

На правах рукописи



МАРТЫНОВ Владимир Григорьевич

**АТЛАНТИЧЕСКИЙ ЛОСОСЬ (*SALMO SALAR* L.)
НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ АРЕАЛА
(структура популяций, экология, хозяйственное значение)**

03.00.16 – экология
03.00.32 – биологические ресурсы

Диссертация на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Сыктывкар, 2005

Работа выполнена в лаборатории экологии позвоночных животных Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук

Официальные оппоненты: доктор биологических наук,
старший научный сотрудник
Ю.А. Шустов
доктор биологических наук,
старший научный сотрудник
Ю.Н. Минеев
доктор биологических наук, доцент
Г.Н. Доровских

Ведущее учреждение: Всероссийский научно-исследовательский Институт морского рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО)

Защита состоится 19 октября 2005 г. в 14³⁰ часов на заседании Специализированного Ученого Совета Д.004.007.01 по защите диссертаций на соискание ученой степени доктора биологических наук при Институте биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской Академии Наук по адресу: 167982, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28.

Отзывы на автореферат просим высылать по адресу: 167982, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28, Институт биологии, факс (8212) 43-01-63, e-mail dissovet@ib.komisc.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Коми научного центра по адресу: 167982, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 24.

Автореферат разослан 15 сентября 2005 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук



А.Г. Кудряшева

2006-4
12863

217 236 2

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Являясь одним из самых изученных промысловых видов мировой ихтиофауны, атлантический лосось может служить удобным объектом для изучения закономерностей внутривидовой изменчивости и микроэволюции проходных лососей. Вопросы реализации видовой стратегии динамики численности атлантического лосося в различных реках ареала, соотношения внутривидовой дифференциации и межпопуляционных различий, механизмов поддержания популяционного гомеостаза, роли абиотических, биотических и исторических факторов в становлении современной структуры вида, и, наконец, вопросы управления ресурсом могут быть удовлетворительно решены только с позиций популяционной биологии. На Европейский Север России приходится северо-восточная часть ареала атлантического лосося. Здесь расположены такие крупные лососевые реки как Печора, Северная Двина, Мезень, где протяженность пресноводного участка миграционного пути для ряда популяций достигает 1000-1800 км. Здесь нерестуют крупные поздно созревающие лососи осенней биологической группы, адаптированные к высокому уровню энергетических 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 генетического 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.

Попытка охватить исследованиями промысловые популяции атлантического лосося в регионе была предпринята ихтиологической экспедицией под руководством Л.С. Берга в 1932-1933 гг. Данные участников этой экспедиции (Данильченко, 1935; Кучина, 1935а, 1935б; Световидова, 1935а, 1935б; Смирнов, 1935), обобщенные Л.С. Бергом (1935), до настоящего времени представляют интерес для специалистов в области популяционной биологии лососей. Благодаря выполненным исследованиям мы имеем представление о нативной структуре ряда популяций атлантического лосося тех рек Коль-

ского полуострова и Карелии, которые впоследствии были утрачены в результате гидростроительства (Кучина, 1935; Световидова, 1935; Горский, 1935). Большой вклад в расширение и углубление представлений о популяционной структуре вида в регионе внесли В.В. Азбелев (1958, 1959, 1960; Азбелев, Лагунов, 1960), П.И. Новиков (1938, 1953, 1959, 1965), М.Н. Мельникова (1959, 1970, 1976а, 1976б, 1979), Д.К. Дирин (1976, 1977, 1980) и целый ряд других исследователей. Следует отметить работы, в которых приводятся фактические материалы, свидетельствующие о подразделенности стад лосося крупных рек на популяции (Владимирская, 1957; Vladimirskaia, 1959; Кулида, 1976; Мартынов, 1979, 1983; Титов и др., 1992; Казаков, Титов, 1998).

Негативным результатом хозяйственной деятельности человека явилась депрессия численности и снижение внутривидового разнообразия, прежде всего в результате 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 никаких 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 в той или иной мере сохранились уникальные популяции, адаптированные к существованию на самых удаленных от мест нагула нерестилищах и имеющие наиболее ценные хозяйственные свойства. Низкие температуры морских вод 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, наряду с теоретической, приобретает особую значимость для разработки научно обоснованных мер по управлению хозяйственно ценным ресурсом.

Цели и задачи исследования. Целью работы было выявление характера внутривидовой изменчивости атлантического лосося на северо-востоке ареала, оценка роли различных факторов в ее формировании, анализ современного состояния промысловых популя-

ций вида на Севере России и разработка принципов охраны, восстановления и рациональной эксплуатации ценного биологического ресурса с позиций популяционной биологии.

Для достижения цели решались следующие задачи:

1. изучить локальные, онтогенетические и межпопуляционные особенности формирования чешуи и разработать метод валидной оценки возраста и обратного расчисления линейного роста атлантического лосося;

2. получить данные о биологической структуре основных промысловых популяций атлантического лосося, воспроизводящегося на Севере России;

3. рассмотреть межпопуляционные особенности роста лосося в речной и морской периоды жизни;

4. выявить экологические факторы, обуславливающие адаптивную изменчивость атлантического лосося на северо-востоке ареала;

5. рассмотреть современное состояние лососевого хозяйства на Севере России и разработать биологически обоснованные подходы к управлению важным природным ресурсом.

На защиту выносятся следующие положения:

1. Специфичность внутривидовой изменчивости атлантического лосося на северо-востоке ареала;

2. Временные и энергетические затраты на миграцию как один из основных факторов формирования адаптивной изменчивости нерестовых стад атлантического лосося на северо-востоке ареала;

3. Относительная самостоятельность адаптивных систем самок и самцов проходной формы атлантического лосося;

4. Относительная самостоятельность и взаимообусловленность речного и морского периодов жизни атлантического лосося в рамках жизненного цикла;

5. Селективное рыболовство и несбалансированное рыбоводство ведут к нарушению исторически сложившейся адаптивной изменчивости популяций атлантического лосося на северо-востоке ареала.

Научная новизна. На примере основных промысловых популяций морской проходной формы атлантического лосося, которая на Севере России именуется семгой, рассмотрены особенности биологической структуры и экологии вида на северо-востоке ареала. Изучен ряд популяций вида в регионе. Уточнены и систематизированы популяционные характеристики, в частности, возрастная структура популяций. На основе собственных методических разработок рассмотрены внутри- и межпопуляционные особенности роста в реч-

ной и морской периоды жизни. Выявлены факторы внутривидовой изменчивости, представлены новые материалы по соотношению речного и морского периодов жизни атлантического лосося на северо-востоке ареала. Настоящая работа является первым региональным обобщением оригинальных и литературных данных по популяционной биологии атлантического лосося.

Теоретическая и практическая значимость. Настоящая работа вносит вклад в изучение закономерностей внутривидовой изменчивости проходных лососей. Выполненные исследования могут служить биологическим обоснованием мероприятий по охране, мониторингу, рациональной эксплуатации и восстановлению нативных популяций атлантического лосося на Севере России.

Апробация работы. Материалы диссертации докладывались на IX Всесоюзном симпозиуме «Биологические проблемы Севера» (Сыктывкар, 1981), III съезде ВГБО (Киев, 1981), координационном Совете по лососевидным рыбам (Ленинград, 1983), V Всесоюзном совещании «Пути реализации Продовольственной Программы на Крайнем Севере СССР» (Новосибирск, 1984), региональной конференции «Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря» (Архангельск, 1985), III Всесоюзном совещании по лососевидным рыбам (Тольятти, 1988), I Советско-американской конференции по охране и воспроизводству атлантического лосося (Москва, 1988), Совещании гидробиологов Урала (Свердловск, 1989), симпозиуме по атлантическому лососю (Сыктывкар, 1990), 33 совещании Канадского общества зоологов (Виннипег, 1994), Всероссийском совещании «Экологические проблемы Севера европейской территории России» (Апатиты, 1966), международной конференции «Финно-угорский мир: состояние природы и региональная стратегия защиты окружающей среды» (Сыктывкар, 1997), международной конференции «Экология тяжелых лесов» (Сыктывкар, 1998), международной конференции «Поморье в Баренц-регионе на рубеже веков: экология, экономика, культура» (Архангельск, 2000), международной конференции «Атлантический лосось: биология, охрана и воспроизводство» (Петрозаводск, 2000), международной конференции «Разнообразие и управление ресурсами животного мира в условиях хозяйственного освоения Европейского Севера» (Сыктывкар, 2002), международной конференции «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера» (Сыктывкар, 2003), научно-практической конференции «Проблемы особо охраняемых природных территорий Европейского Севера» (Сыктывкар, 2004), а также на IX (Петрозаводск,

1974), X (Сыктывкар, 1977), XI (Петрозаводск, 1981), XIII (Сыктывкар, 1990), сессиях Ученого Совета по проблеме «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера».

Благодарности. Работа выполнена в Институте биологии Коми научного центра Уральского Отделения РАН. Основной материал собран в период с 1982 по 1985 гг., когда автор возглавлял лабораторию проходных лососевых рыб Полярного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии (ПИНРО). Особую признательность автор выражает сотрудникам ПИНРО А.В. Зубченко, М.Н. Неклюдову, И.П. Шестопалу, А.Г. Потуткину, С. Долотову. Неоценимую помощь в сборе первичных материалов из промысловых уловов атлантического лосося на Кольском полуострове оказали ихтиологи-наблюдатели Мурманрыбвода во главе с А.С. Вшивцевым: М.А. Драганов, Т.Ф. Мишукова, Е.И. Трескина и другие. 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. Выполнение настоящей работы оказалось возможным благодаря всестороннему содействию со стороны сотрудников лаборатории экологии позвоночных животных и дирекции Института биологии Коми НЦ УрО РАН. Всем тем, кто в той или иной мере содействовал подготовке данной работы автор выражает искреннюю благодарность.

Публикации. По результатам исследований опубликовано 63 работы.

Объем и структура работы. Диссертация содержит введение, 8 глав, заключение, список литературы и приложение. Печатный объем работы 433 с., включая 108 рисунков и 162 таблицы (54 таблицы в Приложении). Список литературы состоит из 505 наименований, из которых 85 на иностранных языках.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ АРЕАЛА

Северо-восточная часть ареала атлантического лосося приходится на Европейский Север России и простирается в широтном направлении от границы с Азией до Скандинавского п-ова на протяжении 1600 км., охватывая три геоморфологические провинции (рис. 1).

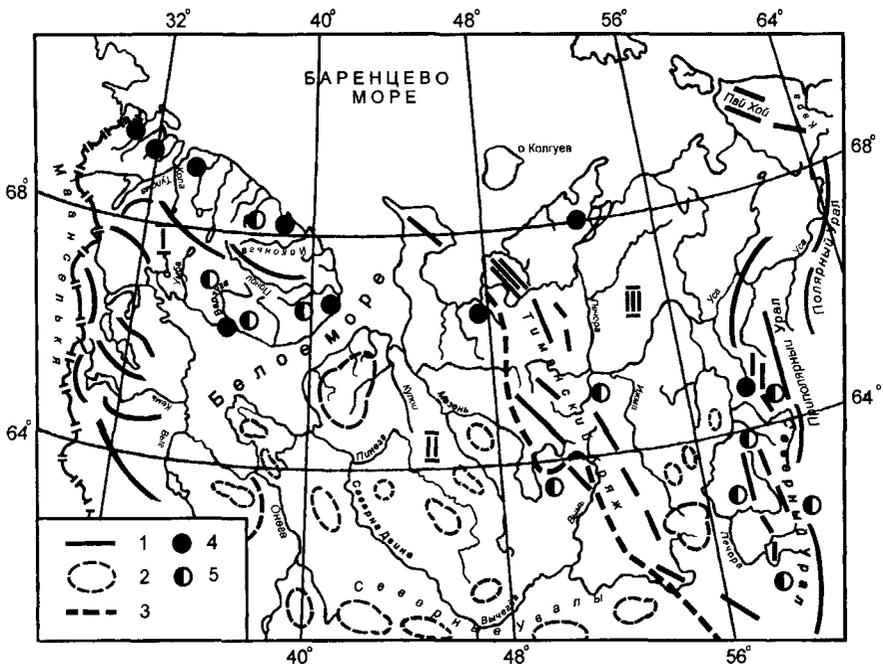


Рис 1 Схема физико-географического районирования европейского Севера России (по Калецкая и др., 1966), пункты сбора ихтиологических материалов 1 – простирающие горные хребты, 2 – возвышенности, 3 – границы геоморфологических провинций Северо-западной (I), Центральной (II), Тимано-Уральской (III), пункты сбора материалов по производителям (4) и молоди (5) атлантического лосося

Физико-географические особенности провинций обуславливают высокую изменчивость абиотических условий в лососевых реках рассматриваемого региона, таких как размеры речных систем, соотношение различных элементов русла, характер грунтов, термический, гидрологический и гидрохимический режимы. По мере продвижения от Мурмана на восток к границе ареала вида возрастает протяженность лососевых рек (от нескольких десятков до 1.5-1.8 км), снижается степень озерности (от 50 и более до нуля %), повышается роль континентальных факторов в формировании климата. Наибольшим теплосодержанием (в среднем до 2000 градусо-дней) характеризуются воды лососевых рек в смежных районах Северо-Западной и Центральной провинций (нерестилища лосося в бассейнах рек Карелии, р. Онега и левобережных притоках р. Северная Двина). К востоку (западный склон Урала) и северо-востоку (Мурман) теплосодержание вод на нерестилищах атлантического лосося снижается на 25-40%.

Прибрежные морские районы на северо-востоке ареала атлантического лосося находятся под влиянием Североатлантического течения, которое оказывает согревающее влияние на юго-западную часть Ледовитого океана, делая возможным проникновение вида далеко на восток вплоть до р. Кара. Зимнее выхолаживание поверхностных вод Баренцева и восточной части Норвежского морей до отрицательных значений обуславливает приуроченность районов зимовки и основного нагула лосося восточных популяций к южной части Норвежского моря. В связи с этим, по мере продвижении на восток, происходит увеличение морского участка миграционного пути рыб, как взрослых особей, так и скатившейся из рек молоди.

Глава 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследованиями автора с той или иной полнотой охвачено 12 основных промысловых популяций атлантического лосося, воспроизводимого в реках Печенга, Большая Западная Лица, Ура, Тулома, Кола, Йоканьга, Поной, Чаваньга, Варзуга, Умба, Мезень, Печора (см. рис. 1). В работе использованы материалы, собранные автором, при его участии, а также его коллегами (М.Н. Неклюдовым, С.И. Долотовым, А.Г. Потуткиным, Т.С. Мишуковой, Е.С. Трескиной, В.З. Салмовым, И.П. Шестопалом и др.) в период с 1973 по 2003 гг. (см. таблицу). Привлечение опубликованных материалов позволило охарактеризовать биологическую структуру 24 основных промысловых популяций атлантического лосося на Севере России.

Биологические материалы собирались и обрабатывались по общепринятым методикам (Правдин, 1966; Методическое пособие по изучению питания рыб..., 1974). Образцы чешуи для определения возраста и обратного расчисления роста атлантического лосося всеми коллекторами первичных материалов брались со стандартного

Объем ихтиологических материалов

Тип анализа, характер работ	Количество исследованных рыб, экз	
	Производители	Молодь
Определение возраста	25598	7529
Расчисление темпа роста	3683	847
Изучение питания	606	1560*
Определение плодовитости	2048	—
Мечение	1125	987

* Включены 620 экз туводных видов рыб

участка на теле рыб согласно специально разработанной программе по единой методике, что позволило минимизировать ошибки в определении возраста рыб (Мартынов, 1983, 1987; Martynov, 1983). Определение возраста и обратное расчисление роста рыб проведены автором за исключением материалов по возрасту покатной молоди лосося рек Поной и Йоканьга, определение, которого выполнено М.Н. Неклюдовым.

При расчислении линейного роста по чешуе производителей длины рыб за речной период жизни, включая длину покатника, определялись по полученной нами формуле: $l = 125r + b$, а за морской период – по формуле прямой пропорциональности Э. Леа (Lindroth, 1963): $l = L \frac{r}{R}$ (3), где l – искомая длина рыбы; r – длина переднего радиуса чешуи, соответствующая искомой длине рыбы; L – длина взрослой рыбы при поимке; R – радиус чешуи рыбы при поимке; b – поправка Розы Ли (длина малька при закладке чешуи, имеющая популяционную специфику).

Поправочные коэффициенты « b » отрицательно коррелируют с теплосодержанием воды (суммой градусо-дней) на нерестилищах той или иной популяции. При расчислении линейного роста семги в реках Севера России использовались 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	Туллома	24.1
Варзуга	24.7	Ура	29.1
Поной	26.9	3 Лица	26.4
Пурнач	26.9	Печенга	27.9

Пестрятки, покатники семги и туводные виды рыб на нерестилищах отлавливались мальковым неводом длиной от 10 до 30 м с ячеей в приводе 4-5 мм, в крыльях – 10 мм, удочкой и электроловильным аппаратом. Для отлова производителей на нерестилищах использовалась крючковая снасть, ставные жаберные сети ячеей 40-70 мм и тягловый невод длиной до 120 м. Сбор и обработка материалов по нерестовым мигрантам семги из промысловых орудий лова проводились по разработанной нами схеме (Мартынов, 1987). Материал на биологический анализ и изучение питания рыб в основном брался из отцеживающих орудий лова. При массовых промерах у лососевидных рыб измерялась длина по Смитту (от вершины рыла до конца средних лучей хвостового плавника) и промысловая длина (от вершины рыла до конца чешуйного покрова).

Пробы икры для определения плодовитости атлантического лосося бралась из передней, средней и задней частей гонад в соответ-

ствии с рекомендацией А.А. Ястебкова (1965) на нерестилищах у рыб на IV-III и IV стадиях зрелости половых продуктов по 20 г (р. Щугор) и из промысловых уловов на РУЗах у рыб на III, III-IV стадиях зрелости по 3-7 г от каждой самки (реки Печенга, Западная Лица, Ура, Кола, Тулома, Варзуга). Пробы икры обрабатывались после 2-3 месячной фиксации в 4% водном растворе формальдегида. Относительная популяционная плодовитость определялась как среднее количество икринок на одну рыбу безотносительно пола и возраста (Randall, 1989).

Желудки и кишечники рыб фиксировались 4% -ым раствором формальдегида. Их обработка проводилась счетно-весовым методом в камеральных условиях. 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 ширина порогов, плесов, ям и нерестовых участков определялась визуально и путем картирования с использованием топографической основы масштабом 1:25000. Скорость течения определялась гидрометрической вертушкой ГР-55 и поплавком. Характеристика механического состава грунтов приводится по М.В. Кленовой (1931).

Возраст взрослых рыб обозначен формулой Коо (1962) в модификации Д.К. Дирина (1980), состоящей из двух цифр. Например, 3·2+ означает, что рыба прожила в реке три года и без речного прироста на чешуе скатилась в море, где нагуливалась два полных года и зашла в реку на нерест с морским приростом на чешуе.

Статистическая обработка материалов проводилась на персональном компьютере с использованием пакета программ Excel. Достоверность различий средних приводится по критерию Стьюдента.

Глава 3. СТРУКТУРА НЕРЕСТОВЫХ СТАД ОСНОВНЫХ ПРОМЫСЛОВЫХ ПОПУЛЯЦИЙ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ НА СЕВЕРЕ РОССИИ

На Севере России насчитывается 113 рек первого порядка, в бассейнах которых воспроизводится проходная форма атлантического лосося (рис. 2). С учетом подразделенности лосося в крупных речных системах на ряд популяций, их общее количество в рассматриваемом регионе приближается к 140.

По мере продвижения на восток среди нерестовых мигрантов атлантического лосося появляются, начиная с рек восточного Мурмана, рыбы осенней биологической группы, доля которых в популяциях бассейна Верхней Печоры возрастает до 100% (рис. 3). При этом к созреванию по «озимому» типу в первую очередь начинают переходить самки с одним годом морского нагула, что приводит к

появлению среди нерестовых мигрантов заледки, которая в популяциях беломорской семги может занимать доминирующее положение (р. Варзуга).

Доля самок увеличивается с 35 до 66% (рис. 4), в 2-3 раза возрастают средние показатели длины и массы рыб (рис. 5), на 1-2 года увеличивается средняя продолжительность морского нагула рекрутов (рис. 6, 7).

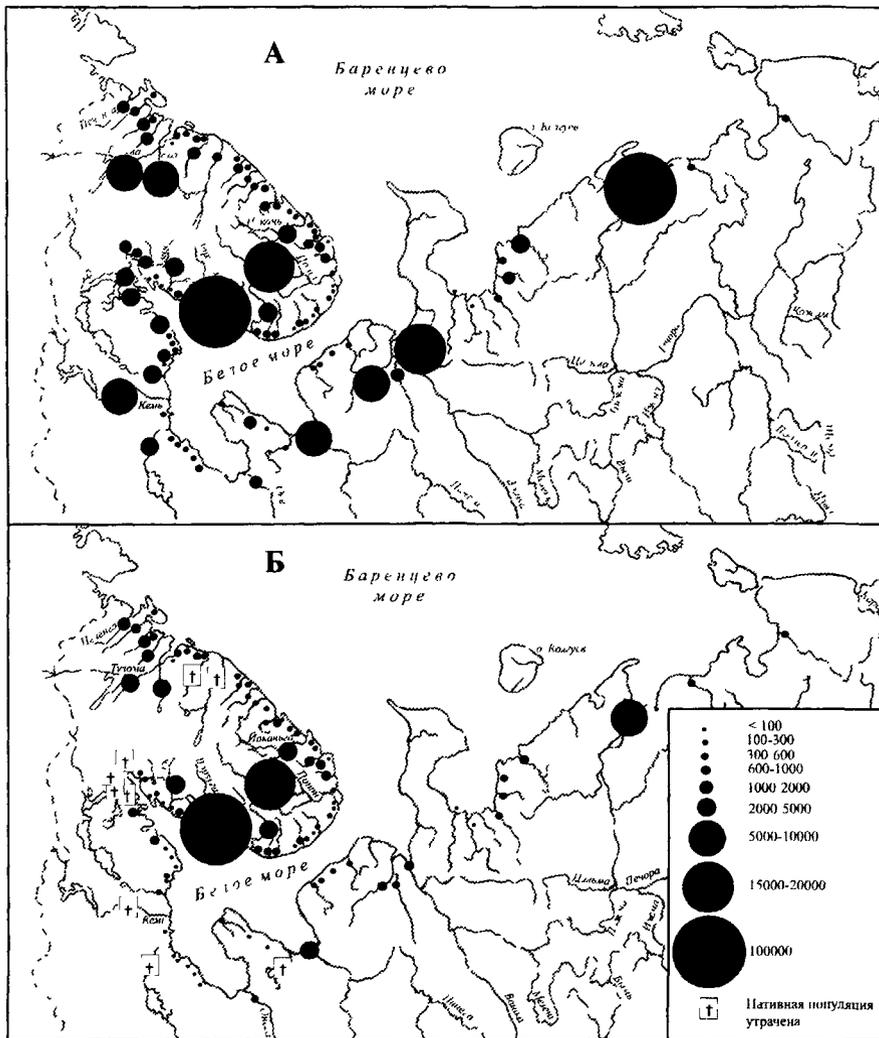


Рис 2 Численность (экз) производителей атлантического лосося в реках Севера России А – до депрессии запасов, Б – современная численность По данным промысловой статистики

Средняя продолжительность речного периода жизни производителей достигает наибольших значений в популяциях, воспроизводящихся в реках Мурмана и уральских притоках р. Печора (3.8-4.0 года), относящихся к бассейну Баренцева моря (рис. 8). Снижение средней продолжительности речного периода жизни производителей из рек Карельского берега и юго-восточной части бассейна Белого моря до 3.2-2.8 лет связано с возрастанием теплосодержания воды на нерестилищах лосося в данном районе.

Географическая изменчивость биологических параметров половозрелых рыб в популяциях атлантического лосося на северо-востоке ареала имеет выраженные половые различия, которые состоят в более высокой межпопуляционной изменчивости биологических параметров самцов, таких как длительность морского нагула и размерно-весовые характеристики (см. рис. 5-7). Половые различия при переходе рыб в популяциях атлантического лосося от созревания по

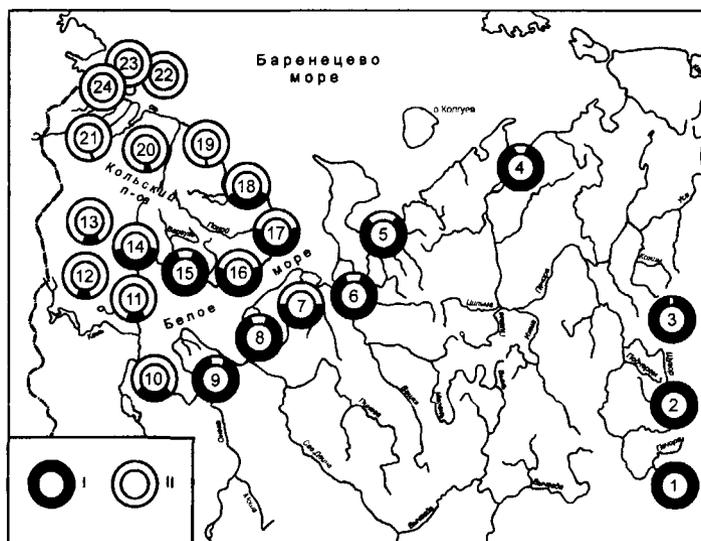


Рис 3 Соотношение рыб осенней (I) и летней (II) биологических групп в популяциях атлантического лосося на северо-востоке ареала 1 – верховья Печоры (Владимирская, 1957), 2 – р Илыч (Кулида, 1976), 3 – р Шугор (Мартынов, 1983), 4 – устье Печоры (Антонова, 1976), 5 – р Волонга (Даниленко, 1965); 6 – р Мезень (Кулида, 1984); 7 – р Сояна (Кулида и Дерез, 1985), 8 – р Северная Двина, 9 – р Онега (Кулида, 1984); 10 – р Выг (Горский, 1933; Шапошникова, 1933), 11 – р Паньгома (Костылев и Ермолаев, 1982 б), 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).

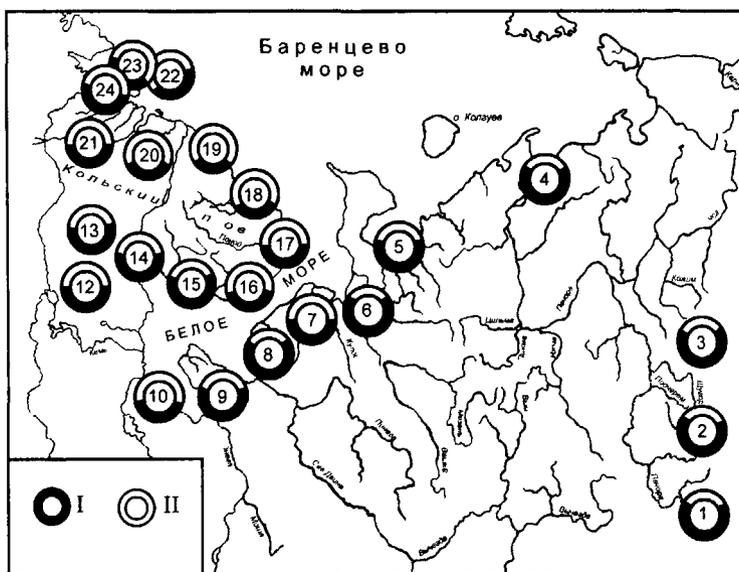


Рис 4 Соотношение самок (I) и самцов (II) в популяциях атлантического лосося на северо-востоке ареала. Обозначения те же, что и на рис 3

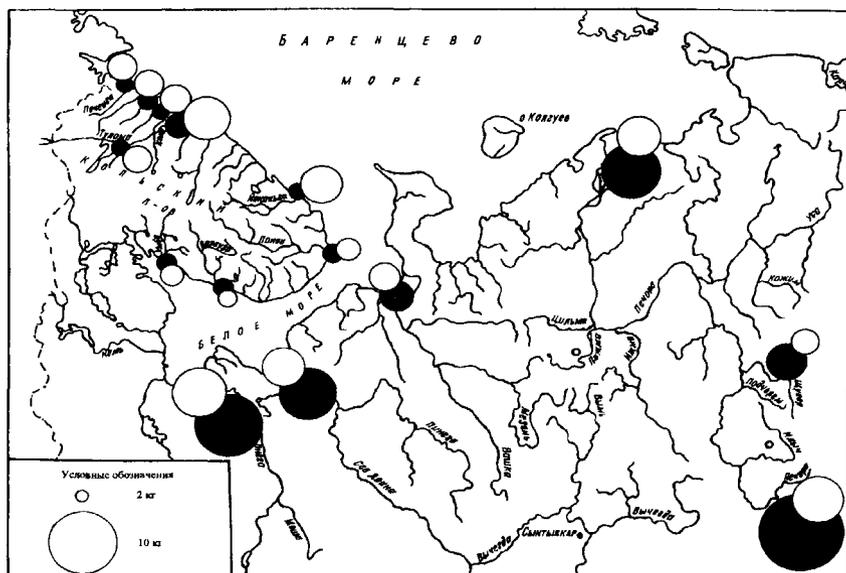


Рис 5 Изменчивость средних показателей массы у самцов (черные кружки) и самок (белые кружки) в популяциях атлантического лосося на северо-востоке ареала

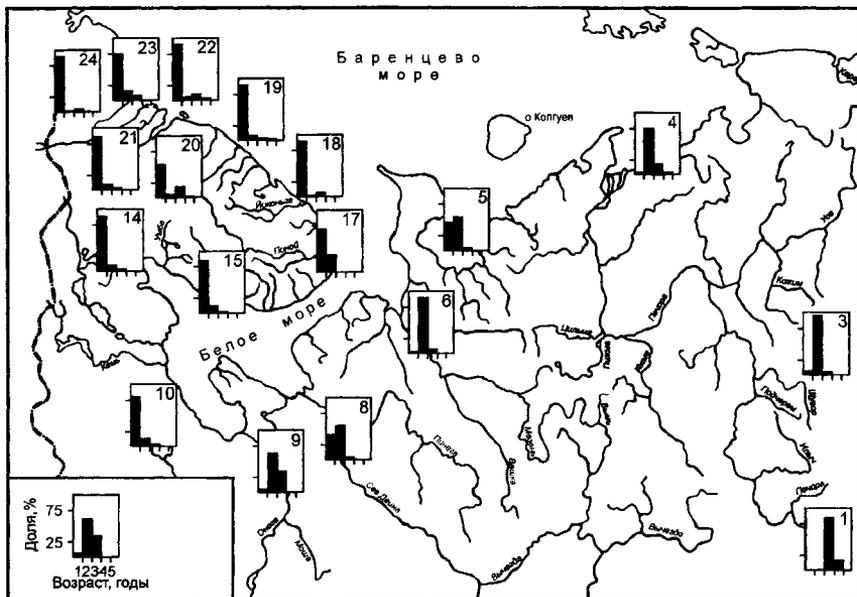


Рис 6. Морской возраст самцов в популяциях атлантического лосося на северо-востоке ареала. Обозначения те же, что на рис. 3.

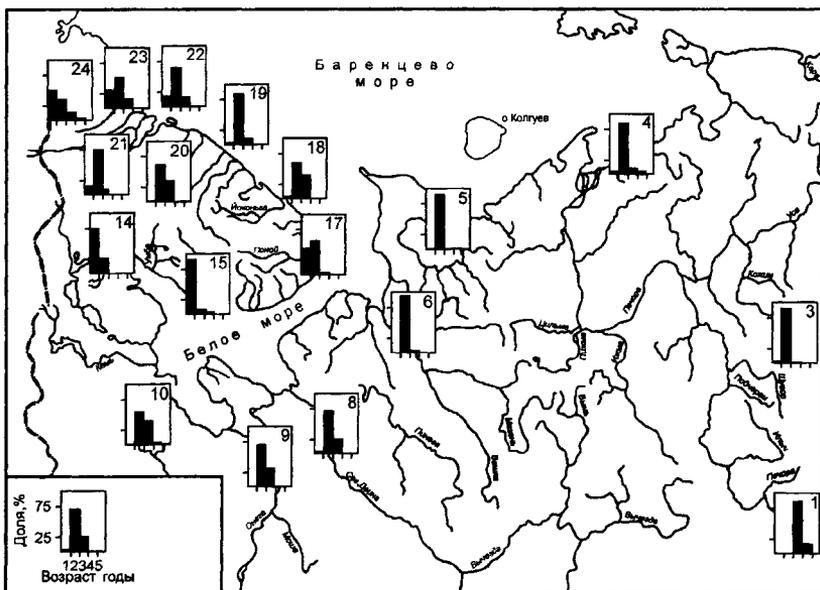


Рис 7. Морской возраст самок в популяциях атлантического лосося на северо-востоке ареала. Обозначения те же, что на рис. 3.

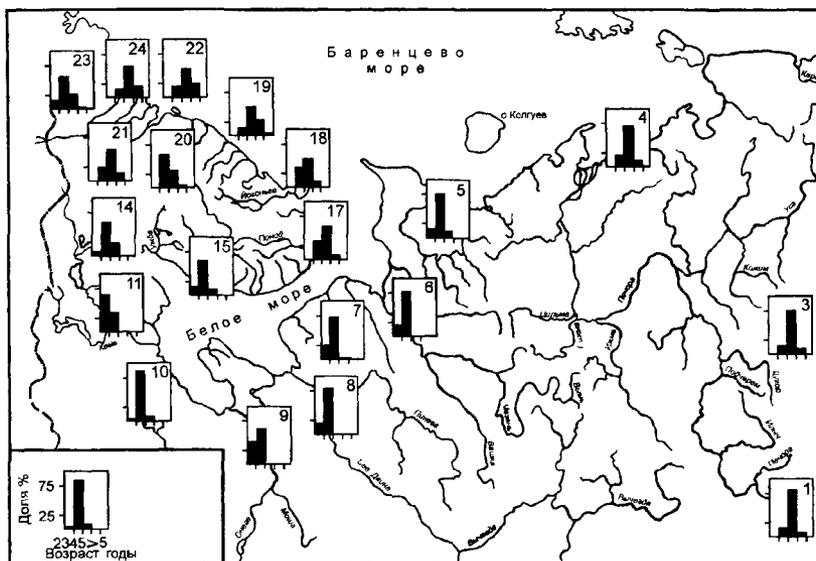


Рис 8 Речной возраст в популяциях атлантического лосося на северо-востоке ареала. Обозначения те же, что на рис 3

«яровому» к созреванию по «озимому» типу приводят к увеличению числа сезонных групп в смешанных по типу созревания популяциях. Различия в географической изменчивости биологических показателей самцов и самок позволяют рассматривать их как дифференцированные внутривидовые адаптивные системы, аналогичные таковым у проходных дальневосточных лососей (Алтухов и др., 1997).

Глава 4. ЭКОЛОГИЯ РЕЧНОГО ПЕРИОДА ЖИЗНИ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ НА СЕВЕРОВОСТОКЕ АРЕАЛА

«Озимые» рыбы, доминирующие в популяциях атлантического лосося на востоке ареала, проводят в пресной воде более года. Пребывание рыб в пресной воде связано с исключением экзогенного питания и сопровождается потерями массы тела (рис. 9), отражающими энергетические затраты рыб. У печорской семги, воспроизводящейся в средней части бассейна реки, более половины потерь массы тела (59%) приходится на преодоление пресноводного участка миграционного пути, что свидетельствует о высокой энергетической «цене» за использование нерестилищ, удаленных от морских районов нагула.

Половые продукты как «яровых», так и «озимых» лососей формируются на нерестилищах в течение месяца незадолго до нереста.

Гонады «яровых» рыб начинают развиваться в год нерестовой миграции еще в море. Созреванию же половых продуктов «озимых» рыб предшествует длительная стадия покоя (рис. 10).

Для закладки икры производителями семги используют ограниченные по площади участки порогов, которые располагаются в зонах частичного перехода руслового потока в подрусловой и имеют специфические гидротопографические условия. Доля оптимальных для закладки икры участков от общей площади нерестово-вырастных угодий в разных реках изменяется от 7 (р. Щугор) до 23% (р. Варзуга). Строение нерестовых бугров семги зависит от гидроморфологических условий конкретных рек и имеет популяционные особенности. Перекапывание бугров отмечено в единичных случаях (Владимирская, 1957).

Основной контингент вальчаков в реках Севера России скатывается в море после зимовки в реке весной следующего года. В бассейне р. Печора отдельные рыбы после нереста могут задерживаться в реке до двух лет (Мартынов, 1983). В р. Тулома, зарегулированной плотинами ГЭС, длительная задержка вальчаков в пресной воде может быть связана с антропогенным фактором.

По данным ряда авторов, температурный порог покатной миграции молоди атлантического лосося на северо-востоке ареала варьирует в разные годы и в разных реках от 5 до 11 °С. Интенсивность покатной миграции модифицируется температурными условиями и в период первой фазы ската (до миграции основного контингента смолтов) положительно коррелирует ($r = +0.51 - +0.94$) с температурой воды, что при изменчивых климатических условиях весны на Севере приводит к большой межгодовой вариабельности его динамики (рис. 11). Продолжительность покатной миграции молоди в разных по длине реках (от нескольких десятков до тысячи и более км) укладывается в месячный срок, характеризующий временную протяженность «миграционного окна». Летне-осенние миграции молоди лосося в пределах нерестилиц крупных речных систем (Ди-

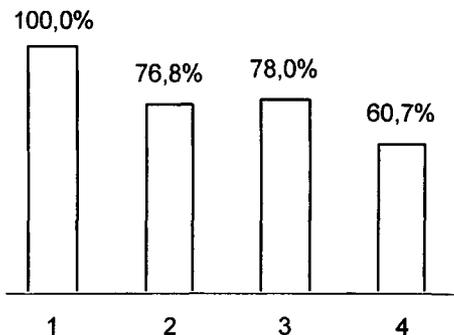


Рис 9 Относительное снижение массы производителей семги на нерестилищах р Щугор по сравнению с одноразмерными рыбами при заходе в р Печора Относительные значения масса рыб при заходе в р. Печора (1), на нерестилищах в год захода из моря (2), после зимовки и созревания половых продуктов (3), после нереста (4). По Мартынов, 1983.

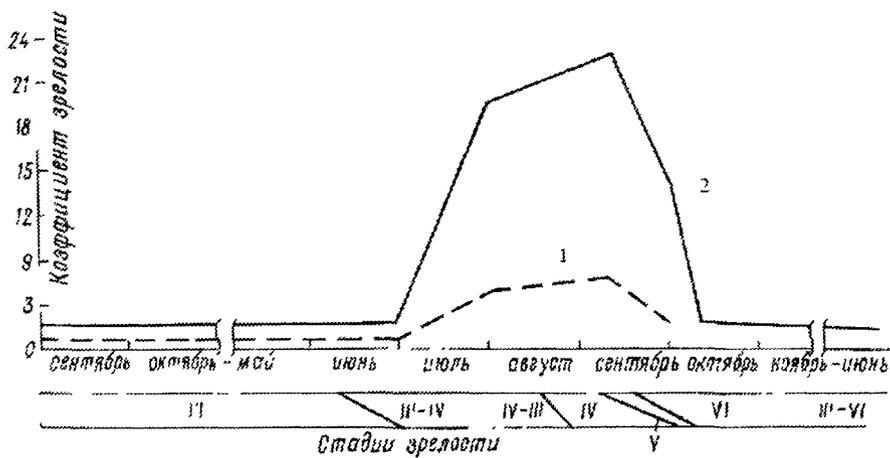


Рис 10 Изменение коэффициентов зрелости самцов (1) и самок (2) «озимой» семги р Щугор Из Мартынов, 1983

рин, 1980; Буков, 1982) следует рассматривать как преадаптацию, обеспечивающую покатникам весной следующего года попадание в «миграционное окно».

Возраст вступления молоди в покатную миграцию (смолтификация) может рассматриваться на уровне популяции как функция роста: чем быстрее растет молодь, тем раньше скатывается в море. При этом происходит сближение средних показателей длины и массы разновозрастных рыб, степень которого различна в разных популяциях лосося. Характерной особенностью периода ската является рост покатников в пресной воде, имеющий возрастные особенности, способствующие сглаживанию различий в размерах рыб разного возраста. Величина приростов покатников в пресной воде не зависит от длины реки и может быть связана с воздействием хищников (см. гл. 7).

Межгодовая изменчивость интенсивности роста пестряток наиболее выражена в первый год жизни и в более холодноводных реках (рис. 12). С возрастом связь темпа роста с температурой воды ослабевает.

Молодь атлантического лосося в реках бассейна Баренцева моря растет быстрее, чем в беломорских реках. Наиболее высоким темпом роста отличается молодь семги р. Йоканьга, наименьшим — р. Варзуга. Выявлены региональные особенности роста карликовых самцов, состоящие в замедлении роста в год созревания в бассейне р. Печора и в ускорении в реках Кольского п-ова.

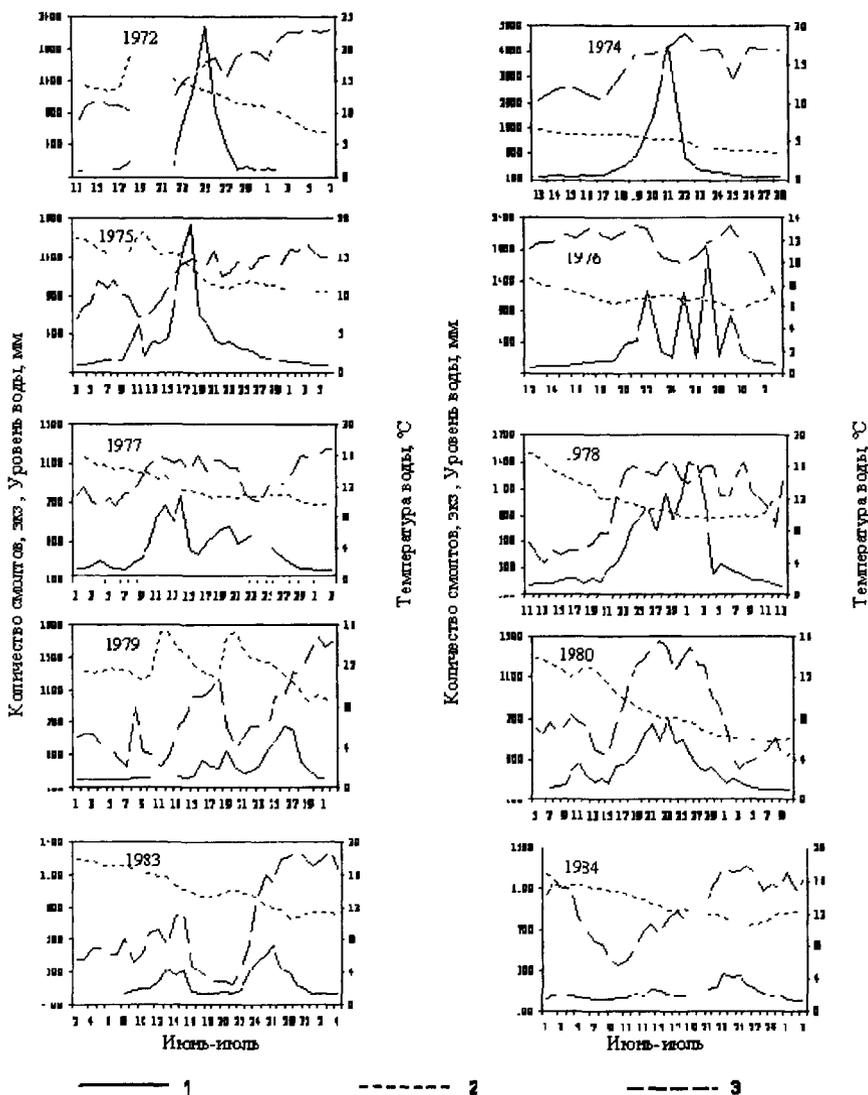
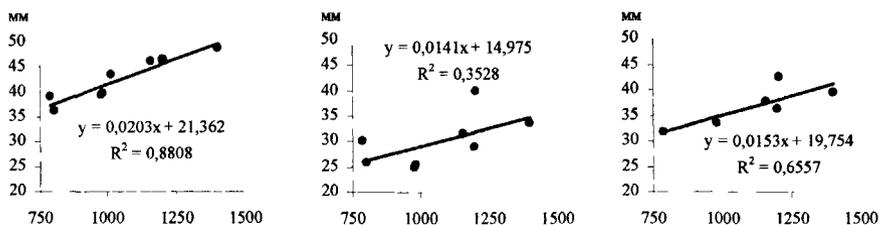


Рис 11 Динамика миграции покотников семги р Зимняя Золотца в разные по гидрологическим условиям годы (по Мартынов, Дерез, 2005) 1 – количество рыб, 2 – уровень и 3 – температура воды

А



В

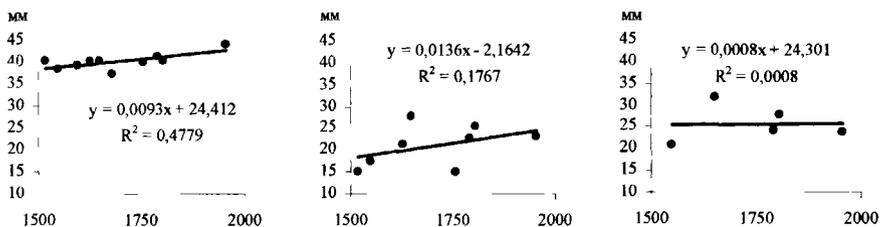


Рис 12 Зависимость годовых приростов длины молоди семги рек Щугор (А) и Варзуга (В) от температуры воды (по Мартынов, 1983, Драганов, Мартынов, Лысенко, 1990) По оси абсцисс – сумма градусо-дней воды за год, по оси ординат – годовые приросты в первый (1), второй (2), третий (3) годы жизни

Рост молоди в экспериментальных условиях при подогреве воды носит циклический характер, что позволяет предположить наличие эндогенно обусловленных сезонных циклов роста, «притертых» в каждой популяции к соответствующим сезонным климатическим циклам (Мартынов и др., 1997).

Глава 5. ПИТАНИЕ И ПИЩЕВЫЕ ОТНОШЕНИЯ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ НА СЕВЕРЕ РОССИИ В РЕЧНОЙ ПЕРИОД ЖИЗНИ

В экосистемах горных рек рассматриваемого региона молодь атлантического лосося занимает нишу на порожистых участках горных и полу горных рек, основу населения которых составляют водные беспозвоночные бентоса из систематических групп Ephemeroptera, Trichoptera, Plecoptera, Diptera и др. Насекомые данных систематических групп на различных стадиях своего развития являются основными объектами питания молоди семги и сопутствующих видов рыб.

На северо-востоке ареала в пределах нерестилищ атлантического лосося встречается 26 видов рыб из предгорного бореального (ха-

риус, голяян, голец усатый, подкаменщик), арктического пресноводного (семга, сиг, налим), равнинного бореального (щука, ерш, окунь, язь, пескарь, плотва, елец). Однако в вегетационный период на порожистых участках рек, где нагуливается молодь семги, постоянно обитают хариус, голяян, бычок-подкаменщик, голец усатый, кумжа, елец (при различном наборе видов в разных реках), с которыми и складываются пищевые отношения молоди атлантического лосося, которая по характеру питания может быть отнесена к эврифагам.

Согласно Г.В. Никольскому (1965), наибольшая пищевая конкуренция может складываться между видами рыб, принадлежащими к разным фаунистическим комплексам, но питающимися сходными группами организмов. По нашим данным, наименьшие СП-коэффициенты у хариуса, голяяна, бычка и гольца усатого, видов одного фаунистического комплекса, характеризующиеся совпадением стаций питания, но различающиеся спектрами питания. У видов со сходной экологией – выходцев из разных фаунистических комплексов – спектры питания значительно перекрываются за счет доминирующих организмов. Близка степень сходства пищи ерша и гольца усатого, сига и хариуса, сига и бычка. Пищевая конкуренция между ними исключается за счет расхождения макростаций питания: один из видов в парных связках, перечисленных выше, придерживается участков рек с замедленным, а другой – с быстрым течением. Наибольшим сходством отличаются спектры питания семги и хариуса младших возрастных групп. Снижению напряженности пищевых отношений между ними способствует расхождение микростаций их обитания. При современной численности молоди атлантического лосося и туводных видов рыб, в первую очередь хариуса, конкурентные отношения между ними отсутствуют.

К врагам семги относится целый ряд видов, относящихся к рыбам (щука, налим), рыбоядным птицам (большой крохаль, скопа, оляпка) и водным млекопитающим (выдра, кольчатая нерпа). Степень воздействия хищников зависит от параметров рек, численности и видового состава консументов. Более низкий пресс хищников на молодь семги в крупных лососевых реках при отсутствии русловых озер.

Производители атлантического лосося способны питаться в пресной воде. Данное явление в большей мере проявляется в крупных речных системах и в зарегулированных реках.

Глава 6. ЭКОЛОГИЯ МОРСКОГО ПЕРИОДА ЖИЗНИ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ АРЕАЛА

Пребывание атлантического лосося в смежных районах Баренцева и Норвежского морей ограничивается периодом со второй половины февраля по ноябрь (рис. 13). Весной через этот район мигрируют на нерест половозрелые рыбы, а осенью – молодь, скатившаяся из рек и перемещающаяся к основным районам морского нагула. Зимой рыбы всех возрастных групп перемещаются в более теплые юго-западные районы Норвежского моря. На востоке Норвежского и западной части Баренцева морей лосося питаются в течение всего периода пребывания (Шестопал и др., 1980).

Семга заходит в Белое море вдоль Зимнего берега, ориентируясь на стоковое течение опресненных беломорских вод (рис. 14). Вальчаки мигрируют из Белого моря в Баренцево в обратном направлении (Бакштанский, Яковенко, 1976). Часть вальчаков семги беломорских рек нагуливается в пределах Белого и прилегающих

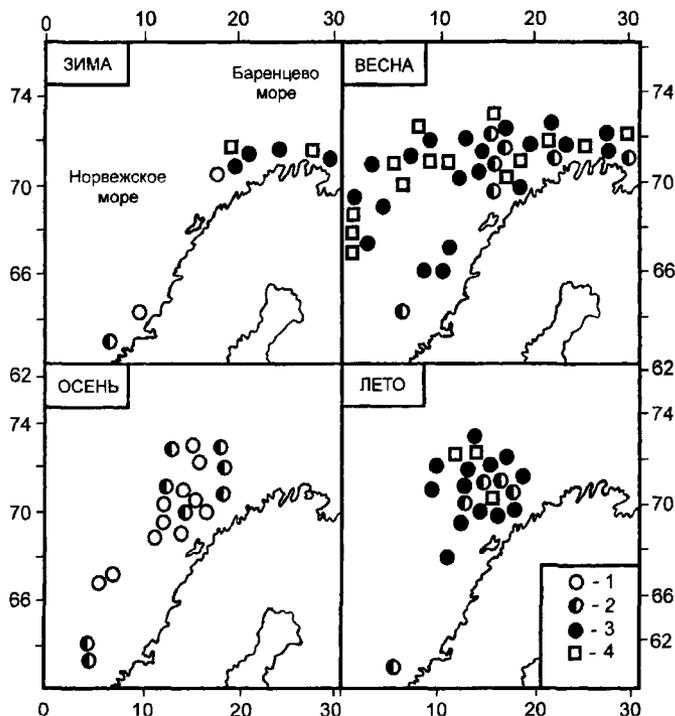


Рис 13 Сезонное распределение атлантического лосося на востоке Норвежского и западе Баренцева морей 1 – рыбы возраста P+0+, 2 – P+1+, 3 – P+2+, 4 – P+3+ Рисунок составлен автором по первичным материалам И П Шестопаля

районах Баренцева морей и осенью идет на нерест, формируя ход сезонной группы под названием «кирьяк». При заходе из Баренцева в Белое море нерестовые мигранты переходят на эндогенное питание.

Начальный период морского нагула молоди семги беломорских рек связан с пребыванием в Белом море, что приводит к формированию на чешуе части рыб переходного кольца. Чем дальше от Горла Белого моря располагается нерестовая река, тем выше доля рыб с переходными кольцами на чешуе в популяции лосося, и тем большее число склеритов формируется в переходной зоне чешуи. У атлантического лосося на северо-востоке ареала узкие склериты на чешуе в море образуются при замедлении и приостановке роста в осенне-зимний период (Шестопал, Мартынов, 1985) в отличие от дальневосточных лососей, узкие склериты на чешуе которых закладываются весной при возобновлении роста (Бирман, 1960).

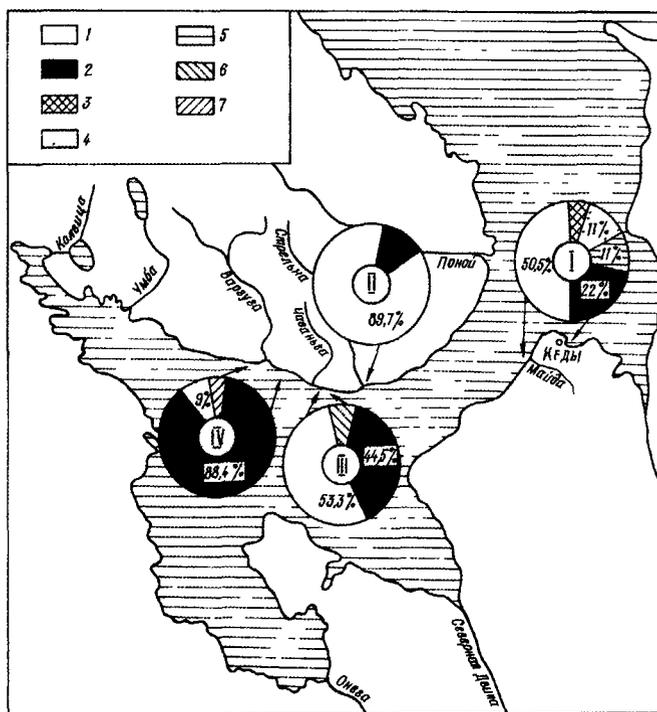


Рис 14 Повторный вылов семги, помеченной на морских тонях Белого моря 1 – морские тони; 2 – р Варзуга, 3 – р Умба, 4 – р Северная Двина, 5 – р Поной, 6 – р Чаваньга; 7 – р Колвица (из Кулида, Мартынов, 1987)

Созревание рыб в популяциях семги не зависит от темпа роста в море, что свидетельствует о генетической детерминации морского возраста первого созревания. Половые различия в росте семги в море начинают проявляться по достижении рыбами длины тела около 50 см (по-видимому, размеров, при которых рыбы выходят из-под воздействия основных хищников), после чего самцы начинают расти быстрее самок. «Яровые» и «озимые» рыбы не различаются по темпу роста вплоть до начала нерестовой миграции. Морские приросты «озимых» рыб значительно превышают таковые «яровых», что обуславливает более крупные размеры одновозрастных рыб осенней биологической группы. Более высокие приросты «озимых» рыб обусловлены их более длительным пребыванием в море перед заходом в нерестовые реки, с одной стороны, и замедлением роста «яровых» рыб в связи с начинающимся еще в море развитием половых продуктов с другой.

Наиболее высоким темпом роста в море отличается семга рек Онега, Печора и Печенга, наименьшим, как и в речной период жизни, – р. Варзуга.

Глава 7. ФАКТОРЫ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ АРЕАЛА

Особенности географической изменчивости вида на северо-востоке ареала сформировались в процессе исторического становления популяций под влиянием комплекса факторов абиотической и биотической природы. Речной и морской периоды жизни атлантического лосося различаются по условиям и характеризуются специфической адаптивной изменчивостью в рамках единого жизненного цикла. Факторы адаптивной изменчивости в речной период жизни отличаются от таковых в море. Противоречие между началом и концом онтогенеза может разрешаться посредством метаморфоза (Серебровский, 1973), с которым у атлантического лосося сопоставима смолтификация, в процессе которой происходят глубокие морфофизиологические изменения (Варнавский, 1990).

Адаптивная изменчивость атлантического лосося, формирующаяся в речных условиях, направлена на сохранение половой структуры и максимизацию выхода покатников. Первое условие соблюдается при отсутствии половых различий в росте ювенильных пестряток, а второе – при формировании специфической для каждой популяции размерно-возрастной структуры покатников (рис. 15). Продолжительность речного периода жизни атлантического лосося на северо-востоке ареала находится в обратной зависимости от теп-

лосодержания воды на нерестилищах (рис. 16). Обратная связь между ростом и длительностью пребывания молоди в реке способствует сохранению возрастной разнокачественности, выравнивая по возрастным группам размерно-зависимую и различающуюся в разных реках смертность в период покатной миграции. Основным фактором размерно-зависимой элиминации в период ската выступают хищники (щука, кумжа, голец), модифицирующие различия размерно-возрастной изменчивости покатников в разных реках через отбор на более высокий темп роста. (рис. 17).

Адаптивная изменчивость атлантического лосося в морской период жизни направлена на формирование структуры нерестовых стад, обеспечивающей успешное воспроизводство популяций в нерестовых реках. Основным фактором, определяющим размерно-возрастную изменчивость производителей атлантического лосося на северо-востоке ареала является высокий уровень энергетических затрат на преодоление протяженных участков миграционных путей при выключенном экзогенном питании, что приводит к формированию

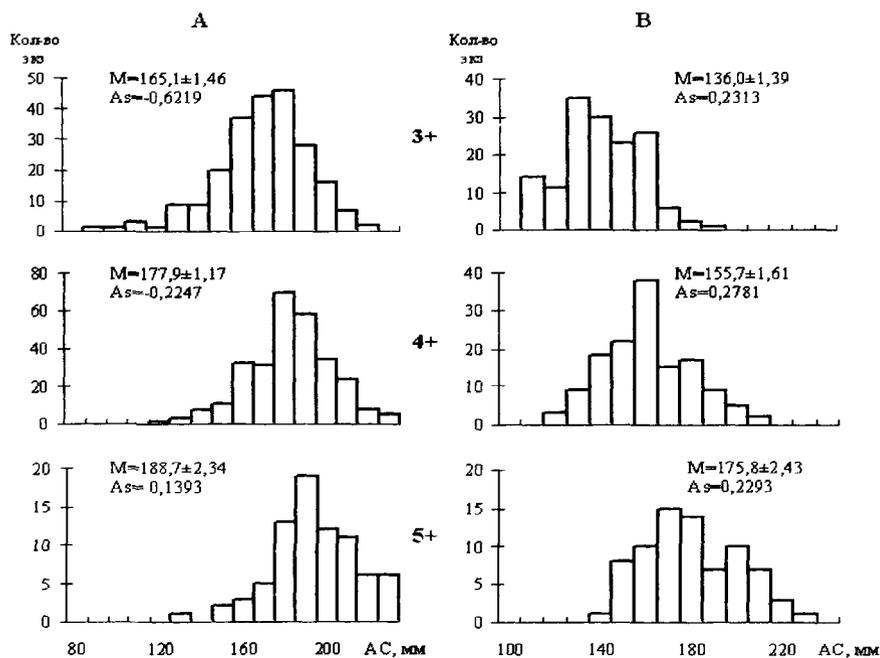


Рис 15 Гистограммы распределений по длине разновозрастных покатников семги рек Йокан'га (А) и Печора (В) Результаты обратного расчисления по чешуе производителей

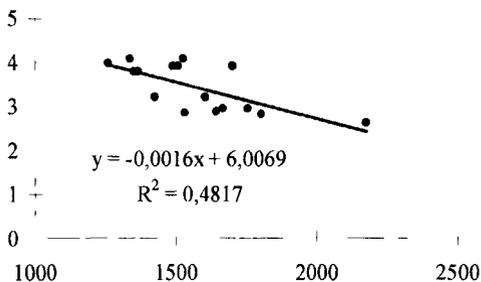


Рис 16 Зависимость средней продолжительности речного периода жизни атлантического лосося на Севере России от теплосодержания воды в нерестовых реках. По оси ординат – средняя продолжительность жизни в реке, годы, по оси абсцисс – сумма градусо-дней воды

выключенным экзогенным питанием. При относительно небольшой протяженности миграционных путей до нерестилищ переход рыб к созреванию по «озимому» типу может приводить к формированию популяций, представленных мелкими поздно созревающими самками (р. Варзуга).

По нашим материалам во многих случаях выявляется положительная связь между длительностью речного периода жизни производителей и средними показателями их размеров, примером чему

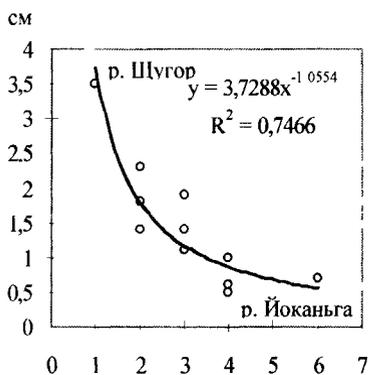


Рис. 17 Зависимость размерно-возрастной изменчивости покатников семги от численности туводных хищников. По оси ординат – разница средних показателей длин у покатников в крайних возрастных классах, по оси абсцисс – численность хищников в баллах

популяций, представленных крупными рыбами, созревающими по «озимому» типу (рис. 18). Созревание рыб по «озимому» типу в первую очередь является адаптацией к высоким временным затратам на преодоление больших расстояний от районов морских зимовок до нерестилищ и лишь во вторую – к энергетическим затратам на преодоление участка миграционного пути с

может служить семга р. Варзуга (рис. 19). В большинстве исследованных нами популяций наблюдается достоверное ($p < 0.05$) увеличение средней продолжительности речного периода жизни у производителей в старших по морскому периоду жизни возрастных группах. В популяциях, где средние показатели длины покатников в смежных возрастных группах различаются (семга рек Варзуга и Поной), происходит повышение показателя средней продолжительности речного периода жизни у производителей. В популяции семги р. Йоканьга, где нами не выявлены достоверные различия в длине и массе у покатников разных возрастных групп, показатель средней продолжительности речного перио-

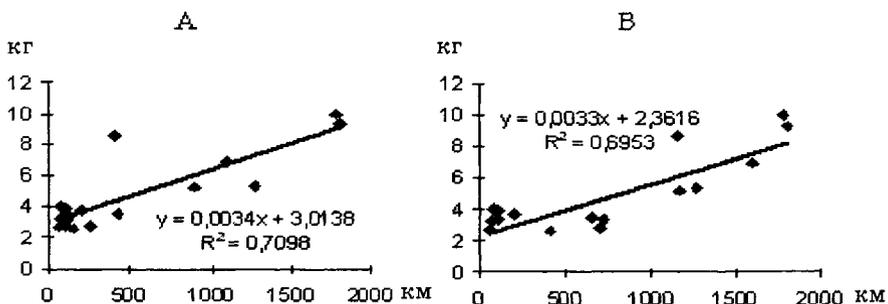


Рис 18 Зависимость средней массы производителей семги от длины миграционного пути А – от длины нерестовых рек, В – от длины миграционного участка с выключенным экзогенным питанием

да жизни у производителей не увеличивается. Формирование размерно-возрастной изменчивости в популяциях атлантического лосося в морской период жизни направлено на сохранение адаптивной изменчивости, формирующейся в речной период жизни.

Популяции атлантического лосося на северо-востоке ареала формировались в процессе расселения вида из ледниковых рефугиумов по мере разрушения последнего ледникового покрова. Наличие рыб осенней биологической группы, длительное пребывание в море до первого созревания, крупные размеры производителей и воспроизводство в крупных речных системах сближает современные популяции семги из крайней восточной части ареала с популяциями, ныне утраченными, крупных континентальных речных систем Западной Европы, которые не подвергались оледенениям. Представляется весьма вероятным колонизация видом восточной части современного ареала через систему приледниковых озер (Квасов, 1975) при трансформации морской проходной формы лосося в пресноводную проходную, а затем, по мере доступа к морским районам нагула, вновь в проходную морскую.

Глава 8. СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ПРОБЛЕМЫ ЛОСОСЕВОГО ХОЗЯЙСТВА НА СЕВЕРЕ РОССИИ

В течение последних десятилетий на европейском Севере России наблюдается глубокая депрессия численности подавляющего большинства популяций атлантического лосося (см. рис. 2, В), что привело к снижению среднегодовых уловов семги на Севере России с 1230 до 250 т. В удовлетворительном состоянии остаются только две промысловых популяции на Терском берегу Белого моря: семга рек Варзуга и Поной. Более всего снизились запасы лосося в Карельском промысловом районе и восточной части региона. В первом случае это связано с утратой основных промысловых популяций в

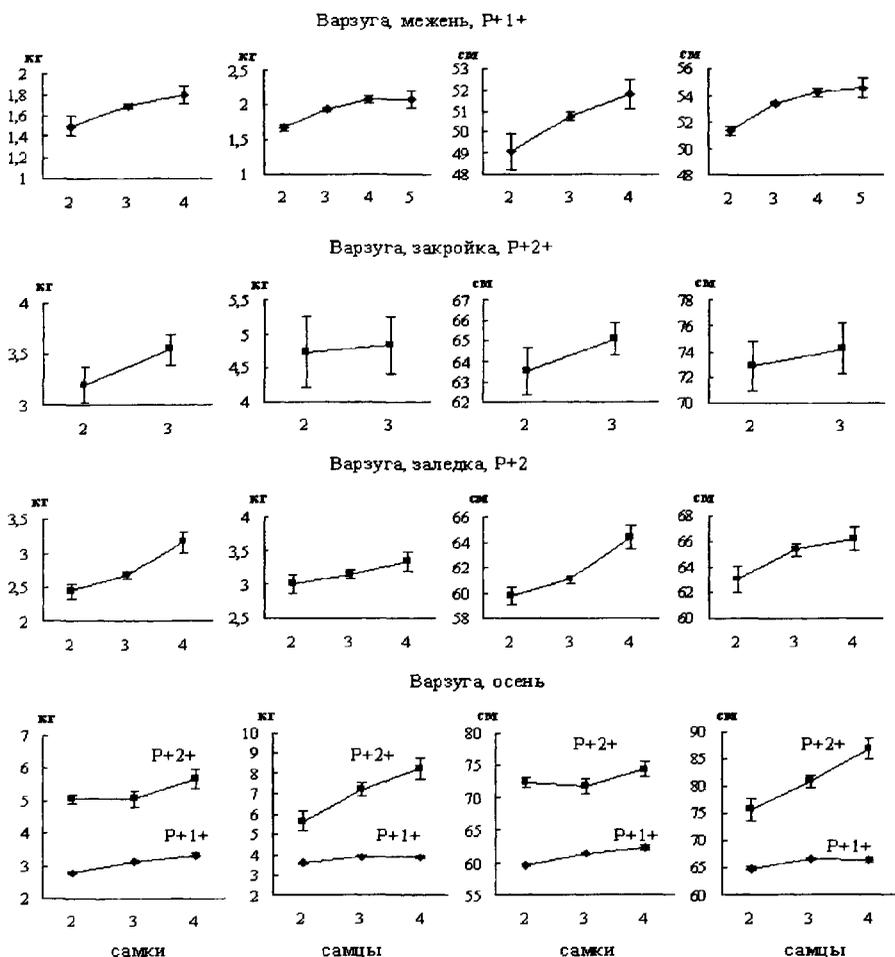


Рис 19 Зависимость длины и массы производителей семги р Варзуга от длительности речного периода жизни. По оси ординат – длина и масса, по оси абсцисс – возраст речного периода жизни взрослых рыб.

результате гидростроительства, а во втором – с переловом и неудовлетворительным управлением ресурсом.

Под влиянием иррационального рыболовства и несбалансированного рыбоводства наблюдается трансформация нативных популяций атлантического лосося. Происходит измельчание и омоложение рыб, изменение соотношения рыб разных биологических групп, плодовитости одноразмерных рыб и параметров их икры. Происхо-

дящие изменения ведут к снижению естественно сложившейся адаптивной изменчивости и могут привести к исчезновению целого ряда популяций.

Рыбоводные заводы Севера России имеют низкую эффективность и не могут служить альтернативой естественному воспроизводству. Пастбищное выращивание атлантического лосося на Севере России должно гарантировать сохранение нативных популяций вида. Особое внимание при этом следует уделять оценке возможностей морских районов нагула, емкость которых может ограничивать численность проходных лососей (Гриценко и др., 2000; Кловач, 2003).

Антропогенные изменения условий на нерестилищах семги связаны с гидростроительством, добычей полезных ископаемых, вырубкой лесов и загрязнением сточными водами. Однако основные нерестилища сохранившихся промысловых популяций лосося находятся в удовлетворительном состоянии, что служит объективной предпосылкой их восстановления и эксплуатации на оптимальном уровне. В настоящее время главным фактором, лимитирующим восстановление популяций атлантического лосося на Севере России, является незаконное рыболовство, препятствующее заполнению нерестилищ производителями. Необходима разработка и внедрение программ, учитывающих региональную специфику биологической структуры популяций и сложившейся в каждом отдельном регионе социальной и экономической ситуации. Заслуживает внимания опыт охраны популяций атлантического лосося при организации спортивного рыболовства (Зубченко и др., 1995).

ВЫВОДЫ

1. Ошибочные определения речного возраста атлантического лосося на Севере России связаны с недооценкой онтогенетических и межпопуляционных особенностей формирования регистрирующих структур. Во избежание подобных ошибок необходимо учитывать популяционные особенности формирования чешуйного покрова, закладки информативных элементов на чешуе и брать чешуйные образцы из первых трех чешуйных рядов над боковой линией на участке тела между вертикалями, проведенными через задний край основания спинного и передний край основания анального плавников.

2. На Европейском Северо-Востоке России сформировался генетический ряд популяций атлантического лосося, отражающий значительную часть изменчивости вида. В крупных речных системах на крайнем востоке ареала воспроизводятся уникальные популя-

ции, представленные поздно созревающими «озимыми» рыбами, адаптированными к воспроизводству на нерестилищах, удаленных от морских районов нагула.

3. Одним из основных факторов, определяющих размерно-возрастную изменчивость нерестовых стад атлантического лосося на северо-востоке ареала является высокий уровень энергетических и временных затрат на преодоление пресноводного и морского участков миграционного пути. Различия в затратах энергии на формирование половых продуктов у самцов и самок в условиях выключенного экзогенного питания обуславливают выраженные половые особенности проявления внутривидовой изменчивости.

4. По мере нарастания протяженности миграционного пути более поздний, по сравнению с самками, переход самцов к созреванию по «озимому» типу, увеличение продолжительности морского нагула до первого нереста и размеров связаны с более низкими затратами энергии на формирование половых продуктов. Половые особенности внутривидовой изменчивости биологической структуры нерестовых мигрантов, наряду с созреванием части самцов по карликовому типу на нерестилищах, позволяют рассматривать самцов и самок проходной формы атлантического лосося как самостоятельные адаптивные системы.

5. Атлантический лосось характеризуется относительной независимостью и взаимообусловленностью речного и морского этапов жизни. В речной период онтогенеза формируется приспособительная изменчивость к комплексу абиотических (в основном термический режим) и биотических (в основном воздействие хищников) факторов, направленная на максимизацию численности покатников и сохранение половой структуры. Формирование адаптивной изменчивости в морской период жизни направлено на максимизацию вклада в воспроизводство и сохранение адаптивной изменчивости, сложившейся в речной период жизни,

6. Сопоставление характера внутривидовой изменчивости атлантического лосося и истории формирования ареала вида в четвертичный период позволяет предположить наличие нескольких путей расселения рыб из европейского ледникового рефугиума:

– формирование крайних восточных популяций за счет расселения рыб из крупных речных систем континентальной части Западной Европы через Балтийское море и систему приледниковых озер при последовательной трансформации морской проходной формы в пресноводную проходную, а затем в морскую проходную

– формирование европейских островных и континентальных скандинавских и мурманских популяций лосося за счет расселения

из островной части европейского рефугиума, располагавшегося на юге Великобритании;

– участие в формировании североамериканских популяций атлантического лосося рыб европейского происхождения из островной части рефугиума.

7. На Севере России в баренцево-беломорском регионе насчитывается 113 лососевых рек первого порядка, в которых воспроизводится (воспроизводилось) около 140 популяций морской проходной формы атлантического лосося. Наибольшее экономическое значение имеют (имели) популяции 21 реки: Печора, Индига, Волонга, Мезень, Сояна, Кулой, Онега, Выг, Кемь, Кереть, Ковда, Нива, Умба, Варзуга, Поной, Йоканьга, Кола, Тулома, Ура, Большая Западная Лица, Печенга.

8. Подавляющее большинство популяций атлантического лосося на Севере России в результате антропогенной трансформации находится в депрессивном состоянии. Удовлетворительное состояние запасов атлантического лосося в Терском промысловом районе Мурманской области сохраняется за счет популяций семги рек Варзуга и Поной, где внедряются новые формы хозяйства с акцентом на развитие рекреационного рыболовства. Основным фактором, препятствующим восстановлению нативных популяций семги является дефицит производителей на нерестилищах.

9. Иррациональное рыболовство и несбалансированное рыбоводство приводят к негативным изменениям популяций семги на Севере России. Происходит омоложение нерестовых стад, нарушение половой структуры, изменение соотношения биологических групп, снижение размерно-весовых показателей.

10. Восстановление нативных популяций атлантического лосося на Севере России требует дифференцированного подхода к управлению ресурсом с учетом региональной специфики биологических, социальных и экономических факторов. При депрессивном состоянии популяций основное внимание должно уделяться разработке программ, предусматривающих создание предпосылок к переходу от неуправляемого незаконного рыболовства к научно обоснованному спортивному и любительскому рыболовству.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ

1. Оценка эффективности работы Нижнетуломского рыбохода // Рыбное хоз-во, 1988. №5. С. 63-66 (соавторы: Вшивцев А. С., Мишукова Т.Ф).

2. Условия естественного воспроизводства и популяционная структура атлантического лосося (*Salmo salar* L.) в бассейне р. Вар-

зуга // Биология атлантического лосося на Европейском Севере СССР. Тр. Коми Науч. центра Уральск. отдел. АН СССР. Сыктывкар: 1990. №114. С. 5-30 (соавторы: Драганов М.А., Лысенко Л.Ф.).

3. Популяционный состав уловов семги на тонях Белого моря // Рыбное хоз-во. 1987. №11. С. 39-42 (соавтор Кулида С.В.).

4. Бентос среднего течения реки Пмжмы Печорской // Экологические аспекты сохранения видового разнообразия на европейском Северо-Востоке России. Сыктывкар, 1996. С. 107-117. Тр. Коми научного центра УрО Российской АН, № 148 (соавторы: Лешко Ю.В., Гурович Э.В.).

5. Семга (*Salmo salar* L.) реки Щугор // Тр. Коми фил. АН СССР, 1979. № 40. С. 5-32.

6. 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).

7. Семга уральских притоков Печоры (экология, морфология, воспроизводство). Л.: Наука. 1983. 127 с.

8. Сбор и первичная обработка биологических материалов из промысловых уловов атлантического лосося (методические рекомендации). Сыктывкар, 1987. 36 с.

9. Естественное воспроизводство и охрана атлантического лосося в СССР // Первая советско-американская конференция по охране и воспроизводству атлантического лосося. Тез. докл., 27-29 сентября, М., 1988. С. 22-23.

10. Состояние запасов и пути восстановления численности атлантического лосося на Европейском Северо-Востоке СССР // Биология атлантического лосося на Европейском Севере СССР. Тр. Коми Науч. центра Уральск. отдел. АН СССР. Сыктывкар, 1990. № 114. С. 145-161.

11. Особенности географической изменчивости биологической структуры проходных популяций атлантического лосося // Атлантический лосось (биология, охрана и воспроизводство). Тез. докл. международной конференции. Петрозаводск, 2000. С. 34-35.

12. Биологические и социально-экономические аспекты рациональной эксплуатации запасов семги на европейском Северо-Востоке России // Поморье в Баренц-регионе на рубеже веков: экология, экономика, культура. Архангельск, 2000. С. 153.

13. Деградация нативных популяций атлантического лосося (*Salmo salar* L.) в России // Разнообразие и управление ресурсами животного мира в условиях хозяйственного освоения Европейского Севера: Тез. докл. Международной конференции. Сыктывкар, 2002. С. 31.

14. Современное состояние и проблема сохранения нативных популяций атлантического лосося в бассейне реки Печора // Биоло-

гические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: Тез. докл. III (XXVI) международной конференции. Сыктывкар, 2003. С. 55-56.

15. Проблема сохранения природных популяций атлантического лосося на Севере СССР // Тез. докл. симпоз. по атлантическому лососю. Сыктывкар, 1990. С. 11-18 (соавторы: Бакштанский Э.Л., Нестеров В.Д., Кулида С.В., Вшивцев А.С.).

16. Режим выращивания молоди атлантического лосося с использованием подогрева воды. // Эколого-фаунистические исследования на европейском Северо-Востоке России. Сыктывкар, 1998. С. 65-74. Тр. Коми научного центра УрО Российской АН, № 157 (соавторы: Воробьева Н.К., Горшкова Г.Л.).

17. Структура нерестового стада и линейный рост семги реки Йоканьга: Тез. докл. III Всесоюз. совещ. по лососевидным рыбам. Тольятти, 1988. С. 193-195 (соавторы: Вшивцев А.С., Семочкин А.И.).

18. Формирование колец на чешуе молоди семги при интенсификации ее роста // Рыбное хоз-во, 1986. № 11. С. 33-34 (соавтор Горшкова Г.Л.).

19. Оценка незаконного вылова семги в бассейне реки Печора по результатам анкетного опроса // Тез. докл. симпоз. по атлантическому лососю. Сыктывкар, 1990. С. 28 (соавтор Захаров А.Б.).

20. Семга *Salmo salar* L. реки Умба // Экология и воспроизводство проходных лососевых рыб в бассейнах Белого и Баренцева морей. Мурманск, 1985. С. 3-15 (соавтор Кузнецова Г.М.).

21. О влиянии Нижнетуломской ГЭС на скат молоди семги (*Salmo salar* L.) // Исследования популяционной биологии и экологии лососевых рыб водоемов Севера. Л., 1985. С. 17-25 (соавтор Куценко В.С.).

22. Возможный источник ошибок определения возраста печорской семги (*Salmo salar* L.) // Тр. Коми фил. АН СССР, 1979. № 40. С. 147-157 (соавтор Мартынов Н.П.).

23. Прогнозирование численности нерестовых стад печорской семги // Тр. Коми науч. Центра УрО РАН, 1994. № 136. С. 45-51 (соавтор Урнышев А. П.).

24. Биологические основы воспроизводства печорской семги. Серия препринтов «Научные рекомендации – народному хозяйству». Сыктывкар, 1982. Вып. 32. 32 с. (соавторы: Сидоров Г.П., Захаров А.Б., Рубан А.К., Шубина В.Н.).

25. Биология атлантического лосося (*Salmo salar* L.) на этапе речной жизни. Сыктывкар, 1977. Вып. 35 – Серия препринтов «Научные доклады». 46 с. (соавторы: Сидоров Г.П., Шубина В.Н., Рубан А.К.).

26. 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 (соавтор Шестопал И.П.).

27. Особенности питания рыб в семужье-нерестовой реке Щугор // Экологические исследования природных ресурсов Севера нечерноземной зоны. Сыктывкар, 1977. С. 70-84 (соавтор Шубина В.Н.).

28. 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 (соавторы: Воробьева Н.К., Горшкова Г.Л.).

29. Дрифт донных беспозвоночных в лососевых реках Европейского Севера СССР в период ледостава // Гидробиологический журнал, 1990. Т. 26. № 6. С. 27-31 (соавтор Шубина В.Н.).

30. Покатная миграция молоди атлантического лосося (*Salmo salar* L.) в реке Зимняя Золотица // Закономерности зональной организации комплексов животного населения Европейского Северо-Востока России. Сыктывкар, 2005. Тр. Коми научного центра УрО Российской АН, №177(соавтор Дерез В.П.). С. 177 - 187.

31. Cessation of the Norwegian drift net fishery: changes observed in Norwegian and Russian populations of Atlantic salmon // ICES J. of Marine Sci., 1999. 56. P. 84-95 (co-authors: Jensen A.J., Zubchenko A.V., Heggberget T.G. et al.).

32. Atlantic salmon parr of the Pizhma River, Komi region, Russia // Bulletin Canadian Society of Zoologists., 1994. Vol. 25. No. 2. P. 108 (co-authors: Whoriskey F.G., Chaput G.).

33. On variability of scales characteristics in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). ICES CM 1983/M:5,21p.

34. Fishes of the shallow rapids and riffles of the Pizhma river, Pechora river basin, Russia // Can. Tec. Rep. of Fish. Aquat. Sci., 1994. № 2000. 31 p. (co-authors: Chaput J., Whoriskey F., Anderson J.).

35. Heavy metal burdens in nine species of freshwater and anadromous fish from the Pechora river, northern Russia // The Science of the Total Environment, 1995: 160/161. P. 653-659. (co-author Allen-Gil S.M.).

№ 16551

РНБ Русский фонд

2006-4

12863

Лицензия № 19-32 от 26.11.96 г. КР 0033 от 03.03.97 г.

Тираж 100

Заказ 27(05)

Информационно-издательская группа
Института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН
167982, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28