

УДК 597.553.2–135:591.53 (282.247.1)

ПИТАНИЕ МОЛОДИ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ *SALMO SALAR* L. И ЕЕ ПИЩЕВЫЕ ОТНОШЕНИЯ С ДРУГИМИ ВИДАМИ РЫБ В РЕКАХ БАССЕЙНА БАРЕНЦЕВА И БЕЛОГО МОРЕЙ (КОЛЬСКИЙ ПОЛУОСТРОВ)

**М. Ю. Алексеев¹, А. М. Николаев¹, А. В. Зубченко¹, Е. Н. Распутина²,
А. Г. Легун³, Н. В. Ильмаст², Ю. А. Шустов³**

¹ Полярный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии им. Н. М. Книповича, Мурманск, Россия

² Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск, Россия

³ Петрозаводский государственный университет, Институт биологии, экологии и агротехнологий, Россия

В реках Кольского полуострова исследовали особенности питания молоди атлантического лосося (семги) и ее пищевые отношения с представителями жилой ихтиофауны – кумжи, хариуса, речного окуня, щуки и половозрелых особей речного голяна – на участках их совместного обитания с различными биотопическими характеристиками. Одновременно изучали кормовую базу, оценивали гидрологические условия выбранных участков и определяли общую плотность распределения рыб. Выяснили, что в различных биотопах видовой и возрастной состав ихтиофауны неодинаков. Сеголетки атлантического лосося и кумжи, как и речной голян, предпочитают агрегированно (мозаично) распределяться на мелководье со слабым течением, создавая значительные скопления. Молодь семги, кумжи и хариуса старших возрастных групп занимает глубокую и быструю часть водотока, распределяясь на разных горизонтах – кумжа и семга у дна, а хариус в пелагиали. Наибольшее сходство спектров питания отмечено у молоди семги и кумжи. Во всех случаях не выявлено выраженных проявлений конкуренции за корм и не установлено фактов хищничества в отношении молоди семги со стороны кумжи, окуня и щуки. Предпочтение реофильных видов к раздельному обитанию в относительно изолированных гидрологических нишах приводит к разделению пищевых объектов. Это можно рассматривать как проявление адаптации, направленной на более полное использование кормового ресурса при совместном обитании нескольких видов в условиях относительно высокой плотности.

Ключевые слова: атлантический лосось; реофильные виды рыб; абиотические факторы; дрейф беспозвоночных; конкуренция; пространственная ниша; хищничество.

**M. Yu. Alekseev, A. M. Nikolaev, A. V. Zubchenko, E. N. Rasputina,
A. G. Legun, N. V. Ilmast, Yu. A. Shustov. FEEDING OF JUVENILE
ATLANTIC SALMON *SALMO SALAR* L. AND ITS TROPHIC RELATIONS
WITH OTHER FISH SPECIES IN RIVERS OF THE BARENTS AND WHITE
SEA DRAINAGE BASINS (KOLA PENINSULA)**

The feeding patterns of the young Atlantic salmon (salmon) and its trophic relations with members of the resident fish fauna – brown trout, grayling, perch, pike and mature min-

now were investigated in a variety of their shared habitats in rivers of the Kola Peninsula. At the same time, the food resources were studied, the hydrological characteristics of selected areas were assessed, and the overall fish distribution density was determined. The species and age compositions of the fish fauna were found to vary among habitats. Underyearlings of Atlantic salmon and brown trout, as well as of the minnow prefer to aggregate (in a mosaic pattern) in large numbers in shallow water areas with low current. Juvenile salmon, brown trout and grayling of older age classes occupy the deeper and fast-flowing part of the watercourse, with a differentiation among horizons – trout and salmon closer to the bottom, and grayling in the pelagic layer. The greatest similarity of the feeding spectra was observed between young Atlantic salmon and brown trout. No cases of competition for food or predation on juvenile salmon by brown trout, perch and pike have been observed. The division of food items, owing to rheophilic species preferring to live separately in relatively isolated hydrological niches, can be considered as a manifestation of adaptation aimed at a more complete exploitation of the food resource in a situation where several species coexist at fairly high densities.

Key words: Atlantic salmon; rheophilic fish species; abiotic factors; invertebrate drift; competition; spatial niche; predation.

Введение

Роль пищевых и пространственных взаимоотношений как между различными видами лососевых, так и между лососевыми и другими видами рыб описана многими авторами [Никольский и др., 1947; Kalleberg, 1958; Allen, 1969; Бакштанский, 1976; Смирнов и др., 1977; Шустов, 1983 и др.]. Однако они неоднозначно оценивали степень возможной конкуренции за пищевой и пространственный ресурс, что вполне объяснимо, учитывая сложности в ее определении. Существенный толчок эти исследования получили в последние годы прошлого и в новом столетии, что стало возможным благодаря широкому внедрению в практику полевых исследований современной аппаратуры для подводных наблюдений и электроловильных аппаратов, позволяющих произвести на индексных участках полный облов всех видов рыб, прежде всего молоди лососевых. В результате появились новые данные о распределении рыб в потоке, интенсивности и качественном составе их питания в разные сезоны, а также о локальных кормовых миграциях [Шустов, 1995; Erkinaro, 1997; Веселов и др., 1998, 2016; Johansen et al., 2011 и др.].

Видовой состав ихтиофауны в реках Кольского полуострова не отличается большим разнообразием по сравнению, например, с реками соседней Карелии [Стерлигова и др., 2016]. Однако, несмотря на его относительную обедненность, на отдельных речных участках может сосуществовать молодь нескольких видов, образуя значительную совокупную плотность. Это характерно прежде всего для верховьев и небольших притоков лососевых рек за счет благоприятных для обитания разных видов гидроло-

гических условий и лучшего кормового режима [Шустов, 1995; Шустов и др., 2012]. Обитание двух и более видов на одном участке приводит к возникновению межвидовых конкурентных отношений, и изучение этих отношений, прежде всего пищевых, несомненно актуально как в теоретическом, так и в практическом плане.

В результате многолетних исследований на различных лососевых реках Кольского полуострова были выявлены акватории, где общая плотность рыб наиболее высока, следовательно, конкурентные отношения должны проявляться в наибольшей степени.

Цель работы – изучение особенностей питания молоди атлантического лосося в реках Кольского полуострова на участках совместного обитания с представителями реофильной и лимнофильной ихтиофауны и оценка связи интенсивности питания и качества потребляемой пищи с абиотическими и биотическими факторами.

Материалы и методы

Объектом исследования служила разновозрастная молодь атлантического лосося (*Salmo salar* L.), кумжи (*Salmo trutta* L.), хариуса (*Thymallus thymallus* L.), окуня (*Perca fluviatilis* L.), щуки (*Esox lucius* L.), половозрелые экземпляры речного гольяна (*Phoxinus phoxinus* L.) и девятииглой колюшки (*Pungitius pungitius* L.), населяющая реки бассейна Баренцева моря – Титовка, Пак (приток р. Тулома), Ваенга – и реки бассейна Белого моря – Умба и Варзуга (рис. 1).

Рыб отлавливали с помощью электроловильного аппарата в августе 2014–2016 гг., в период летней межени. Облов проводился три и более раз – до тотального изъятия рыбы.

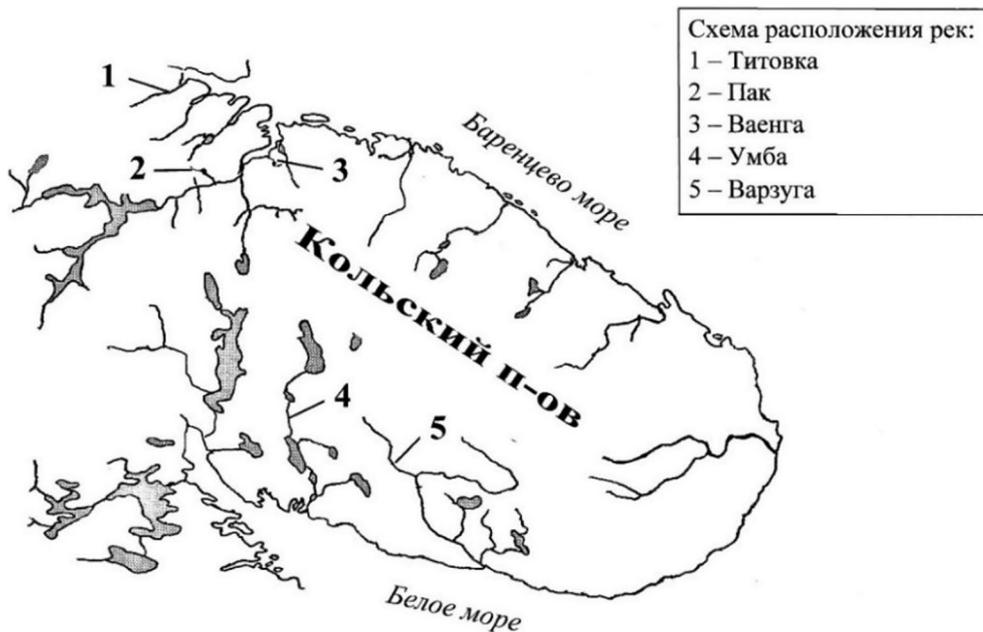


Рис. 1. Схема расположения обследованных рек

Fig. 1. Location of the studied rivers

Расчет плотности расселения молоди осуществлялся методом удаления [Ziprin, 1958]. пойманную рыбу сразу фиксировали 70% этанолом, что позволяло остановить переваривание пищи. Одновременно осуществляли отбор проб дрефта беспозвоночных стандартной ловушкой с площадью рамки 0,5×0,2 м, с мешком из капроновой сетки № 19 длиной 0,9 м, время экспозиции – 30 мин. Пробы зообентоса отбирали только на участках с мелкофракционным грунтом с использованием совковой лопаты площадью 0,07 м². Пробы дрефта и бентоса также фиксировали 70% этанолом. При обработке материала использовали количественно-весовую методику [Методическое..., 1974; Барышев, 2006]. Содержимое желудков взвешивали на торсионных весах для определения индекса наполнения желудка (ИНЖ). Организмы сортировали по группам и просчитывали. Определение беспозвоночных, обнаруженных в составе пищевого комка, проводили с использованием стандартной методики [Определитель..., 1977].

Кормовые объекты, не подлежащие определению по причине разрушения, отнесены к группе «прочие». В эту же группу попали представители малочисленных (менее 1%) таксонов – олигохеты, нематоды, наземные насекомые и ракообразные, а также растительные остатки и неорганические частицы. Индексы сходства пищи (СП-коэффициенты) определяли по А. А. Шорыгину [1952] до отряда. Спектры питания каждого вида изображали графиче-

чески в долях кормовых объектов от пищевого комка в среднем по выборке, дрефт и бентос – в долях от общего количества кормовых организмов в пробе. Особи с пустыми желудками также учитывались в расчетах.

Для описания различных биотопов использовались следующие показатели: скорость течения, глубина и фракционный состав грунта. Последний оценивали визуально с помощью стандартной линейки [Веселов, Калюжин, 2001]: П – песок (менее 2,5 мм); ГМ – галька мелкая (2,6 мм – 1,5 см); ГС – галька средняя (1,5–2,5 см); ГК – галька крупная (2,5–5,0 см); ВМ – валун мелкий (5,0–10 см), ВС – валун средний (10–25 см) и ВК – валун крупный (25–50 см).

Скорость течения определяли с помощью измерителя скорости потока ИСП-1М с преобразователем сигналов вертушки ПСВ-1, в автоматическом режиме. Глубину измеряли мерным шестом.

Результаты и обсуждение

Обследование ихтиофауны на участках с различными гидрологическими характеристиками показало, что ни на одном из них в уловах не присутствовало более четырех видов рыб одновременно (табл. 1). Наиболее часто встречали комбинации: семга-кумжа, семга-кумжа-гольян, семга-гольян. Из таблицы видно, что сеголетки семги и кумжи избегают участков с сильным течением, предпочитая

Таблица 1. Гидрологическое описание биотопов и видовой состав ихтиофауны
 Table 1. Hydrological description of biotopes and species composition of ichthyofauna

Река, участок River, site	Показатель Index			
	Средняя глубина, м Average depth, m	Средняя скорость течения, м/с Average flow velocity, m/s	Преобладающий размер грунта, см Prevailing size of ground, cm	Преобладающая ихтиофауна Prevailing ichthyofauna
Титовка Titovka	0,2	0,8	1,5–5,0	молодь семги и кумжи всех возрастов juvenile salmon and trout of all ages
Пак Pak	0,5	1,0	10–50	молодь кумжи и семги старших возрастов juvenile trout and salmon of older ages
Ваенга, прибрежный участок Vaenga, coastal area	0,2	0,4	5–25	сеголетки кумжи, молодь семги всех возрастов, колюшка trout yearlings, juvenile salmon of all ages, sticklebacks
Там же на течении There on the flow	0,7	1,0	10–50	кумжа старших возрастов trout of older ages
Умба, Семиверстный порог, прибрежный участок Umba, Semiverstny rapid, coastal area	0,3	0,2	2,5–10,0	сеголетки семги и кумжи, гольян salmon and trout yearlings, minnow
Там же на течении There on the flow	0,6	1,0	2,5–10,0	молодь семги и кумжи старших возрастов, молодь хариуса juvenile salmon and trout of older ages, juvenile grayling
Пана, приток Варзуги, прибрежный участок Pana, the tributary of the Varzuga, the coastal area	0,2	0,2	2,5–10,0	сеголетки семги, гольян salmon yearlings, minnow
Там же на течении There on the flow	0,6	0,8	2,5–10,0	молодь семги старших возрастов, молодь хариуса juvenile salmon of older ages, juvenile grayling

обитать в прибрежной зоне, которая характеризуется сочетанием низкой скорости потока (0,2–0,4 м/с) с небольшими, до 0,3–0,4 м, глубинами. Грунт, как правило, состоит преимущественно из камней средних фракций. Биотопы с такими же гидрологическими показателями занимают гольян и девятииглая колюшка.

По мере удаления от берега в уловах преобладали крупные пестрятки семги и кумжи (в возрасте от 2+ до 5+), а также двухлетки и трехлетки хариуса. С увеличением глубины от 0,6 м и более становится заметной неоднородность вертикального распределения рыб: молодь семги и кумжи рассредоточена на дне среди валунов разных размерных фракций, а хариус, начиная с возраста 1+, образует скопления в толще воды в медиали. Кумжа почти всегда численно преобладала на участках с глубиной свыше 0,5 м, сильным турбулентным по-

током со скоростью течения от 0,7 м/с и более и крупными валунами.

Четких границ, разделяющих биотопы, населенные рыбами разного вида и возраста, не существует, поскольку пестрятки семги и кумжи старших возрастов можно иногда поймать в почти стоячей воде у берега, а сеголеток и гольянов – в местах с быстрым течением и глубиной. Но, как правило, рыбы стремятся находиться в пределах оптимальных значений гидрологических показателей, определяющих наилучшие условия для добывания корма и укрытия от хищников.

В реках Титовка и Пак, где плотность молоди атлантического лосося и кумжи достигает наибольших величин, соответственно 70 и 120 экз./100 м², оба вида употребляют в пищу почти все группы организмов, составляющих дрейф, а также имаго насекомых, амфибии-

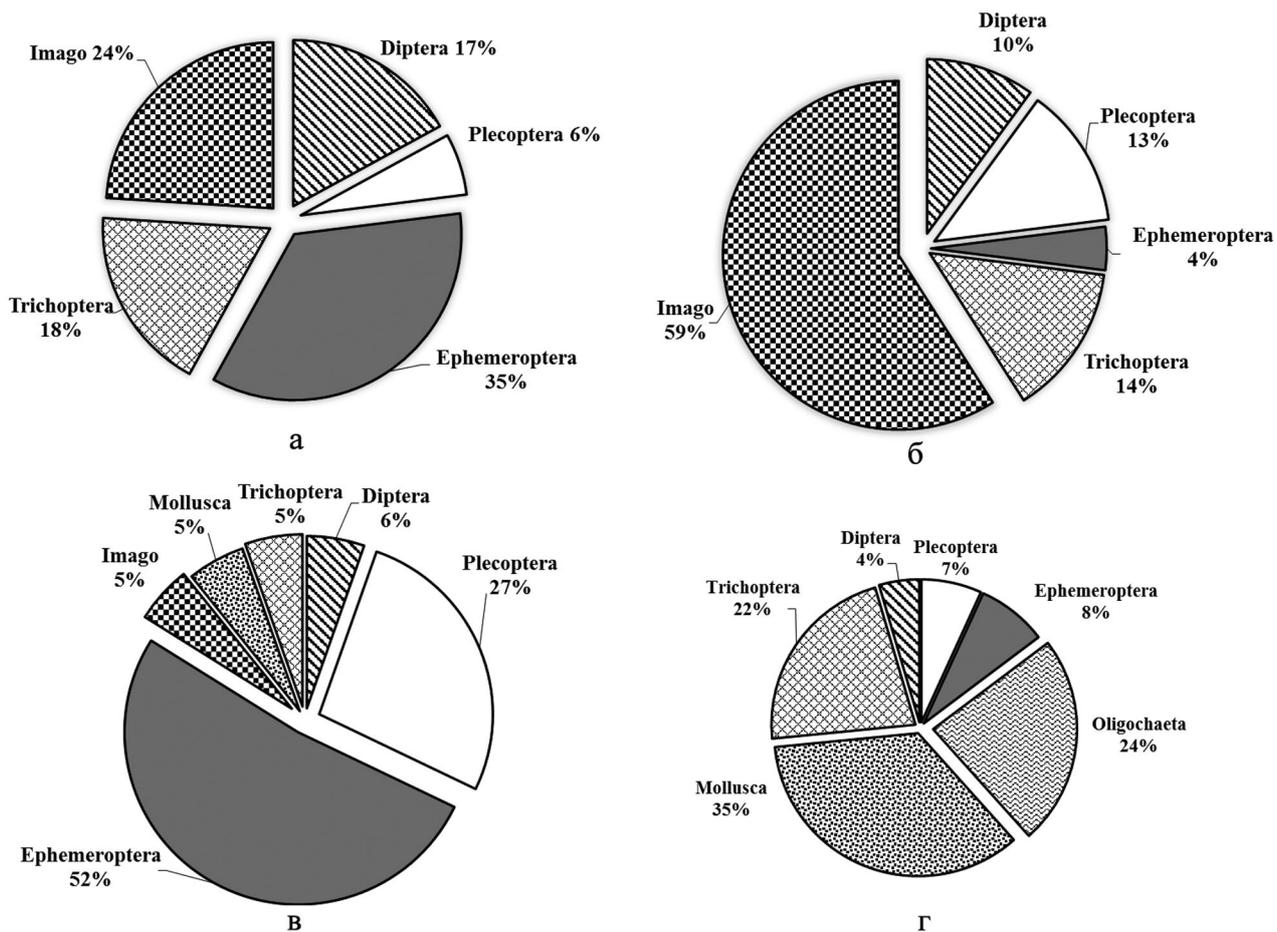


Рис. 2. Спектры питания молоди семги (а) и кумжи (б), дрефт (в) и бентос (г) в р. Титовка

Fig. 2. Feeding spectra of juvenile salmon (a) and trout (б), drift (в) and benthic composition (г) in the Titovka river

ческих и наземных. Анализ содержимого желудков показал идентичность качественного состава пищи молоди семги и кумжи в обеих реках, но выявил заметные различия в количественном соотношении тех или иных пищевых компонентов.

Например, в р. Титовка молодь семги в примерно равной степени употребляла в пищу поденок, ручейников и имаго насекомых (рис. 2, а), тогда как у молоди кумжи основу питания составили имаго насекомых (около 60 % всего корма) (рис. 2, б). СП-коэффициент в данном случае высокий – 87 %. Различие спектров питания обусловлено пространственной разобщенностью разных видов: молодь семги подбирает кормовые объекты со дна и из толщи воды, периодически совершая пищевые броски к поверхности; молодь кумжи питается у поверхности воды, захватывая в том числе объекты аллохтонного дрефта.

Качественный и количественный состав организмов в пробе дрефта в большей степени соответствовал составу питания молоди обоих видов (рис. 2, в), чем состав бентоса, где пре-

обладали моллюски и малощетинковые черви, отсутствовавшие в пищевых комках рыб (рис. 2, г).

Если гидрологические и геоморфологические условия на исследованном участке р. Титовка больше подходят для обитания молоди атлантического лосося, чем для молоди кумжи, то верховья р. Пак, отличающиеся крупновалунным дном и быстрым турбулентным течением, являются отличным биотопом для обитания кумжи. Значительно реже здесь встречается молодь семги старших возрастов, по-видимому, мигрирующая с мелководных участков со спокойным течением, расположенных ниже по течению.

Пищевой комок молоди семги в р. Пак образован в основном ручейниками (около 67 % всей пищи), веснянками (20 %) и незначительным количеством поденок и хирономид (рис. 3, а), тогда как в желудках кумжи ручейники составляли 81 % всей пищи, а 8 % приходилось на поденок (рис. 3, б). Значительную часть содержимого желудков кумжи составила группа «прочие», представленная неорганическими

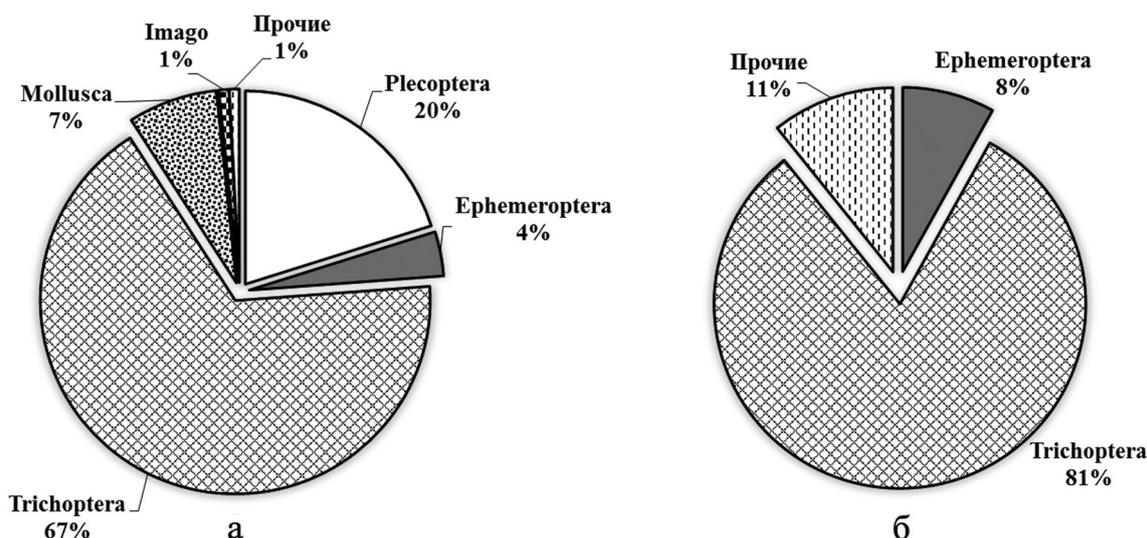


Рис. 3. Спектры питания молоди семги (а) и кумжи (б) в р. Пак
 Fig. 3. Feeding spectra of juvenile salmon (a) and trout (б) in the Pak river

частицами (песком) и растительными остатками в виде сносимых потоком семян, листьев и травинок.

В дрефте ручейники составляли 11 % всех организмов, а преобладающими группами были поденки (более 40 %) и веснянки (26 %). Обнаруженное несоответствие спектров питания и состава дрефта говорит об избирательности молоди обоих видов в питании, что возможно в условиях избытка кормового ресурса. Индекс сходства пищи у молоди семги и кумжи в р. Пак, или СП-коэффициент, составил 80 %.

Небольшой участок в верховьях р. Ваенга, протекающей вблизи г. Североморска, населяют три вида рыб: семга, кумжа и девятиглая колюшка. В улове преобладала молодь семги (55 %), доля кумжи и колюшки составила соответственно 20 и 25 %. Общая плотность рыб была невелика – 30 экз./100 м². Судя по местам поимок, существует довольно четкая дифференциация распределения видов в потоке. Основное количество кумжи было отловлено вблизи стрежня, тогда как семга предпочитала акваторию со скоростью течения до 0,5 м/с в неглубоких местах. Поимки девятиглай колюшки происходили только на мелководных прибрежных участках со спокойной водой.

Несмотря на очень небольшую долю ручейников в дрефте – 9 % (рис. 4, г), основу спектров питания молоди семги и кумжи составляли именно эти организмы (рис. 4, а, б), что определило высокий СП-коэффициент (76 %). Кроме ручейников молодь семги потребляла преимущественно двукрылых, а молодь кумжи – имаго амфибиотических насекомых.

Соотношение компонентов в спектре питания девятиглай колюшки, состоящем преимущественно из двукрылых и веснянок, в большой степени повторяло состав дрефта (рис. 4, в, г). В питании колюшки встречалось небольшое количество веслоногих ракообразных, относящихся к планктонным организмам, появление которых здесь может быть связано с выносом их из расположенного выше по течению плесового участка [Шустов, 1995].

Несмотря на соседство сеголеток семги длиной АС не более 5 см и довольно крупных (АС от 11,5 до 19,5 см) трех- и четырехлеток кумжи, в желудках последних молоди семги нами обнаружено не было. Тем не менее между молодью атлантического лосося и взрослыми особями кумжи при определенных условиях нельзя исключать такой аспект взаимоотношений, как хищничество [Шустов, 1983].

Средний индекс наполнения желудков у сопоставимой по размеру молоди семги и кумжи составил 32 и 31 ‰ соответственно. В единичных случаях желудки были пустыми. У колюшек средний ИНЖ был выше – 206 ‰ (от 16 до 457 ‰).

На мелководном участке, находящемся в нижней части Семиверстного порога (среднее течение р. Умба), улов состоял из разновозрастных пестряток семги (62 %), кумжи (6 %), хариуса (18 %) и речного гольяна (7 %). Основу пищи рыб составляли типичные объекты питания реофильных видов – личинки Diptera (преимущественно Chironomidae), Trichoptera и Plesoptera, а также имаго амфибиотических насекомых (рис. 5).

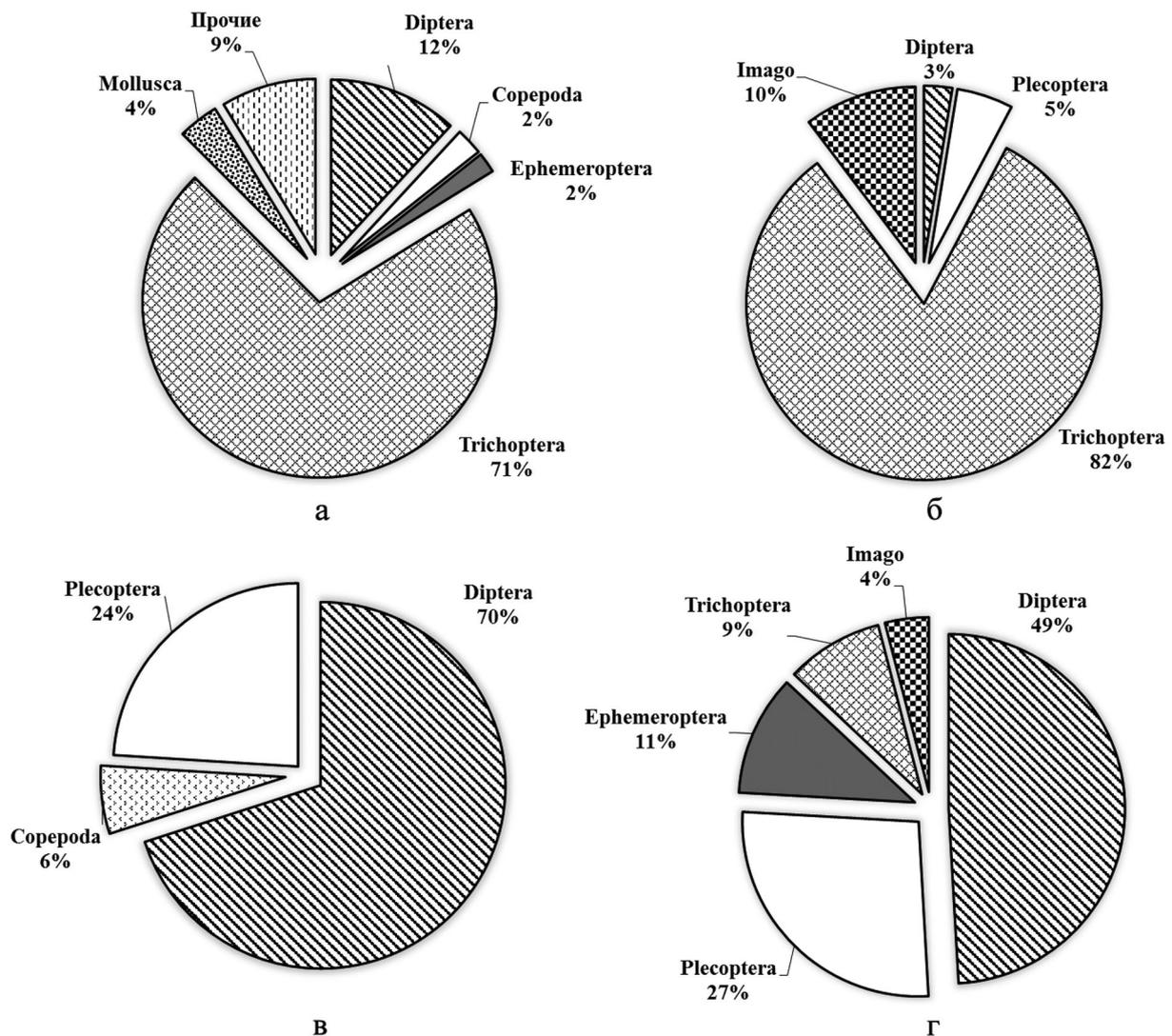


Рис. 4. Спектры питания молоди семги (а), молоди кумжи (б), колюшки (в) и дрефт (г) в р. Ваенга

Fig. 4. Feeding spectra of juvenile salmon (a), juvenile trout (б), stickleback (в) and drift composition (г) in the Vaenga river

Сеголетки семги и кумжи, а также голяны сосредоточиваются в основном в пределах узкой, шириной около метра, полосы у берега на очень слабом, 0,2 м/с, ламинарном течении. Дно этих биотопов, как правило, состоит из слабо заиленного валунно-галечникового грунта, местами покрыто редкими водорослями. Несмотря на одни и те же условия обитания, состав корма у представителей разных видов, населяющих описанный биотоп, несколько различается. Молодь семги питается личинками двукрылых и имаго амфибиотических насекомых, которые вместе составили 73 % содержимого желудков (рис. 5, а). В пищевых комках молоди кумжи доминировали имаго, ручейники и моллюски, содержание которых в сумме достигало 80 % (рис. 5, б). Голяны интенсивно потреблял личинок двукрылых и поденок, доля

которых в пищевом комке составила в среднем 75 % (рис. 5, г). Организмы, составляющие основу питания молоди семги и голяна, были обнаружены в пробах дрефта, отобранных у берега (рис. 5, д).

В свою очередь спектр питания хариуса (рис. 5, в) был схож по таксономическому составу с дрефтом, отобранным на течении (рис. 5, е). Это свидетельствует об отсутствии определенных пищевых предпочтений у представителей вида. Известно, что по типу питания хариус является неспециализированным эврифагом. Его широкий пищевой спектр включает группы организмов, доступные в данный момент: водные и попавшие в воду наземные беспозвоночные, имаго насекомых, молодь рыб [Jones et al., 2003], а также икра нерестующей семги. Есть данные, что в желудках отдель-

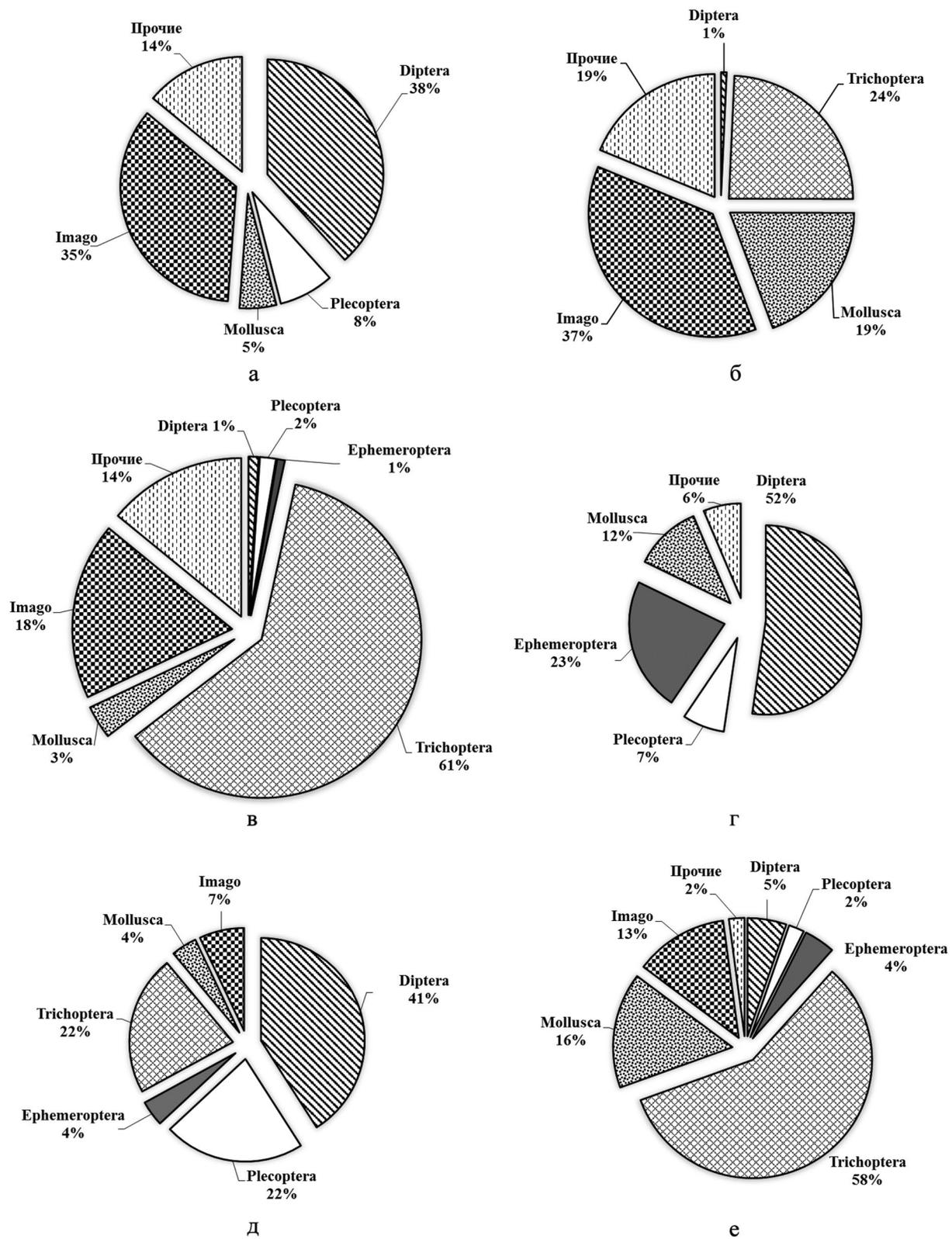


Рис. 5. Спектр питания молоди семги (а), кумжи (б), хариуса (в), половозрелого речного голяна (г), состав дрефта в прибрежной акватории (д), на стрежне (е) в р. Умба

Fig. 5. Feeding spectra of juvenile salmon (a), trout (б), grayling (в), adult minnow (г), drift composition in the coastal area (д), in the stream (е) in the Uмба river

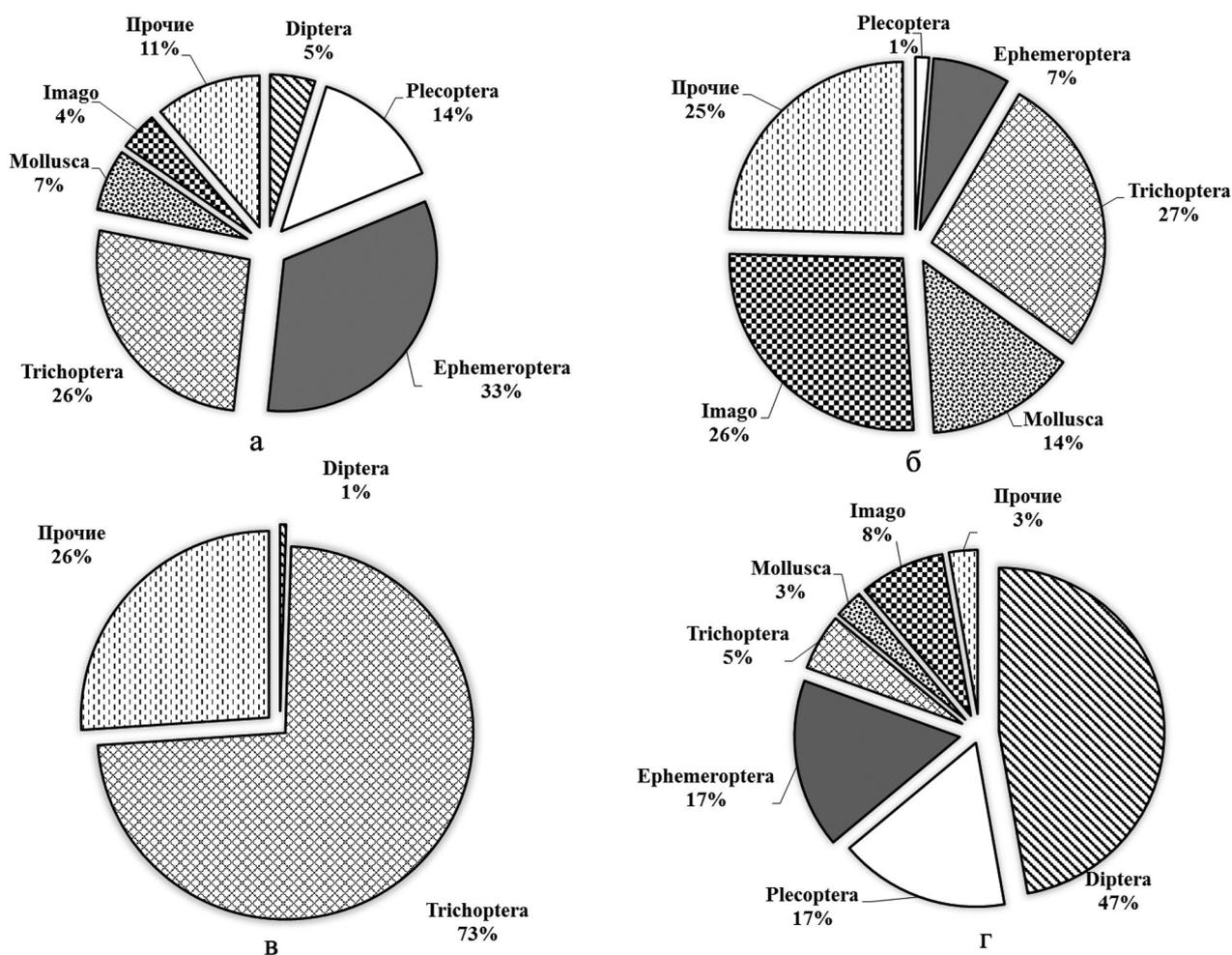


Рис. 6. Спектры питания молоди семги (а), молоди хариуса (б), половозрелого речного голяна (в) и состав дрифта (г) в р. Варзуга

Fig. 6. Feeding spectra of juvenile salmon (а), juvenile grayling (б), adult minnow (в) and drift composition (г) in the Varzuga river

ных экземпляров хариуса количество икринок семги колебалось от 12 до 172 [Михин, 1959]. СП-коэффициенты у молоди семги с молодью кумжи, хариуса и голяном составили 55, 25 и 53 % соответственно.

Обращают на себя внимание очень высокие индивидуальные различия в потреблении количества пищи у сопоставимых по длине и массе рыб разных видов. Наибольшие индексы наблюдались у голянов – 279 ‰ (0–740), а наименьшие у сеголеток кумжи – 24 ‰ (0–54). Наряду с особями, у которых индексы наполнения желудков достигали нескольких сотен процимилле, в выборке единично (менее 1 %) были обнаружены рыбы с пустыми желудками. Вероятно, это в большей степени связано с текущим физиологическим состоянием рыб, особенностями пищедобывательного поведения и условиями для добычи корма, чем с проявлением внутри- или межвидовой конкуренции.

В р. Варзуга был обследован участок в притоке первого порядка Пана, представляющий собой широкий и протяженный пережат. В улове присутствовала молодь семги (45 %), хариуса (21 %) и половозрелые особи речного голяна (34 %). Общая плотность рыб составила 84 экз./100 м².

Молодь распределялась агрегированно (мозаично) по всему участку. В прибрежной акватории встречались сеголетки семги, хариуса и голяна. По мере удаления от берега и увеличения глубины, скорости течения и размера выстилающего дно грунта средние длина и масса пестрятки также увеличивались за счет преобладания молоди старших возрастов, хотя небольшое количество сеголеток присутствовало и здесь. На глубинах от 0,5 м уловы состояли в основном из двухлеток хариуса, реже – трехлеток семги. Известно, что пестрятки лосося демонстрируют гибкость в отношении пред-

почтительной скорости течения, в зависимости от размера рыбы, внутри- и межвидовой конкуренции и риска хищничества [Erkinaro, 1997; Веселов, 1998; Heggenes et al., 1999]. Существует предположение, что на распределение рыбы оказывает большее влияние тип грунта, чем глубина и течение, поскольку молодь использует по мере увеличения возраста более грубые субстраты [Riley et al., 2006].

Индексы наполнения желудков у молоди семги варьировали в широких пределах от 0 до 575 ‰, составив в среднем 108 ‰. У хариуса и голяна диапазон значений ИНЖ составил 46–104 ‰.

Основу дрифта на участке составили двукрылые, преимущественно хирономиды (рис. 6, г), но в питании рыб эти организмы или не присутствовали, или встречались редко (рис. 6, а, б, в). По-видимому, молодь использует более ценные в энергетическом отношении виды беспозвоночных: молодь семги предпочитала ручейников, поденок и веснянок, а хариус – ручейников, насекомых на имагинальной стадии и моллюсков. Значительную долю в питании хариуса занимали не подлежащие определению органические частицы (23 %), встречено также небольшое количество наземных насекомых, круглых и малощетинковых червей. Доля каждой из перечисленных групп составляла в пробах дрифта и бентоса менее 1 %. Коэффициент пищевого сходства у молоди семги и хариуса был равен 35 %.

Почти три четверти усредненного на выборку пищевого комка голяна занимали мелкие ручейники без домиков. Значительная доля в питании пришлась на растительные частицы, которые голяны, по всей вероятности, захватывают вместе с беспозвоночными с обросших перифитоном валунов. Величина СП-коэффициента у семги и голяна составила 27 %.

Совместное обитание молоди семги с сопоставимой по длине молодью щуки (6,9–7,5 см) – очень редкое явление в реках Кольского полуострова. За весь период исследований нами были пойманы три двухлетка щуки в устьевой части притока Варзуги – р. Пятка. Поимка произошла у самого берега, среди выступающих из воды валунов на глубине до 0,1 м, при скорости течения 0,1 м/с. Желудок одного экземпляра был пуст, в двух других обнаружены хорошо сохранившиеся сеголетки хариуса. Отсутствие пестряток лосося в желудках молоди щуки не исключает вероятности хищничества с их стороны в отношении молоди семги, но, судя по редкости поимок молоди щуки в биотопах, населенных пестрятками, такая вероятность минимальна.

Молодь пресноводного окуня, ерша и налима в реках обитает чаще в мелководных участках при впадении в русловые озера или на истоке из них. Эти три вида, хоть и встречаются в реках, являются лимнофильными, поэтому перекрытие населенных ими биотопов с биотопами семги минимально. В содержимом желудков у нескольких экземпляров окуня и ерша были преимущественно ручейники и поденки, молоди рыб не обнаружено. В 55 % случаев желудки оказались пустыми. Спектр питания редких экземпляров молоди семги, пойманной на этих участках, был крайне скуден, а индексы наполнения желудков низкие. Общая плотность рыб не превышала 10 экз./100 м². Вероятно, пограничные территории между участками одинаково избегаются молодью лимнофильных и реофильных видов.

Налим изредка попадает на каменистых неглубоких участках со слабым течением при проведении обловов электроловом, особенно в р. Умба, обладающей большим количеством проточных озер и плесов, населенных этим видом. Наряду с бентосом в желудках налима иногда встречается рыба, в основном голяны, молодь сига и хариуса. Пестряток семги в желудках семи экземпляров налима обнаружено не было, что тем не менее не дает основания отрицать возможность их отношений как хищник-жертва. Так, например, в мае 2004 г. при оценке распространения молоди семги, выращенной на Умбском рыбозаводе, по одному из притоков р. Умба пойман налим длиной (АВ) 17 см. В его желудке была обнаружена пестрятка заводского происхождения (ампутирован жировой плавник), выпущенная в реку сутки назад.

Интенсивность питания рыб во многом связана с условиями среды, изменяющимися в зависимости от сезона и погодных условий конкретного года. Эти условия определяют емкость топогидравлических, или пространственных, ниш, пригодных для эффективного питания дрифтом. Динамика численности беспозвоночных, составляющих дрифт, также во многом зависит от скорости потока, являясь результатом взаимодействия внутривидовых процессов, индивидуальных для каждого вида, и изменчивых условий среды. Известно, что изменение численности мигрирующих беспозвоночных в течение суток контролируется двумя факторами – активным подъемом организмов в толщу воды, как проявлением врожденных поведенческих реакций, направленных на расселение, и их случайным смывом с грунта течением, которому они не всегда могут противостоять [Waters, 1972; Шубина, 1986].

Представление о том, как именно проявляется межвидовая конкуренция за корм, дают наблюдения в контролируемой среде. По сообщению Л. Страдмейера с соавт. [Stradmeyer et al., 2008], в смешанной группе рыб, состоящей из молоди семги и кумжи, при форсированном снижении уровня плотности возрастала настолько, что статус доминирования начинал играть определяющую роль в поддержании потребления пищи. Наиболее агрессивные особи потребляли наименьшее количество корма на фоне снижения среднего уровня потребления корма в группе. Объясняется это тем, что доминирующие особи тратят много времени на защиту индивидуальной территории от вторжения конкурентов, а не на поиск и добычу корма. В нашем случае на всех обследованных участках рек описанных проявлений конкуренции не отмечено: накормленность рыб всегда была достаточно высокой, а экземпляры с пустыми желудками встречались единично, даже в условиях высокой плотности расселения их на участке.

Заключение

В период речного нагула молоди атлантического лосося, кумжи, хариуса и других видов рыб кормовые ресурсы рек Кольского полуострова разнообразны, относительно стабильны, доступны рыбе по распространению в потоке и размерам беспозвоночных, тем самым обеспечивая пищу и накормленность рыб.

Территориальные и пищевые конкурентные отношения между молодью семги и сопутствующими видами рыб в реках Мурманской области могут проявляться только на некоторых участках рек, где перекрываются пространственные ниши, пригодные для обитания одновременно двух и более видов. В олиготрофных водотоках Кольского полуострова, характеризующихся бедным видовым составом ихтиофауны и слабым относительно водотоков средней полосы развитием кормовой базы, даже в период летней межени в аномально маловодные годы, в условиях невысокой концентрации корма и сокращения жизненного пространства, не выявлено косвенных проявлений конкуренции и хищничества между разными видами, совместно обитающими в одном биотопе.

Количественные и качественные показатели питания молоди атлантического лосося следует рассматривать как один из главных показателей реализации приспособленности к обитанию в потоке. Использование среды обитания размерно структурировано, что является результатом разных локомоторных возможнос-

тей рыб разного возраста. Сеголетки семги, кумжи и хариуса обитают чаще на мелководных прибрежных участках, где могут сосуществовать с видами лимнофильного комплекса. Молодь старших возрастов предпочитает обитать на глубоководных участках водотоков.

Наибольшие значения индексов сходства пищи чаще отмечались у совместно обитающей молоди видов атлантический лосось и кумжа, которые относятся к одному роду *Salmo* и обладают сходным поведением.

Большинство речных участков Кольского полуострова, где обитает молодь семги, специфичны и не используются или используются ограниченно представителями других видов, что снижает межвидовую конкуренцию за корм и пространство.

Литература

- Бакштанский Э. Л., Нестеров В. Д. Охотничья активность щуки и возможность ее влияния на суточную ритмику ската молоди атлантического лосося // Труды ВНИРО. 1976. Т. СХІІІ. С. 39–42.
- Барышев И. А. Методики изучения дрефта гидробионтов в малых реках: обзор // Биология внутренних вод. 2006. № 3. С. 91–96.
- Веселов А. Е. Распределение и поведение молоди атлантического лосося в летний период // Атлантический лосось. Л.: Наука, 1998. С. 159–180.
- Веселов А. Е., Михельсон С. В., Усик М. В., Бахмет И. Н. Распределение молоди лосося, кумжи и сопутствующих видов рыб на участках совместного обитания // Проблемы лососевых на Европейском Севере. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1998. С. 18–31.
- Веселов А. Е., Калюжин С. М. Экология, поведение и распределение молоди атлантического лосося. Петрозаводск: Карелия, 2001. 160 с.
- Веселов А. Е., Ефремов Д. А., Ручьев М. А., Барышев И. А. Атлантический лосось рек Варзуга, Индера и Ольховка (Кольский полуостров, бассейн Белого моря) // Эколого-биохимический статус молоди атлантического лосося *Salmo salar* L. из некоторых рек бассейна Белого моря / Ред. Н. Н. Немова. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2016. С. 9–59.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях / Ред. Е. В. Боруцкий. М.: Наука, 1974. 254 с.
- Михин В. С. Промысел семги в р. Варзуга // Изв. ВНИОРХ. 1959. Т. 46. С. 151–155.
- Никольский Г. В., Громчевская Н. А., Морозова Г. И., Пикулева В. А. Рыбы бассейна верхней Печоры. М.: Изд. Моск. об-ва испытателей природы, 1947. 224 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных европейской части СССР / Ред. Л. А. Кутикова, Я. И. Старобогатов. Л.: Гидрометеиздат, 1977. 510 с.
- Смирнов Ю. А., Шустов Ю. А., Кузьмин О. Г., Яковенко М. Я. Некоторые аспекты экологии молоди семги в связи с проблемой повышения произво-

дительности нерестово-выростных угодий // Труды ПИНРО. 1977. Вып. XXXII. С. 109–118.

Стерлигова О. П., Ильмаст Н. В., Савосин Д. С. Круглоротые и рыбы пресных вод Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2016. 224 с.

Шорыгин А. А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М.: Пищепромиздат, 1952. 267 с.

Шубина В. Н. Гидробиология лососевой реки Северного Урала. Л.: Наука, 1986. 158 с.

Шустов Ю. А. Экология молоди атлантического лосося. Петрозаводск: Карелия, 1983. 152 с.

Шустов Ю. А. Экологические аспекты поведения молоди лососевых рыб в речных условиях. СПб.: Наука, 1995. 161 с.

Шустов Ю. А., Барышев И. А., Белякова Е. И. Особенности питания молоди атлантического лосося *Salmo salar* L. в субарктической реке Варзуга и ее малых притоках (Кольский полуостров) // Биология внутренних вод. 2012. № 3. С. 66–70.

Allen K. R. Limitation of production in salmonid populations in streams // Studies Fish. Res. Board Canada. 1969. No. 1319–1355. P. 135–148.

Erkinaro J. Interhabitat migration of juvenile Atlantic salmon in a Newfoundland river system, Canada // Journal of Fish Biology. 1997. Vol. 51(2). P. 373–388.

Johansen M., Erkinaro J., Amundsen P. A. The When, What and Where of Freshwater Feeding // Atlantic Salmon Ecology. 2011. P. 67–87.

References

Bakhtanskii E. L., Nesterov V. D. Okhotnich'ya aktivnost' shchuki i vozmozhnost' ee vliyaniya na sutochnuyu ritmiku skata molodi atlanticheskogo lososya [Hunting activities of pike and their possible effect on the diurnal pattern of the downstream run of fingerlings of Atlantic salmon]. *Trudy VNIRO* [Proceed. All-Union Res. Inst. Marine Fisheries and Oceanography (VNIRO)]. 1976. Vol. CXIII. P. 39–42.

Baryshev I. A. Metodiki izucheniya drifta gidrobiotov v malykh rekakh: obzor [Methods for studying hydrobionts drifting in small rivers: an overview]. *Biologiya vnutrennikh vod* [Inland Water Biol.]. 2006. No. 3. P. 91–96.

Metodicheskoe posobie po izucheniyu pitaniya i pishchevykh otnoshenii ryb v estestvennykh usloviyakh [Feeding and food relations of fish in natural conditions: a study guide]. Moscow: Nauka, 1974. 254 p.

Mikhin V. S. Promysel semgi v r. Varzuga [Salmon fishery in the Varzuga River]. *Izvestiya VNIORKH* [Bull. All-Union Res. Inst. River and Lake Fisheries (VNIORKH)]. 1959. Vol. 46. P. 151–155.

Nikol'skii G. V., Gromchevskaya N. A., Morozova G. I., Pikuleva V. A. Ryby basseina verkhnei Pechory [Fish from the Upper Pechora Basin]. Moscow: Izd. Mosk. ob-va ispytatelei prirody, 1947. 224 p.

Opredelitel' presnovodnykh bespozvonochnykh evropeiskoi chasti SSSR [Identification guide of freshwater invertebrates of the European part of the USSR]. Leningrad: Gidrometeoizdat, 1977. 510 p.

Shorygin A. A. Pitaniye i pishchevye vzaimootnosheniya ryb Kaspiiskogo morya [Feeding and food

Jones N. E., Tonn W. M., Scrimgeour G. J., Katopodis C. Ecological Characteristics of Streams in the Barrenlands near Lac de Gras, N. W. T., Canada // Arctic Institute of North America. 2003. Vol. 56, no. 3. P. 249–261.

Heggenes J., Baglinière J. L., Cunjak R. A. Spatial niche variability for young Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*S. trutta*) in heterogeneous streams // Ecology of Freshwater Fish. 1999. Vol. 8(1). P. 1–21.

Kalleberg H. Observations in a stream tank of territoriality and competition in juvenile salmon and trout (*Salmo salar* L. and *S. trutta* L.) // Report of the Institute of Freshwater Research, Drottningholm, 1958. No. 39. P. 55–98.

Riley W. D., Ives M. J., Pawson M. G., Maxwell D. L. Seasonal variation in habitat use by salmon, *Salmo salar*, trout, *Salmo trutta* and grayling, *Thymallus thymallus*, in a chalk stream // Fisheries Management and Ecology. 2006. Vol. 13. P. 221–236.

Stradmeyer L., Höjesjö J., Griffiths S. W. et al. Competition between brown trout and Atlantic salmon parr over pool refuges during rapid dewatering // Journal of Fish Biology. 2008. Vol. 72(4). P. 848–860.

Waters T. F. The drift of stream insects // Ann. rev. Entomol. 1972. Vol. 17. P. 253–272.

Zippin C. The removal method of population estimation // Journal of Wildlife Management. 1958. Vol. 22, no. 1. P. 82–90.

Поступила в редакцию 18.04.2017

relationships of fish in the Caspian Sea]. Moscow: Pishchepromizdat, 1952. 267 p.

Shubina V. N. Gidrobiologiya lososevoi reki Severnogo Urala [Hydrobiology of a salmon river in the North Urals]. Leningrad: Nauka, 1986. 158 p.

Shustov Yu. A. Ekologiya molodi atlanticheskogo lososya [Ecology of Atlantic salmon parr]. Petrozavodsk: Kareliya, 1983. 152 p.

Shustov Yu. A. Ekologicheskie aspekty povedeniya molodi lososevykh ryb v rechnykh usloviyakh [Ecological aspects of juvenile salmon behavior under river conditions]. St. Petersburg: Nauka, 1995. 161 p.

Shustov Yu. A., Baryshev I. A., Belyakova E. I. Osobennosti pitaniya molodi atlanticheskogo lososya *Salmo salar* L. v subarkτικής reke Varzuga i ee malykh pritokakh (Kol'skii poluostrov) [Specific features of feeding of the juvenile Atlantic salmon *Salmo salar* L. in the subarctic Varzuga River and its small tributaries (the Kola Peninsula)]. *Biologiya vnutrennikh vod* [Inland Water Biol.]. 2012. No. 3. P. 66–70.

Smirnov Yu. A., Shustov Yu. A., Kuz'min O. G., Yakovenko M. Ya. Nekotorye aspekty ekologii molodi semgi v svyazi s problemoi povysheniya proizvoditel'nosti nerestovo-vyrostnykh ugodii [Some aspects of juvenile salmon ecology in connection with productivity gain of spawning and nursery grounds]. *Trudy PINRO* [Trans. Polar Res. Inst. Marine Fisheries and Oceanography (PINRO)]. 1977. Iss. XXXII. P. 109–118.

Sterligova O. P., Il'mast N. V., Savosin D. S. Kruglortye i ryby presnykh vod Karelii [Cyclostomata and fish

of fresh waters in Karelia]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2016. 224 p.

Veselov A. E. Raspredelenie i povedenie molodi atlanticheskogo lososya v letnii period [Distribution and behavior of juvenile Atlantic salmon in summer period]. *Atlanticheskii losos'* [Atlantic Salmon]. Leningrad: Nauka, 1998. P. 159–180.

Veselov A. E., Mikhel'son S. V., Usik M. V., Bakhmet I. N. Raspredelenie molodi lososya, kumzhi i soputstvuyushchikh vidov ryb na uchastkakh sovместnogo obitaniya [Distribution of juvenile salmon, brown trout and their forms within joint habitat]. *Problemy lososyevykh na Evropeiskom Severe* [Problems of Salmonidae in the European North]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 1998. P. 18–31.

Veselov A. E., Kalyuzhin S. M. Ekologiya, povedenie i raspredelenie molodi atlanticheskogo lososya [Ecology, behavior and distribution of juvenile Atlantic salmon]. Petrozavodsk: Kareliya, 2001. 160 p.

Veselov A. E., Efremov D. A., Ruch'ev M. A., Baryshev I. A. Atlanticheskii losos' rek Varzuga, Indera i Ol'khovka (Kol'skii poluostrrov, bassein Belogo morya) [Atlantic salmon of the rivers Varzuga, Indera and Olkhovka (the Kola Peninsula, the White Sea basin)]. *Ekologo-biokhimicheskii status molodi atlanticheskogo lososya Salmo salar L. iz nekotorykh rek basseina Belogo morya* [Ecological and Biochemical Status of Juvenile Atlantic Salmon *Salmo salar* L. from Several Rivers of the White Sea Basin]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2016. P. 9–59.

Allen K. R. Limitation of production in salmonid populations in streams. *Studies Fish. Res. Board Canada*. 1969. No. 1319–1355. P. 135–148.

Erkinaro J. Interhabitat migration of juvenile Atlantic salmon in a Newfoundland river system, Canada. *J. Fish Biol.* 1997. Vol. 51(2). P. 373–388.

Johansen M., Erkinaro J., Amundsen P. A. The When, What and Where of Freshwater Feeding. *Atlantic Salmon Ecology*. 2011. P. 67–87.

Jones N. E., Tonn W. M., Scrimgeour G. J., Katopodis C. Ecological Characteristics of Streams in the Barrenlands near Lac de Gras, N. W. T., Canada. *Arctic Institute of North America*. 2003. Vol. 56, no. 3. P. 249–261.

Heggenes J., Baglinière J. L., Cunjak R. A. Spatial niche variability for young Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*S. trutta*) in heterogeneous streams. *Ecol. Freshwater Fish*. 1999. Vol. 8(1). P. 1–21.

Kalleberg H. Observations in a stream tank of territoriality and competition in juvenile salmon and trout (*Salmo salar* L. and *S. trutta* L.). *Report of the Institute of Freshwater Research*, Drottningholm, 1958. No. 39. P. 55–98.

Riley W. D., Ives M. J., Pawson M. G., Maxwell D. L. Seasonal variation in habitat use by salmon, *Salmo salar*, trout, *Salmo trutta* and grayling, *Thymallus thymallus*, in a chalk stream. *Fish. Manag. Ecol.* 2006. Vol. 13. P. 221–236.

Stradmeyer L., Höjesjö J., Griffiths S. W. et al. Competition between brown trout and Atlantic salmon parr over pool refuges during rapid dewatering. *J. Fish Biol.* 2008. Vol. 72(4). P. 848–860.

Waters T. F. The drift of stream insects. *Ann. Rev. Entomol.* 1972. Vol. 17. P. 253–272.

Zippin C. The removal method of population estimation. *J. Wildl. Manag.* 1958. Vol. 22, no. 1. P. 82–90.

Received April 18, 2017

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Алексеев Максим Юрьевич

зам. заведующего лаб. биоресурсов внутренних водоемов, к. б. н.

Полярный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии им. Н. М. Книповича ул. Академика Книповича, 6, Мурманск, Россия, 183038 эл. почта: alekseev@pinro.ru

Николаев Артем Моисеевич

младший научный сотрудник лаб. биоресурсов внутренних водоемов

Полярный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии им. Н. М. Книповича ул. Академика Книповича, 6, Мурманск, Россия, 183038 эл. почта: nikolaev@pinro.ru

Зубченко Александр Васильевич

ведущий научный сотрудник лаб. биоресурсов внутренних водоемов, д. б. н.

Полярный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии им. Н. М. Книповича ул. Академика Книповича, 6, Мурманск, Россия, 183038 эл. почта: zav@pinro.ru

CONTRIBUTORS:

Alekseev, Maksim

Knipovich Polar Research Institute of Marine Fisheries and Oceanography
6 Academician Knipovich St., 183038 Murmansk, Russia
e-mail: mal@pinro.ru

Nikolaev, Artem

Knipovich Polar Research Institute of Marine Fisheries and Oceanography
6 Academician Knipovich St., 183038 Murmansk, Russia
e-mail: nikolaev@pinro.ru

Zubchenko, Alexander

Knipovich Polar Research Institute of Marine Fisheries and Oceanography
6 Academician Knipovich St., 183038 Murmansk, Russia
e-mail: zav@pinro.ru

Распутина Елена Николаевна

научный сотрудник лаб. экологии рыб и водных беспозвоночных, к. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: rasputina-17@ya.ru

Легун Анна Григорьевна

аспирантка
Петрозаводский государственный университет,
эколого-биологический факультет
ул. Красноармейская, 31, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: osdel@rambler.ru

Ильмаст Николай Викторович

заведующий лаб. экологии рыб и водных беспозвоночных,
д. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: ilmast@karelia.ru

Шустов Юрий Александрович

профессор, д. б. н.
Петрозаводский государственный университет,
эколого-биологический факультет
ул. Красноармейская, 31, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: Shustov@petrsu.ru

Rasputina, Elena

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: rasputina-17@ya.ru

Legun, Anna

Petrozavodsk State University, Faculty of Ecology and Biology
31 Krasnoarmeyskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia,
Russia
e-mail: osdel@rambler.ru

Ilmast, Nikolai

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: ilmast@karelia.ru

Shustov, Yury

Petrozavodsk State University, Faculty of Ecology and Biology
31 Krasnoarmeyskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia,
Russia
e-mail: Shustov@petrsu.ru