-й		2-й		M±m	lim
			M±m	lim	M±m	lim		
<i>Линейный рост</i>								
P+1+	♀ ♂	94	468±3,83	389-587			685±4,73	550-790
		92	465±3,61	341-540			639±4,65	530-730
		186	466±2,62	341-587			662±3,72	530-790
P+2.*	♀ ♂	3	514±27,42	475-566	813±3,35	810-820	813±3,35	810-820
P+2+	♀ ♂	66	452±3,56	372-512	763±5,44	635-841	840±6,34	670-940
		18	459±8,72	341-508	800±11,15	713-884	866±13,06	740-1000
		84	454±3,35	341-512	771±5,13	635-884	846±5,78	670-1000
В среднем		161	462±2,74	372-587	764±5,42	635-841	750±7,11	550-940
		112	465±3,39	341-566	801±10,04	713-884	678±9,16	530-1000
		273	463±2,13	341-587	773±5,03	635-884	720±6,01	530-1000
<i>Прирост</i>								
P+1+	♀ ♂	94	340±3,92	247-466			217±3,80	133-303
		92	341±3,60	238-431			174±4,72	75-336
		186	341±2,66	238-466			196±3,41	75-336
P+2.*	♀ ♂	3	379±25,69	348-430	300±28,46	243-335	0	
P+2+	♀ ♂	66	324±3,53	223-374	311±4,09	215-382	77±3,46	27-148
		18	329±8,41	214-370	341±12,28	259-495	66±9,00	13-143
		84	325±3,30	214-374	318±4,32	215-495	75±3,34	13-148
В среднем		161	334±2,77	223-466	311±4,03	215-382	158±6,12	0-303
		112	340±3,36	214-431	336±12,05	243-495	154±5,92	0-336
		273	336±2,15	214-466	317±4,27	215-495	156±4,35	0-336

* Включена одна самка. Расчисление выполнено по чешуе производителей, выловленных в 1985 г.

Таблица 53. Линейный рост и приросты рекрутов атлантического лосося р. Печоры в морской период жизни (наши данные), мм

Table 53. Sea growth of Atlantic salmon first-time spawners entered the Pechora River in 1984 (our data), mm

Возраст	Пол	n	Год жизни						Заход в реку		
			1-й		2-й		3-й				
			<i>M±m</i>	lim	<i>M±m</i>	lim	<i>M±m</i>	lim	<i>M±m</i>	lim	
<i>Линейный рост</i>											
P+1+	♀♀	47	422±4,03	365-544,						641±5,09	560-750
	♂♂	40	419±4,23	328-466						640±8,16	540-730
	♀♂	87	420±2,91	328-544						641±4,62	540-750
P+2+	♀♀	127	401±3,49	281-498	723±5,30	555-830				855±6,08	610-980
	♂♂	76	403±3,81	331-476	766±6,72	592-883				896±7,72	695-1035
	♀♂	203	402±2,60	281-498	739±4,41	555-883				871±4,96	610-1035
P+3+	♀♀	20	420±7,74	354-474	721±11,69	622-805	919±12,22	755-993		981±12,11	810-1060
	♂♂	54	427±5,82	350-625	764±6,63	616-842	999±7,09	873-1130		1087±6,61	970-1170
	♀♂	74	425±4,72	350-625	753±6,17	616-842	978±7,39	755-1130		1059±7,99	810-1170
В среднем	♀♀	194	408±2,69	281-544	723±4,84	555-830	919±12,22	755-993		816±8,78	560-1060
	♂♂	170	414±2,80	328-625	765±4,78	592-883	999±7,09	873-1130		897±13,40	540-1170
	♀♂	364	411±1,94	281-625	743±3,64	555-883	978±7,39	755-1130		854±8,08	540-1170
<i>Прирост</i>											
P+1+	♀♀	47	273±3,26	225-338						219±3,49	158-269
	♂♂	40	271±3,49	179-304						222±5,82	150-293
	♀♂	87	272±2,37	179-338						220±3,26	150-293
P+2+	♀♀	127	246±2,70	134-317	322±3,32	212-435				133±2,78	55-207
	♂♂	76	254±3,62	156-328	363±4,66	252-449				130±4,74	30-240
	♀♂	203	249±2,18	134-328	337±3,05	212-449				132±2,48	30-240
P+3+	♀♀	20	268±5,81	219-310	300±7,89	227-363	199±7,46	126-258		62±4,19	32-110
	♂♂	54	272±5,73	188-444	338±6,07	131-418	235±5,27	151-318		88±4,18	30-197
	♀♂	74	271±4,45	188-444	328±5,27	131-418	225±4,71	126-318		81±3,50	30-197
В среднем	♀♀	194	255±2,21	134-338	319±3,11	212-435	199±7,46	126-258		146±3,91	32-269
	♂♂	170	264±2,64	156-444	352±3,85	131-449	235±5,27	151-318		138±4,76	30-293
	♀♂	364	259±1,72	134-444	334±2,64	131-449	225±4,71	126-318		142 ±3,05	30-293

Примечание. Расчеты выполнены по чешуе производителей, выловленных в 1984 г.

Таблица 54. Продолжительность речного периода жизни атлантического лосося в зависимости от пола и морского возраста (наши данные)

Table 54. Mean river age of adult Atlantic salmon in connection with sex and sea age (our data)

Река	Пол	Возрастная группа по морскому периоду жизни											
		P+1+			P+2+			P+3+			в среднем		
		n	M±m	σ	n	M±m	σ	n	M±m	σ	n	M±m	σ
Печора	♀♀	72	3,68±0,06	0,50	506	3,81±0,03	0,61	38	3,97±0,08	0,49	616	3,81±0,02	0,60
	♂♂	48	3,48±0,08	0,55	323	3,81±0,03	0,56	95	3,97±0,06	0,59	468	3,81±0,03	0,58
Умба	♀♂	120	3,60±0,05	0,53	829	3,81±0,02	0,59	133	3,97±0,05	0,56	1084	3,81±0,02	0,59
	♀♀	452	3,24±0,03	0,66	175	3,21±0,05	0,65	3	3,67±0,33	0,58	630	3,23±0,03	0,66
Варзуга	♂♂	479	4,10±0,03	0,60	76	3,36±0,07	0,65	4	3,25±0,25	0,50	559	3,13±0,03	0,61
	♀♂	931	3,17±0,02	0,63	251	3,25±0,04	0,65	7	3,43±0,20	0,53	1189	3,19±0,02	0,64
Поной	♀♀	1586	2,96±0,01	0,55	190	2,99±0,04	0,59				1776	2,97±0,01	0,56
	♂♂	2079	2,96±0,01	0,51	269	3,01±0,04	0,58	4	3,50±0,29	0,58	2352	2,97±0,01	0,52
Йоканьга	♀♂	3665	2,96±0,01	0,53	459	3,00±0,03	0,58				4128	2,97±0,01	0,54
	♀♀	304	3,93±0,03	0,61	659	3,95±0,02	0,58				964	3,94±0,02	0,59
Кола	♂♂	877	3,77±0,02	0,64	315	3,98±0,03	0,57				1193	3,83±0,02	0,63
	♀♂	1181	3,81±0,02	0,64	977	3,96±0,02	0,58				2157	3,88±0,01	0,61
Тулума	♀♀	107	4,60±0,07	0,71	50	5,08±0,11	0,80	50	5,08±0,11	0,80	168	4,76±0,06	0,75
	♂♂	81	4,68±0,08	0,76	30	4,57±0,13	0,73	18	4,78±0,13	0,55	129	4,67±0,06	0,72
Ура	♀♂	83	4,69±0,08	0,76	142	4,61±0,06	0,71	72	4,99±0,09	0,76	297	4,72±0,04	0,75
	♀♀	13	3,31±0,17	0,63	353	3,52±0,03	0,65	188	3,44±0,04	0,51	555	3,49±0,03	0,60
Западная Лица	♂♂	462	3,08±0,03	0,60	26	3,50±0,13	0,65	93	3,53±0,06	0,58	585	3,17±0,03	0,62
	♀♂	475	3,09±0,03	0,60	379	3,52±0,03	0,65	281	3,47±0,03	0,53	1140	3,33±0,02	0,63
Печенга	♀♀	83	3,99±0,08	0,74	855	3,94±0,02	0,58	100	3,76±0,06	0,61	1038	3,93±0,02	0,60
	♂♂	687	3,96±0,03	0,73	114	3,84±0,05	0,56	44	3,61±0,09	0,58	845	3,92±0,02	0,71
Печенга	♀♂	770	3,96±0,03	0,73	969	3,93±0,02	0,58	144	3,72±0,05	0,60	1883	3,93±0,01	0,65
	♀♀	98	4,33±0,08	0,81	368	4,05±0,04	0,74	82	3,91±0,07	0,67	548	4,08±0,03	0,75
Печенга	♂♂	563	4,07±0,04	0,83	33	4,18±0,13	0,73	43	3,93±0,10	0,63	640	4,06±0,03	0,81
	♀♂	661	4,10±0,03	0,83	401	4,06±0,04	0,74	125	3,92±0,06	0,66	1188	4,07±0,02	0,79
Печенга	♀♀	91	4,18±0,08	0,75	157	4,13±0,05	0,63	48	4,02±0,09	0,60	296	4,13±0,04	0,66
	♂♂	333	3,99±0,04	0,79	74	4,15±0,07	0,57	38	3,89±0,11	0,65	445	4,01±0,04	0,75
Печенга	♀♂	424	4,03±0,04	0,78	231	4,13±0,04	0,61	86	3,97±0,07	0,62	741	4,06±0,03	0,72
	♀♀	361	3,13±0,04	0,75	283	3,61±0,04	0,71	107	3,24±0,07	0,71	752	3,33±0,03	0,76
Печенга	♂♂	506	3,01±0,03	0,73	17	3,47±0,15	0,62	27	3,26±0,11	0,59	551	3,04±0,03	0,73
	♀♂	867	3,06±0,03	0,74	300	3,60±0,04	0,70	134	3,25±0,06	0,69	1303	3,20±0,02	0,76

Таблица 55. Уловы атлантического лосося на Севере России по данным промысловой статистики, т

Table 55. Atlantic salmon catches in North of Russia according commercial statistics, tons

Год	Промысловый район						Всего
	Мурман	Терский	Карельский	Юго-восточная часть Белого моря	Чёшский	Печорский	
1942	—	190,0	22,0	60,9	—	80,0	—
1943	—	300,0	21,0	67,4	—	230,0	—
1944	—	605,0	33,0	147,9	—	340,0	—
1945	—	390,0	53,0	271,9	—	460,0	—
1946	—	500,0	26,0	402,3	—	430,0	—
1947	—	320,0	30,0	250,2	—	500,0	—
1948	—	324,0	25,0	207,8	—	220,0	—
1949	—	600,0	21,0	226,0	—	160,0	—
1950	62,5	328,1	27,6	348,7	7,8	530,0	1304,7
1951	60,3	268,3	25,7	228,2	6,2	170,0	758,7
1952	48,5	376,9	13,0	264,8	2,2	400,0	1105,4
1953	55,2	400,6	20,2	310,7	29,0	430,0	1245,7
1954	59,1	556,0	26,1	397,7	23,9	680,0	1742,8
1955	42,7	366,0	18,2	323,1	26,4	440,0	1216,4
1956	41,8	221,8	19,2	191,1	23,3	680,0	1177,2
1957	44,2	208,8	13,3	170,1	12,6	750,0	1199,0
1958	30,4	284,2	16,3	171,1	1,4	590,0	1093,4
1959	43,9	265,9	24,1	160,5	11,7	160,0	666,1
1960	56,5	529,8	17,6	199,4	13,7	170,0	978,0
1961	57,1	300,3	9,4	138,5	9,7	270,0	785,0
1962	61,5	226,1	12,1	119,3	14,9	280,0	713,9
1963	50,3	161,9	4,9	70,7	8,3	130,0	426,1
1964	46,0	187,6	3,1	88,5	14,4	250,0	489,6
1965	56,5	238,7	7,1	85,2	12,1	190,0	589,6
1966	57,5	105,1	3,7	109,4	10,6	290,0	576,3
1967	68,6	144,1	2,5	164,7	11,4	550,0	941,3
1968	70,9	289,2	3,0	56,0	7,3	440,0	866,4
1969	39,1	197,9	1,9	47,2	4,4	90,0	380,5
1970	37,0	227,9	2,9	68,7	4,6	150,0	491,1
1971	33,5	264,5	2,9	23,5	0,4	110,0	434,8
1972	55,6	190,6	2,9	80,0	4,1	150,0	483,2
1973	88,7	305,2	5,1	137,1	8,4	310,0	854,5
1974	90,3	274,1	3,5	138,5	10,5	230,0	746,9
1975	102,3	425,2	3,1	114,0	9,6	240,0	894,2
1976	83,3	362,9	4,9	85,4	4,7	230,0	771,2
1977	67,0	237,4	4,3	59,4	6,6	120,0	494,7
1978	44,9	187,5	3,1	63,8	4,3	170,0	473,6
1979	27,0	253,2	3,4	87,7	0	92,3	463,6
1980	42,8	232,1	6,2	170,8	5,2	247,1	704,2
1981	46,0	183,5	2,7	52,3	2,8	177,7	465,0
1982	37,4	172,5	3,0	57,2	2,5	90,3	362,9

Окончание табл. 55

Ending table 55

Год	Промысловый район						Всего
	Мурман	Терский	Карельский	Юго-восточная часть Белого моря	Чёшский	Печорский	
1983	73,7	237,4	10,2	73,2	2,1	110,9	507,5
1984	94,4	257,0	7,6	74,3	0	137,5	570,8
1985	71,2	313,7	10,0	68,5	0	240,0	703,4
1986	43,5	236,4	—	75,2	0	235,0	590,1
1987	45,0	289,5	3,5	54,1	0	132,8	524,9
1988	47,9	200,7	4,4	65,0	0	107,0	425,0
1989	68,1	199,4	14,5	52,9	0	32,7	367,6
1990	81,5	171,0	—	51,2	0	0	303,7
1991	47,3	112,9	—	43,3	0	5,1	208,6
1992	59,4	78,1	—	23,3	0	3,8	164,6
1993	34,1	70,8	—	28,2	0	5,3	138,4
1994	28,6	76,4	0,5	33,5	0	2,2	141,2
1995	26,4	50,8	0,4	30,4	0	—	108,0
1996	19,5	82,4	0,7	24,0	0	3,9	130,5
1997	9,3	76,6	0,2	22,4	0	2,4	110,9
1998	4,9	96,1	0,4	25,1	0	4,2	130,7
1999	3,3	73,0	0,2	21,9	0	3,9	102,3
2000	2,5	94,0	2,5	22,3	0	2,2	123,5
2001	2,0	73,3	1,7	16,0	0	3,2	96,2
2002	4,1	66,0	1,5	20,7	0	3,8	96,1
2003	2,2	52,2	0,9	12,4	0	9,2	76,9
2004	0	30,5	1,3	20,2	0	1,6	53,6
2005	0	42,5	0,9	21,3	0	2,6	67,6

Примечание. Прочерк означает отсутствие данных.

Предисловие	3
Введение	4
Глава 1. Условия обитания атлантического лосося на северо-востоке ареала	7
1.1. Физико-географическая характеристика континентальной части Европейского Севера России	9
1.2. Физико-географическая характеристика морских районов северо-восточной части ареала атлантического лосося	13
Глава 2. Материал и методы исследований	20
2.1. Стандартные методики сбора и обработки материалов	20
2.2. Изменения длины и массы молоди атлантического лосося при фиксации	27
2.3. Использование чешуи для определения возраста и ретроспективной оценки роста атлантического лосося	28
2.3.1. Особенности строения чешуи на различных участках тела молоди атлантического лосося	29
2.4. Формирование чешуйных структур в онтогенезе атлантического лосося	38
2.5. Обратное расчисление линейного роста атлантического лосося по чешуе	46
Глава 3. Характеристика анадромных мигрантов атлантического лосося в реках Севера России	52
3.1. Атлантический лосось рек Мурмана	54
3.1.1. Река Печенга	54
3.1.2. Река Большая Западная Лица	56
3.1.3. Река Ура	58
3.1.4. Река Тулома	61
3.1.5. Река Кола	70
3.1.6. Река Йоканьга	75
3.1.7. Малые реки Восточного Мурмана	81
3.2. Атлантический лосось бассейна Белого моря	85
3.2.1. Атлантический лосось рек Терского промыслового района	85
3.2.1.1. Река Поной	85
3.2.1.2. Река Варзуга	90
3.2.1.3. Река Умба	97
3.2.2. Атлантический лосось рек Карельского промыслового района	101
3.2.2.1. Река Кереть	101
3.2.2.2. Река Кемь	102
3.2.2.3. Река Выг	103
3.2.3. Атлантический лосось рек юго-восточной части бассейна Белого моря ...	107
3.2.3.1. Река Онега	108
3.2.3.2. Река Северная Двина	111
3.2.3.3. Река Кулой	116
3.2.3.4. Река Мезень	119

3.3. Атлантический лосось рек Чёшского промыслового района	123
3.4. Атлантический лосось Печорского промыслового района	129
3.4.1. Характеристика анадромных мигрантов атлантического лосося в нижнем течении реки Печоры	131
3.4.2. Характеристика анадромных мигрантов атлантического лосося в притоках реки Печоры	136
3.5. Плодовитость атлантического лосося на Севере России	142
3.6. Географическая изменчивость анадромных мигрантов атлантического лосося на северо-востоке ареала	147
Глава 4. Экология атлантического лосося в реках Севера России	158
4.1. Экология анадромных мигрантов атлантического лосося в реках Севера России	158
4.2. Экология молоди атлантического лосося в реках Севера России	169
4.3. Рост молоди атлантического лосося на северо-востоке ареала	201
Глава 5. Питание и пищевые отношения атлантического лосося на Севере России в речной период жизни	214
5.1. Видовой состав и распределение рыб в лососевых реках Севера России	214
5.2. Гидробиологический режим лососевых рек	218
5.3. Питание и пищевые отношения рыб на нерестилищах атлантического лосося	222
5.3.1. Питание молоди атлантического лосося	222
5.3.2. Питание туводных рыб	226
5.3.3. Пищевые отношения молоди атлантического лосося с туводными видами рыб	233
5.4. Питание производителей атлантического лосося в реке	237
5.5. Враги атлантического лосося на северо-востоке ареала	240
Глава 6. Экология морского периода жизни атлантического лосося на северо-востоке ареала	243
6.1. Характеристика атлантического лосося на северо-востоке Норвежского и западе Баренцева морей	243
6.2. Особенности экологии атлантического лосося в Белом море	249
6.3. Рост атлантического лосося рек Севера России в морской период жизни	253
6.3.1. Соотношение линейного и весового роста лосося в море	255
6.3.2. Половые особенности роста лосося в море	257
6.3.3. Рост лососей разных сезонных и биологических групп	259
6.3.4. Межпопуляционные различия роста атлантического лосося в море ..	262
Глава 7. Некоторые факторы внутривидовой изменчивости атлантического лосося на северо-востоке ареала	265
7.1. Изменчивость речного периода жизни атлантического лосося на северо-востоке ареала	265
7.2. Изменчивость морского периода жизни атлантического лосося на северо-востоке ареала	276
7.3. Соотношение речного и морского периодов жизни в онтогенезе атлантического лосося	281
7.4. Исторические факторы формирования внутривидовой структуры атлантического лосося на северо-востоке ареала	285

Глава 8. Состояние лососевого хозяйства на Севере России	288
8.1. Мурман	290
8.2. Терский промысловый район	294
8.3. Карельский промысловый район	295
8.4. Юго-восточная часть бассейна Белого моря	295
8.5. Промысел атлантического лосося на тонях Белого моря	297
8.6. Чёшский промысловый район	300
8.7. Печорский промысловый район	301
8.8. Проблемы сохранения и рациональной эксплуатации запасов атлантического лосося на Севере России	309
8.9. Состояние заводского воспроизводства атлантического лосося на Севере России	311
Заключение	316
Список литературы	319
Приложение	341

Научное издание

Мартынов Владимир Григорьевич

**АТЛАНТИЧЕСКИЙ ЛОСОСЬ (*SALMO SALAR L.*)
НА СЕВЕРЕ РОССИИ**

Рекомендовано к изданию
Ученым советом Института биологии КНЦ и НИСО УрО РАН

Редактор **К.И. Ушакова**
Технический редактор **Е.М. Бородулина**
Корректоры **Г.Н. Старкова, Н.В. Каткова**
Компьютерная верстка **О.С. Николаевой**
Scanned the **Apprentice**

ЛР № 020764 от 24.04.98 г.

НИСО УрО РАН № 70(05)–186. Сдано в набор 01.08.06. Подписано в печать 27.03.07.
Формат 70×100 1/16. Бумага типографская. Печать офсетная. Гарнитура Таймс.
Усл. печ. л. 33,54. Уч.-изд. л. 35. Тираж 300. Заказ 78. Scanned, 2010

Оригинал-макет изготовлен в РИО УрО РАН.
620219, Екатеринбург, ГСП-169, ул. Первомайская, 91.

Типография «Уральский центр академического обслуживания».
620219, Екатеринбург, ул. Первомайская, 91.

В.Г. Мартынов АТЛАНТИЧЕСКИЙ ЛОСОСЬ (*SALMO SALAR* L.) НА СЕВЕРЕ РОССИИ

В.Г. Мартынов

АТЛАНТИЧЕСКИЙ ЛОСОСЬ
(*SALMO SALAR* L.)
НА СЕВЕРЕ РОССИИ

