

На правах рукописи



ПОТУТКИН
Александр Геннадиевич

МИГРАЦИИ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ
(*Salmo salar* L.) В ПРИБРЕЖНОМ РАЙОНЕ БЕЛОГО МОРЯ И
БАССЕЙНЕ РЕКИ ВАРЗУГА

специальность 03.00.10 — ихтиология

Автореферат диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Петрозаводск — 2004

Работа выполнена в Полярном научно-исследовательском институте морского рыбного хозяйства и океанографии им. Н.М. Книповича (ПИНРО)

Научный руководитель: кандидат биологических наук, доцент
ВЕСЕЛОВ Алексей Елпидифорович

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук
ШУСТОВ Юрий Александрович

кандидат биологических наук,
ЩУРОВ Игорь Львович

Ведущая организация: Мурманский морской биологический институт КНЦ
РАН

Защита диссертации состоится **4 ноября 2004 г.** в _____ ч на заседании диссертационного совета Д 212.190.01. при Петрозаводском государственном университете по адресу: 185640, РК, Петрозаводск, пр. Ленина, д. 33, Эколого-биологический факультет, ПетрГУ, ауд. № 326 теоретического корпуса.

Факс: (814-2) 76-38-64

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ПетрГУ.

Автореферат разослан «____» октября 2004 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета

Узенбаев С.Д.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Миграции рыб – одно из сложнейших биологических явлений, направленное на закономерное перемещение организмов между существенно различающимися и пространственно разделенными средами обитания (Миграции животных, 1982). Атлантическому лососю (*Salmo salar* L.), как проходному виду, воспроизводящемуся в реках и нагуливаемому в морях, характерны как периодические (сезонные, суточные) миграции, так и онтогенетические миграции, обусловленные изменением требований организма к условиям обитания. Известно, что нерестовые (репродуктивные), кормовые (нагульные) и зимовальные миграции рыб составляют единый миграционный цикл, который является неотъемлемым элементом их общего жизненного цикла (Павлов и др., 1999). Многие аспекты биологии молоди и половозрелого лосося изучены достаточно подробно. Однако сведения о локальных и сезонных миграциях молоди лосося в реках, особенно в заполярных частях ареала, основаны на эпизодических наблюдениях, не позволяющих вскрыть закономерности и причины этих явлений (Шустов, 1983, 1995; Веселов, Калюжин, 2001). Также данные по нерестовым миграциям в море носят общий характер (Мельникова, 1959, 1962; Мельникова, Персов, 1968; Бакштанский, Яковенко, 1976; Кузьмин, 1981; Салмов и др., 1982; Zubchenko et al., 1995). Во многом это связано с трудоемкостью работ и отсутствием таких современных методов, как биотелеметрия или электролов. Ранее биотелеметрические исследования проводились с использованием не совершенных радиометок и только в бассейне р. Тулома (Поддубный и др., 1971, 1979; Малинин и др., 1974). Из уловов рыбаков и некоторых ранних работ известно (Азбелев, Лагунов, 1954; Мельникова, 1962), что перед заходом в реки анадромная миграция атлантического лосося происходит вдоль Терского берега Белого моря. Однако характеристики этих миграций оставались неизвестными. В связи с этим необходимо исследовать динамику, пути нерестовой миграции, а также определить влияние морских течений, температуры и других условий на скорость миграции лосося вдоль Терского берега Белого моря. До настоящего времени таких исследований не проводилось.

Поэтому проведение систематических и подробных исследований различных типов миграций молоди и производителей лосося в бассейне р. Варзуга (самой продуктивной лососевой реки Кольского п-ва) на новой методической основе, несомненно, актуально. Они позволяют получить данные о миграциях и распределении молоди лосося, катадромной миграции смолтов и анадромной миграции производителей лосося в различные периоды его пребывания в реке или море. Помимо общебиологического значения это важно для эффективного управления запасами лосося варзугского стада при существующем разнообразии видов промысла (Зубченко и др., 2002).

Цель и задачи исследования. Цель настоящего исследования – изучить особенности анадромных и катадромных миграций производителей атлантического лосося (*Salmo salar* L.) в прибрежном районе Белого моря и в бассейне



р. Варзуга, локальных и сезонных миграций его разновозрастной молодежи и смолтов в речных условиях.

Для достижения цели предполагалось решить следующие задачи:

1. Изучить особенности анадромных миграций производителей лосося в прибрежных районах Белого моря;
2. Исследовать закономерности нерестовой миграции производителей летней и осенней биологических групп в бассейне р. Варзуга;
3. Изучить особенности посленерестовой миграции производителей лосося (вальчаков) из реки в море;
4. Установить условия и выявить закономерности сезонной динамики расселения молодежи лосося в малых притоках;
5. Исследовать закономерности катадромной миграции смолтов в условиях Заполярья.

Научная новизна. Впервые были проведены исследования анадромной миграции производителей атлантического лосося в бассейне Белого моря; определены особенности, продолжительность и скорость морской миграции производителей семги из района Горла Белого моря в устье р. Варзуга в зависимости от интенсивности приливно-отливных течений, температуры воды и пресненности моря в эстуариях рек.

Впервые, на основе радиомечения, исследована зимняя и летняя миграция производителей летней и осенней биологических групп лосося и распределение их по реке; доказано, что движение рыб к нерестовым участкам происходит и в зимнее время подо льдом, установлены скорости миграций, а также влияние ледохода на миграционный процесс. Получены дополнительные сведения об особенностях и условиях посленерестовой миграции вальчаков лосося из реки в море и их выживаемости.

Расширены представления о сезонных локальных миграциях разновозрастной молодежи лосося и условиях их возникновения; показано значение малых притоков для воспроизводства молодежи лосося.

Выявлены специфические закономерности периодичной и суточной миграции смолтов в р. Варзуга. Определены физические условия, регулирующие процесс миграции.

Практическая значимость. Результаты работы могут служить основой при: выполнении программ мониторинга состояния запасов атлантического лосося; прогнозировании численности возвратов производителей; разработке стратегий управления запасами атлантического лосося, подготовке рекомендаций по рациональной эксплуатации запасов и правил рекреационного рыболовства.

Апробация работы. Результаты исследований докладывались на конференциях и симпозиумах: «Совещ. ICES, 1999 г.», «Атлантический лосось: биол., охрана, воспроизводство» (Петрозаводск, 2000), «Биоразнообразие Европейского Севера» (Петрозаводск, 2001), на рабочих совещаниях российско-финляндских групп по исследованию биогеографии лосося (Oulu, 2000; Helsinki, 2001; Enonkoski, 2002; Helsinki, 2003; Helsinki, 2004), а также неодно-

кратно на Ученых советах ПИНРО, в Отделе биоресурсов внутренних водоемов ПИНРО и лаб. экологии рыб и водных беспозвоночных Института биологии КарНЦ РАН.

Благодарности. Автор глубоко признателен и выражает персональную благодарность А.В. Зубченко, заведующему Отделом биоресурсов внутренних водоемов ПИНРО, чья поддержка помогла гармонично развивать исследовательскую программу, а также С.М. Калюжину, директору Научно-исследовательского центра полярных экосистем «Варзуга», за оказание неоценимой помощи в сборе материала.

Публикации. По результатам исследований опубликовано 10 работ, одна находится в печати.

Объем и структура работы. Диссертация содержит введение, 5 глав, заключение, выводы и список литературы. Печатный объем работы 120 с, включая 52 рисунка и 8 таблиц. Список литературы состоит из 295 наименований, из которых 56 на иностранных языках. Содержание автореферата соответствует диссертации.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

В разделе «**Введение**» обоснована актуальность работы, сформулированы цели и задачи, а также определены направления исследования.

ГЛАВА 1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Характеристика бассейна р. Варзуга. Варзуга — одна из крупнейших лососевых рек России. Относится к рекам равнинного типа. Берет начало из оз. Варзугское (исток: 67°06' с.ш., 36°38' в.д.) и впадает в Белое море (устье: 66°16' с.ш., 36°58' в.д.). Длина реки 254 км, площадь водосбора 9510 км². Имеет 860 притоков I–VII порядков, в т.ч. 120 притоков I порядка. Из них нерестовые: рр. Пана (114,3 км), Юзия (50,4 км), Серга (38,5 км), Пятка (35,1 км), Кичесара (29,9 км), Кривец (18 км), Ялома (28,7 км), Ареньга (15,6 км). Около 50% площади водосбора занято лесами. В растительном покрове преобладают мхи, карликовая береза, хвойные деревья. Атлантический лосось поднимается вверх по течению на 161 км.

Общее падение р. Варзуга 193 м, средний уклон 0,8‰. В истоке ширина реки 2–6 м, в верхнем течении она увеличивается до 20–40 м, в нижнем достигает 200 м, а в зоне подпора приливов – 800 м. Глубины на плесах 2–3 м, на порогах и перекатах 0,3–0,8 м. Скорость течения, соответственно, 0,1–0,4 и 1,0–2,5 м/сек. Зона воздействия приливов распространена до Морского порога, который расположен в 21 км от устья. Во время отлива происходит привлечение лосося потоком и миграция его в реку. Средний многолетний расход воды

86,0 м³/сек. Весеннее половодье проходит в мае-июне. Его продолжительность 15–40 дней и наибольшая высота 3,0–3,5 м. Летняя межень наступает в июле. Осенний паводок вызывает подъем воды на 0,5–1,5 м. В начале января наступает устойчивая зимняя межень. Амплитуда изменения температура воды в р. Варзуга характеризуется достижением максимальных температур в июле-августе, и минимальных — в период ледостава. Река замерзает в октябрь-ноябре. Толщина ледяного покрова достигает 50–80 см. Вскрывается река в мае. Ледоход продолжается 3–10 дней.

Материал и методы. Исследования нерестовой миграций производителей осеннего хода лосося проводилось в прибрежном районе Белого моря от Горла до устья р. Варзуга (150 км) в 1982 и 1983 гг., в бассейне р. Варзуга в 1996–1998 гг. (рис. 1). Посленерестовые миграции вальчаков, локальные миграции молоди лосося и катадромная миграция смолтов изучались на протяжении 100 км основного русла реки и в 12-ти малых притоках в период с 1996 по 2004 г. (табл.).

Таблица. Объем исследований, выполненных по теме диссертации.

Показатели	Количество
1. Помечено производителей подвесными метками в море. Из них отслежено. Помечено производителей подвесными метками в реке	951 экз. 269 экз. 1076 экз.
2. Отслежено радиомеченных производителей в реке.	95 экз.
3. Наблюдено вальчаков в реке.	>600 экз.
4. Исследовано нерестово-выростных участков.	166
5. Обследовано малых притоков.	12
5. Электролов в главном русле и притоках (ежегодно, 5 лет).	125 станций
6. Учтено мигрирующих смолтов (7 сезонов).	19033 экз.
7. Проведена морфометрия смолтов.	630 экз.

Меченье производителей и отслеживание миграции в море проводили на рыболовных тонях рыболовецких колхозов «Беломорский рыбаку», «Волна» и «Всходы коммунизма». Рыбу изымали из ставных неводов, помещали в кожаный лоток. Измеряли промысловую длину (L_1), по длине определяли примерный вес. Лосося метили стандартными пластиковыми подвесными метками при помощи маркерного пистолета под спинной плавник (рис. 2) и выпускали в море.

Отслеживание миграции рыб проводили методом повторного отлова на морских тонях и на рыбоучетных заграждениях (РУЗ). Рыбакам колхозов оплачивалась поимка и учет каждой меченной рыбы. Всего в 1982 г. было помечено на тонях 654 производителя лосося, а в 1983 г. – 386 экз. В р. Варзуга на РУЗе 9 и 11 ноября 1982 г. было помечено, соответственно, 429 и 647 экз. производителей.



Рис. 1. Район исследования: Терский берег Белого моря и р. Варзуга. Стрелками обозначено направление преобладающих течений (Атлас Мурманской обл., 1971, с изм.)

Радиомечение. Для изучения распределения лососей в преднерестовый, нерестовый и посленерестовый периоды радиометками было помечено 70 рыб осенней биологической группы (октябрь 1996 г.) и 25 рыб летней биологической группы (конец июня – начало июля 1997 г.). Рыбу (случайная выборка) отбирали из РУЗа, затем усыпляли при помощи анестетика в пластиковом контейнере. Поврежденные особи выбраковывали. У отобранных экземпляров измеряли длину, и брали чешую. Пол определяли по внешним признакам. Радиометку (рис. 3) вводили в полость тела через разрез, который делали на брюшной части тела между грудными и брюшными плавниками. Затем разрез зашивали. Антенну выводили через прокол в боковой части брюшной полости. После окончания операции и действия анестетика рыбу переносили в проточную воду, и выпускали выше РУЗа.

Слежение за мечеными лососями осуществлялось с помощью радиоприемного устройства. В период с января 1997 г. по июнь 1998 г. было выполнено 5 съемок с лодки или снегохода: 1. На р. Варзуга (25–65 км) в трех повторностях: 26 января, 6–7 февраля и 8–17 марта 1997 г. 2. На р. Варзуга (12–97 км) и р. Пана (0–23 км) в двух повторностях: 7–9 июня и 28 июня 1997 г. 3. На р. Варзуга (12–97 км) и р. Пана (0–23 км) 12–22 августа 1997 г. 4. На р. Варзуга (10–125 км) и р. Пана 6–23 апреля 1998 г. 5. На р. Варзуга (12–97 км) и р. Пана (0–25 км) 30 мая – 4 июня. Дополнительно перемещение лососей регистрировали автоматической станцией, установленной на 115 км от устья (5 июля – 4 октября 1997 г.), затем перемещенной в с. Варзуга (3 мая – 10 июля 1998 г.).



Рис. 2, 3. Маркерный пистолет с подвесными метками и радиометка

Исследование миграции вальчаков из реки в море проводили путем отслеживания радиометок на 120 км участке основного русла р. Варзуга, а также при визуальном обследовании отмелей и прибрежных пространств. Отлов осенью и в течение зимы проводили сетями 50–70 мм и на блесну. Весной (с конца мая) вальчаков отлавливали при помощи РУЗа, устанавливаемого в 14 км от устья р. Варзуга.

Исследование локальных миграций молоди лосося проводили в малых притоках и приустьевых пространствах путем трехкратного электролова аппаратом ранцевого типа (модель FA2, Ing. Steinar Paulsen, Trondheim) до полного изъятия ихтиофауны. Площади облавливаемых участков варьировали от 30 до 150 м² в зависимости от плотности рыб. Критерием выбора размера площади являлась проба, содержащая все возрастные группы молоди лосося, а также дальность миграции в притоки. Измерение температуры воды, уровня и освещенности проводили круглосуточно с шагом 2 ч.

Исследование катадромной миграции смолтов выполняли в 1988–1990; 1993–1999 гг. на р. Варзуга. Инструментом служила мальковая ловушка, позволяющий частично перекрывать реку (рис. 4). Ловушку устанавливали на перекате Киветем (ширина русла 185 м) в 28 км от устья, а в 1994 г. – в среднем и верхнем течении реки. Общий размах крыльев ловушки составлял 8–12 м, размер ячеей в сетном полотне 10x10 мм, глубина установки 0,3–0,7 м. Перекрытие переката ловушкой не превышало 5–7%. При падении уровня воды в реке ее переставляли дальше от берега для сохранения постоянных глубин.



Рис. 4. Мальковая ловушка установленная на перекате Киветем в 28 км от устья р. Варзуга

Учет мигрирующих рыб выполняли круглосуточно, изымая их через каждые 2 ч, подсчитывали количество и выпускали в реку ниже РУЗа. Одновременно замеряли освещенность, регистрировали температуру и уровень воды. Частично использовали метеорологические данные гидрологического поста с. Варзуга.

ГЛАВА 2. ОСОБЕННОСТИ АНАДРОМНОЙ МИГРАЦИИ ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ ЛОСОСЯ В ПРИБРЕЖНОМ РАЙОНЕ БЕЛОГО МОРЯ

Закономерности миграции вдоль Терского берега Белого моря. Длительность миграции от одной рыболовной тони к другой варьировала незначительно, ее увеличение отмечалось лишь в 1983 г. в районе эстуария р. Варзуга. Максимальное количество от помеченных рыб на морских тонях было выловлено на РУЗе р. Варзуга. На остальных тонях количество выловленных меченных рыб варьировало от 1 до 14 экз. (прямая миграция к реке) (рис. 5).

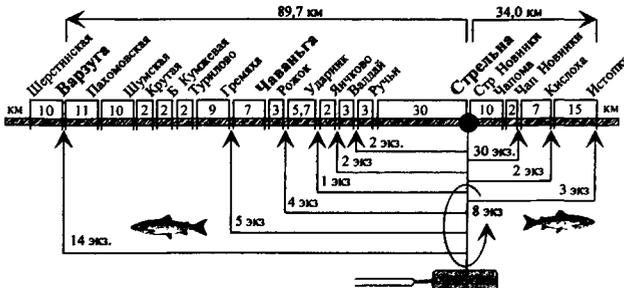


Рис. 5. Схема отлова мигрирующих лососей, помеченных на тоне «Стрельнинские новинки» в 1982 г.

Скорость прямой миграции (10–16,5 км/сут.), регистрируемая на тонях расположенных ближе к Горлу моря, существенно изменялась, в то время как на тонях в районе р. Варзуга была стабильной или имела тенденцию к возрастной (рис. 6).

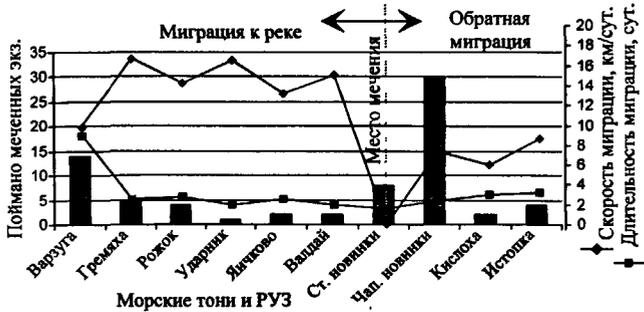


Рис. 6. Распределение лосося вдоль Терского берега помеченного на тоне «Стрельнинские новинки» в 1982 г. и характеристики миграции

Такая закономерность связана с сильными морскими течениями в районе Горла и с привлечением мигрантов пресными струями впадающих в этом месте многочисленных малых рек, вызывающих кратковременную их дезориентацию или заход в небольшие заливы. Скорость обратной миграции была в 2 раза ниже прямой и изменялась в пределах 6–8,5 км/сут.

Ближе к устью р. Варзуга (50–60 км) малых рек становится меньше и уже проявляется влияние ее мощной распресненной струи на стабильную (без отката) миграцию производителей семги к реке (рис. 7).

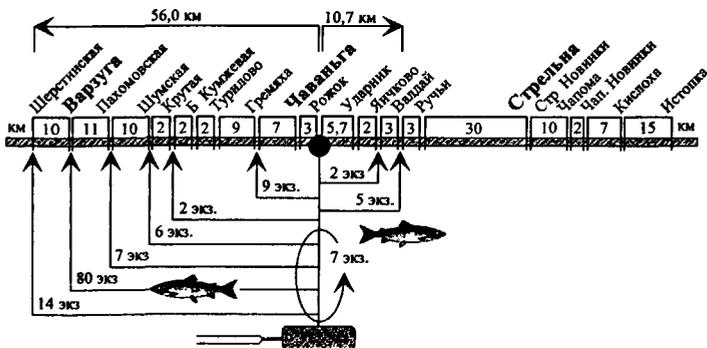


Рис. 7. Схема отлова мигрирующих лососей, помеченных на тоне «Рожок» в 1982 г.

Скорость обратной миграции (откат), зарегистрированная на тонях расположенных ближе к Горлу в 2–3 раза ниже скорости прямой миграции, в то время как на тонях около р. Варзуга скорость прямой и обратной миграции была незначительна. Наблюдаемая тенденция обусловлена влиянием сильных течений в Горле моря и их значительным ослаблением ближе к р. Варзуга.

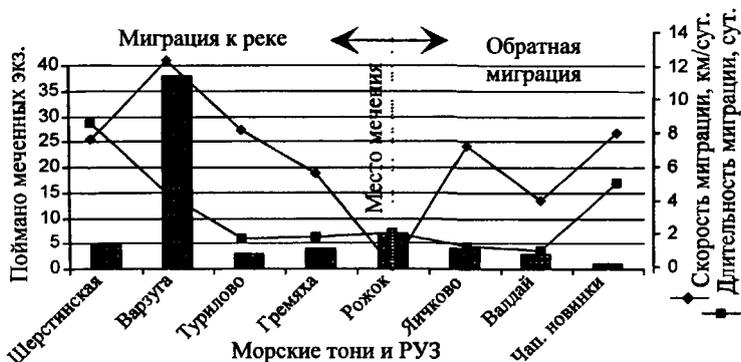


Рис. 8. Распределение лосося вдоль Терского берега помеченного на тоне «Рожок» в 1983 г. и характеристики миграции

Динамика скоростей прямой миграции на тонях близких к устью Варзуги в 1982 г. была более стабильна (8–11 км/сут.), чем в 1983 г., когда скорость возрастала от 6 до 12 км/сут. (рис. 8). Скорость обратной миграции изменялась в пределах 4–8 км/сут. Эти различия, по-видимому, следует объяснить температурными режимами: в 1982 г. лед на реке встал на декаду раньше обычного, что и определило равномерную миграцию лосося в реку (рис. 9), в отличие от теплого 1983 г.

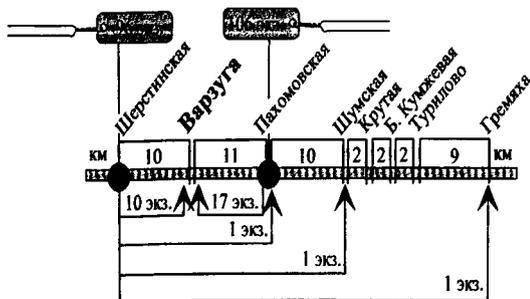


Рис. 9. Схема отлова мигрирующих лососей, помеченных вблизи устья р. Варзуга в 1982 и 1983 гг.

Таким образом, миграция осенней биологической группы семги происходит вдоль Терского берега Белого моря с середины августа и до начала декабря. Массовая миграция в р. Варзуга происходит в октябре-ноябре в зависимости от среднемесячных температур года: чем ниже температура, тем интенсивнее лосось мигрирует в реку. Сильные приливно-отливные течения в Горле Белого моря существенно влияют на картину осенней миграции семги: происходит многократное маятникообразное изменение направления миграции с постепенным продвижением рыбы в сторону устья р. Варзуга. В районе р. Чаваньга происходит расширение Горла и плавный переход моря в Бассейн, снижаются скорости и протяженность обратного хода приливно-отливных течений воды, которые преимущественно направлены вдоль берега и в сторону р. Варзуга. Поэтому миграция лосося к устью р. Варзуга ускоряется и имеет незначительное обратное отклонение. Однако температура воды, направление и сила ветра могут в значительной степени влиять на приостановку или замедление миграции. В районе устья р. Варзуга ориентация рыбы происходит на значительный поток опресненной воды ($86,0 \text{ м}^3/\text{сек}$) и миграция преимущественно направлена в реку. Незначительные отклонения скапливающейся рыбы вправо и влево от устья связаны с раскачиванием приливно-отливным течением выносимого в море речного потока. Чем дальше от Горла Белого моря расположен участок миграции, тем меньше маятникообразные колебания течения и, соответственно, вектор миграции меньше изменяется на противоположный. Одновременно сокращается протяженность обратной миграции и возрастает скорость миграции к устью р. Варзуга. От р. Стрельна до р. Варзуга средняя скорость миграции лосося в 1982 г. составила 15 км/сут. , а в 1983 г 30 км/сут. , т.е. расстояние в 90 км может преодолеваться рыбой за 3–6 сут.

Предположение о том, что в период ледохода, зимовавшая в низовье р. Варзуга рыба была отпугнута льдом и скатилась в море, не подтвердилось. На следующий год в РУЗе не регистрировалось ни одной из 1076 помеченной прошлой осенью рыб.

ГЛАВА 3. НЕРЕСТОВЫЕ И ПОСЛЕНЕРЕСТОВЫЕ МИГРАЦИИ ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ ЛОСОСЯ В БАССЕЙНЕ РЕКИ ВАРЗУГА

Биологические группы атлантического лосося. Сведения о миграциях лосося в р. Варзуга ограничивались данными, которые были получены на РУЗе. Сразу после распаления льда (первая-вторая декады мая), в реку поднимается крупная рыба, среди которой (данные за последние 10 лет) встречаются производители в возрасте 1SW (около 96% рыб), 2SW, единично 3SW, и преобладают самки (около 58,0%). По данным О.Г. Кузьмина (1975) и Р.В. Казакова с соавторами (1992) это рыбы осенней биологической группы («заледка» или «весенний лосось»), зимующие в низовьях реки и возобновляющие нерестовую миграцию весной после распаления льда. Доля этих рыб за период с 1988 по 1997 гг. составила 8,3%. Миграция их продолжается до конца июня. Во второй дека-

де июня в реку начинает идти рыба летней биологической группы «закрой». Первоначально это самцы и самки (соотношение 51% и 49%) в возрасте 2SW и 3SW (1–3%). Их доля в общей численности нерестового стада за последние 10 лет составила 0,7%, а ход продолжается до конца первой декады июля. С начала третьей декады июня в реку начинает мигрировать «межень» среди которой самцы («тинда») составляют 93%. Их доля среди нерестовых мигрантов в 1988–1997 гг. достигает 26,1%.

С конца первой декады августа и до первой декады декабря в реку мигрируют лососи осенней биологической группы. Их численность 64,9%. Среди них доля рыб в возрасте 1SW в различные годы достигает от 70 до 90%, рыбы в возрасте 3SW встречаются единично, а количество самок составляет 71,0%. Пик хода лососей летней биологической группы приходится на первую-вторую декады июля, а осеннего лосося — на октябрь-ноябрь (рис. 10).

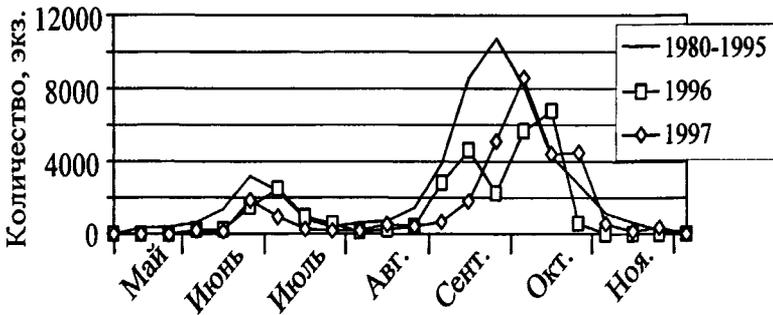


Рис. 10. Динамика нерестовых миграций летней и осенней биологических групп лосося в р. Варзуга (1980–1997 гг.)

Нерестовые миграции производителей в реке. Во время паводка осенний лосось поднимается в верховья реки, а на нижнем участке обычно останавливается лосось, мигрирующий в реку после появления ледового покрова. Анализ полученных данных показывает, что 83% меченых лососей, мигрировавших в реку до ледостава, зимовали на участке реки от 28 до 64 км от устья. Меньшая часть осенних лососей зимовала в средней части реки. Около 50% нерестово-выростных угодий расположено на нижнем участке реки. При этом на нижнем участке нерестилища чередуются с выростными участками и с глубокими ямами, удобными для отстоя лосося в зимний период. Это определяет концентрацию большей части осенних рыб на нижнем участке реки. Однако при наличии большого количества ям глубиной 1,5–2,0 м, 66% осенних рыб во время первой съемки (январь-март) была обнаружена на нерестово-выростных участках, что меняет сложившееся представление о том, что лосось из р. Варзуга зимой малоподвижен и отстаивается на зимовальных ямах. Анализ данных также показывает, что большая часть осенних рыб не распределяется по всей акватории

реки, а концентрируется на небольших по площади участках, о чем говорит обнаружение на 13 участках 57% меченых лососей, составивших группы из 2–5 рыб.

После ледохода весной 1997 г. общая ситуация с распределением меченых лососей практически не изменилась: 74,3% рыб было сконцентрировано на участке реки между 12,6 и 64 км. Тем не менее, ледоход оказывает воздействие на распределение лососей, и побуждает их к перемещениям, т.к. часть меченых рыб (56,3%) была обнаружена ниже, а 40,4% – выше прежних мест обитания. Правда основная масса лососей (72,7%) изменила место обитания в пределах 5 км. Меньшая часть (20,5%) совершила миграцию от 5 до 15 км и только три лосося (6,8%) мигрировали на расстояние более 15 км, соответственно вниз по течению на 18 км, и вверх по течению на 16 и 22,7 км. Как и в зимний период, большая часть меченых рыб (71,2%) была обнаружена на нерестово-выростных участках. Очевиден факт увеличения концентрации меченых рыб на отдельных участках. По сравнению с зимним периодом количество участков, где было встречено более одного меченого лосося, сохранилось на том же уровне (13), но доля этих рыб составила 67,3%, а максимальное количество меченых рыб, держащихся вместе, возросло до 6. По-видимому, это связано с рельефом и гидрологическими условиями участков.

С приближением нереста естественно было ожидать, что распределение рыб осенней биологической группы в реке заметно изменится. В августе границы обитания меченых осенних рыб по сравнению с зимне-весенним периодом расширились почти вдвое (18–113 км) (рис. 11). Тем не менее, 49% лососей остались на участке реки (12,6–86,5 км), где сосредоточено 50% нерестово-выростных площадей. Часть зимовавших на этом участке реки лососей, поднялась вверх по течению на расстояние от 22,2 до 57,3 км. Мигрировавшие вверх 91% лососей зимовали на участке между 40 и 65 км, который представляет собой сплошные нерестово-выростные угодья высокого качества. Перед нерестом произошло распределение рыб по избранным нерестовым площадкам на подьеме порогов и перекатов.

Лососи летней биологической группы, ход которых в реку начался в конце июня, в августе достигли своих мест нереста (рис. 11). Из этого следует, что эти лососи участвуют в нересте в год захода в реку и в течение месяца распределяются по реке, в отличие от лососей осенней биологической группы.

О распределении производителей (вальчаков) в посленерестовый период данных практически нет. Вальчаки – это отнерестившиеся лососи. Часть их становится способными к повторному нересту после ската из реки в море и кратковременного нагула в течение 3–4 месяцев. Скат вальчаков проходит в конце мая и до начала июля. Повторно нерестующие рыбы составляют в среднем 3,5% от всех мигрантов. Большинство их возвращается в реку в год ската, пробыв в море только летний период. Они участвуют в нересте на следующий год. Известно также, что незначительная часть повторно нерестующих рыб зимует в море и возвращается в реку вместе с рыбами летней биологической группы.

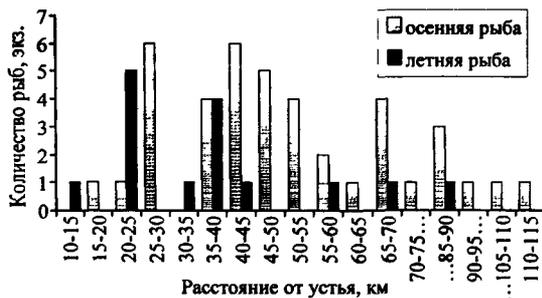


Рис. 11. Пространственное распределение меченных лососей в августе 1997 г. в р. Варзуга

Полученные данные показывают, что после нереста 73% осенних и 67% летних рыб (из обнаруженных) были на других участках реки по сравнению с преднерестовой ситуацией. Дальность их миграции не превышала 10 км. Однако 18% осенних и 25% летних лососей оказались за этот период на достаточно большом удалении от прежнего места (18,7–42,4 км) (рис. 12).

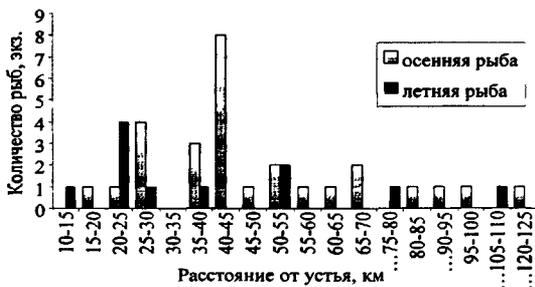


Рис. 12. Пространственное распределение меченных лососей (вальчаков) в р. Варзуга в апреле 1998 г.

Таким образом, проведенные исследования не только существенно дополнили имевшиеся представления о миграции и распределении рыб осенней и летней биологических групп в р. Варзуга. Большая часть осенних рыб зимой остается на нижнем участке реки. Часть лососей, распределявшихся зимой между 40 и 65 км, мигрировало на верхние участки реки, а 50% от общей численности осенних рыб осталось на нижнем участке реки, где затем отнерестились. В такой же пропорции происходит распределение летних рыб. Ледоход оказывает заметное влияние на перераспределение рыб, вытесняя их с мест зимовки.

Часть рыб (1,5–2%) при этом погибает. Миграция осенних лососей к местам нереста после зимовки начинается в конце мая – начале июня. К августу осенние и летние лососи уже находятся на своих нерестовых участках. Часть лососей (7–8%) в это время продолжает миграцию. После нереста и до начала миграции в море вальчаки держатся вблизи своих нерестовых участков, тогда их погибает 90% «летних» и 50% «осенних» рыб. Это вполне согласуется с данными других авторов (Webb, Hawkins, 1989), которые также указывают на преобладание среди вальчаков самок.

ГЛАВА 4. СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ЛОКАЛЬНОГО РАССЕЛЕНИЯ МОЛОДИ ЛОСОСЯ

Лососевые реки, как правило, имеют развитую гидрологическую систему, включающую малые притоки. Длина таких притоков 1–6 км, при ширине 1–5 м. Они характеризуются неустойчивым гидрологическим режимом, мощными весенними паводками и низкими меженными уровнями. Зимой могут промерзнуть. В подобных притоках нерест производителей лосося возможен только в устье.

Известно, что пороги лососевых рек формируются на подстилающих твердокристаллических породах, слабо прикрытых четвертичными отложениями (Грицевская, 1965), поэтому впадающие в районе порога притоки характеризуются значительными уклонами (1,5–6,0 м/100 м длины), высокими скоростями течения (0,5–1,5 м/сек) и галечно-валунным грунтом. Такие водотоки доступны для сезонной миграции в них молоди лосося разных возрастных групп.

В бассейне р. Варзуга прогрев воды до 8–10°C совпадает с завершением паводкового режима и обычно приходится на конец первой декады июня. В этот период начинается активное расселение рыб по участкам летнего обитания (Веселов и др., 2001). Последовательным изъятием рыбы из малых притоков (М. Торьямский, Б. Торьямский, Безымянный и др.), показано, что при температурах ниже 8°C молодь лосося не мигрирует в них. В это время притоки представляют собой бурные потоки, сбрасывающие аккумулярованную болотами талую воду. Так, миграция рыб из основного русла в приток р. Юзия началась при прогреве воды до 8–9°C (рис. 13, 10 июня). Дальнейший прогрев до 12°C привел к увеличению видового разнообразия и количества мигрантов. 14 июня 2000 г. зарегистрировано 58 рыб, принадлежащих к 4 видам. Преобладающим по численности был голянь, и треть от их числа составила молодь лосося. Последовавшее похолодание повлияло на существенное снижение количества мигрирующих рыб – 8 экз. (18 июня), а затем наступившее потепление усилило заполнение притока – 71 экз. К 22 июня основную массу мигрантов представлял голянь и незначительное количество сеголеток лосося, расселяющихся к этому времени из районов нерестовых гнезд.

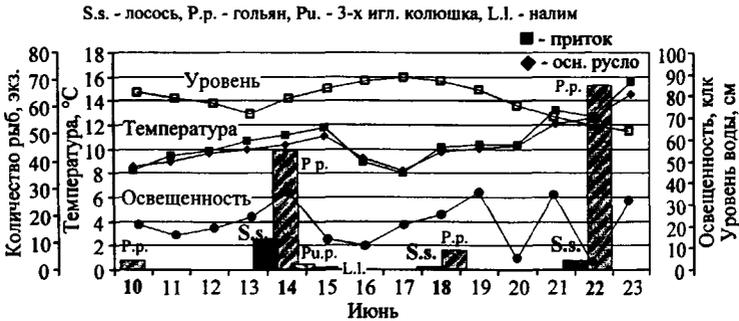


Рис. 13. Зависимость количества и видового разнообразия рыб в притоке от температуры, освещенности и уровня воды

В течение суток между температурами воды в реке и притоке возникала разница в 1–3°C, тогда и происходило наибольшее привлечение рыб в приток, сбрасывавший теплую воду в дневное время. При охлаждении воды в притоке больше чем в реке (16 июня) миграция рыб в него останавливалась. Во всех притоках падение уровня отрицательно коррелировало с температурой, и массовое заселение их происходило только в периоды стабильного снижения уровня.

Результаты наших исследований показали наличие массовых сезонных миграций молоди лосося разных возрастных групп в малые притоки. Эти миграции обеспечивают перераспределение рыб из основного русла реки. Оно происходит сразу после весеннего паводка, когда еще не сформировалось территориальное поведение у ведущих оседлый образ жизни пестрятков лосося. Если приток впадает в реку в районе порога, то он имеет благоприятные для этих видов рыб гидрологические условия, в отличие от притоков впадающих в плесы. Использование электролова позволило установить, что при температурах ниже 10°C большинство малых притоков не населено рыбой. Исключение составляют притоки с глубинами 0,6–1,2 м, которые не промерзают в зимнюю межень. В устьевых участках и у этих притоков зимой происходит зашуговывание и частичное промерзание. Менее всего уязвимы лесные участки, они и населены жилой формой кумжи, реже молодью лосося.

Одним из факторов привлечения реофильных рыб в притоки можно рассматривать положительную разницу температур в 0,5–3,5°C с главным руслом, т.к. притоки быстрее прогреваются в дневное время. Работами по термопреференции пресноводных рыб установлено, что для активации поисковой двигательной активности достаточно разницы в 0,5°C на длину тела рыбы (Лапкин и др., 1983), что и стимулирует избирательную миграцию на теплые струи. Другим фактором привлечения является сильный поток, обеспечивающий привлечение молоди (Павлов, 1970, 1979).

В определенной мере уровень воды и температура выступают регулятором миграции рыб в притоки или из притоков. В первой половине июня на Варзуге большинство притоков продолжает подпитываться тальмими водами. Это создает в их устье глубины (15–30 см) достаточные для проникновения рыб через береговой вал. К концу второй декады июня дневные температуры воды поднимаются свыше 15°C, водный поток постепенно иссякает. Одновременно с этим у большинства малых притоков береговой вал зарастает макрофитами и с падением глубины снижается скорость течения. Мощный ранее поток перестает быть фактором привлечения. Кроме того, ведущие территориальный образ жизни пестрятки лосося уже распределились на постоянные до конца лета микростации и локальных миграций почти не совершают (Веселов, 1996). Об этих моментах свидетельствует отсутствие в повторных пробах, после предыдущего полного изъятия, возрастных групп 1+ – 3+ молоди лосося. Так 22 июня пойманы лишь сеголетки лосося, которые только что начали расселяться из нерестовых бугров, т.к. слабый поток (0,3 м/сек), малые глубины (4–7 см) и заросли макрофитов в устье притоков для сеголеток размерами 3–4 см не являются непреодолимыми препятствиями. Важно также учитывать, что рыбы меньших размеров имеют лучшую чувствительность к потоку (Павлов и др., 1970, 1979; Протасов, 1978; Veselov et. al, 1998) и незначительная скорость остается для них привлекающим фактором.

Продвижение молоди лосося вверх по притоку заканчивается, как только прекратится «выталкивание» обособившихся на ближних к устью участках пестраток вновь мигрировавшими рыбами с основного русла. В результате перераспределения произойдет заполнение микростаций и обитание на них станет устойчивым при температуре выше 12–13°C. В малые притоки затруднительно проникновение хищников – щуки и окуня. Однако налим (20–30 см) свободно переползает при уровне воды 2–4 см через заросший вал и выедает мелкую рыбу в устьевой притоков. Некоторые притоки имеют развитые бочаги, в которых хищничает молодь щуки. Однако в целом гидрологические характеристики малых притоков являются естественной преградой для хищных рыб.

В притоках плотности обитания молоди лосося часто значительно выше, чем на пороговых и перекатных участках основного русла. Это объяснимо спецификой рельефа и гидрологических условий, которые особенно ярко проявляются в нижней трети водотоков: значительные уклоны — 0,5–2 м/100 м длины, малые глубины — 0,15–0,6 м в сочетании с крупными валунами создают многочисленные микростации молоди лосося. Малые притоки характеризуются интенсивным потоком между микростациями молоди, воздушно-пузырьковыми завесами и возвышающимися над поверхностью воды крупными валунами. В се это создает зрительную изоляцию между отдельными рыбами (Павлов, Тюрюков, 1988) и, наравне со скоростью течения, определяет высокие плотности распределения молоди лосося. Отметим, что в малых притоках значительно лучше кормовой режим за счет интенсивного попадания на поверхность воды наземных и воздушных насекомых в периоды их массового вылета, которые совпадают с периодом активного питания молоди лосося (Шустов, 1977, 1983).

Сезонная миграция в малые притоки разрежает высокие плотности распределения рыб на пороговых и перекатных участках основного русла реки. Топографические (уклон, рельефность) и гидрологические (скорость течения, глубины, грунты) параметры пороговых и перекатных участков притоков соответствуют, как правило, лучшим показателям высокоэффективных выростных участков основного русла, о чем свидетельствуют высокие плотности распределения рыб. Колебание температуры воды в притоках служит привлекающим фактором для пестряток. На примере р. Варзуга показано, что сезонное заселение мигрантами притоков происходит в первой половине июня после завершения паводкового режима и подъема температуры воды выше 10°C. Кратковременное снижение температуры до 8–11°C приостанавливает миграцию рыб. В период летней межени миграция рыб прекращается. Весьма важно, что малые притоки недоступны для хищных видов рыб, таких как щука, налим, окунь, и это обеспечивает высокую защищенность молоди лосося в период интенсивного питания и роста.

ГЛАВА 5. КАТАДРОМНАЯ МИГРАЦИИ СМОЛТОВ

Миграция смолтов атлантического лосося исследовалась в различных частях ареала (Hansen, Jonsson, 1985; Hvidsten, Hansen, 1989; Thorpe et al., 1994; Thorpe, Morgan, 1978; и др.). Однако только несколько работ посвящено рекам Заполярья (Jensen et al., 1989; Erkinaro et al., 1997; Veselov et al., 1998), где проявляются существенные отличия от южных рек. В связи с этим, ниже рассматривается динамика миграции смолтов в р. Варзуга и условия, определяющие ее протекание.

Характеристика смолтов. Из рек Белого моря смолты мигрируют в возрасте 2+ – 4+, причем 70–85% это 3+ рыбы. Размеры смолтов в р. Варзуга меньше, чем в соседних реках (Мельникова, 1959, 1962; Драганов и др., 1990). Нами показано, что для этой реки соотношение самцов и самок составляет 50:50%. Среднегодовалая длина смолтов 10,5 см, средняя масса 11,8 г, показатели уменьшаются к концу миграции. Менее 3% пестряток созревает как карликовые самцы и не мигрируют из реки. Сравнение этих данных с аналогичными 35-летней давности свидетельствует о стабильности показателей.

Сроки миграции. Ранее показано, что смолты из притоков Белого моря мигрируют в мае-июне. Продолжительность обычно не превышает месяца, пик длится 3–7 дней. Начинается миграция при температуре 7–14°C (Мельникова, 1970; Яковенко, 1974; Бакштанский и др., 1976; Кузьмин, Смирнов, 1982).

Известно, что уровень и температура воды стимулируют миграцию и регулируют поведение рыб (Jonsson, 1991; Saksgård et al., 1992). Сроки миграции определяются географической широтой (Thorpe et al., 1994). В реках Шотландии, Англии и южн. Норвегии смолты начинают мигрировать при 3–5°C и завершают при 10–12°C (Thorpe et al., 1994). В реках Швеции, Сев. Норвегии и Финляндии – при температуре выше 8–10°C (Jensen et al., 1997; Erkinaro et al.,

1997). В связи с чем закономерности миграции необходимо изучать в каждой реке специально (Ruggles, 1980).

Исследования в течение 7 лет на р. Варзуга показали, что скат начинался при температуре 8,5–13,0°C. После 13°C интенсивность миграции резко возрастала. Массово смолты мигрировали при 14–15°C (рис. 14). Снижение температуры до 11°C задерживало смолтов на порогах, а при повторном прогреве миграция возобновлялась с высокой интенсивностью. Временные понижения температуры приводили к скапливанию рыб в конце порогов. Так в холодный 1990 г. это повлияло на приостановку миграции на 5 дней.

Также выявлено, что дожди и поднятие уровня (1990 и 1994 гг.) снижают интенсивность миграции. В 1993, 1994 и 1995 гг. скат смолтов проходил при постоянно снижающемся уровне воды. Однако повышение уровня приводило к 2–3-х (1988, 1989 и 1995 гг.) или 5-ти дневной (1990 г.) задержке миграции с последующим кратковременным увеличением ее интенсивности. При одном уровне начиналась миграция в теплые 1989 и 1995 гг. С 8 по 12 июня уровень воды ежегодно стабилизировался и с 13–29 июня продолжал снижаться. В умеренные (1993, 1994) и холодные (1988, 1990) годы миграция начиналась с 13–17 июня при повторном падении уровня. К 29 июня уровень стабилизировался, миграция завершалась.

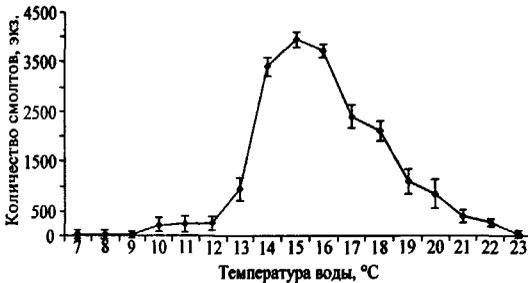


Рис. 14. Количество мигрирующих смолтов в зависимости от температуры воды (данные за 6 лет)

Сезонная динамика миграции. Продолжительность миграции смолтов из р. Варзуга (7 сезонов) достигает в среднем 21 день (мин. 16, макс. 26). Раннее начало было 4 июня в 1989 г., а позднее 17 июня в 1990 г. Завершался скат с 29 июня по 5 июля. За сезон в ловушку попадало в среднем 3172 смолта (мин. 1002 в 1993 г., макс. 4490 в 1994 г.). Трижды максимум миграции отмечался 23 июня. В период с 17 по 24 июня, при повышении температуры воды от 13 до 17°C, скатывалось 70% рыб (рис. 15).

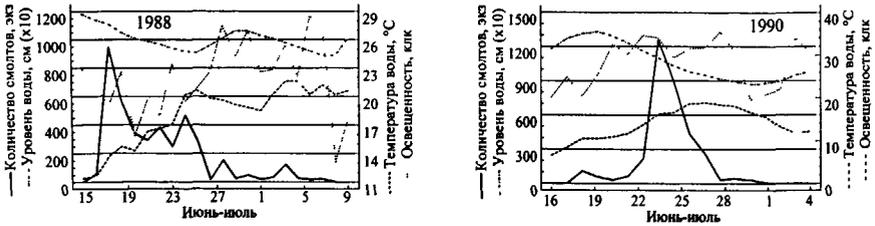


Рис. 15. Сезонная динамика миграции смолтов лосося в зависимости от факторов среды (на примере 1988 и 1990 гг.)

Суточная динамика миграции. В Заполярье смолты мигрируют днем (Яковенко, 1977; Бакштанский и др., 1980), в бассейне Балтийского моря – преимущественно ночью, но во время пика и днем (Митанс, 1975). В Шотландии, Англии и центральной Норвегии – в основном ночью (Thorpe et al, 1994; Thorpe, Moore, 1996; Jensen et al., 1997). В северных реках Швеции, Норвегии и Финляндии смолты перемещаются днем (температура выше 8–10°C) (Jensen et al., 1997; Erkinaro et al., 1997). Вероятно, что при температуре выше 13,6°C происходит переключение миграции с ночного на дневное время.

В р. Варзуге смолты мигрируют только днем. Существенные пики суточной миграции приходились на 18–20 ч. В холодный 1990 г. пик возникал на два часа раньше в 16–18 ч, т.к. вода слабо прогревалась и быстро охлаждалась после 18 ч. В 1993 и 1994 гг. отмечены утренние и вечерние пики, в 1995 г. – только вечерние. Количество мигрирующих особей в сутки для всех лет коррелировало с суточным изменением температуры воды. Пик освещенности опережал пик миграции на 1–2 ч в 1989, 1990, 1994 и 1995 гг. (рис. 16).

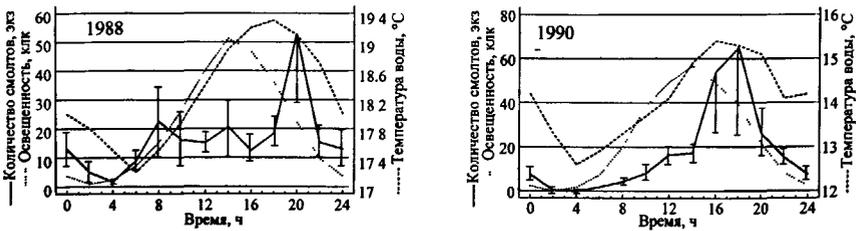


Рис. 16. Суточная динамика миграции смолтов в зависимости от факторов среды (на примере 1988 и 1990 гг.).

Порядок миграции. Установлено, что в р. Варзуга миграция начинается одновременно со всех порогов. Стаи формируются сначала на нижних порогах, где сосредоточено больше смолтов, затем на верхних. В дни пика происходит массовый исход стай со всех порогов. Продолжительность перемещения стай

более 10 ч в день, скорость 3–4 км/ч (20–30 км/день), т.к. неоднороден поток и на каждом пороге происходят задержки стай. В дни пика в р. Варзуга стаи смолтов преодолевают дистанцию 120 км за 5 дней пика. Затем интенсивность снижается, миграция прекращается от верхних к нижним порогам. За 4–7 дней пика из реки мигрирует 40–89% смолтов.

Таким образом, температура воды в Заполярье является основным, запускающим и регулирующим фактором. Здесь она существенно выше в дневные часы. Начинается миграция при 8,5–12°C. В теплые годы пика ската можно ожидать через 2 дня после начала миграции, в умеренные – через 3, а в холодные – через 5. При подъеме температуры выше 13°C интенсивность миграции резко нарастает. Дальнейшее ее повышение от 15 до 20°C слабо влияет на количество мигрирующих рыб. Освещенность влияет на интенсивность миграции только через температуру. Длительная задержка прогрева воды не увеличивает периода миграции, а лишь изменяет ее характер: миграция происходит в течение 2–3 дней, отличается мощными вечерними пиками и быстро завершается.

ВЫВОДЫ

1. Атлантический лосось, воспроизводящийся в р. Варзуга, совершает нерестовую миграцию от Горла к устью реки вдоль Терского берега Белого моря. Скорость и направление прямых (к реке) и обратных миграций лосося в море определяется силой приливно-отливных течений, температурой воды, направлением и силой ветра. Чем ближе к устью р. Варзуга мигрировал лосось, тем меньше маятникообразные колебания течения и, соответственно, меньше частота смены направления прямой миграции на обратную и в целом возрастает скорость подхода стай к реке. Наибольшая скорость миграции наблюдается при быстром понижении температуры воды, особенно ниже 2°C. Средняя скорость прямой миграции составляет 30 км/сут.

2. Лосось осенней биологической группы в основном зимует на нижних участках р. Варзуга. Из них 50% там же и нерестится. Часть лососей, зимовавших в среднем течении, мигрирует на верхние участки реки. Также происходит распределение рыб летней биологической группы. Весенний ледоход влияет на перераспределение рыб в русле реки и приводит к гибели 1,5–2% из их числа. Миграция осенних лососей к местам нереста после зимовки начинается в конце мая начале июня. К августу, как осенние, так и летние лососи распределяются на нерестовых участках по всей длине русла.

3. После нереста вальчаки отстаиваются вблизи нерестовых участков. До начала миграции к морю из них погибает около 90% рыб летней и около 50% рыб осенней биологической группы. Скат из реки в море начинается на следующий год во второй половине мая и до начала июля. Наиболее интенсивно скат происходит при температуре воды 8–12°C. Среди вальчаков преобладают самки (до 90%). Вальчаки нагуливаются в Белом море вдоль Терского и Зимне-

го берега, а затем через 3–4 месяца мигрируют в р. Варзуга, повторно нерестуя на следующий год.

4. Весенне-летние миграции молоди лосося в малые притоки р. Варзуга происходят при повышении температуры воды до 10–12°C. Такие миграции расширяют области обитания и разрежает высокие плотности рыб в основном русле. Топографические уклоны и гидрологические характеристики большинства малых притоков р. Варзуга соответствуют лучшим образцам высокопродуктивных нерестово-выростных участков главного русла, что подтверждается высокими (до 26 экз./100 м²) плотностями распределения молоди лосося. Обратные миграции молоди в русло инициируются снижением уровня воды в летний период (менее 0,2 м) или осенним понижением температуры воды до 10°C.

5. Покатная миграция смолтов в р. Варзуга начинается при температуре воды 8,5–12°C, происходит одновременно со всех порогов и только днем. Этим отличается тип миграции от южных рек, где смолты скатываются на протяжении 1–3 месяцев в ночное время. Температура воды в условиях Заполярья – это основной запускающий и регулирующий миграцию фактор. При подъеме выше 13°C интенсивность миграции резко возрастает. Дальнейшее ее повышение от 15 до 20°C не влияет интенсивность ската. Длительная задержка прогрева воды приводит к сокращению сроков миграции и увеличению ее интенсивности в дни пика.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Veselov A.Je., Sysoyeva M.I., Potutkin A.G. 1998. The Pattern of Atlantic Salmon Smolt Migration in the Varzuga River (White Sea Basin) // Nordic J. Freshw. Res. 74, 65-78.
2. Zubchenko A.V., A.G. Potutkin, M.A. Svenning, F. Økland, Kaliuzhin S. 1999. Salmon rivers of the Kola peninsula. Some specific features of management of Atlantic salmon stock in the Varzuga river in the light of new information on its in-river migrations (in-river behaviour). ICES CM. 1999 / S:03. 15 p.
3. Веселов А.Е., Потуткин А.Г., Усик М.В. 2000. Анизотропность среды – условие расхождения микростаций молоди атлантического лосося и сопутствующих речных видов рыб // Сохранение биологического разнообразия Фенноскандии: тез. докл. междунар. конф. (30 марта – 2 апреля 2000 г.). Петрозаводск. С. 18-19.
4. Веселов А.Е., Зубченко А.В., Потуткин А.Г., Бахмет И.Н., Сысоева М.И. 2000. Катадромная миграция смолтов атлантического лосося в условиях Заполярья // Атлантический лосось (биология, охрана и воспроизводство): тез. докл. междунар. конф. (4-8 сент. 2000 г., Петрозаводск). Петрозаводск. С. 11-13.
5. Веселов А.Е., Потуткин А.Г., Сысоева М.И., Калюжин С.М. 2000. Условия распределения нерестовых бугров атлантического лосося // Атлантический

- лосось (биология, охрана и воспроизводство): тез. докл. междунар. конф. (4-8 сент. 2000 г., Петрозаводск). Петрозаводск. С. 14-15.
6. Веселов А.Е., Лумме Я., Бахмет И.Н., Приммер К.Р., Титов С.Ф., Коскинен М.Т., Потуткин А.Г. 2001. Лососевые реки бассейнов Белого моря и Онежского озера // Труды Карельского научного центра РАН. Биогеография Карелии. Серия Б. Биология. Вып. 2. Петрозаводск. С. 152-166.
 7. Веселов А.Е., Бахмет И.Н., Потуткин А.Г., Калюжин С.М., Купарадзе И.В. 2001. Сезонное разнообразие реофильной ихтиофауны сверхмалых водотоков лососевых рек // Биоразнообразии Европейского Севера: теоретич. Осн. Изуч., соц.-правовые аспекты использования и охраны. Тез. докл. международной конф. (3-7 сентября 2001 г., г. Петрозаводск). Петрозаводск, С. 37-38.
 8. Веселов А.Е., Зубченко А.В., Потуткин А.Г., Калюжин С.М., Бахмет И.Н. 2004. Нерестово-выростной фонд атлантического лосося реки Варзуги // В кн.: «Биология, воспроизводство и состояние запасов анадромных и пресноводных рыб Кольского полуострова». Изд-во ПИНРО, Мурманск. С. 5-26.
 9. Зубченко А.В., Потуткин А.Г., Калюжин С.М., Свеннинг М.А., Окланд Ф. 2004. Особенности миграций производителей атлантического лосося в реке Варзуга по данным радиотелеметрических исследований // Изд-во ПИНРО, Мурманск. С. 71-81.
 10. Asplund, T., Veselov, A., Primmer, C.R., Bakhmet, I., Potutkin, A., Titov, S., Zubchenko, A., Studenov, I., Kaluzhin, S. & Lumme, J. 2004. Postglacial origin of maternal lineages of sea-migrating Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the Barents Sea and the White Sea basins // Ann. Zool. Fennici 41: 465-475.
 11. Потуткин А.Г. 2005. Анадромная миграция атлантического лосося *Salmo salar* L. популяции реки Варзуга в Белом море // Сб. научн. трудов КарНЦ РАН, серия «Б» – Биология (8 с., в печати).

Подписано в печать 27.09.04 г.

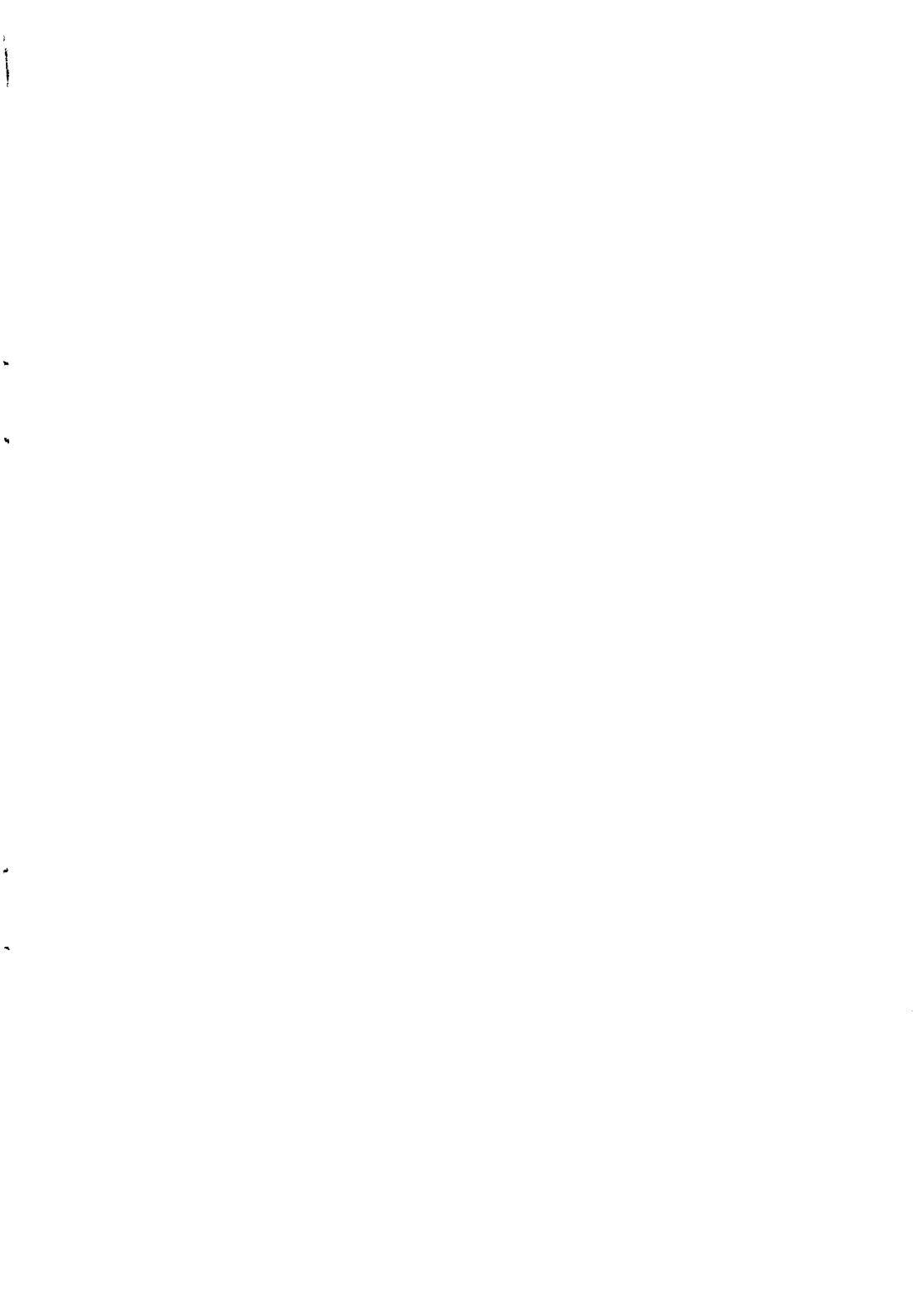
Уч.-изд.л. 1,7.

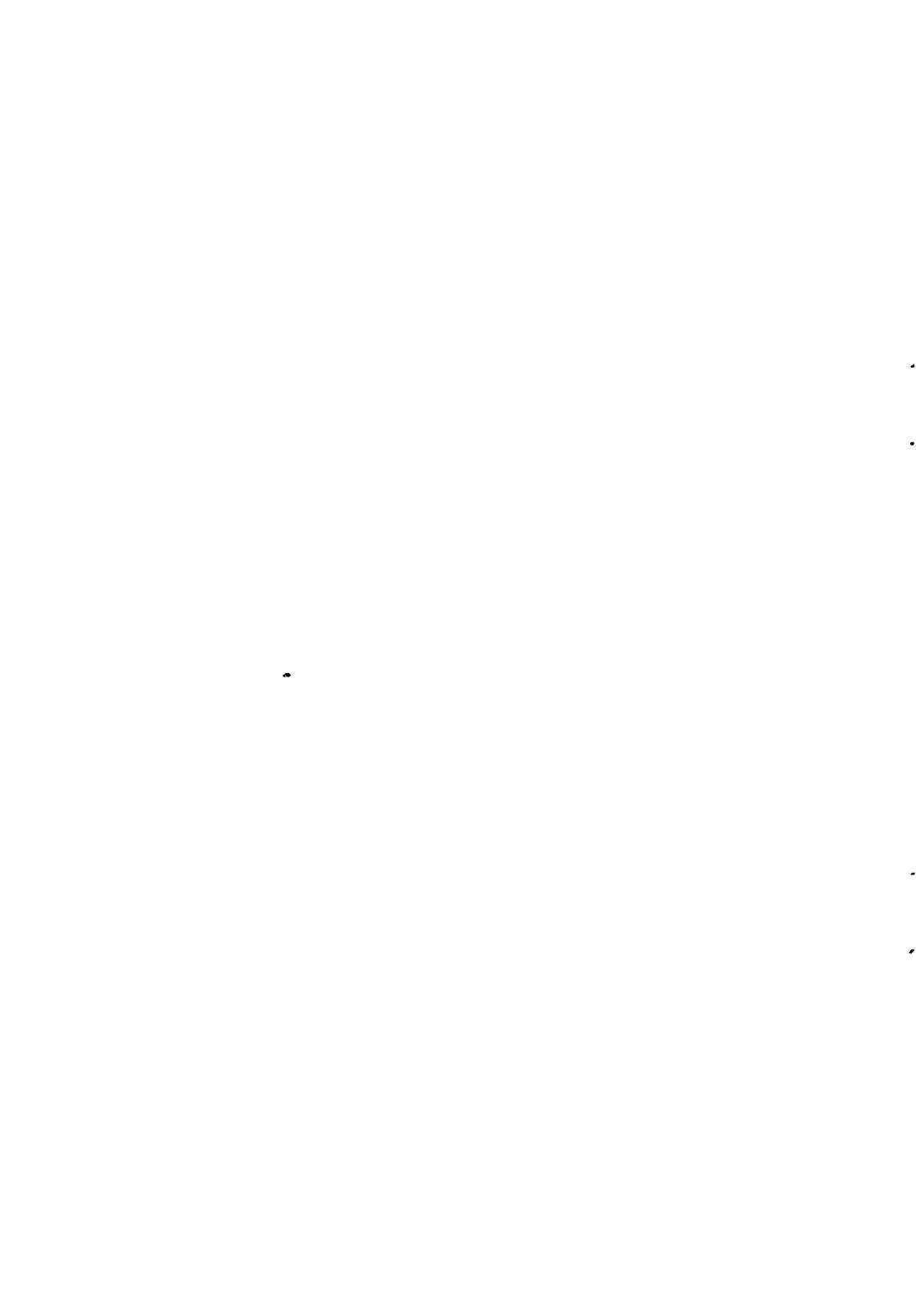
Усл.печ.л. 1,4.

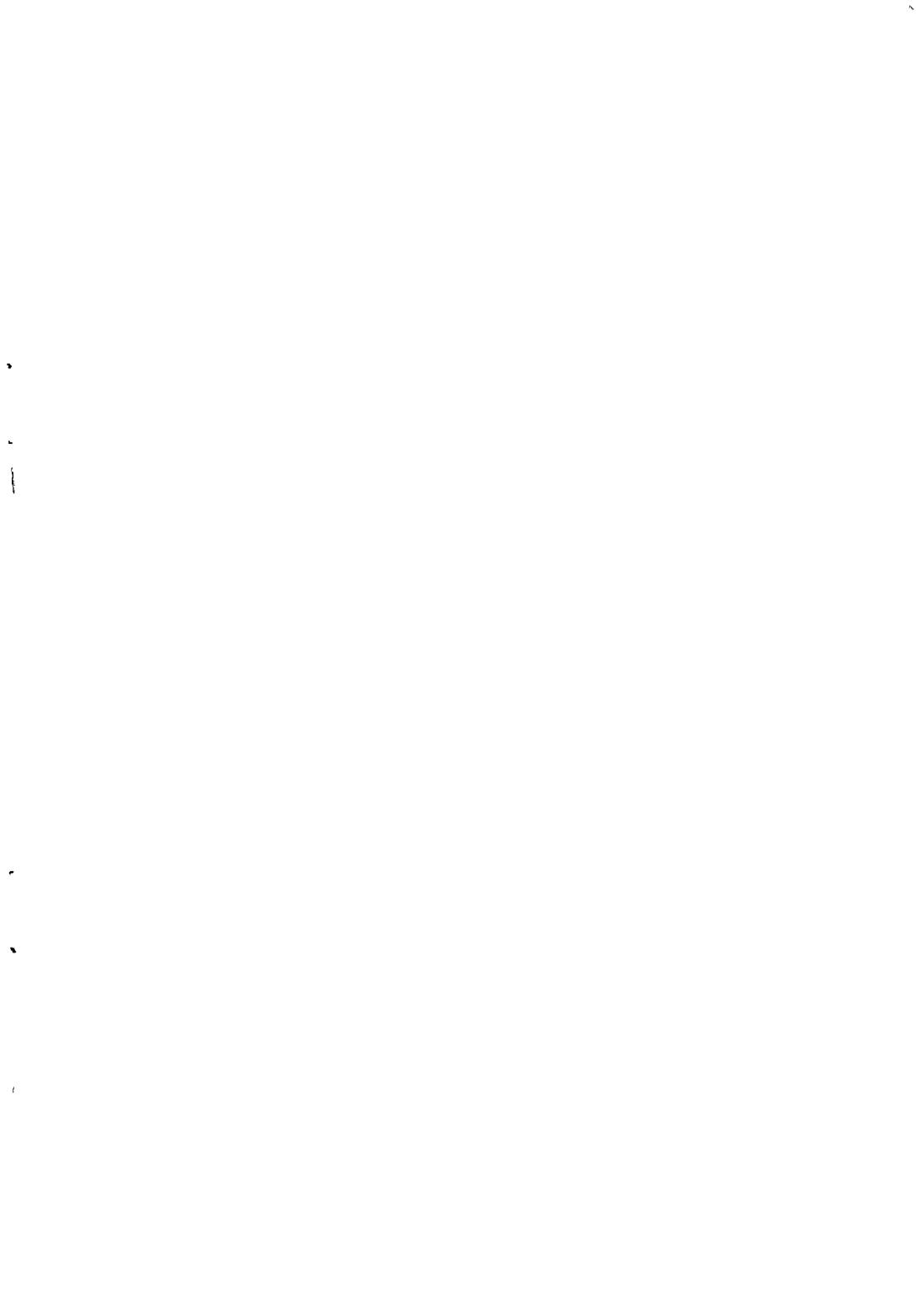
Формат 60x84/16.

Тираж 100.

Заказ 19.







№ 18502

РНБ Русский фонд

2005-4

13538