



УДК 597.552.51 (063)

## Пресноводная популяция атлантического лосося (*Salmo salar* Linnaeus, 1758) реки Свири (бассейн Ладожского озера): численность, структура и сохранение

И.Г. Мурза\* и О.Л. Христофоров

Санкт-Петербургский государственный университет, Университетская наб. 7/9, 199034 Санкт-Петербург, Россия; e-mail: polar\_cod@mail.ru

### РЕЗЮМЕ

До начала 1930-х годов пресноводная популяция атлантического лосося (*Salmo salar* Linnaeus, 1758) реки Свири оставалась крупнейшей в бассейне Ладожского озера. Катастрофическое снижение её численности обусловлено утратой нерестилищ при гидростроительстве в главном русле реки и лесосплавом на основных притоках. Усилению негативной тенденции способствовали также чрезмерно интенсивный промысел в 1950-е годы и браконьерство. С 1933 г. популяция поддерживается Свирским рыболовным заводом. В ходе 30-летнего мониторинга определены размерные характеристики смолтов, нагульных особей и производителей, оценено состояние гонад у самцов и самок на разных этапах жизненного цикла. Описана «озимая» форма. Все производители лосося, отловленные под плотиной ГЭС за последние десятилетия, были заводского происхождения и принадлежали к тем же возрастным классам, что и в предшествующий период. Современные масштабы заводского разведения свирского лосося недостаточны для поддержания популяции. Она будет утрачена в ближайшие годы, если не расширить воспроизводство и не восстановить эффективную работу системы рыбоохраны.

**Ключевые слова:** Атлантический лосось, возрастные классы, выращивание до стадии смолта, гамето-генез, Ладожское озеро, меры для сохранения, обратное расчисление размеров рыб по чешуе, плотина гидроэлектростанции, пресноводная популяция, производители, река Свирь

## Freshwater population of the Atlantic salmon (*Salmo salar* Linnaeus, 1758) of the Svir River (the Ladoga Lake basin): abundance, structure and conservation

I.G. Murza\* and O.L. Christoforov

Saint Petersburg State University, Universitetskaya Emb. 7/9, 199034 Saint Petersburg, Russia;  
e-mail: polar\_cod@mail.ru

### ABSTRACT

Until the early 1930s the Svir River freshwater population of Atlantic salmon (*Salmo salar* Linnaeus, 1758) was the largest in the Ladoga Lake basin. A catastrophic decrease in the salmon abundance took place due to loss of spawning grounds after the dam construction in the riverbed and a long-time timber rafting in the main tributaries. Over-fishery in the 1950s and a poaching also contributed to this negative trend. The Svirsky hatchery was put in action in 1933 to support the salmon population. In course of 30-year monitoring the size characteristics of smolts, lake-living individuals and spawners were determined, as well as the state of gonads in males and females at different stages of the life cycle were evaluated. The “autumnal” form was described. It was found that all salmon spawners caught near the dam of the hydroelectric power station over the last decades were of hatchery origin and

\*Автор-корреспондент / Corresponding author

belonged to the same age classes as in the previous period. The present-day scale of hatchery propagation is too small for conservation of the Svir River salmon population. The population will be lost soon, if an artificial reproduction will not expanded and effective actions of fishery control inspection will not restored.

**Key words:** age classes, Atlantic salmon, back – calculation of fish size by scale measurement, conservation measures, freshwater population, gametogenesis, rearing to the smolt stage, hydroelectric dam, Ladoga Lake, spawners, Svir River

## ВВЕДЕНИЕ

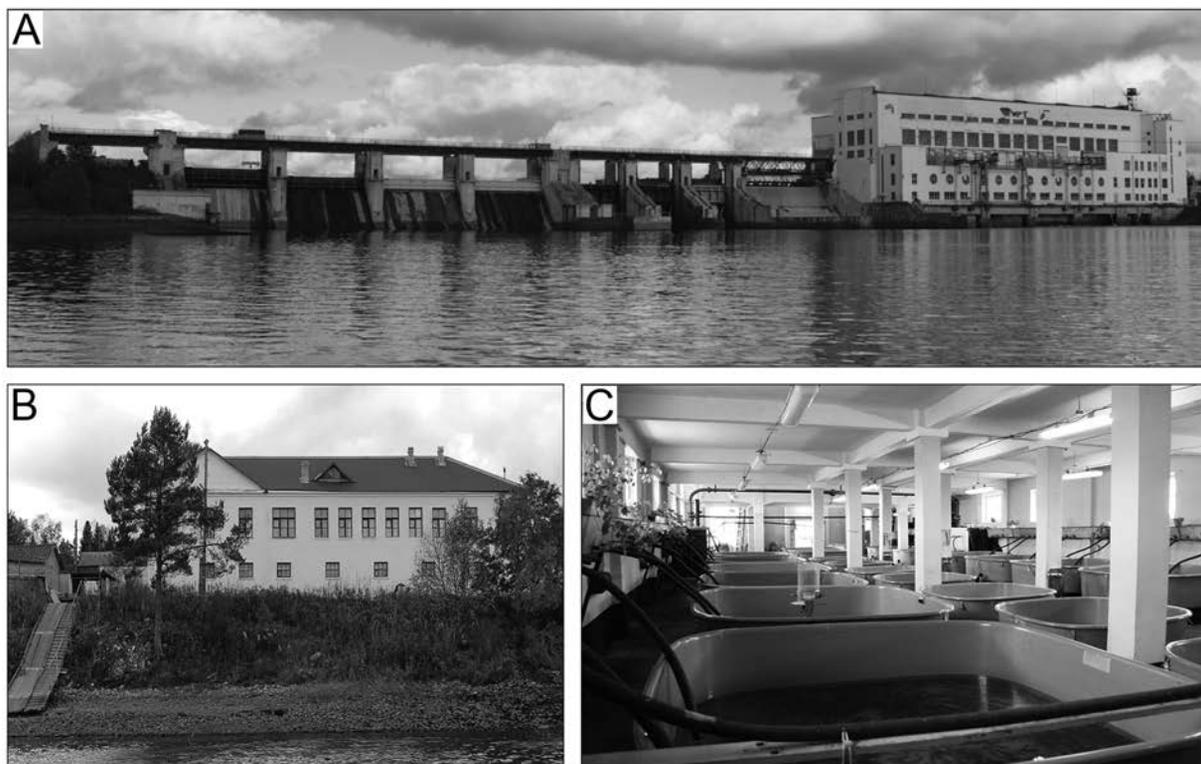
В результате хозяйственной деятельности человека ухудшается состояние экосистем и нарастающими темпами сокращается биоразнообразие. Согласно прогнозам (IPBES 2019), в ближайшие десятилетия могут исчезнуть до 1 млн. из 7.8 млн. видов населяющих нашу планету живых организмов. В числе находящихся в опасности рыб – атлантический лосось (*Salmo salar* Linnaeus, 1758). Из-за утраты нерестилищ и/или доступа к ним производителей, загрязнения вод почти прекратилось его естественное воспроизводство. Доля «диких» особей лосося в мире к 1990-м гг. снизилась до 6% (Gross 1998), а в настоящее время составляет менее 1%. Многие исследователи обеспокоены состоянием его природных популяций (Netboy 1968; Parrish et al. 1998; Jenkins 2003). Наиболее мощному антропогенному воздействию подвержены пресноводные популяции лосося во внутренних водоёмах северо-запада Европы и восточной части Северной Америки. Большинство из них утрачено, а сохранившиеся внесены в Красные книги (Kaukoranta and Ivanter 1998; Савваитова [Savvaitova] 2001). По типу жизненного цикла различают несколько экологических форм – экотипов пресноводного лосося: жилую – постоянно обитающую и размножающуюся в реках либо озёрах, и проходную (озёрно-речную) – нагуливающуюся в озёрах, а нерестящуюся в реках (Смирнов [Smirnov] 1979). Озёрно-речного лосося, совершающего потамодромные миграции (Myers 1949), прежде считали отдельным подвидом – *Salmo salar sebago* Girard, 1853, но сейчас относят к виду *Salmo salar* Linnaeus, 1758 (Fricke et al. 2019). Значительное внимание проблемам сохранения пресноводных популяций лосося в различных регионах мира было уделено на недавнем симпозиуме (The Atlantic Salmon Symposium 2018), но состояние их в

озёрах России фактически не рассматривалось (Hutchings et al. 2019). В настоящей работе прослежены изменения численности некогда крупнейшей в бассейне Ладожского озера свирской популяции лосося со времени постройки ГЭС на реке и создания Свирского рыбноводного завода (р/з), оценена современная «эффективная численность» этой популяции, охарактеризована её структура, рассчитаны размеры смолтов при миграции на нагул в озеро, изучено развитие гонад у самцов и самок на различных этапах онтогенеза и предложены меры для сохранения лосося реки Свири.

**Сокращения учреждений.** СПбГУ (SPbGU), Санкт-Петербургский государственный университет (Санкт-Петербург, Россия); ФГБНУ ГосНИОРХ (GosNIORKh), Государственный научно-исследовательский институт озёрного и речного рыбного хозяйства (Санкт-Петербург, Россия).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Научной группой СПбГУ была разработана и осуществлялась программа мониторинга популяций лососевых рыб (Христофоров и Мурза [Christoforov and Murza] 2000, 2011). Работы на реке Свири и Свирском р/з, расположенном на её правом берегу около Нижне-Свирской ГЭС в 81 км от устья (60°47'59''с.ш., 33°42'57''в.д.; Рис. 1А–С), начаты в 1970-е гг. и регулярно проводились с 1987 г. Регистрировали даты отлова производителей, их численность, пол, выраженность брачного наряда. Качество спермы у самцов оценивали по стандартной методике (Казakov [Kazakov] 1978), а рабочую плодовитость у самок – исходя из массы икры и количества икринок в навеске 10 г. Экспресс-методом прижизненно выявляли особей лосося, проявлявших признаки гибридизации с кумжей (*Salmo trutta* Linnaeus, 1758) (Христофоров и Мурза



**Рис. 1.** Места проведения исследований: А – нижний бьеф Нижне-Свирской ГЭС, преградившей путь производителям лосося к нерестилищам; В – Свирский рыбоводный завод (р/з); С – производственный цех завода.

**Fig. 1.** Locations of the research: А – lower reach of the Nizhne-Svirsky hydroelectric power station that has blocked the path for salmon spawners to their spawning grounds; В – the Svirsky hatchery; С – production hall of the hatchery.

[Christoforov and Murza] 2011). При необходимости, их видовую принадлежность дополнительно проверяли кариотипически и/или методами биохимической генетики (Christoforov et al. 1995, Христофоров и др. [Christoforov et al.] 2001; Makhrov et al. 2004). После получения зрелых половых клеток, производителей подвергали ихтиологическому анализу, измеряли длину тела по Смитту, взвешивали. Образцы чешуи взяты под спинным плавником из 2–3-го рядов выше боковой линии. Аналогичным образом изучали молодь. Степень серебрения оценивали по шкале (Яндовская и др. [Yandovskaya et al.] 1979). Биологические пробы нагульного лосося из Свирской губы и прилежащих к ней районов южной Ладоги получены в ходе экспериментальных рейсов ГосНИОРХ (сентябрь, октябрь 1990–1991 гг.). Препараты чешуи анализировали под биноклем МБС-10. Определяли число лет, проведённых рыбами в реке (на заводе) и

в озере. С учетом длительности этих периодов жизни, а также наличия нерестовых марок (SM – spawning mark) лососей подразделяли на возрастные классы. Возраст обозначали согласно рекомендациям ИКЕС (Atlantic salmon scale reading guidelines 1992). Особей заводского происхождения и «диких» различали по структуре склеритов речной зоны чешуи и наличию морфологических дефектов (Lund et al. 1989; Niilivirta et al. 1998; Fiske et al. 2005). Размеры при миграции из реки на стадии смолта определяли методом обратного расчисления по чешуе (Izzo and Zydlewski 2017; Hanson et al. 2019). При расчёте коэффициента упитанности использовали длину по Смитту (Мурза и Христофоров [Murza and Christoforov] 2009). Гонадо-соматический индекс (ГСИ) вычисляли как отношение массы гонад к массе тела, выраженное в %. Фрагменты гонад фиксировали в жидкости Буэна. Диаметр ооцитов измеряли с помощью окуляр-микро-

метра. Гистологические препараты яичников и семенников приготовлены по стандартной методике и окрашены гематоксилином по Гейденгайну (Ромейс [Romeis] 1953). Состояние половых желез оценивали по специализированным шкалам зрелости (Мурза и Христофоров [Murza and Christoforov] 1991). Микрофотографии чешуи и срезов гонад сделаны с использованием микроскопов Leica DMI 6000 и Leica M205 FA в Ресурсном центре СПбГУ. Данные обработаны статистически в пакетах Statistica 7 и Excel 2003. Для сравнения современных биологических показателей лосося свирской популяции с более ранними, проанализированы архивы Свирского р/з и данные литературы.

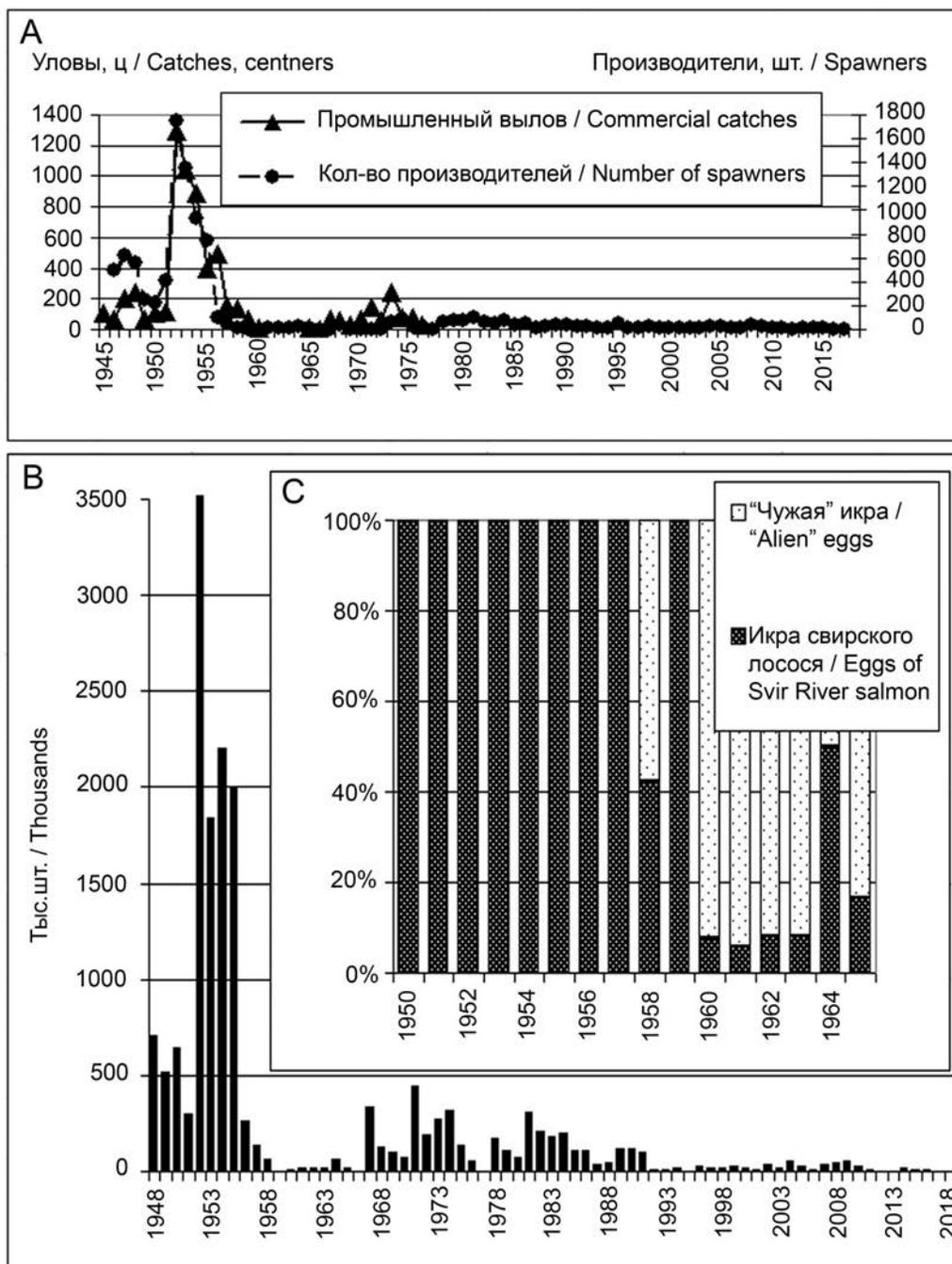
## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### «Разгром» свирской популяции лосося.

Свирь была лучшей лососевой рекой Ладоги (Кесслер [Kessler] 1864; Данилевский [Danilevsky] 1875). По данным М.И. Тихого (Тихий [Tikhy] 1924, 1927, 1931а) на её устье и высокопродуктивную Свирскую губу приходилось до половины общего вылова лосося в бассейне этого озера. Незадолго до перекрытия Свири плотиной Нижне-Свирской ГЭС в реку ежегодно заходили 15–20 тыс. производителей. Несмотря на интенсивный промысел, от 1.5 до 6.0 тыс. особей достигали нерестилищ, располагавшихся на 21 порожистом участке, и вымётывали около 20 млн. шт. икры. Промысловый возврат от икры был оценен в 0.09%. Эти цифры послужили ориентиром при планировании мер для сохранения свирской популяции лосося после перекрытия Свири плотиной ГЭС. Создание рыбохранилищ в теле строившейся плотины признали нецелесообразным, так как после создания каскада ГЭС все нерестилища подлежали затоплению. Для сохранения свирских популяций лосося, кумжи и сига в 1933 г. построен Свирский р/з. Ожидавшийся результат не был достигнут вследствие продолжавшегося интенсивного промысла в устье Свири (от 25 до 60 т лосося в год) и несовершенства биотехнологии разведения. Согласно архивным данным Свирского р/з количество инкубировавшейся на заводе икры лосося, которую сначала учитывали вместе с икрой кумжи, варьировало в период с 1934 по 1940 гг. от 1.3 до 3.6 млн. шт.

В 1947 и 1948 гг., разрушенные во время Великой Отечественной войны р/з и ГЭС ещё не были восстановлены, поэтому производителей перепускали в верхний бьеф. В начале 1950-х гг. собирали до 3.5 млн. шт. икры лосося, используя иногда более 1.5 тыс. шт. производителей из промысловых уловов (Рис. 2А, В). С 1951 г. для промысла лосося в предустьевом пространстве реки Свирь, наряду с мерёжами и гарвами, стали применять ставные невода. Ими перекрывали обширную акваторию и практически полностью отлавливали не только производителей, но и нагульных особей. К 1952 г. добыча лосося в Свирской губе достигла 129.3 т, т.е. в 2 раза превысила максимальную предвоенную, а затем стала быстро сокращаться: в 1957 г. – 6.6 т, в 1958 г. – 1.89 т и в 1959 г. – 1.21 т (Халтурин [Khalturin] 1961; Боярская [Boyarskaya] 1964; Титенков [Titenkov] 1968).

Аналогичной была динамика снижения вылова лосося под плотиной Нижне-Свирской ГЭС. В 1952–1953 гг. за сутки в каждую мережу там добывали до 60–70 шт., в 1957 г. 10 мерёжами за осень пойманы 53 шт., в 1958 г. – 12 самок и 1 самец, а в 1959 г. – 1 самка (архив Свирского р/з). В те же годы утрачена свирская популяция сига, и в 1958 г. его исключили из плана разведения. Была почти уничтожена и вторая по значимости в бассейне Ладоги тайпале – вуоксинская популяция лосося. Общая численность лосося в Ладожском озере к началу 1950-х гг. оценивалась в 40–45 тыс. шт., а в 1960-е гг., когда ввели ограничения на промысел (Боярская [Boyarskaya] 1964), добывали не более 1 тыс. шт. или, иначе говоря, несколько тонн (Валетов [Valetov] 1999; Кудерский [Kudersky] 2010). После прекращения промышленного лова лосося, Свирский р/з отлавливал производителей своими силами и воспроизводил преимущественно кумжу. Дефицит икры свирского лосося (Рис. 2В) до 1975 г. восполняли за счёт доставки икры лосося из других рек – как ладожских (Хитолы, Вуоксы, Сюскан-йоки), так и впадающих в Балтийское море – Невы и Нарвы. Доли «чужой» икры нередко превышали 50% (Рис. 2С). Полученную молодь выпускали в Свирь, что нарушало исторически сложившийся генофонд популяции. Такие перевозки впоследствии оценены генетиками как акклиматизационные мероприятия и биологическое загрязнение (Алтухов [Altukhov] 2003).



**Рис. 2.** Показатели численности свирского лосося и объёмов его воспроизводства: А – промышленный вылов лосося в Свирской губе в 1945–1976 гг. и использование производителей для целей разведения в 1948–2018 гг.; В – количество икры лосося, инкубировавшейся на Свирском р/з в разные годы; С – доли икры от свирских и от «чужих» производителей лосося в конце 1950-х и в 1960-е годы.

**Fig. 2.** Indices of the Svir River salmon abundance and the scale of its artificial reproduction: А – the annual salmon catches in the Svirsky Bay over the period 1945–1976 and usage of salmon spawners for hatchery propagation in 1948–2018; В – the number of salmon eggs that were collected by the Svirsky hatchery in different years; С – the percentage of incubated eggs from svirsky and from “alien” salmon spawners over the late 1950s and 1960s.

Идеи о естественности смешивания озёрных производителей с мигрирующими из Финского залива, о полезности перевозок икры и выпуска мальков морского лосося в приладожские реки принадлежали И.Ф. Правдину (Правдин [Pravdin] 1956). В 1954–1956 гг. на заводе проводили эксперименты по скрещиванию балтийского и ладожского лососей с последующим выпуском молоди в реку (архив Свирского р/з). Осуществлялась и межвидовая гибридизация – скрещивание лосося с кумжей. К числу факторов, способствовавших этому процессу, следует отнести популярную до 1970-х годов идею «улучшения видов», дефицит производителей и ошибки в идентификации их видовой принадлежности. Единичных гибридов в реке Свирь ловили с 1949 г., и тогда же на заводе проводили опыты по скрещиванию самок кумжи с самцами лосося. В 1954–1955 гг. в опытном порядке осуществлялись реципрокные скрещивания этих видов. Гибриды были обнаружены в 1967 г. среди рыб, доставленных со Свирского р/з для выращивания в озёрах (Попов и др. [Popov et al.] 1976).

В 1980–1990-е гг. гибридизация приняла массовый характер, что отражено в Решениях совещания по теоретическим и практическим проблемам лососеводства Северного и Северо-Западного регионов РФ, состоявшегося в Архангельске в 1994 г. Доли производителей с гибридными признаками на Свирском р/з составили в 1993 г. 72.9% и в 1994 г. – 54.4% (Christoforov et al. 1995). Ухудшились репродуктивные характеристики рыб: возросли растянутость сроков созревания и вариабельность размеров икры, снизился процент её оплодотворения. Проявлялись аномалии эмбрионального развития. В связи с этим в рамках мониторинга, нами применялся экспресс-метод прижизненной идентификации производителей лосося, кумжи и их гибридов (Христофоров и Мурза [Christoforov and Murza] 2000). После 10 лет «щадающей» отбраковки гибридов из цикла воспроизводства ситуация с видовой чистотой стала лучше (Христофоров и Мурза [Christoforov and Murza] 2011), и дальнейшие работы в этом направлении осуществляли специалисты завода. Суммарное число производителей лосося, использованных Свирским р/з для целей разведения за все послевоенные годы (с 1948 по 2017) – 8970 шт., и общее количество

полученной от них икры – 16870.6 тыс. шт. сопоставимы с масштабом ежегодного естественно-го воспроизводства до постройки ГЭС.

В период с 1973 по 1985 гг. отлавливали от 30 до 101 шт. (в среднем 63) лосося и собирали от 50 до 315 тыс. шт. икры. В 1960–1970-е гг. предполагали, что ограниченное число производителей лосося способно размножаться под плотиной ГЭС (Халтурин и др. [Khalturin et al.] 1966), а о масштабах нереста судили по количеству рыб с нерестовыми марками на чешуе (Мельникова и др. [Melnikova et al.] 1977). С этим трудно согласиться, поскольку формирование марок не связано с нерестом, а обусловлено половым созреванием и восстановительными процессами у выживших особей (Мурза и Христофоров [Murza and Christoforov] 1991; Христофоров и Мурза [Christoforov and Murza] 1998a). За последние 30 лет ежегодный отлов производителей снизился до 3–52, в среднем 19 шт. Сбор икры варьировал от 120 тыс. шт. до 0 и в среднем составил 30.7 тыс. шт. Все исследованные нами производители лосося имели заводское происхождение, т.е. были потомками особей, использованных для разведения. Это значит, что их количество может рассматриваться как «эффективная численность» свирской популяции лосося. Считается (Frankham et al. 2010; Allendorf et al. 2013), что для сохранения генофонда популяции при заводском разведении лососевых рыб нужно использовать не менее 50, а для устойчивого поддержания её эволюционного потенциала – от 0.5 до 5.0 тыс. производителей. Примерно такой и была численность лососей, достигавших нерестилищ до постройки ГЭС на Свири: от 1.5 до 6.0 тыс. шт.

Впрочем, есть мнение (Айала и Кайгер [Ayala and Kiger] 1988), что и малые популяции, утратившие часть генофонда, способны при благоприятных условиях давать начало многочисленным поколениям. Описаны случаи, когда подвергшиеся «эффекту бутылочного горлышка» популяции атлантического лосося продолжали существовать десятилетиями (Elliott and Reilly 2003; Ayllon et al. 2004). Пониженный уровень генетического разнообразия свойствен многим пресноводным популяциям лосося (Vehanen 2006; Lumme et al. 2016; Hutchings et al. 2019). Учитывая современную критическую численность свирского лосося, полагаем, что для сохранения остатков популя-

ции применима концепция (Казаков [Kazakov] 1990), предполагающая использование генофонда нативных производителей и дополнение его донорским материалом из ближайших популяций. Осуществление таких мер должно опираться на знание биологических особенностей сохранившейся части свирской популяции лосося.

**Сроки захода производителей в реку и созревания.** В настоящее время, как и раньше (Тихий [Tikhy] 1931a; Титенков [Titenkov] 1968), лосось начинает заходить в устье Свири с мая. В июне он появляется в нижнем бьефе Нижне-Свирской ГЭС, где регулярно совершает прыжки. Отлов производителей начинают в конце августа–сентябре при температуре воды 18.1–12.2 °С и продолжают до конца октября. Состояние гонад у исследованных нами самцов и самок в сентябре соответствовало концу III

поздней и IV стадиям зрелости (ст. зр.). ГСИ семенников достигал 3.2–7.0, а яичников – 19.4–21.1%. Спермиация у самцов начиналась в конце сентября, и они продуцировали качественную сперму (4–5 баллов) до начала ноября. Первых самок с овулировавшей икрой регистрировали с 1 по 16 (в среднем 10) октября при температуре воды от 12.0 до 1.6 °С, а последние созревали к концу октября, реже в первой половине ноября при 8.8–1.0 °С. До постройки ГЭС лосось нерестился в те же сроки: с 1 октября по 1–8 ноября или со второй половины октября по 5–10 ноября (Тихий [Tikhy] 1924, 1926).

**Длительность эмбрионального развития и рост молоди.** В зависимости от температурного режима разных лет (Рис. 3) эмбрионы развивались от 179 до 219 дней. Масса личинок составляла 120–150 мг. Единично они появлялись с середины апреля при температуре

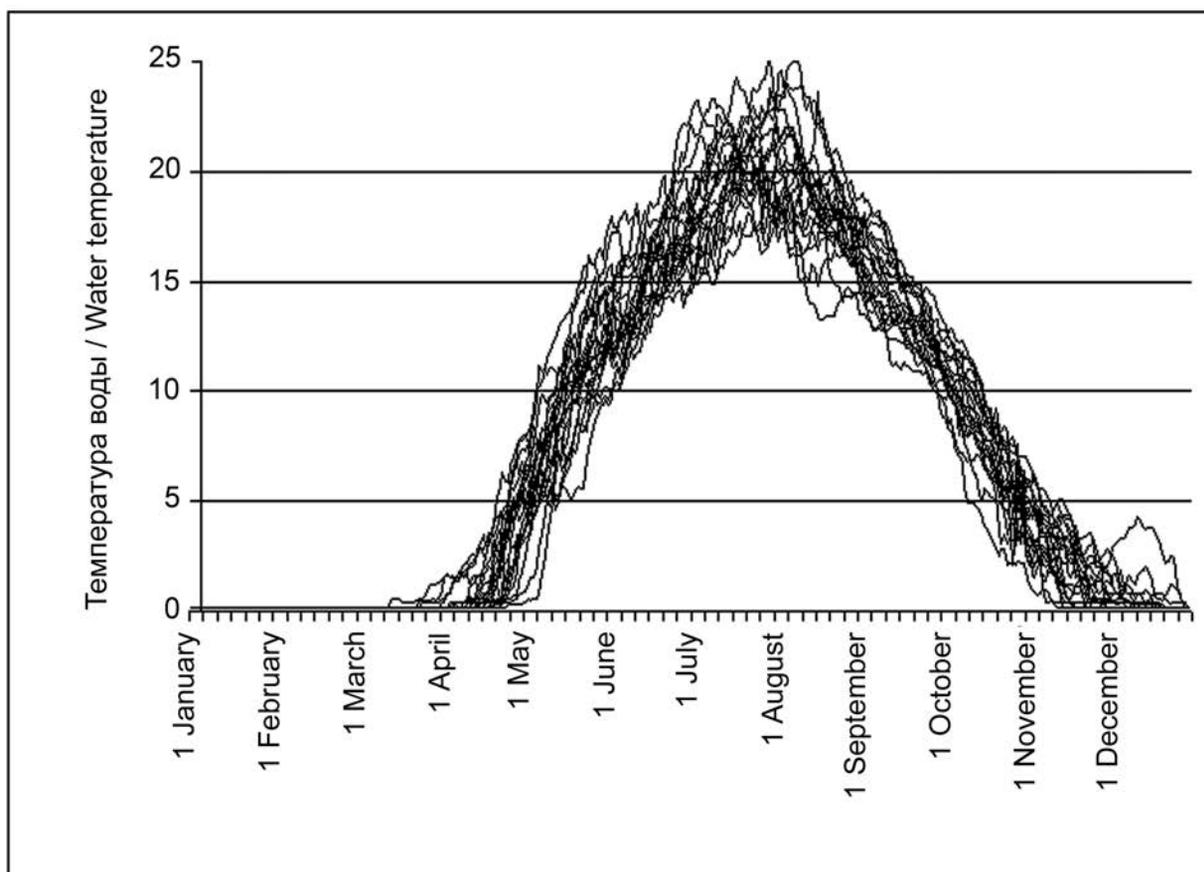
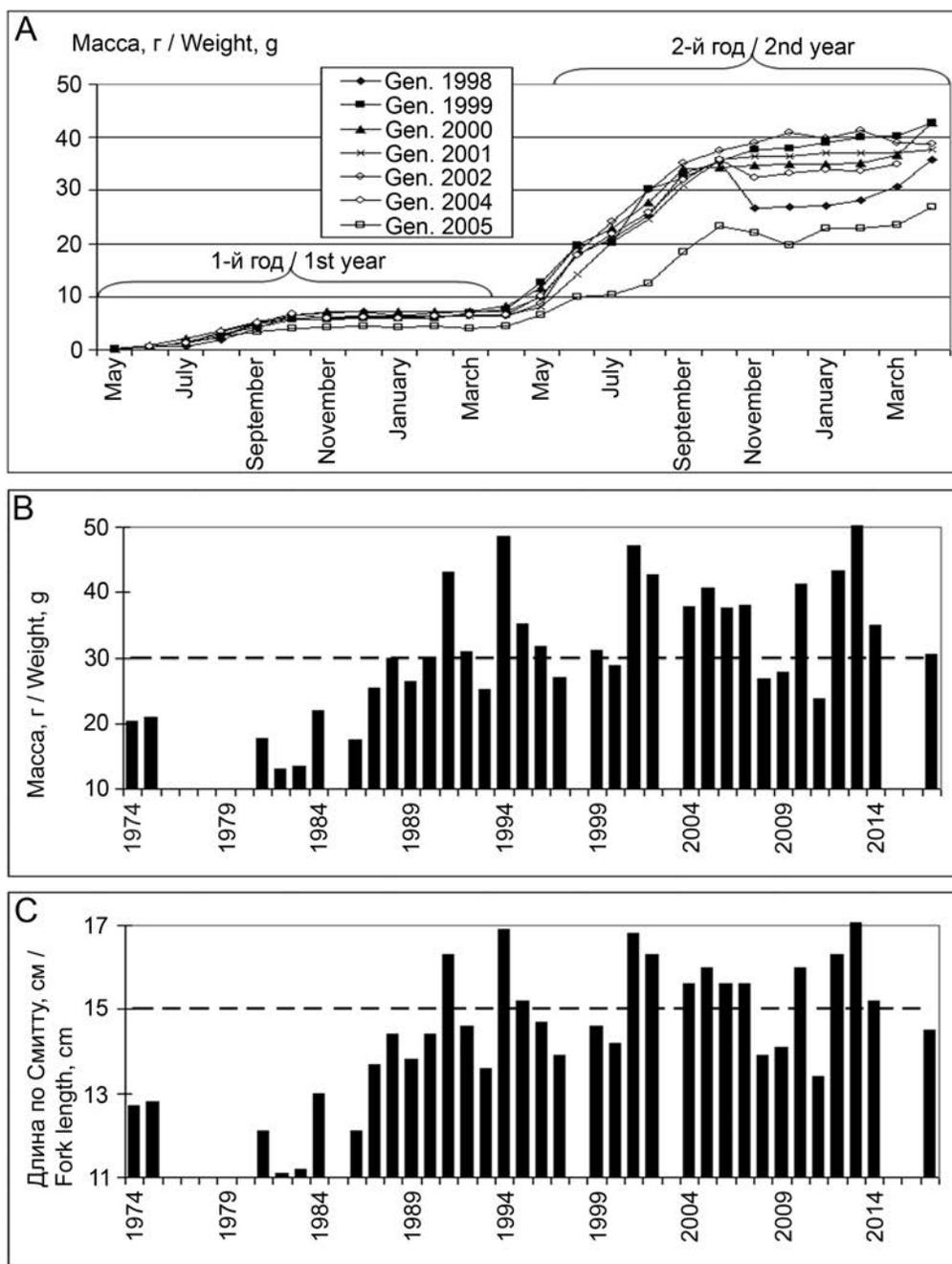


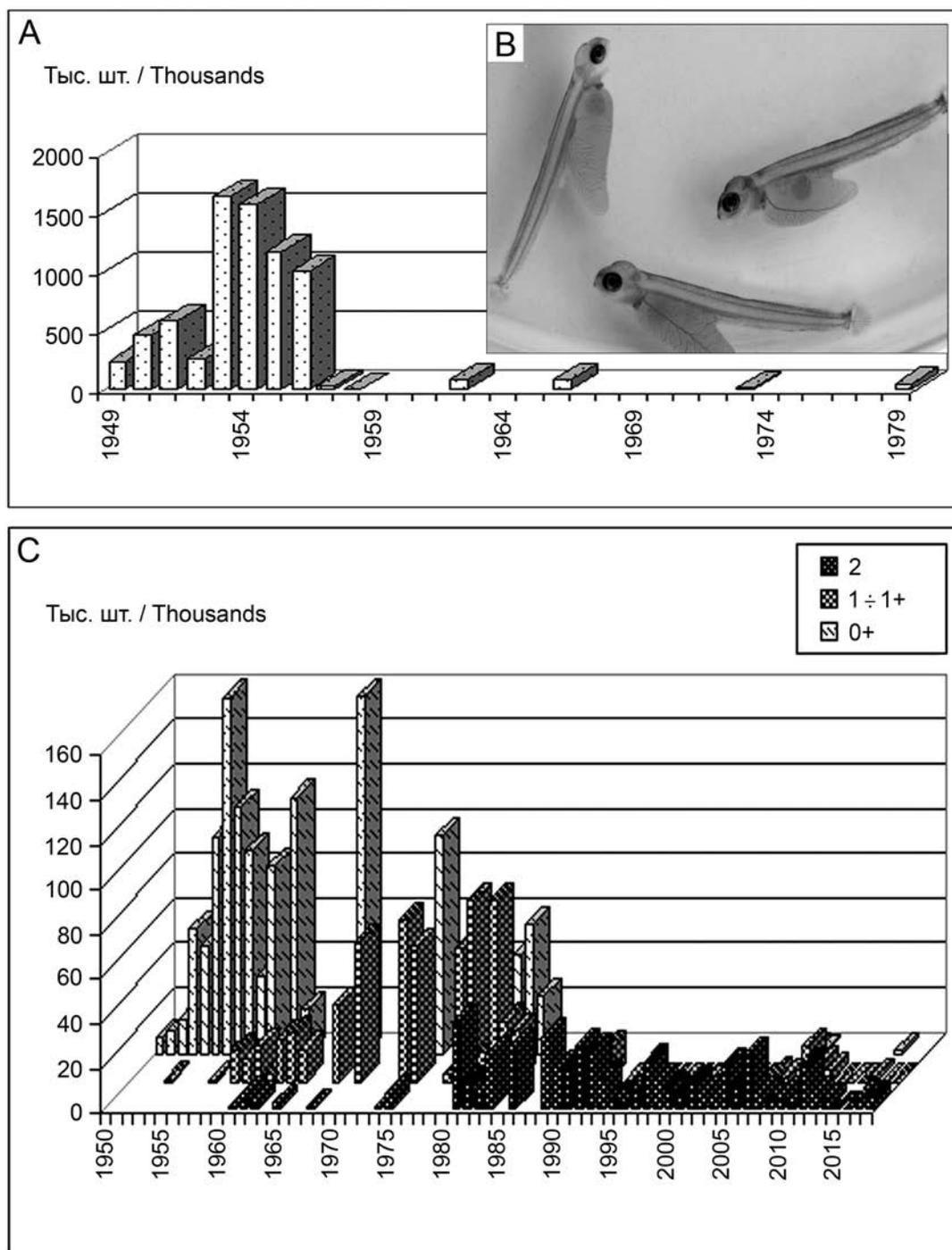
Рис. 3. Сезонная динамика температуры воды (°С) реки Свирь в разные годы: 1998–2018.

Fig. 3. Seasonal dynamics of the Svir River water temperature (°C) in different years: 1998–2018.



**Рис. 4.** Показатели роста молоди лосося в условиях Свирского р/з: А – сезонная динамика увеличения средней массы тела рыб при двухгодичном выращивании (на примере поколений 1998–2005 гг.); В – соотношение средних значений массы тела двухгодовиков, выпускавшихся в 1974–2017 гг. с современным стандартом массы смолта для Северо-Запада России (пунктир); С – соотношение рассчитанных средних линейных размеров рыб тех же поколений со стандартом длины смолта, принятым в Скандинавских странах (пунктир).

**Fig. 4.** Indices of young salmon growth under the Svirsky hatchery conditions: А – the seasonal dynamics of an increase in average body weight of fish during two-year rearing (for example, generations 1998–2005 гг.); В – the ratio of average body weight of two-year-old salmon released in 1974–2017 with the modern standard weight of smolt for the North-West of Russia (dotted line); С – the ratio of calculated average fork length of fish of the same generations with the standard fork length of smolt, adopted in Scandinavian countries (dotted line).



**Рис. 5.** Выпуски разновозрастной молоди лосося Свирским р/з за период с 1949 по 2018 гг.: А – количество выпущенных личинок и мальков; В – личинки лосося; С – количество выпущенных сеголетков (0+), годовиков-двухлеток (1 ÷ 1+) и двух-годовиков (2).

**Fig. 5.** Stocking of young salmon by the Svirsky hatchery into the Svir River over the period from 1949 to 2018: А – the number of released larvae and fry; В – the salmon larvae; С – the number of released underyearlings (0+), one-year-old, two-summer-old (1 ÷ 1+) and two-year-old (2) fish.

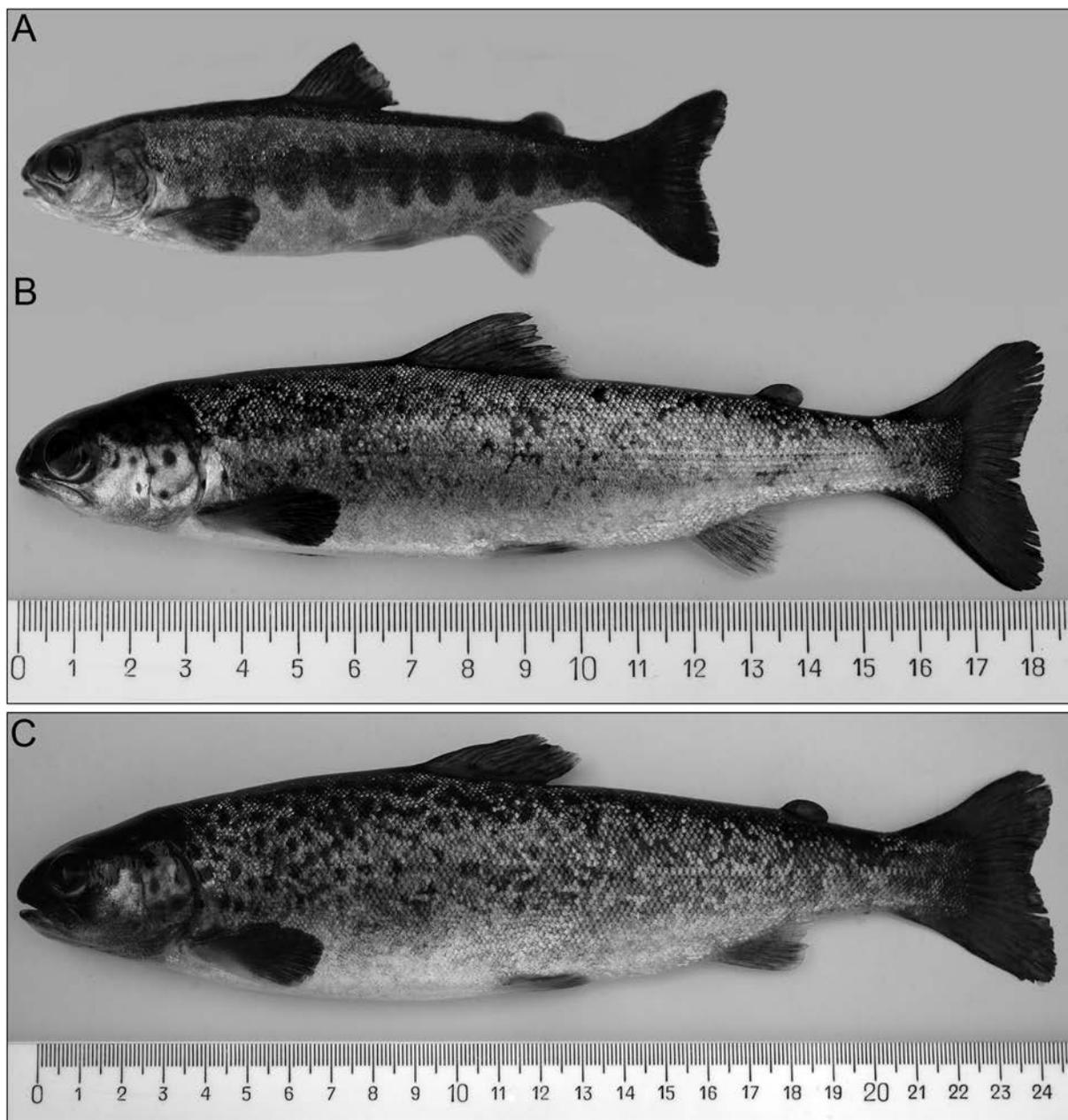
воды 0.2–0.4 °С, но основное вылупление происходило в первой–второй декадах мая при 4.1–8.6 °С. На смешанное и экзогенное питание личинки переходили в конце мая при 11–12 °С. Рост молоди носил сезонный характер (Рис. 4А). Длительность периода с благоприятными для его осуществления температурами воды (от 5–6 до 17–18 °С) проявляла межгодовые различия, но обычно составляла около 6 месяцев (см. Рис. 3). Динамика средней массы тела была неодинаковой у рыб разных генераций. По мере совершенствования биотехнологии разведения лосося на Свирском р/з осуществлялся переход от выпуска личинок (Рис. 5А, В) к выпускам жизнестойкой молоди старшего возраста (Рис. 5С). Опытное выращивание сеголеток предпринимали с 1937–1939 гг. (Жуковский и Световидова [Zhukovsky and Svetovidova] 1941), затем возобновили в послевоенный период с 1950 г., а в 1953 г. выпуск их приобрёл плановый характер. Тогда же в опытном порядке были выращены двухлетки, в 1954 г. – двухгодовики. Регулярное выращивание годовалой молоди началось с 1959 г., двухлетней – с 1962 г., двухгодовалой – с 1978 г. (архив Свирского р/з). Перед выпуском рыб метили. Меченые производители стали встречаться с 1955 г., и доля их постепенно увеличивалась. На втором году выращивания часть самцов достигала половой зрелости, т.е. становилась карликовыми. Относительная численность самцов, созревающих в возрасте 1+, варьировала в разные годы от 0 до 50% (Murza and Christoforov 2017). Больше всего их выявляли среди мелких рыб, оставленных для выращивания до двухгодовалого возраста после выпуска крупных двухлеток. Карликовые самцы характеризовались высокими значениями ГСИ (на IV ст. зр. иногда до 20.0%), и в случаях дефицита проходных самцов их сперму использовали для осеменения икры проходных самок.

**Характеристика смолтов и оптимальные места их выпуска.** Миграция лосося из рек на нагул происходит на стадии смолта, и одним из показателей готовности её к смолтификации служит достижение определённых для каждой популяции размеров и массы особей (Ноар, 1988; Казаков и Веселов [Kazakov and Veselov] 1998). Переход к выпуску готовой к миграции молоди (смолтов) сопровождался разработкой их стандарта, под которым в России подраз-

умевают среднюю массу тела рыб. В период с 1974 до конца 1980-х гг., когда средняя масса выпускавшихся Свирским р/з двухгодовиков варьировала от 13 до 20 г. (Рис. 4В), готовыми к миграции считали особей не менее 20 г (Лейзерович и Мельникова [Leizerovich and Melnikova] 1982), и это значение было утверждено как нормативное в 1991 г. С конца 1980-х гг. средняя масса выращиваемой молоди увеличилась (см. Рис. 4В), и норматив также повысили: до 25 г в 1999 г. и до 30–45 г. в 2010–2015 гг.

Для того чтобы определить, какой из стандартов лучше соответствует реальным показателям смолтов свирского лосося при миграции на нагул в озеро, нами применены два подхода. Один из них – наблюдение за развитием серебряния у разноразмерных особей, а второй – обратные расчисления размеров лососей при миграции из реки по чешуе нагульных рыб и производителей. Наблюдения показали, что мелкие двухгодовики, среди которых встречались карликовые самцы, оставались пестрятками (Рис. 6А) и серебристыми пестрятками I. Крупные неполовозрелые двухгодовики обоего пола массой от 24.0 г и длиной от 13.0 см в мае становились серебристыми пестрятками III. При задержке на заводе такие рыбы проявляли ускоренный рост; в июне масса тела у них превышала 30 г, длина – 15.0 см, а окраска соответствовала почти серебрянкам или серебрянкам (Рис. 6В). У этих особей был выражен положительный реотаксис. В природных условиях миграция смолтов осуществлялась в июне: в это время они появлялись в устье Свири. Средние значения длины смолтов, полученные при обратном расчислении, варьировали от 14.0 до 16.0 см, а индивидуальные – от 12.0 до 17.9 см (Табл. 1). Переход от линейных величин к соответствующим им значениям массы, выполненный по формуле коэффициента упитанности с учётом значений его перед выпуском рыб (от 0.97 до 1.05, в среднем 1.00) показал, что средняя масса смолтов составляла от 30 до 45 г.

Согласуются с полученными нами данными и другие факты. Например, двухгодовики лосося, выращенные на Свирском р/з в 1954 г. в опытном порядке, становились серебрянками при средней массе 30.5 г. (архив Свирского р/з). Молодь свирского лосося, выпущенная в озеро в 1968 г., приобретала серебристую окраску при



**Рис. 6.** Молодь лосося, выращенная на Свирском р/з: А – самец-пестрятка в возрасте 2 года (май); В – самка-смолт в возрасте 2+ (июнь); С – самка, пост-смолт в возрасте 3+ (июнь).

**Fig. 6.** The young salmon reared at the Svirsky hatchery: А – male parr. Age 2 (May); В – female smolt. Age 2+ (June); С – female post-smolt. Age 3+ (June).

средней длине 16.4 см (с вариациями от 12 до 24.3) и средней массе 57.4 г (с вариациями от 22.4 до 126) (Попов и др. [Pоров et al.] 1976). Нижняя граница современного отечественного норматива (30 г) соответствует принятому в ряде

Скандинавских стран стандарту смолта – 15 см и 30 г (Рис. 4В, С). Таким образом, действующие нормативы ориентируют Свирский р/з на выпуск двухгодовиков, способных мигрировать из реки в тот же год.

**Таблица 1.** Длина тела по Смитту (см) двухгодовалых смолтов лосося реки Свирь при миграции на нагул в Ладогу, рассчитанная по чешуе нагуливавшихся в озере особей и производителей, пойманных в разные годы.

**Table 1.** Fork length (cm) of two-year-old smolts of the Svir River salmon at the time of their downstream migration to the Ladoga Lake, back-calculated from the scales of lake-living individuals and spawners caught in different years.

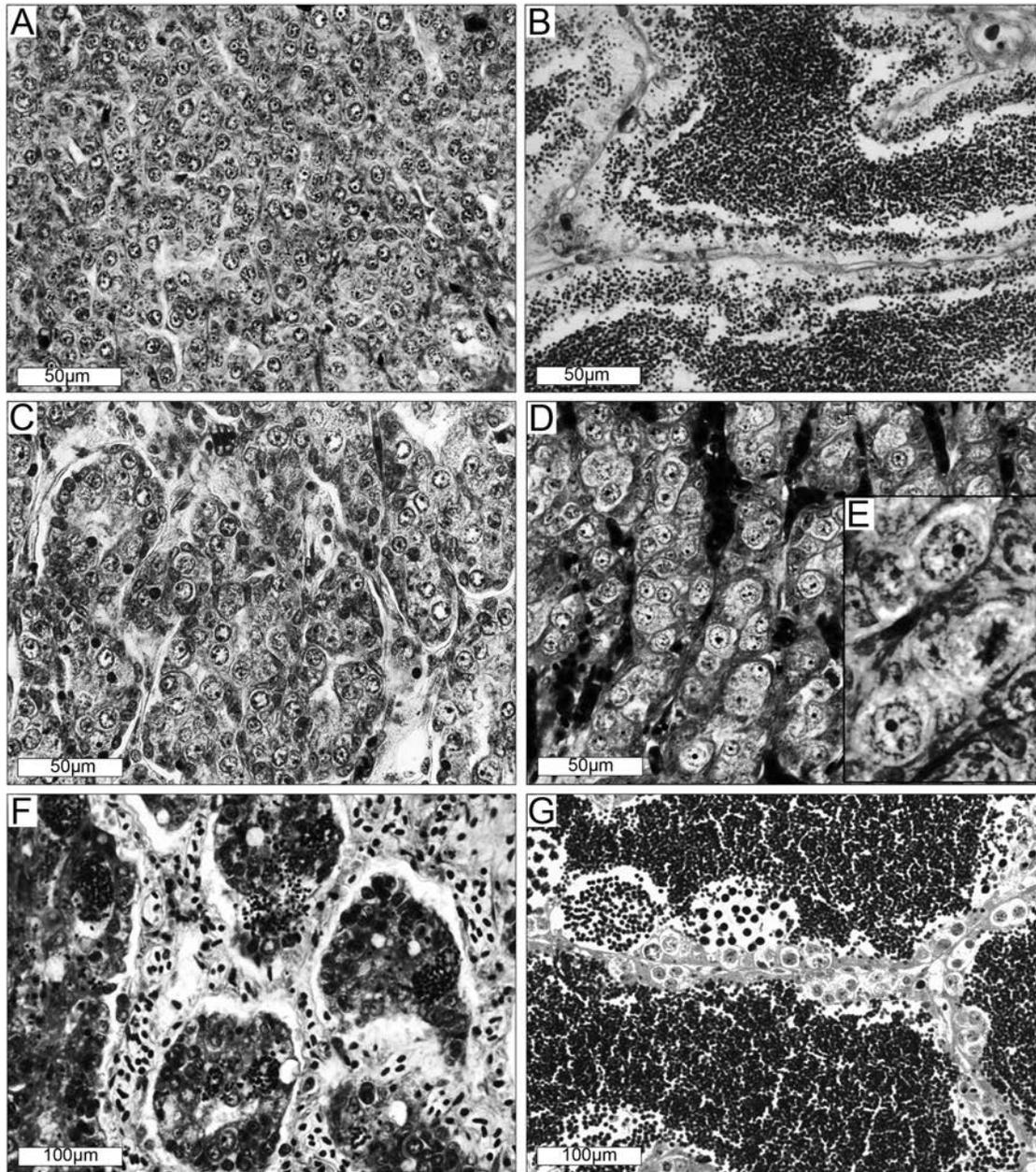
Год Year	Диапазон Range	Средняя ± статистическая погрешность Mean ± SE	Кол-во, шт. Sample size (n)
1974	12.0–17.8	14.4 ± 0.2	40
1975	12.0–17.9	15.1 ± 0.2	50
1994	12.0–16.8	15.2 ± 0.7	7
1996	13.9–17.6	16.0 ± 0.4	9
2001	12.7–17.0	14.7 ± 0.6	6
2002	12.6–17.7	14.8 ± 0.6	10
2009	12.4–17.5	14.7 ± 0.3	20
2010	12.1–17.8	14.0 ± 0.4	23
2011	12.6–17.2	14.0 ± 0.3	8
2013	12.3–16.9	14.3 ± 0.4	9

К числу важнейших факторов, влияющих на возврат лосося в реку, относится также выбор оптимальных мест выпуска выращенных рыб. Ещё Н.Д. Жуковский ([Zhukovsky] 1935) подчёркивал, что места должны соответствовать требованиям биологии лосося на соответствующих этапах онтогенеза и в период, когда завод выпускал личинок, считал транспортировку их в Ладожское озеро мероприятием с весьма сомнительными результатами. При переходе к выращиванию молоди до стадии смолта Н.В. Европейцевой ([Evropeitseva] 1957) был поставлен вопрос: вернётся ли лосось в свою реку после нагула, если его выпустить в предустьевое пространство? Многие исследователи принимали тогда в расчёт лишь снижение смертности от хищников в реке, поэтому настоятельно рекомендовали выпускать смолтов в южную часть Ладожского озера или в Свирскую губу за зону литорали (Лейзерович и др. [Leizerovich et al.] 1982; Казаков и Мельникова [Kazakov and Melnikova] 1987; Валетов [Valetov] 1999). В соответствии с этими рекомендациями, с 1987 по 1992 гг., почти ежегодно, кроме 1989 г., двухгодовалых лосося со Свирского р/з вывозили в Ладогу. Позднее стало известно, что хоминг у смолтов формируется в процессе миграции по реке (Hasler and Scholz 1983), поэтому взгляды на выбор мест выпуска изменились.

Анализ данных литературы показал, что выпуск смолтов за пределами «своих» рек ведёт к

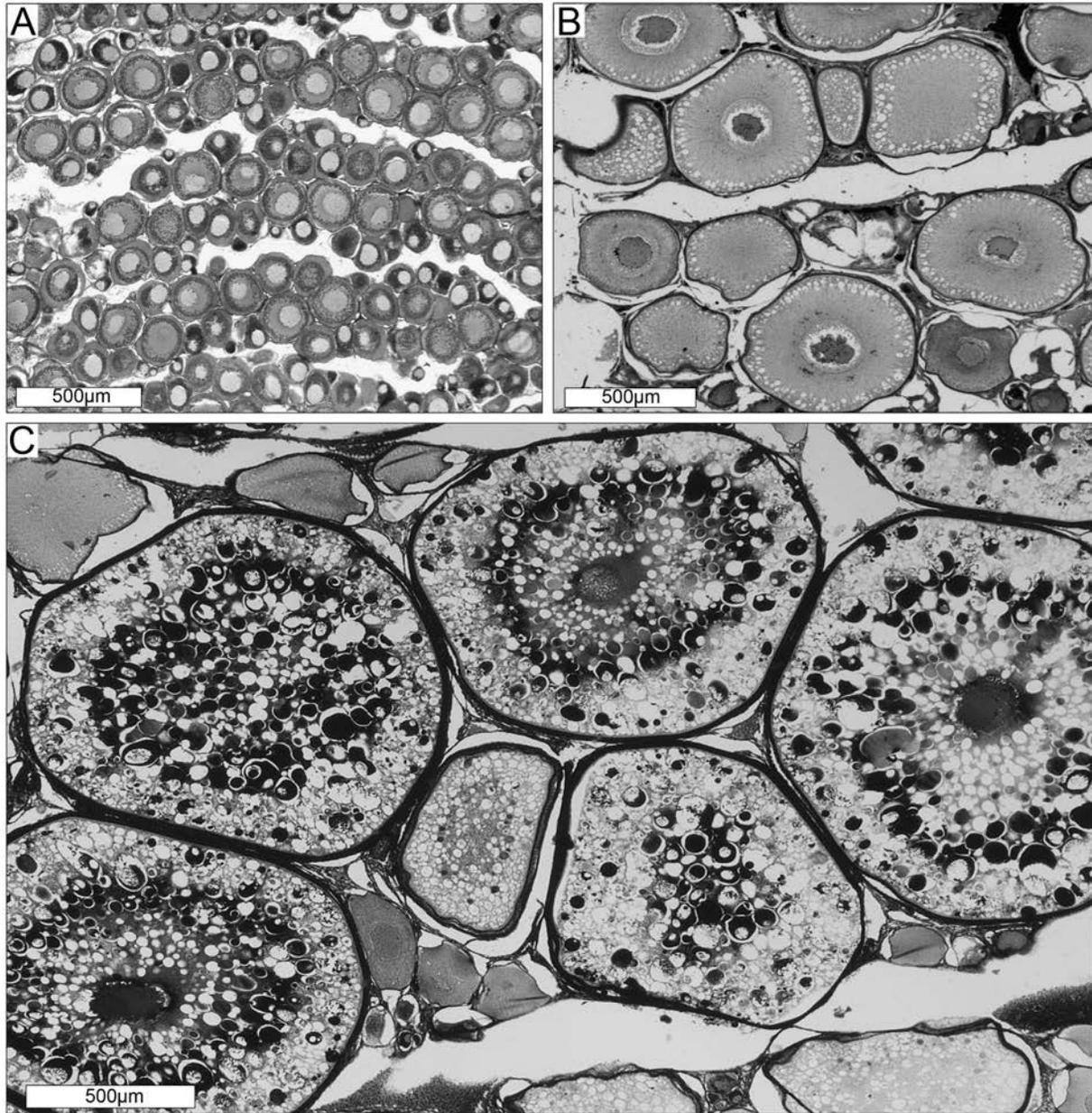
усилению стрейнга и разведение с целью поддержания конкретных популяций теряет смысл (Казаков [Kazakov] 1990). По нашим данным от нескольких генераций двухгодовалых лосося, выпущенных Свирским р/з в Ладогу, возврата в р. Свирь не было, а отдельных принадлежавших к ним особей регистрировали в р. Нева (Христофоров и Мурза [Christoforov and Murza] 2000). Таким образом, двухгодовалых свирского лосося необходимо выпускать в реку.

В результате изучения гонад самцов этой возрастной группы в мае выявлены особи с разными типами жизненного цикла: 1 – неполовозрелые, не созревающие в текущем году; 2 – неполовозрелые, переходящие к созреванию; 3 – созревшие в предшествующем году как карлики и переходящие к повторному созреванию; 4 – бывшие карлики, пропускающие следующий репродуктивный цикл. У самцов типа 1 семенники были на I неактивной ст. зр. (Рис. 7А), у самцов типа 2 их состояние могло соответствовать I активной, II ст. зр. и «попытке сперматогенеза». Принадлежность особей с гонадами VI–I ст. зр. (Рис. 7В) к типам 3 или 4, по-видимому, определялась экологическими факторами в последующий период жизни. В заводских условиях почти все карликовые самцы созревали повторно в 2+, а в природе чаще пропускали репродуктивный цикл и мигрировали на нагул в озеро. Величина ГСИ на I неактивной и I активной ст. зр. составляла 0.03–0.07, в среднем 0.05±0.015%, а на VI–I



**Рис. 7.** Состояние семенников у свирского лосося на различных этапах жизненного цикла: А – I неактивная ст. зр. у смолта (июнь): «тёмные» сперматогонии типа А; В – VI–I ст. зр. у завершившего репродуктивный цикл карликового самца (май): остаточная сперма; С – I неактивная ст. зр. у самца из Свирской губы (октябрь); D – I активная ст. зр. у самца из Свирской губы, созревающего в следующем году (октябрь); E – увеличенный фрагмент того же семенника: «светлые» сперматогонии типа А и митозы; F – VI–I неактивная ст. зр. у самца из Свирской губы, пропускающего репродуктивный цикл (октябрь); G – конец III поздней ст. зр. у самца, созревающего в текущем году (сентябрь).

**Fig. 7.** State of testes of the Svir River salmon at different periods of the life cycle: A – I inactive stage of maturity in smolt (June): spg A “dark” type; B – VI–I stage of maturity in a dwarf male who completed reproductive cycle (May): residual sperm; C – I inactive stage of maturity in male from the Svirsky Bay (October); D – I active stage of maturity in male from the Svirsky Bay who will mature the next year (October); E – enlarged fragment of the same testes: spg A “light” type and mitoses; F – VI–I inactive stage of gonad maturity in male from the Svirsky Bay who will skip next reproductive cycle (October); G – end of III late stage of maturity in male who will complete maturation the same year (September).



**Рис. 8.** Состояние яичников у свирского лосося на различных этапах жизненного цикла: А – II ст. зр. у двухгодовалого смолта (июнь); В – III ранняя ст. зр. у самки из Свирской губы в возрасте 3.0+ (октябрь); С – III поздняя ст. зр. у самки из Свирской губы в возрасте 2.2+ (октябрь).

**Fig. 8.** State of ovaries of the Svir River salmon at different periods of the life cycle: А – II stage of maturity in smolt. Age 2+ (June); В – III early stage of maturity in female from the Svirsky Bay. Age 3.0+ (October); С – III late stage of maturity in female from the Svirsky Bay. Age 2.2+ (October).

стадии – 0.46–3.02, в среднем  $1.25 \pm 0.147\%$ . Яичники у всех самок были на II ст. зр. ГСИ составлял 0.09–0.28, в среднем  $0.19 \pm 0.003\%$ . Ооциты старшей генерации достигли в развитии 3-й сту-

пени фазы цитоплазматического роста периода превителлогенеза (Рис. 8А). Диаметр их тесно коррелировал с размерами самок (Христофоров и Мурза [Christoforov and Murza] 1998a).

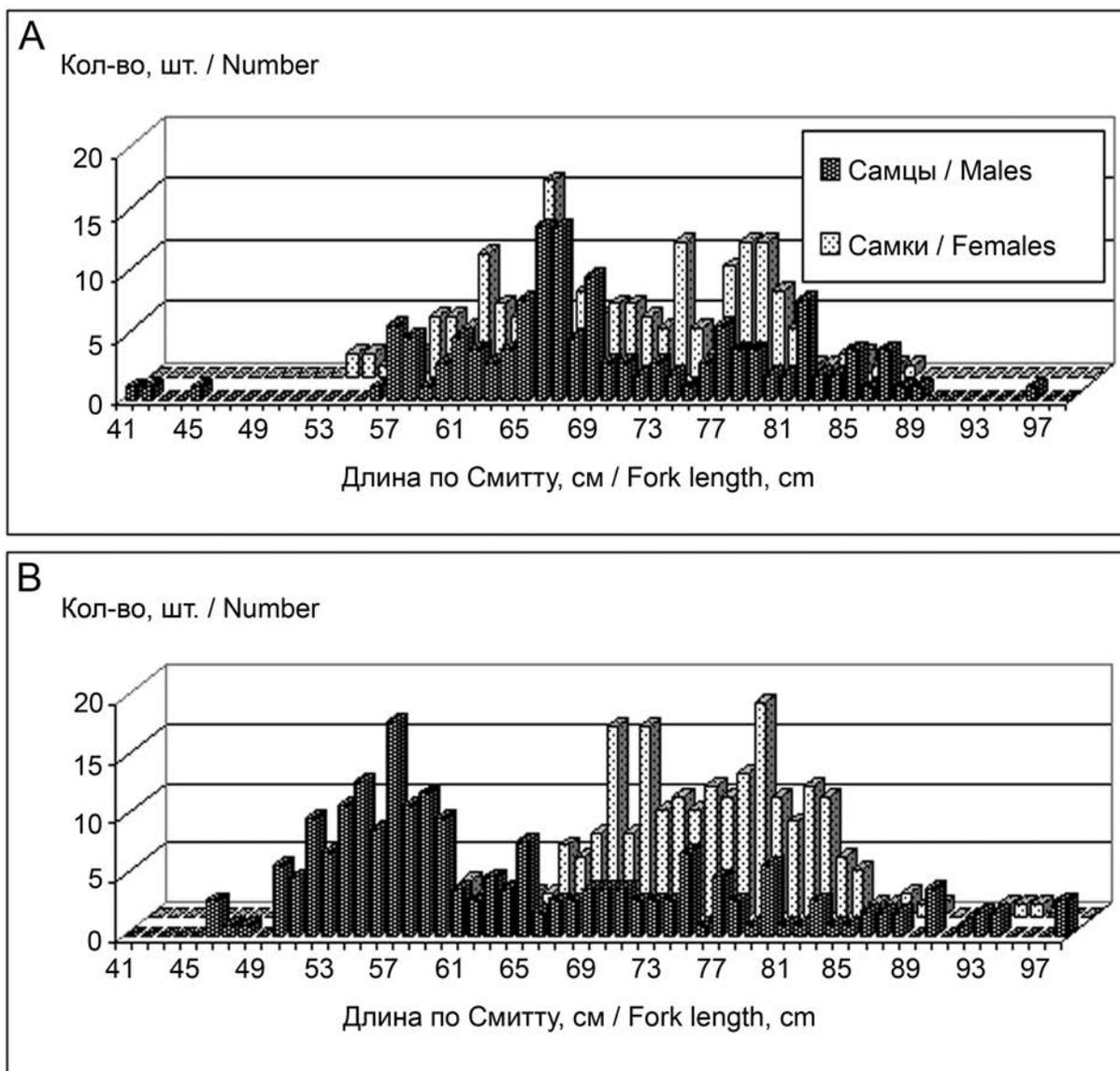
**Нагул в Ладожском озере.** Свирская губа – одно из основных мест нагула лосося реки Свирь. Биологические пробы, собранные в её акватории в сентябре–октябре 1990 и 1991 гг., включали 145 самцов и 167 самок лосося. Длина самцов варьировала от 41 до 96 см, самок – от 53 до 87 см (Рис. 9А). Анализ чешуи показал, что у 92% особей речной период жизни длился 2 года и у 8% – 3 года. Характерная черта речной зоны чешуи лососей заводского происхождения – широкие годовые кольца (области сближенных краёв склеритов). У «диких» рыб кольца узкие. По этой особенности 94.2% нагульных особей идентифицированы как «заводские» и 5.8% – как «дикие». Заводские особи были продукцией Свирского р/з, поскольку лишь он осуществлял в те годы разведение ладожского лосося (Христофоров и Мурза [Christoforov and Murza] 1998b, 2005). Единичные особи от естественного нереста в Свирской губе, вероятно, происходили из других рек (Мельникова и др. [Melnikova et al.] 1977). Зона чешуи, сформировавшаяся на 3-м году жизни,

в отдельных случаях выглядела как «речная», и тогда расчисленная длина рыб к концу его составляла 16–19 см. В большинстве случаев, по ширине склеритов эта зона была «переходной», либо «озёрной», а расчисленная длина соответствовала 25–56, в среднем  $39.1 \pm 1.2$  см;  $n=55$ . Аналогичный диапазон длины (24–32 см) был характерен для лососей, выращенных до 3-го годовалого возраста в бассейнах Свирского р/з (Рис. 6С). Продолжительность жизни в озере у самцов составляла 0+, 1+, 2+ и 3+ (1.4; 66.2; 31.7 и 0.7%), а у самок – 0+, 1+ и 2+ (0.6; 46.1 и 53.3%). Некоторые биологические показатели нагульных лососей представлены в Табл. 2, а образцы чешуи – на Рис. 10А, В. За 1-й сезон озёрного нагула формировалось от 20 до 40, во 2-й – от 11 до 20 склеритов. У лососей младших возрастных классов край чешуи в сентябре–октябре часто оставался «открытым», а у старших, в особенности самок, был «закрытым», представлял собой зону сближенных склеритов. Хотя такие зоны называют «зимними», фактически они формируются осенью.

**Таблица 2.** Биологические показатели неполовозрелых лососей, пойманных в Свирской губе.

**Table 2.** Biological features of immature salmon caught in the Svirsky Bay.

Возрастной класс Age class	Длина по Смитту, см Fork length, cm	Коэффициент упитанности Condition factor
Самцы / Males		
2.0+, 3.0+	41.0–42.0 n = 3	1.15–1.21 n = 3
2.1+, 3.1+	46.0–59.2 54.9 ± 0.3 n = 78	1.11–1.47 1.29 ± 0.01 n = 78
2.2+, 3.2+	69.1–84.0 75.5 ± 0.6 n = 42	1.12–1.46 1.27 ± 0.01 n = 42
3.3+	96.0 n = 1	1.02 n = 1
Самки / Females		
3.0+	42.0 n = 1	1.18 n = 1
2.1+, 3.1+	54.0–69.0 62.2 ± 0.4 n = 77	0.79–1.36 1.04 ± 0.01 n = 77
2.2+, 3.2+	67.0–83.0 75.1 ± 0.4 n = 79	0.74–1.19 0.96 ± 0.01 n = 79

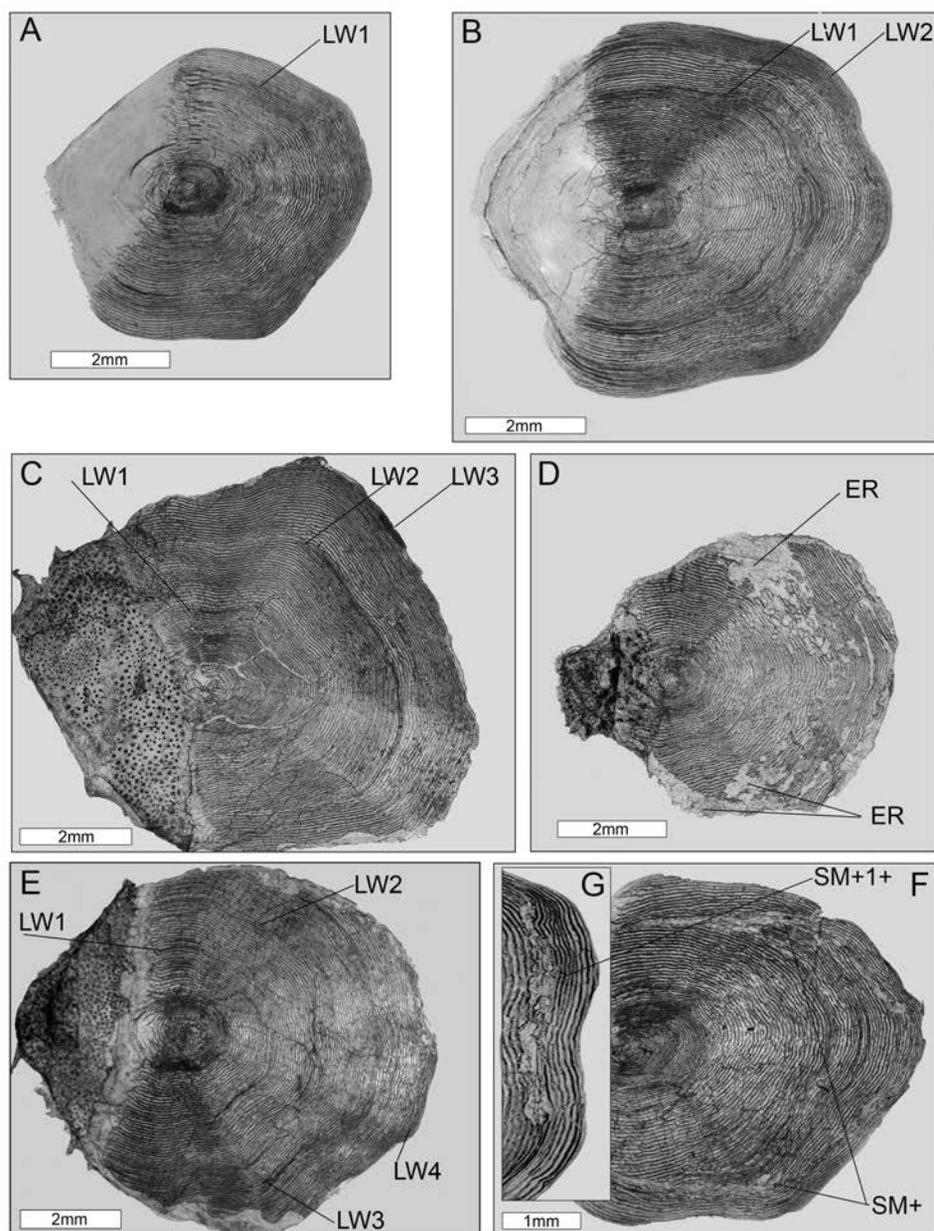


**Рис. 9.** Размерно-частотное распределение самцов и самок лосося (сентябрь–октябрь): А – нагульные рыбы из Свирской губы,  $n = 312$  шт.; В – производители, пойманные у плотины Нижне-Свирской ГЭС,  $n = 428$  шт.

**Fig. 9.** Fork length frequency distribution of salmon males and females (September–October): А – the fishes caught on the feeding grounds in the Svirsky Bay,  $n = 312$ ; В – the spawners caught near the Nizhne-Svirsky hydroelectric power station,  $n = 428$ .

Самцы, созревшие в год поимки, но не зашедшие ещё в реку, принадлежали к классам 2.1+, 3.1+ и 2.2+, а самка – к 2.2+. Самцы, пропускавшие репродуктивный цикл, имели возраст 2.1+SM+, 2.1+SM+1+; 3.1+SM+; 2.1+2SM+; 2.2+SM+, а самки – 2.2+SM+. Нерестовые марки обнаружены на чешуе 6.9% самцов и 6.0% самок. Отметим, что случаи нежегодного созревания

свирского лосося впервые были описаны М.И. Тихим (Тихий [Tikh] 1931b). Гонады неполовозрелых самцов имели вид тяжёлой красноватого цвета шириной от 4 до 10 мм. Значения ГСИ у особей в возрасте 2.1+ и 3.1+ составляли 0.04–0.07, в среднем  $0.06 \pm 0.003\%$ ;  $n = 10$ , а в 2.2+ – 0.08–0.15, в среднем  $0.10 \pm 0.006\%$ ;  $n = 20$ . При цитологическом исследовании семенников вы-



**Рис. 10.** Чешуя лосося реки Свирь (сентябрь–октябрь): А – неполовозрелой самки из Свирской губы в возрасте 2.1+, 63 см, 2500 г; В – неполовозрелой самки из Свирской губы в возрасте 2.2+, 82 см, 7000 г; С – самки-производителя в возрасте 2.3+, 86.5 см, 5560 г (масса без икры); D – самца-производителя в возрасте 2.2+, 75 см, 4400 г; E – самки-производителя в возрасте 2.4+, 89 см, 4800 г (масса без икры); F – самки из Свирской губы в возрасте 2.2+SM+, 74 см, 5500 г, пропускающей репродуктивный цикл: SM+ – однолетний нагул после нерестовой марки; G – фрагмент чешуи самки, пропускающей репродуктивный цикл: SM+1+ – двухлетний нагул после нерестовой марки. LW1, LW2, LW3, LW4 – первое, второе, третье и четвертое озёрные годовые кольца. ER – эрозия по краю и на поверхности чешуи.

**Fig. 10.** Scales of the Svir River salmon (September–October): A – the immature female from the Svirsky Bay. Age 2.1+, 63 cm, 2500 g; B – the immature female from the Svirsky Bay. Age 2.2+, 82 cm, 7000 g; C – the female spawner. Age 2.3+, 86.5 cm, 5560 g (after stripping of eggs); D – the male spawner. Age 2.2+, 75 cm, 4400 g; E – the female spawner. Age 2.4+, 89 cm, 4800 g (after stripping of eggs); F – the female from the Svirsky Bay that skip its next reproductive cycle. Age 2.2+SM+, 74 cm, 5500 g: SM+ – one-summer life after the spawning mark; G – the scale edge of the female who skip reproductive cycle: SM+1+ – two-summer life after the spawning mark. LW1, LW2, LW3, LW4 – first, second, third and fourth lake-winner bands. ER – erosion along the edge and on the surface of scales.

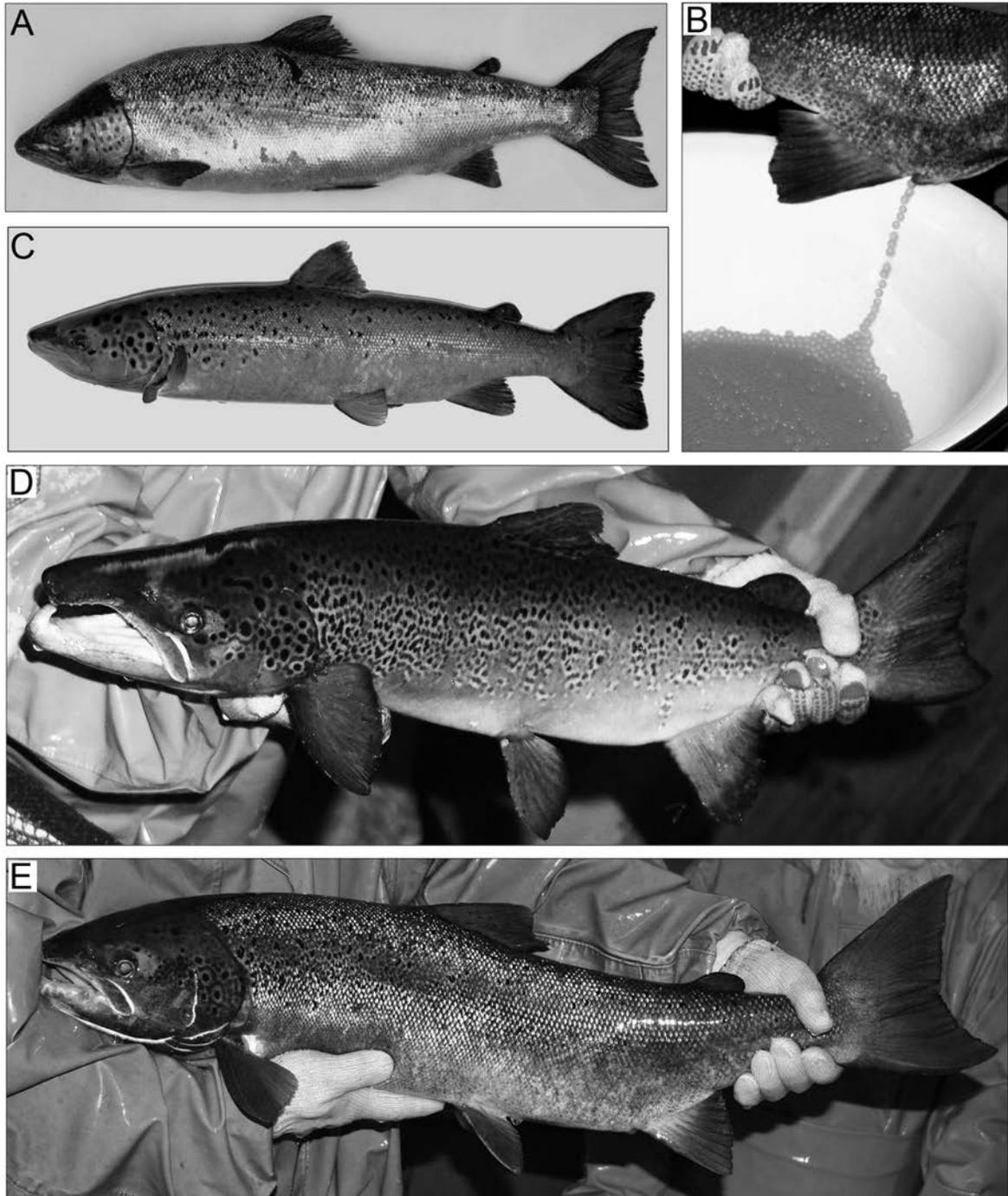
явлены 3 состояния: I неактивная (Рис. 7С) и I активная (Рис. 7D, E) ст. зр., а также «попытка сперматогенеза». Это означает, что ещё осенью начиналась дифференциация самцов на созревающих и не созревающих в следующем году. У пропускавших очередной репродуктивный цикл особей семенники были на VI–I неактивной ст. зр. (Рис. 7F); ГСИ составлял от 0.10 до 0.26, в среднем  $0.18 \pm 0.046\%$ ;  $n=4$ . У самцов, созревших в год поимки, состояние семенников соответствовало концу III поздней ст. зр. (Рис. 7G). У неполовозрелых самок яичники были ланцетовидной формы, розового или оранжево-красноватого цвета. Длина большей гонады варьировала от 54 до 112 мм, ширина – от 9 до 35 мм, а ГСИ – от 0.07 до 0.81%. Уровень развития яичников зависел от длительности озёрного нагула и, кроме того, проявлял индивидуальные различия. У самки в возрасте 3.0+ ооциты достигли в развитии фазы формирования кортикальных вакуолей периода превителлогенеза (Рис. 8B), а яичники – начала III ранней ст. зр. Диаметр наиболее крупных ооцитов составлял 0.50–0.55 мм. У большинства самок возрастного класса 2.1+ развитие ооцитов старшей генерации варьировало в пределах фаз формирования кортикальных и жировых вакуолей, их диаметр – от 0.50 до 1.00 мм, а состояние яичников соответствовало III ранней ст. зр. У некоторых особей были представлены ооциты периода вителлогенеза диаметром от 1.55 до 1.60 мм, а яичники перешли в III позднюю ст. зр. В возрастном классе 2.2+ яичники с ооцитами начала периода вителлогенеза диаметром 1.25–1.65 мм были характерны для 96% самок (Рис. 8С), а у одной из рыб, созревшей в год поимки, диаметр ооцитов достигал 5.1 мм и яичники переходили в IV ст. зр.

Таким образом, у нагульных самцов и самок выявлена дифференциация по возрасту достижения половой зрелости. Около 6% исследованных самок составляли особи в возрасте 2.2+SM+, пропускавшие очередной репродуктивный цикл. Состояние яичников у этих рыб соответствовало VI–III поздней ст. зр. В полости тела находились единичные остаточные икринки, а в строме яичников – белесоватые запустевшие фолликулы. Ооциты очередной генерации достигли в развитии периода вителлогенеза и имели диаметр 2.0–2.1 мм. ГСИ варьировал от 0.35 до 0.57%.

По данным литературы в 1956–1963 гг. длина рыб варьировала от 57 до 96 см, от 80 до 100% особей мигрировали из реки в 2 – годовалом возрасте, нагул в озере длился от 1+ до 4+, преимущественно 2+ и 3+, а нерестовые марки найдены на чешуе в среднем у 5.1% рыб (Титенков [Titenkov] 1968). В 1971–1976 гг. были представлены лососи длиной от 49.0 до 104.0 см, речной период у 92.8% рыб продолжался 2 года, озёрный период длился от 1+ до 4+ года, а доля особей с нерестовыми марками составляла в среднем 8.5% (Мельникова и др. [Melnikova et al.] 1977). Таким образом, можно констатировать, что к 1990-м гг. диапазон значений длины, возрастные классы и доли особей с нерестовыми марками на чешуе не претерпели значительных изменений, если не считать отсутствия в исследованной нами выборке самых старших по озёрному периоду рыб. Более детальное сравнение оказалось невозможным в связи с тем, что в предшествующих исследованиях лососей не разделяли по полу, а у единичных вскрытых особей состояние гонад оценивали без цитологического анализа и ссылок на шкалы зрелости.

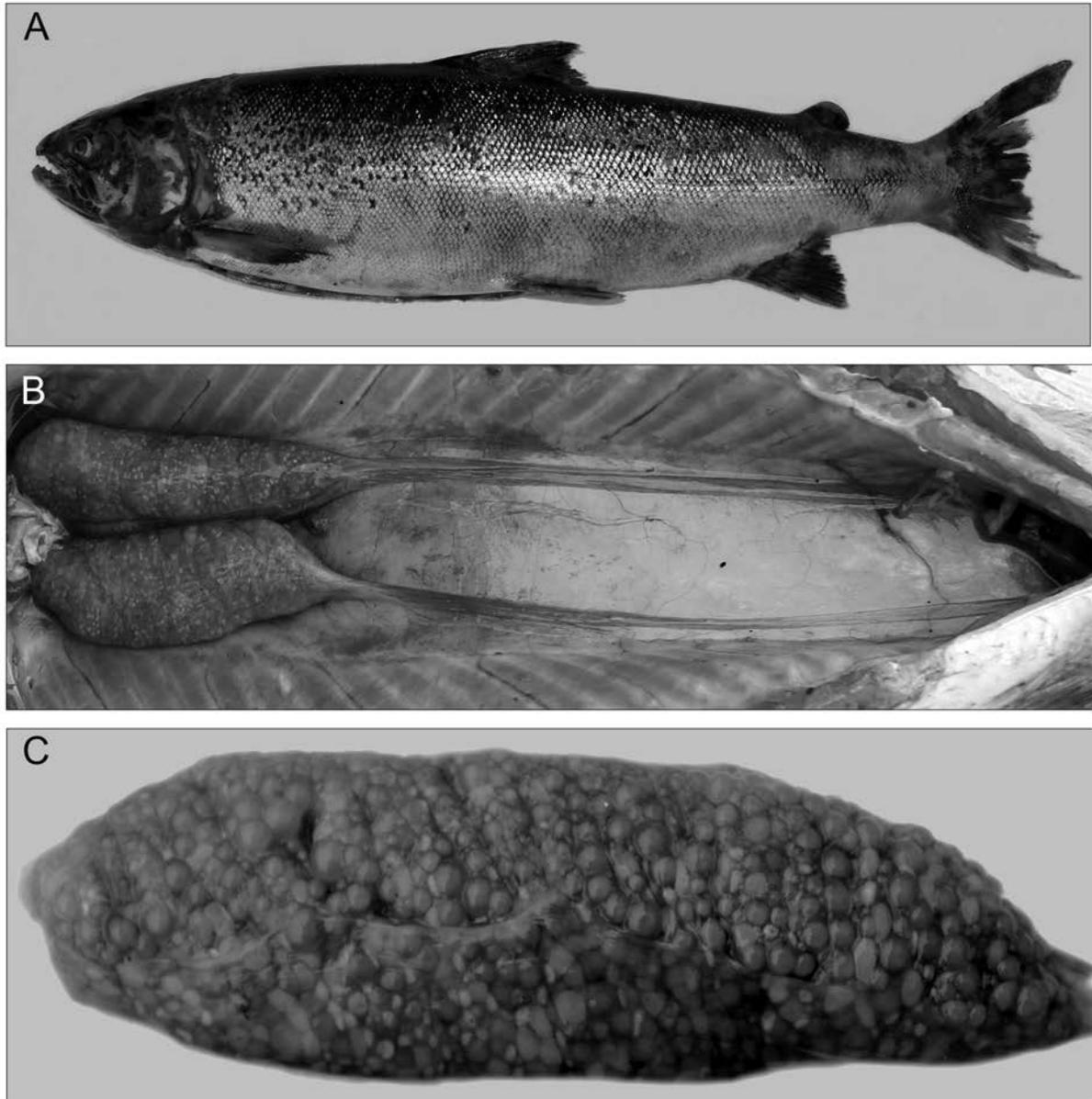
**Нерестовая часть популяции.** При заходе в реку весной, как и в период озёрного нагула, окраска боков у лосося серебристая (Рис. 11А). Осенью, ко времени завершения созревания производителей и получения от них зрелых половых клеток (Рис. 11В), становится хорошо выраженным половой диморфизм, появляется брачный наряд.

У самцов тело уплощается с боков, в окраске представлены зеленовато-коричневые, оливковые, сероватые тона, а также оранжево-красные и чёрные пятна. У них увеличивается в размерах жировой плавник, удлиняется рыло, на нижней челюсти развивается крюк. У впервые созревающих мелких самцов-«синюшек» крюк выражен слабо (Рис. 11С), а у крупных особей – значительно (Рис. 11D). У самок форма тела существенно не меняется (Рис. 11Е), а окраска боков становится тёмно-серой со «стальным» отливом. Контингент производителей лосося, отловленных под плотиной Нижне-Свирской ГЭС для целей разведения в период с 1991 по 2017 гг., насчитывал 218 самцов и 210 самок. Длина самцов варьировала от 46 до 98 см, их масса – от 0.9 до 10.0 кг. У самок значения составляли от 56 до 96 см и от 1.6 до 10.0 кг (Рис.



**Рис. 11.** Производители лосося реки Свирь: А – самец-«серебрянка» раннего хода в возрасте 2.1+, 57 см, 2500 г (июнь); В – отцеживание созревшей самки с целью получения икры (октябрь); С – самец-«синюшка» в возрасте 3.1+, 52 см, 1400 г; D – самец в возрасте 2.3+, 87 см, 6100 г; E – самка в возрасте 2.3+, 83 см, 5600 г (масса без икры).

**Fig. 11.** The Svir River salmon spawners: A – the silvery coloured male of early run. Age 2.1+, 57 cm, 2500 g (June); B – stripping of ripe female to get eggs (October); C – the male “grilse”. Age 3.1+, 52 cm, 1400 g; D – the male. Age 2.3+, 87 cm, 6100 g; E – the female. Age 2.3+, 83 cm, 5600 g (after stripping of eggs).



**Рис. 12.** «Озимая» самка лосося реки Свирь в возрасте 2.2+, 74 см, 3740 г (сентябрь): А – внешний вид; В – яичники начала III поздней ст. зр. в полости тела; С – яичник при большем увеличении.

**Fig. 12.** The “autumnal” female of the Svir River salmon. Age 2.2+, 74 cm, 3740 g (September); A – general appearance of the fish; B – the ovaries at the beginning of III late stage of maturity in body cavity; C – the ovary under higher magnification.

9В). Анализ «речной» зоны чешуи показал, что все исследованные производители были «заводского» происхождения. В Ладогу 95.8% рыб мигрировали в возрасте 2 года, а 4.2% – в 3 и 4 года. Самки с озёрным нагулом 1+, 2+, 3+ и 4+ представлены в соотношении 1.4; 65.3; 31.9 и 1.4%. Самцы с нагулом 1+ и 2+ составляли 64.2 и

22.0%, а 3+ и 4+ вместе – 13.8%. Необходимость объединения данных по старшим самцам обусловлена тем, что из-за разрушения чешуи не во всех случаях удавалось определить возраст. Некоторые биологические характеристики производителей обоего пола представлены в Табл. 3 и 4. Нерестовые марки найдены на чешуе 5.5%

**Таблица 3.** Биологические показатели впервые созревших самцов–производителей лосося.**Table 3.** Biological features of the first-time matured salmon male spawners.

Возрастной класс Age class	Длина по Смитту, см Fork length, cm	Коэффициент упитанности Condition factor
2.1+, 3.1+	46.0 – 59.2	0.79 – 1.36
	54.9 ± 0.3 n = 130	1.04 ± 0.01 n = 130
2.2+, 3.2+	69.1 – 84.0	0.74 – 1.19
	75.5 ± 0.6 n = 46	0.96 ± 0.01 n = 46
2.3+, 3.3+, 2.4+, 3.4+	79.0 – 98.0	0.84 – 1.08
	86.9 ± 1.1 n = 30	0.96 ± 0.01 n = 30

**Таблица 4.** Биологические показатели впервые созревших самок–производителей лосося.**Table 4.** Biological features of the first-time matured salmon female spawners.

Возрастной класс Age class	Длина по Смитту, см Fork length, cm	Коэффициент упитанности с икрой Condition factor with eggs	Коэффициент упитанности без икры Condition factor without eggs	Плодовитость, тыс. шт. Fecundity, thousands	Масса 1 икринки, мг* Mass of 1 egg, mg*
2.1+, 3.1+	56.0–58.0	–	0.80–0.95	–	58.8–62.5
	n = 3		n = 3		n = 3
2.2+, 3.2+	68.1–80.3	0.90–1.13	0.70–1.07	4.3–6.9	90.1–149.0
	74.1 ± 0.3 n = 137	1.03 ± 0.02 n = 16	0.86 ± 0.01 n = 61	5.3 ± 0.2 n = 16	133.8 ± 0.9 n = 137
2.3+, 3.3+	76.0–89.0	0.96–1.24	0.70–1.07	7.7–12.0	139.0–204.0
	80.6 ± 0.4 n = 67	1.07 ± 0.02 n = 15	0.89 ± 0.01 n = 67	9.0 ± 0.4 n = 15	161.4 ± 1.1 n = 67
2.4+, 3.4+	93.0–96.0	–	0.76–0.88	–	–
	n = 3		n = 3		

*Примечание:* \* После набухания.

*Note:* \* After hydration.

самцов и 1.9% самок. Повторно созревшие после озёрного нагула самцы принадлежали к возрастным классам 2.1+SM+, 3.1+SM+, 2.1+SM+1+, 2.1+2SM+, 2.2+SM+ и 2.2+2SM+, а самки – к классам 2.2+SM+ и 2.2+SM+1+. Самки чаще, чем самцы, пропускали год перед следующим репродуктивным циклом. Образцы чешуи производителей представлены на Рис. 10С–G. У 1.3% самцов отмечен кратковременный нагул в озере: 0+. Таких рыб относят к стадии «pre-grilse» (Allan and Ritter 1977).

При цитологическом анализе семенников «pre-grilse» установлено, что они первоначально созревали как карликовые, а затем мигрировали на нагул в возрасте 3 либо 4 года. Дли-

тельный речной период жизни был свойствен также отдельным особям с озёрным нагулом 1+ и 2+. Самцы «pre-grilse» лосося ранее описаны в Вуоксе (Сабунаев [Sabunaev] 1956) и в Свири (Валетов [Valetov] 1999). Самки с нагулом 1+ – «grilse» (Allan and Ritter 1977) в нашей выборке составляли 1.4%. Они были редки и раньше – от 0 до 4% (Халтурин [Khalturin] 1967). Не изменился существенно диапазон размеров производителей лосося. Например, в 1930-е гг. длина самцов составляла от 40 до 78 см, самок – от 63 до 83 см (Тихий [Tikhy] 1931a). В 1949 г. длина самцов варьировала от 41 до 96 см, самок – от 66 до 90 см (архив Свирского р/з). Длина лососей возрастного класса 2.3+, заходивших в Свирь

весной 1964–1965 гг., составляла у самцов 78–92, в среднем 86.8 см; у самок 69–87, в среднем 78.4 см (Халтурин [Khalturin] 1969). Доли рыб с нерестовыми марками на чешуе в 1978–1985 гг. были почти такими же, как сейчас: 6.2% среди самцов и 1.9% среди самок (Кзаков и Мельникова, [Kazakov and Melnikova] 1987). Таким образом, несмотря на снижение численности, структура нерестовой части популяции лосося реки Свирь за последние десятилетия не претерпела значительных изменений.

**«Осенняя» или «озимая» биологическая форма лосося в Свири и других реках системы стока Великих озёр Европы.** В 1922 и 1929 гг. поимки единичных самок этой формы массой 5–7 кг отмечены в реке Нева (Берг [Berg] 1948). Известен «озимый» лосось в Вуоксе – Тайпале (Сабунаев [Sabunaev] 1956), где на долю его приходилось около 1.2% мигрантов (Халтурин [Khalturin] 1970). Встречались «озимые» особи и в реках северного Приладожья – Тулеме и Видлице (Правдин [Pravdin] 1956). В Хийтоле и Тохме они составляли 3–4% общей численности стада (Валетов [Valetov] 1999). В процессе мониторинга популяции лосося реки Свирь среди производителей нами были выявлены самки с серебристой окраской тела. Возраст их составлял 2.2+, и нерестовые марки на чешуе отсутствовали. Одну из самок вскрыли (Рис. 12А). Состояние яичников у неё оказалось типичным для «озимых» лососей за год до завершения созревания (Мурза и Христофоров [Murza and Christoforov] 1991): оно соответствовало началу III поздней ст. зр. (Рис. 12В, С). ГСИ составлял 0.36%, а диаметр ооцитов периода вителлогенеза – 1.9–2.1 мм. Аналогичным был уровень развития ооцитов у самок в возрасте 2.2+, продолжавших осенью нагул в Свирской губе (см. Рис. 8С).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Мониторинг показал, что популяция лосося реки Свирь продолжительное время существует только за счёт воспроизводства на Свирском р/з. Она ещё сохраняет сложную возрастную и экологическую структуру, но эффективная численность ниже критического уровня. Масштабы заводского разведения ничтожно

малы по сравнению с таковыми естественного нереста, существовавшего до постройки ГЭС, и не всегда удаётся отловить производителей обоего пола. Для воссоздания стабильной популяции требуются ежегодные выпуски 100–150 тыс. шт. молоди лосося. Эту задачу можно решить только в случае реконструкции Свирского р/з. За период с 1950 по 2009 гг. было разработано не менее 9 проектов, завод включали в Федеральную целевую программу 2009–2013 гг., но он остаётся таким, каким был восстановлен в 1949 г., и способен выращивать не более 20 тыс. шт. двухгодичной молоди ладожских лосося и кумжи, внесённых в Красную книгу РФ (Христофоров и Мурза [Christoforov and Murza] 2008, 2009). Длина двухгодовиков лосося при выпуске с завода должна быть не менее 14–16 см, а средняя масса – от 30 г и более. Выпуск необходимо производить в реку Свирь, а не в озеро. Очевидно, что сейчас уже не обойтись без использования донорского материала из ближайших ладожских популяций лосося, если таковые сохранились. Нельзя допустить закрытия завода, либо перепрофилирования его на выращивание радужной форели, как это произошло в 1960–1980-е гг. с другими ладожскими лососевыми заводами – Приозерским (бывшим Кексгольмским), Суйстамским и Сальминским. Следует увеличить интенсивность отлова производителей. Для пресечения нелегального лова, изымающего большинство особей лосося в местах их концентрации в нижнем бьефе Нижне-Свирской ГЭС, необходимо восстановить эффективную систему рыбоохраны, утраченную при «оптимизации» природоохранных структур в 2000-е гг.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем глубокую признательность директору Свирского р/з – Ф.М. Кузнецовой, специалистам завода за содействие при проведении исследований, сотрудникам Ресурсного центра «Развитие молекулярных и клеточных технологий» научного парка СПбГУ за возможность использования оборудования и консультативную помощь. Особая благодарность сотрудникам ГосНИОРХ Г.В. Соломонову и А.Н. Мигунову за сбор материала по озёрному периоду жизни лосося в 1990–1991 гг. Авторы благодарят Е.П. Воронину (ЗИН РАН) и анонимного рецензента за ценные замечания и исправления.

## ЛИТЕРАТУРА

- Allan I.R.H. and Ritter J.A. 1977. Salmonid terminology. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, 37(3): 293–299.
- Allendorf F.W., Luikart G.H. and Aitken S.N. 2013. Conservation and the genetics of populations. 2nd edition. Wiley and Blackwell, 602 p.
- Altukhov Yu.P. 2003. Genetic processes in populations. Academkniga, Moscow, 431 p. [In Russian].
- Atlantic salmon scale reading guidelines. 1992. Shearer W.M. (Ed.). *International Council for the Exploration of the Sea: Cooperative Research Report*. Denmark, Copenhagen, 188, 45 p.
- Ayala F.J. and Kiger J.A., Jr. 1988. Modern genetics. The Benjamin/Cummings Publishing Company, Sydney, 336 p.
- Ayllon F., Davaine P., Beall E., Martinez J.L., and Garcia-Vazquez E. 2004. Bottlenecks and genetic changes in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) stocks introduced in the Subantarctic Kerguelen Islands. *Aquaculture*, 237(1–4): 103–116. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2004.04.014>
- Berg L.S. 1948. Freshwater fishes of the USSR and neighboring countries. Academy of Sciences of the USSR, Moscow, Leningrad. 1, 468 p. [In Russian].
- Boyarskaya Z.A. 1964. The efficiency of measures to increase the stock of the Ladoga Lake salmon. *Fisheries*, 1: 29–30. [In Russian].
- Christoforov O.L. and Murza I.G. 1998a. Reproductive function and its regulation in Atlantic salmon. In: R.V. Kazakov (Ed.). *Atlantic Salmon*. Nauka, Saint Petersburg: 75–126. [In Russian].
- Christoforov O.L. and Murza I.G. 1998b. Status of populations of salmonid fishes in the North-West of Russia. *Fisheries*, 4: 43–44. [In Russian].
- Christoforov O.L. and Murza I.G. 2000. The present-day status of Atlantic salmon and sea trout populations in the North-West of Russia and effectiveness of hatchery propagation directed to their conservation: monitoring data. *Proceedings of the Conference on Reproduction of Fish Stocks*. Rostov-on-Don, Moscow: 126–133. [In Russian].
- Christoforov O.L. and Murza I. G. 2004. Status and prospects for conservation of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) populations in rivers of Russian part of the Baltic Sea basin. *Proceedings of the International Scientific Conference: Problems of natural and artificial reproduction of fish in marine and fresh waters*. Rostov-on-Don: 146–148. [In Russian].
- Christoforov O.L. and Murza I.G. 2005. Maintenance of salmon and trout populations in the Ladoga Lake: retrospectives and perspectives. *Proceedings of the 4(27)th International Conference: Biological Resources of the White Sea and Inland waters of the European North*. Vologda, Part 2: 216–219. [In Russian].
- Christoforov O.L. and Murza I.G. 2008. Artificial propagation of migratory fish of the Ladoga Lake by the Svirsky hatchery under the conditions of regulated flow of the Svir River. *Fisheries*. 6: 78–83. [In Russian].
- Christoforov O.L. and Murza I.G. 2009. Problems of conservation of migratory salmon and whitefish of the Svir River regulated by the dams of hydroelectric power stations. *Proceedings of the 4th Regional Youth Environmental Conference: Environmental School in Peterhof – the Science City of Russian Federation*. Saint Petersburg, Old Peterhof: 143–161. [In Russian].
- Christoforov O.L. and Murza I.G. 2011. Physiological indicators in monitoring system of salmonid fish populations in water bodies of the North-West of Russia. *Proceedings of the 6th Regional Youth Ecological Conference: Ecological School in Peterhof – the Science City of Russian Federation*. Saint Petersburg, Old Peterhof: 91–99. [In Russian].
- Christoforov O.L., Dorofeyeva E.A. and Murza I.G. 1995. Introgressive hybridization in artificially propagated populations of Atlantic salmon and sea trout in the North-West of Russia. Short communications and abstracts of International Conference: Aquaculture Europe' 95. Trondheim, Norway. *European Aquaculture Society Special Publication*, 23: 341–342.
- Christoforov O.L., Artamonova V.S., Makhrov A.A. and Murza I.G. 2001. Hybridization in Atlantic salmon and trout under the hatchery and natural conditions. *Abstracts of the International Conference on Biodiversity on the European North*. Petrozavodsk: 286. [In Russian].
- Danilevsky N.Y. 1875. Research on the status of fishery in Russia: 9. Description of fishery in the North-West Lakes. Saint Petersburg, 151 p. [In Russian].
- Elliott N.G. and Reilly A. 2003. Likelihood of bottleneck event in the history of the Australian population of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Aquaculture*. 215(1–4): 31–44. [https://doi.org/10.1016/s0044-8486\(02\)00055-8](https://doi.org/10.1016/s0044-8486(02)00055-8)
- Fricke R., Eschmeyer W. N. and Van der Laan R. 2019 (Eds). *Eschmeyer's Catalog of Fishes: Genera, Species, References*. (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>). Electronic version accessed 9.10.2019.
- Evropeitseva N.V. 1957. Transition of young salmon to migratory state and downstream migration. *Scientific notes of the Leningrad State University*, series of biological sciences, 228 (44, 1): 117–154. [In Russian].
- Frankham R., Ballou J.D. and Briscoe D.A. 2010. *Introduction to Conservation Genetics*. Cambridge University Press, UK, 618 p. <https://doi.org/10.1017/S0016672304216913>
- Fiske P., Lund R.A. and Hansen L.P. 2005. Identifying fish farm escapees. In: Cadrin S.X., Friedland K.D.

- and Waldman J.R. (Eds). Stock identification methods: application in fishery science. Elsevier, New York: 659–680.
- Gross M.R. 1998.** One species with two biologies: Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the wild and in aquaculture. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **55**(Suppl. 1): 131–144. <https://doi.org/10.1139/d98-024>
- Hanson N.N., Smith G.W., Middlemas S.J. and Todd Ch.D. 2019.** Precision and accuracy of Dahl-Lea back-calculated smolt lengths from adult scales of Atlantic salmon *Salmo salar*. *Journal of Fish Biology*, **94**(1): 183–186. <https://doi.org/10.1111/jfb.13863>
- Hasler A.D. and Scholz A.T. 1983.** Olfactory imprinting and homing in salmon. Springer-Verlag, Berlin, New York, 134 p.
- Hiilivirta P., Ikonen E. and Lappalainen J. 1998.** Comparison of two methods for distinguishing wild from hatchery-reared salmon (*Salmo salar* Linnaeus, 1758) in the Baltic Sea. *Journal of Marine Science*, **55**(6): 981–986. <https://doi.org/10.1006/jmsc.1998.0370>
- Hoar W.S. 1988.** The physiology of smolting salmonids. In: W.S. Hoar and D.J. Randall (Eds.). *Fish Physiology*. **11**, Part B, Academic Press: 275–343.
- Hutchings J.A., Ardren W.R., Barlaup B.T., Bergman E., Clarke K.D., Greenberg L.A., Lake C., Piironen J., Sirois P., Sundt-Hansen L.E. and Fraser D.J. 2019.** Life-history variability and conservation status of landlocked Atlantic salmon: an overview. 2019. *Canadian Journal of Fisheries & Aquatic Sciences*, **76**(10): 1697–1708. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2018-0413>
- IPBES 2019.** Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. 39 p. [https://www.ipbes.net/sites/default/files/downloads/spm\\_unedited\\_advance\\_for\\_posting\\_htn.pdf](https://www.ipbes.net/sites/default/files/downloads/spm_unedited_advance_for_posting_htn.pdf)
- Izzo L.K. and Zydlewski J. 2017.** Retrospective Analysis of Seasonal Ocean Growth Rates of Two Sea Winter Atlantic Salmon in Eastern Maine Using Historic Scales. *Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management and Ecosystem Science*, **9**(1): 357–372. <https://doi.org/10.1080/19425120.2017.1334723>
- Jenkins D. 2003.** Atlantic salmon, endangered species, and the failure of environmental policies. *Comparative Studies in Society and History*, **45**(4): 843–872. <https://doi.org/10.1017/S0010417503000379>
- Kaukoranta M. and Ivantier D. 1998.** *Salmo salar* m. sebago. In: H. Kotiranta, P. Uotila, S. Sulkava and S.-L. Peltonen (Eds.). Red data book of East Fennoscandia. Ministry of the Environment, Finnish Environment Institute & Botanical Museum, Finnish Museum of Natural History, Helsinki: 275–276.
- Kazakov R.V. 1978.** Determination of milt quality in males of fish (Guidelines). State Research Institute on Lake and River Fisheries, Leningrad, 15 p. [In Russian].
- Kazakov R.V. 1990.** Artificial formation of migratory salmonid fish populations. Agropromizdat, Moscow, 239 p. [In Russian].
- Kazakov R.V. and Melnikova M.N. 1987.** The problems of natural reproduction and cultivation of freshwater salmon *Salmo salar* L. *morpha sebago* Girard and lake sea trout *Salmo trutta* L. *morpha lacustris* Linnaeus in the Ladoga Lake basin. *Proceedings of the State Research Institute on Lake and River Fisheries*, **258**: 67–84. [In Russian].
- Kazakov R.V. and Veselov A.E. 1998.** Smoltification pattern in Atlantic salmon. In: R.V. Kazakov (Ed). Atlantic salmon. Nauka, Saint Petersburg: 195–231. [In Russian].
- Kessler K.F. 1864.** Description of fish that are found in the waters of the Saint Petersburg province. Saint Petersburg, 240 p. [In Russian].
- Khalturin D.K. 1961.** Stocks of the Ladoga Lake salmon and trout and conditions for their reproduction. Abstracts of the 9th Scientific Conference on the Study of Baltic Waters, Riga: 65–66. [In Russian].
- Khalturin D.K. 1967.** Salmon and trout of the Ladoga Lake (biology, reproduction, stocks). Ph.D. Thesis, State Research Institute on Lake and River Fisheries, Leningrad, 28 p. [In Russian].
- Khalturin D.K. 1969.** To the study of linear and weight growth of salmon. *Bulletin of the State Research Institute on Lake and River Fisheries*, **65**: 131–134. [In Russian].
- Khalturin D.K. 1970.** The study of biology of brown trout *Salmo trutta* L. of the Karelian Isthmus. *Journal of Ichthyology*, **10**(2), (61): 319–332. [In Russian].
- Khalturin D.K., Leizerovich Kh.A. and Yandovskaya N.I. 1966.** On improving of salmon cultivation in the Ladoga Lake basin (Start, initial section). *Fisheries*, **9**: 10–11. [In Russian].
- Kudersky L.A. 2010.** Status of fish populations in the Ladoga Lake over the period 1946–2005 in connection with natural and man-made factors. In: V.Yu. Tsvetkov (Ed.). Geoeological problems of the Ladoga Lake. Applied Ecology, Saint Petersburg: 78–111. [In Russian].
- Leizerovich Kh.A. and Melnikova M.N. 1982.** Prospects for intensification of salmon farming in the Ladoga Lake. *Proceedings of the State Research Institute on Lake and River Fisheries*, **179**: 22–27. [In Russian].
- Leizerovich Kh.A., Melnikova M.N. and Petrenko L.A. 1982.** Dependence of efficiency of hatchery propagation of the Ladoga Lake salmon on the age of juveniles, season and locations of release. *Proceedings of the State Research Institute on Lake and River Fisheries*, **179**: 38–45. [In Russian].

- Lumme J., Ozerov M.Y., Veselov A.E. and Primmer C.R. 2016.** The formation of landlocked populations of Atlantic salmon. In: T. Vladić and E. Petersson (Eds.). *Evolutionary biology of the Atlantic salmon*. CRC Press, New York: 26–43.
- Lund R.A., Hansen L.P. and Järvi T. 1989.** Identifisering av oppdrettslaks og vill-laks ved ytre morfologi, finnestørrelse og skjellkarakterer. (Identification of reared and wild salmon by external morphology, size of fins and scale characteristics.) *NINA Forskningsrapport*, **1**: 1–54. [In Norwegian with English summary].
- Makhrov A.A., Artamonova V.S., Christoforov O.L., Murza I.G. and Altukhov Yu.P. 2004.** Hybridization between Atlantic salmon *Salmo salar* L. and brown trout *Salmo trutta* L. upon artificial propagation. *Russian Journal of Genetics*, **41**(11): 1258–1263. <https://doi.org/10.1023/b:ruge.0000048668.77101.2c>
- Melnikova M.N., Maerkovich I.V. and Tikhenko V.F. 1977.** The present-day status of salmon stock of the Svirsky Bay of the Ladoga Lake. *Bulletin of the State Research Institute on Lake and River Fisheries*, **125**: 23–41. [In Russian].
- Murza I.G. and Christoforov O.L. 1991.** Estimation of degree of maturity of gonads and prediction of age of attainment of sexual maturity in Atlantic salmon and sea trout (Methodological instructions). State Research Institute on Lake and River Fisheries, Leningrad State University, Leningrad, 102 p. [In Russian].
- Murza I.G. and Christoforov O.L. 2009.** On the unification of calculation of the condition factor in salmonid fishes. *Proceedings of the 28th International Conference: The biological resources of the White Sea and Inland waters of the European North*, Petrozavodsk: 376–380. [In Russian].
- Murza I.G. and Christoforov O.L. 2017.** Sexual maturation of the Ladoga Lake salmon, *Salmo salar* L. *morpha sebago* Girard, of the Svir River population under hatchery and natural conditions. *Proceedings of the International Conference: Salmonids biology, conservation and restoration*, Petrozavodsk: 103. [In Russian].
- Myers G.S. 1949.** Usage of anadromous, catadromous and allied terms for migratory fishes. *Copeia*, **2**: 89–97.
- Netboy A. 1968.** The Atlantic salmon – a vanishing species? Faber and Faber Publ., London, 408 p.
- Parrish D.L., Behnke R.J., Gephard S.R., McCormick S.D. and Reeves G.H. 1998.** Why aren't there more Atlantic salmon (*Salmo salar*)? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **55**(1): 281–287. <https://doi.org/10.1139/d98-012>
- Popov L.N., Maerkovich I.V., Petrenko L.A., Petrov V.V. and Balasheva T.I. 1976.** Rearing of young salmon in lakes. *Bulletin of the State Research Institute of Lake and River Fisheries*, **112**: 21–39. [In Russian].
- Pravdin I.F. 1956.** Salmons of the Ladoga Lake and its basin. *Bulletin of the All-Union Research Institute on Lake and River Fisheries*, **38**: 75–84. [In Russian].
- Romeis B. 1953.** Microscopic technique. *Foreign Literature, Moscow*, 718 p. [In Russian].
- Sabunaev V.B. 1956.** Observations on salmon of the Vuoksa River. *Bulletin of the All-Union Research Institute on Lake and River Fisheries*, **38**: 85–94. [In Russian]
- Savvaitova K.A. 2001.** Land-locked salmon, *Salmo salar morpha sebago* Girard, 1853. In: V.I. Danilov – Danilyan et al. (Eds.). *Red Book of the Russian Federation (animals)*. Astrel, Moscow: 266–267. [In Russian].
- Smirnov Yu.A. 1979.** Landlocked salmon (ecology, reproduction, usage). Nauka, Leningrad, 156 p. [In Russian].
- The Atlantic Salmon Symposium. 2018.** In: Conference on Ecology and Evolutionary Ethology of Fishes. Quebec, Montreal, 56 p.
- Tikhy M.I. 1924.** About svirsky salmon. *Bulletin of Fisheries*, **2**: 29–30. [In Russian].
- Tikhy M.I. 1926.** Fishery in the mouth of the Svir River. *Annals of the State Institute of Experimental Agronomy*, **4**(4): 219–223. [In Russian].
- Tikhy M.I. 1927.** Hydroelectric power stations and fishery in the Svir River. *Bulletin of the Bureau of Applied Ichthyology*, **6**(1): 120–132.
- Tikhy M.I. 1931a.** General report on the Svir River fisheries investigation. *Bulletin of the Leningrad Institute of Ichthyology*, **12**(1): 4–28. [In Russian].
- Tikhy M.I. 1931b.** Experiments of marking the Salmonids in the mouth of the Svir River. *Bulletin of the Leningrad Institute of Ichthyology*, **12**(1): 5–76. [In Russian].
- Titenkov I.S. 1968.** Fishes and fishery of the Ladoga Lake. In: S.V. Kalesnik (Ed.). *Biological resources of the Ladoga Lake*. (Zoology). Nauka, Leningrad: 130–173. [In Russian].
- Valetov V.A. 1999.** Salmon of the Ladoga Lake (biology, reproduction). Karelrybvod, Petrozavodsk, 90 p. [In Russian].
- Vehanen T. 2006.** Intra- and interspecific competition in hatchery landlocked salmon and brown trout in semi-natural streams. *Environmental Biology of Fishes*, **76**: 255–264. <https://doi.org/10.1007/s10641-006-9031-6>
- Yandovskaya N.I., Kazakov R.V. and Leyzerovich Kh.A. 1979.** Manual on the artificial propagation of Atlantic salmon. State Research Institute on Lake and River Fisheries, Leningrad, 96 p. [In Russian].
- Zhukovsky N.D. 1935.** Protection of the Ladoga Lake salmon stocks. *For fishery industry of the North*. **9**: 38–41. [In Russian].
- Zhukovsky N.D. and Svetovidova A.A. 1941.** Rearing of salmon underyearlings. *Bulletin of the Institute of Fresh-Water Fisheries*, **24**: 60–112. [In Russian].