

УДК 597.552.51:591.351:591.17

ОСОБЕННОСТИ ЛОКОМОТОРНЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ РЕОРЕАКЦИИ МОЛОДИ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ (*SALMO SALAR* L.) И КУМЖИ (*SALMO TRUTTA* L.)

М. А. Ручьев¹, Д. А. Ефремов¹, М. И. Скоробогатов², А. Е. Веселов¹

¹ Институт биологии Карельского научного центра РАН, Петрозаводск

² Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва

Экспериментально исследовали локомоторные показатели реореакции молоди атлантического лосося и кумжи трех возрастных групп (0+, 1+, 2+), обитающих соответственно в главном русле и притоке реки Варзуга (Кольский полуостров, бассейн Белого моря). Использовали специально сконструированную гидродинамическую установку, позволяющую регулировать скорость течения от 0,05 до 0,9 м/с. Установлено, что пороговые скорости достоверно не различаются между возрастом 0+ (сеголетки) лосося и кумжи, а также между 1+ (годовиками) обоих видов. Однако у годовиков двух видов пороговая скорость ниже, чем у сеголеток. В группе возрастом 2+ резко снижается чувствительность к потоку, особенно у кумжи. У кумжи для возрастов 1+ и 2+ показатель активной реореакции, когда для удержания в потоке включается локомоция, достоверно выше, чем у лосося. Также показатель критической реореакции различался для всех возрастных групп, с преимуществом у пестряток кумжи, которые в течение нескольких секунд выдерживали скорости потока 80–90 см/с. Различия в показателях реореакции, по-видимому, связаны с гидрологическим, температурным и кормовым режимом биотопов главного русла и притока, влияющим на размерно-массовые характеристики мальков обоих видов. В главном русле в основном обитает молодь лосося, а в притоке – молодь кумжи, которая растет быстрее вследствие лучших кормовых условий.

Ключевые слова: бассейн Белого моря; река Варзуга; молодь атлантического лосося; молодь кумжи; локомоторные компоненты реореакции – пороговая, активная, критическая.

M. A. Ruch'ev, D. A. Efremov, M. I. Skorobogatov, A. E. Veselov. COMPARATIVE RESEARCH ON LOCOMOTOR COMPONENTS OF RHEOTACTIC RESPONSE IN JUVENILE ATLANTIC SALMON (*SALMO SALAR* L.) AND BROWN TROUT (*SALMO TRUTTA* L.)

We experimentally studied the locomotor components of rheotactic response in three age cohorts (0+, 1+, 2+) of Atlantic salmon and brown trout parr from, respectively, the Varzuga River main channel and tributary (Kola Peninsula, White Sea drainage basin). A specially designed hydrodynamic device permitting to regulate the current velocity from 0.05 to 0.9 m/s was used. There was no reliable difference between velocity thresholds for 0+ salmon and brown trout or for 1+ parr of the two species. For 1+ parr, however, the velocity threshold was lower than for 0+ parr in both species. Sensitivity to the current dropped sharply in 2+ parr, especially in brown trout. In brown trout aged 1+ and 2+, the index of active rheotactic response, meaning that locomotion is activated to keep the po-

sition in the current, is reliably higher than in salmon. The critical rheotactic response index also differed among age cohorts, and brown trout parr excelled, withstanding current velocities of 80–90 m/s for several seconds. Differences in rheotactic response indexes apparently ensue from the hydrological, thermal and trophic conditions of habitats in the main channel and the tributary, which influenced the size and weight of parr in both species. The main channel is mostly inhabited by salmon parr, whereas the tributary is home to brown trout parr, which grow faster owing to the better foraging conditions.

Key words: White Sea drainage basin; Varzuga River; Atlantic salmon parr; brown trout parr; locomotor components of rheotactic response – threshold, active, critical.

Введение

Молодь лосося и кумжи обитает в потоке воды (подвижной среде) рек и ручьев. Первые в основном предпочитают главное русло нерестовых рек и крупных притоков, а вторые обитают в малых притоках. В главном русле молодь лосося избирает микробиотопы, в которых скорости течения у поверхности изменяются в пределах от 0,5 до 1,3 м/с. Такие же скорости отмечаются и в малых притоках, где обитает молодь кумжи. Однако в период летней межени, иногда на протяжении более 1,5 месяца, в них происходит существенное уменьшение расхода воды (почти в 10 раз). Это приводит к снижению скорости течения на микробиотопах обитания кумжи до 0,05–0,10 м/с. Молодь кумжи при снижении расхода воды скрывается в основном в ямах под корягами и камнями, а молодь лосося перемещается из прибрежья к центру русла на участки с большими скоростями течения. При этом в ручье достаточно много кормовых организмов зообентоса, которые кумжа выедает с грунта и водорослей. Молодь лосося в таких условиях не способна выжить, т. к. питается путем заглатывания организмов, переносимых в толще потока. У молоди кумжи в летнюю межень нет возможности переместиться на участки с большими скоростями течения, т. к. их нет на всем протяжении притока. Если при полноводном режиме биотопы становятся одинаковыми у обоих видов, то при снижении воды они разные. Молодь обоих видов обитает на сходных по морфологии рельефа и фракционному составу грунта биотопах. Главное различие – это сильная вариативность глубин и скоростей течения в малых притоках в летний период роста и развития.

Основной врожденной поведенческой реакцией рыб, обитающих в потоке, является реореакция; она компенсирует их снос против течения и способствует удержанию в районе обитания [Павлов, 1979]. Можно предположить, что особенности реореакции позволили приспособиться этим видам к биотопам одинакового типа, но имеющим существенные

сезонные различия по характеристикам и стабильности гидрологических условий. В связи с этим представляет интерес сравнение показателей реореакции молоди лосося и кумжи разных возрастных групп. По-видимому, реореакция в значительной степени определяет сезонные закономерности пространственного распределения молоди лосося и кумжи.

К настоящему времени исследований показателей локомоторной компоненты реореакции разновозрастных групп молоди кумжи не проводилось. Ранее нами изучались только показатели реореакции молоди лосося [Veselov et al., 1998; Веселов, Калюжин, 2001; Веселов и др., 2001]. Цель работы – экспериментально изучить и сравнить реореакцию молоди лосося и кумжи разных возрастных групп, обитающих на биотопах одинакового типа, но с разными стабильностью и диапазоном вариации гидрологических условий.

Материалы и методы

Исследовали три возрастные группы молоди лосося и кумжи – 0+, 1+ и 2+. Каждая состояла из 28–30 экз. рыб, отловленных с помощью электролова (FA-2, Норвегия). Отлов молоди лосося производили в главном русле р. Варзуга на Собачьем пороге, а кумжи – во впадающем в этот порог одноименном ручье Собачий (66°24'22" с. ш., 36°37'38" в. д.). Мальков до начала эксперимента выдерживали в течение суток в русловых садках.

Экспериментальное исследование локомоторных показателей реореакции молоди лосося и кумжи проводили в специально сконструированной гидродинамической установке (рис. 1). Установка состоит из рабочей камеры в виде стеклянной трубки диаметром 20 мм, длиной 1 м, успокоителя потока, расположенного в головной части камеры, рыбоудерживающих сеток, центробежного насоса со сбросным клапаном, регулировочных кранов и гибких шлангов. Вода, забираемая из термостатируемой емкости 500 л, насосом подавалась в экспериментальную камеру, куда помещалась исследуемая

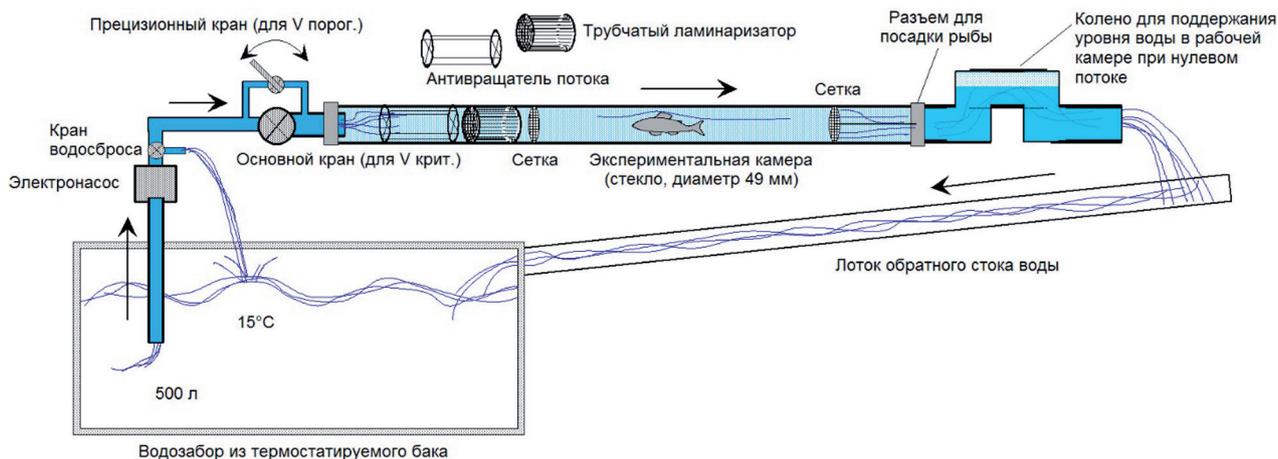


Рис. 1. Схема гидродинамической установки. Направление течения указано стрелками

рыба. После определения одного из показателей малькам давали время на отдых, определяя состояние по нормализации ритмики движения жаберных крышек (4–5 мин.). Скорость течения в пределах от 0,0 до 0,80 м/с регулировали с помощью основного и прецизионного кранов. При необходимости, для более точного выставления малых скоростей течения, часть расхода воды, забираемого насосом из реки, выпускалась через сбросной клапан. Перед экспериментом в термостатируемой емкости проводилась суточная акклимация рыб к температуре $15 \pm 0,5 \text{ }^\circ\text{C}$ (температура воды в реке варьировала от 14,5 до 17,3 $^\circ\text{C}$). Затем проводили определение показателей реореакции, постепенно увеличивая скорость течения в гидродинамической установке.

Измеряли три показателя реореакции для каждого малька с трехразовой повторностью, выводя средние значения. Малька пересаживали из термостатируемой емкости в камеру установки и выдерживали 3 мин. Медленно увеличивая скорость течения от нуля и до начала проявляемой двигательной реакции (продолжительность увеличения скорости течения составляла 20–30 с), определяли первый показатель – минимальную, или пороговую, скорость $V_{\text{пор}}$ течения. При этой скорости течения малек начинал проявлять двигательную реакцию в виде нистагма глаз, изгиба плавников или хвостовой части тела. Второй показатель $V_{\text{акт}}$ характеризовал достижение (за 15–20 с) такой скорости течения, при которой малек лосося или кумжи, находясь в тактильном контакте с дном, переставал удерживаться только за счет прижимного давления потока на плавники и «включал» активную локомоцию. Третий показатель $V_{\text{крит}}$ – критическая скорость, при которой рыба прекращала сопротивляться и сносилась течением на удерживающую сетку (определялась за 10

с). Между измерением показателей малькам давался отдых (3 мин.). Общая продолжительность определения трех показателей составляла 10 мин. После эксперимента мальков взвешивали и измеряли их длину (табл.).

Скорость течения регистрировали для каждого из показателей сразу после проявления ожидаемой от рыбы поведенческой реакции. Для определения скорости течения измеряли время (t) наполнения определенного объема воды, вытекавшей из водоотводного патрубка в мерный сосуд (W). Объем воды в мерном сосуде в опытах изменялся от 50 до 1000 см^3 . Точность измерения продолжительности наполнения мерного сосуда составляла $\pm 0,1$ с. По этим величинам находили расход воды в трубе $Q = W/t$, а затем вычисляли среднюю скорость течения – $V = Q/S$ (где S – площадь поперечного сечения трубы) и число Рейнольдса $Re = Vd/\nu$ (где d – диаметр трубы, ν – кинематический коэффициент вязкости, при температуре проведения опытов $t = 15 \text{ }^\circ\text{C}$ $\nu = 0,0116 \text{ см}^2/\text{с}$). Число Рейнольдса находили для того, чтобы установить режим движения воды, а далее построить эпюру распределения скоростей течения по поперечному сечению трубы. Известно, что если число Рейнольдса меньше критического значения $Re_{\text{кр}}$ ($Re_{\text{кр}} = 2320$), то имеет место ламинарный режим движения жидкости, если больше критического – турбулентный режим [Справочник..., 1984]. В сечении трубы при ламинарном режиме скорости течения распределяются по параболическому закону, при турбулентном – по логарифмическому.

Величины средних скоростей течения, которые получили при определении $V_{\text{пор}}$ и $V_{\text{акт}}$, находились в пределах от 0,2 до 10,5 $\text{см}/\text{с}$, что соответствует изменению чисел Рейнольдса от 35 до 1800, т. е. имел место ламинарный режим

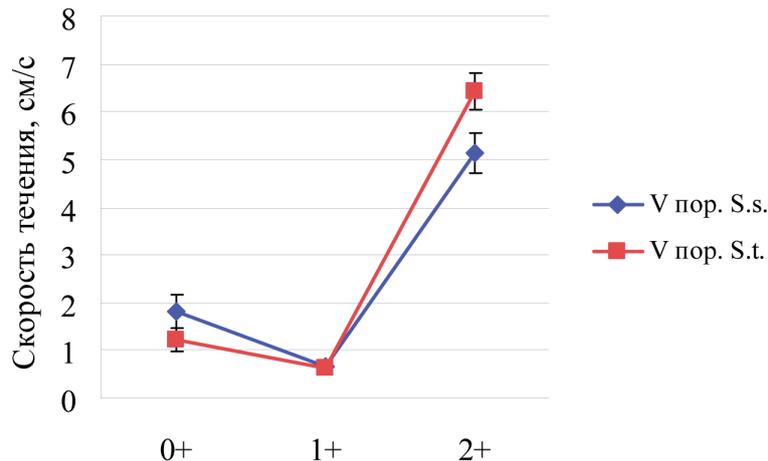


Рис. 2. Пороговая реореакция молоди лосося (S. s.) и кумжи (S. t.) возрастом 0+, 1+ и 2+

движения воды. По эюграм, учитывая место нахождения рыб около стенки трубы, находили величины скорости $V_{пор.}$ и $V_{акт.}$ При экспериментальном нахождении $V_{крит.}$ имел место турбулентный режим, рыбы находились в центре сечения экспериментальной камеры.

В некоторых опытах значения длины тела (1) лосося и кумжи отличались на 10–12 %. Для того чтобы более точно сопоставить рассматриваемые показатели, все данные приводились к одной длине тела. При этом допускалось, что в пределах изменения длины тела рыб в опытах имеют место линейные зависимости $V_{пор.} = f(l)$, $V_{акт.} = f(l)$, $V_{крит.} = f(l)$. Этому было найдено подтверждение в работе Д. С. Павлова [1979].

Результаты и обсуждение

Установлено, что у сеголеток лосося и кумжи минимальная скорость течения, или показатель $V_{пор.}$, стимулирующая реакцию в виде нистагма глаз, изгиба плавников, достоверно не различается (рис. 2). Также у сеголеток нет различий по размерно-массовым показателям.

У молоди лосося и кумжи возрастом 1+ показатель $V_{пор.}$ немного ниже, чем у сеголеток. Это обеспечивает повышенную чувствительность к минимальным изменениям скорости течения, что при относительно небольших размерах тела и недостаточно развитых физических возможностях позволяет малькам свободно лавировать в весьма интенсивном потоке, сохраняя свое местообитание. Это особенно важно для кумжи, когда в ручьях после дождя происходят кратковременные паводки с высокой амплитудой.

У имеющих большую массу и размеры старших пестряток 2+ показатель $V_{пор.}$ значительно возрастает, мальки становятся крупнее, и чувствительность к потоку уже не является

решающим фактором при перемещении в многослойном по скоростям течения потоке воды. Однако между двумя видами появляется достоверное различие – пороговый показатель реореакции у более крупной кумжи выше, чем у лосося. По-видимому, закономерно, что чем крупнее рыба, тем выше пороговая скорость течения для реореакции [Павлов, 1979].

В целом показатель $V_{пор.}$ менее существенен для избирания будущего микробиотопа обитания. Для обоих видов способность физически противостоять неоднородному турбулентному потоку при совершении пищевых или оборонительных бросков и перемещениях в толще воды больше зависит от показателей $V_{акт.}$ и $V_{крит.}$

Показатель $V_{акт.}$ характеризует достижение такой скорости течения, при которой рыба, находясь в тактильном контакте с дном, перестает удерживаться только за счет прижимного давления потока на развернутые грудные и брюшные плавники. Происходит смещение малька относительно неподвижных ориентиров. Это и стимулирует включение локомоции, обеспечивающей возврат на местообитания и устойчивое поддержание исходной позиции. Естественно, что способность удерживаться на месте за счет гидродинамических качеств тела и без включения локомоции увеличивается в возрастном ряду 0+, 1+ и 2+ у обоих видов. Для кумжи этот показатель достоверно выше, чем для лосося (рис. 3). Молодь кумжи будет тратить меньше энергии при удержании на грунте в условиях повышенных придонных скоростей потока. Это определяет увеличение выбора доступных по градиенту скоростей течения на местообитаниях [Веселов, Калюжин, 2001], а значит, и широту вариации кормовых условий, влияющих на темп роста [Шустов, 1983].

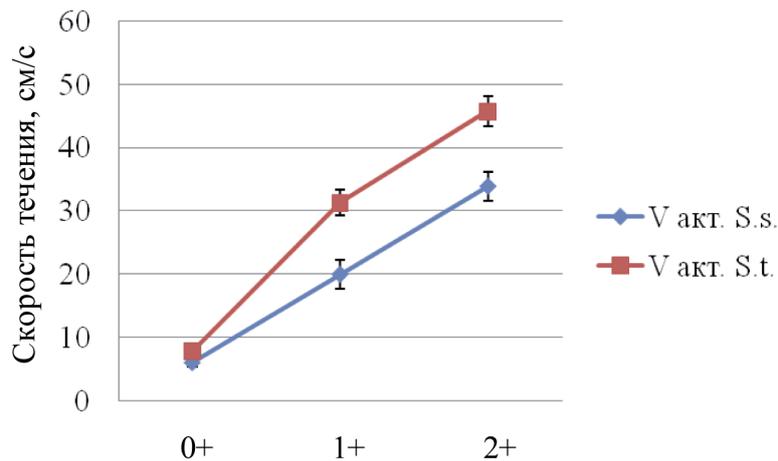


Рис. 3. Активная скорость реореакции молоди лосося (*S. s.*) и кумжи (*S. t.*) возрастом 0+, 1+ и 2+

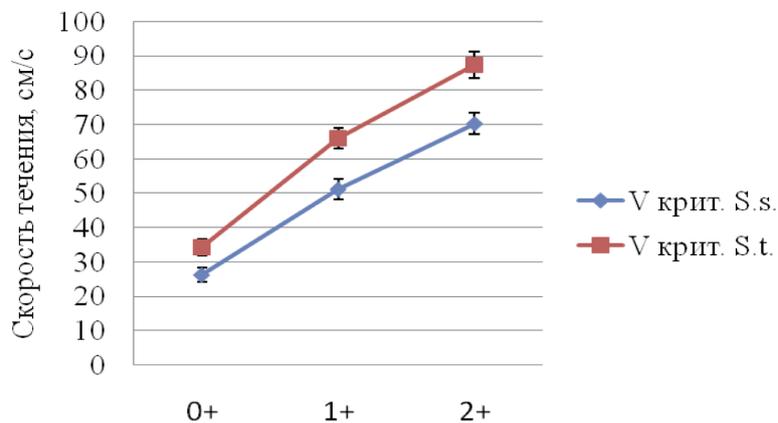


Рис. 4. Критическая скорость реореакции молоди лосося (*S. s.*) и кумжи (*S. t.*) возрастом 0+, 1+ и 2+

Показатель критической скорости течения $V_{\text{крит.}}$ соответствует краткосрочно выдерживаемой максимальной для индивидуума скорости потока. В реке такие ситуации возможны при совершении мальками лосося и кумжи пищевых или оборонительных бросков. Это часто проявляется на таких участках порогов, где поверхностная скорость течения около 1,5–2,0 м/с. Экспериментально показано достоверное различие по данному показателю во всех возрастных группах в пользу кумжи (рис. 4). Сравнительное изучение физических способностей молоди атлантического лосося и кумжи в речных условиях также выявило преимущество у кумжи [Щуров, Шустов, 1989].

В большинстве нерестовых рек Северо-Запада России воспроизводится как атлантический лосось, так и кумжа. Речной период жизненного цикла обоих видов практически одинаков. Однако биотопы обитания молоди двух видов чаще всего не совпадают. Если молодь лосося в основном населяет пороги и перекаты главного русла, то молодь кумжи предпочитает

похожие участки, но только в небольших притоках этого русла. Изначально такое распределение предопределяется нерестом производителей: лосося в главном русле, а кумжи в притоках. Естественно, что гидрологический режим и условия питания в биотопах лосося и кумжи различаются. В притоках происходят более интенсивные и короткие паводки, вода днем быстрее прогревается, а ночью охлаждается. Температурная осцилляция ускоряет развитие [Константинов и др., 2007]. В малых притоках лучше питание за счет интенсивного вылета воздушной фракции кормовых беспозвоночных [Барышев и др., 2005]. Это должно отражаться на различии в размерно-массовых характеристиках (табл.) и локомоторных показателях реореакции молоди двух видов.

Известно, что развитие молоди лосося и кумжи в реках длительное и составляет 2–4 года. При этом развертывание территориальных, кочевых и миграционных комплексов поведенческих реакций, основанных на различном сочетании пищевой, оборонительной,

Характеристика разновозрастных групп молоди лосося и кумжи

Вид, возраст	Длина, см	Масса, г	Кол-во, экз.
Лосось, 0+	2,66 ± 0,08	0,081 ± 0,011	30
Кумжа, 0+	2,75 ± 0,11	0,095 ± 0,016	30
Лосось, 1+	7,13 ± 0,21	5,11 ± 0,23	30
Кумжа, 1+	9,24 ± 0,42	6,66 ± 0,27	30
Лосось, 2+	11,34 ± 0,33	10,95 ± 0,20	28
Кумжа, 2+	13,98 ± 0,29	12,33 ± 0,24	30

исследовательской и социальной активности происходит на фоне постоянного воздействия речного потока [Веселов, 2006]. В онтогенезе молоди рыб происходит развитие сенсорных органов и плавательной способности, что сопровождается у них снижением пороговых и увеличением выдерживаемых критических скоростей течения [Павлов, 1979, 1986]. Существенные изменения этих показателей реореакции происходят на первых этапах развития, т. к. интенсивно меняется морфология тела, развиваются локомоторные органы, органы чувств и усложняется поведение [Васнецов, 1953а, б; Алеев, 1963].

Выявленные по показателям локомоторной компоненты реореакции устойчивые различия двух сравниваемых видов молоди лосося и кумжи можно связать с различием гидрологического режима сходных по рельефу, фракционному составу грунтов биотопов. Кумжа обитает в большем диапазоне скоростей течения и турбулентности в изменяющихся градиентных условиях скоростей течения, чем лосось. В малых притоках высок (50 % и более) показатель проективного покрытия береговой растительностью зеркала воды, что создает условия для массового развития воздушной фракции насекомых. Показано, что в притоках р. Варзуга (бассейн Белого моря) молодь питается интенсивнее и лучше обеспечена кормовой базой [Шустов и др., 2012]. Здесь в больших количествах имаго, куколки и личинки попадают в воду и служат кормом для рыбы. Таким образом молодь кумжи имеет лучшую обеспеченность кормовым ресурсом (беспозвоночными организмами), чем молодь лосося в главном русле, и это способствует более быстрому ее росту [Шустов, Смирнов, 1978; Шустов, 1983]. Также следует учитывать, что в небольших притоках, каким является Собачий ручей, где обитает кумжа, ежегодно бывает несколько паводков, близких к катастрофическим. В такие периоды происходит резкий, в 2–3 раза, подъем уровня воды и увеличение скоростей течения до 1,5–1,7 м/с, что приводит к интенсивной подвижке грунта. В подобных условиях молодь кумжи должна удержаться на местах своего обитания и противостоять

бурному и мутному потоку, используя гидродинамические качества своего тела и сильную реореакцию.

Заключение

Таким образом, экспериментально установлены значения пороговых, активных и критических локомоторных показателей реореакции для разных возрастных групп пестряток лосося и кумжи. Сеголетки лосося и кумжи имеют практически одинаковую пороговую реакцию (1,0–1,8 см/с). У годовиков обоих видов пороговая реакция снижается до 0,5–0,8 см/с, что определяет при малых размерах способность чутко реагировать на изменение скорости течения, избирая микростации с благоприятным режимом потока. У старших пестряток пороговая скорость резко возрастает, более крупным и физически окрепшим малькам уже нет необходимости реагировать на низкие пороговые скорости течения. Показатель активной скорости реореакции – это возможность не включать двигательную локомоцию на занятой донной охотничьей позиции. Показатель закономерно возрастает от сеголеток к трехлеткам у обоих видов. Однако кумжа 2+ выдерживает большие значения скоростей течения (42–48 см/с), чем лосось (29–33 см/с). Выдерживаемая критическая скорость течения достоверно выше для всех возрастов кумжи. У кумжи 2+ она достигает 84–92 см/с, а у лосося только 67–73 см/с. Различия в проявлении реореакции, по-видимому, связаны с высокой вариацией скоростей течения на микробиотопах кумжи, обитающей в небольших притоках и имеющих, в отличие от крупных и средних лососевых рек, динамичную линию гидрографа с высокими и кратковременными пиками. Молоди кумжи в таких условиях приходится мгновенно реагировать на быстро нарастающий поток и скрываться в укрытиях. Это и определяет более высокие показатели реореакции у молоди кумжи, чем у лосося.

Последующие эксперименты будут связаны с исследованием изменения реореакции в температурном диапазоне жизнедеятельности обоих видов (0,1–25 °С), т. к. это

отражается на эффективности проявления реореакции в различные сезоны года. Кроме того, предполагается определить связь биохимического статуса разных возрастных групп молоди лосося и кумжи с динамикой локомоторных показателей реореакции.

Экологическая характеристика биотопов и полевые работы выполнены при финансовой поддержке Российского научного фонда по проекту № 14-14-00102 «Лососевые рыбы Северо-Запада России: эколого-биохимические механизмы раннего развития».

Литература

Алеев Ю. Г. Функциональные основы внешнего строения рыб. М.: АН СССР, 1963. 247 с.

Барышев И. А., Веселов А. Е., Зубченко А. В., Калюжин С. М. Кормовая база атлантического лосося в бассейне реки Варзуга // Биология, воспроизводство и состояние запасов анадромных и пресноводных рыб Кольского полуострова. Мурманск: ПИНРО, 2005. С. 21–30

Васнецов В. В. О закономерностях роста рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1953. С. 218–226.

Васнецов В. В. Этапы развития костистых рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1953. С. 207–217.

Веселов А. Е., Калюжин С. М. Экология, поведение и распределение молоди атлантического лосося. Петрозаводск: Карелия, 2001. 160 с.

Веселов А. Е. Экологические и поведенческие основы воспроизводства атлантического лосося (*Salmo salar* L.) в реках Восточной Фенноскандии: Дис. ... докт. биол. наук. Москва, 2006. 481 с.

Веселов А. Е., Сысоева М. И., Бахмет И. Н. Изменение локомоторной компоненты реореакции в онтогенезе молоди атлантического лосося // Экологические проблемы онтогенеза рыб: физиолого-биохимические аспекты. М.: МГУ, 2001. С. 125–134.

References

Aleev Yu. G. Funktsional'nye osnovy vneshnego stroeniya ryb [Functional bases of external structures of fish]. Moscow: AN SSSR, 1963. 247 p.

Baryshev I. A., Veselov A. E., Zubchenko A. V., Kalyuzhin S. M. Kormovaya baza atlanticheskogo lososya v basseine reki Varzuga [Food supply of the Atlantic salmon in the basin of the Varzuga]. Biologiya, vosproizvodstvo i sostoyanie zapasov anadromnykh i presnovodnykh ryb Kol'skogo poluostrova [The Biology, Reproduction, and Reserve of Anadromous and Freshwater Fish of the Kola Peninsula]. Murmansk: PINRO, 2005. P. 21–30.

Konstantinov A. S., Pushkar' V. Ya., Zdanovich V. V., Kostoeva T. N. Velichina i sopryazhennost' izmeneniya parametrov rosta i energetiki ryb, vyzyvayemogo ostsillyatsiei temperatury [The size and conjugation of change in fish growth and energetic parameters caused by tem-

perature oscillation]. *Vestnik Moskovskogo universiteta* [MSU Vestnik. Ser. Biol.]. 2007. Vol. 16, no. 4. P. 22–27.

Pavlov D. S. Biologicheskie osnovy upravleniya povedeniem ryb v potoke vody [Biological bases for management of fishes behavior in water flows]. Moscow: Nauka, 1979. 319 p.

Pavlov D. S. Migratsiya ryb vo vnutrennikh vodoeмах i ikh svyaz' s techeniyami // Журн. общей биологии. 1986. Т. 47, № 2. С. 173–182.

Protasov V. R. Zrenie i blizhnaya orientatsiya ryb [Sight and close orientation of fishes]. Moscow: Nauka, 1968. 205 p.

Protasov V. R. Povedenie ryb (mekhanizmy orientatsii i ikh ispol'zovanie v rybolovstve). М.: Пищепром, 1978. 296 с.

Справочник по гидравлике / Под ред. В. А. Большакова. Киев: Вища шк., 1984. 343 с.

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

Шустов Ю. А., Смирнов Ю. А. Питание, рост и расселение молоди лосося в реках // Лососевые нерестовые реки Онежского озера. 1978. Л.: Наука, С. 53–65.

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

Щуров И. Л., Шустов Ю. А. Сравнительное изучение физических способностей молоди атлантического лосося и кумжи в речных условиях // Вопр. ихтиологии. 1998. Т. 29, № 2. С. 340–342.

Veselov A. E., Kazakov R. V., Sysoeva M. I., Bakhetmet I. N. Ontogenesis of reotactic and optomotor responses of juvenile Atlantic salmon // *Aquaculture*. 1998. Vol. 168. P. 17–26.

Поступила в редакцию 03.07.2017

perature oscillation]. *Vestnik Moskovskogo universiteta* [MSU Vestnik. Ser. Biol.]. 2007. Vol. 16, no. 4. P. 22–27.

Pavlov D. S. Biologicheskie osnovy upravleniya povedeniem ryb v potoke vody [Biological bases for management of fishes behavior in water flows]. Moscow: Nauka, 1979. 319 p.

Pavlov D. S. Migratsiya ryb vo vnutrennikh vodoeмах i ikh svyaz' s techeniyami [Fish migration in inland water bodies and its relation to water streams]. *Zhurn. obshchei biologii* [Biol. Bull. Reviews]. 1986. Vol. 47, no. 2. P. 173–182.

Protasov V. R. Zrenie i blizhnaya orientatsiya ryb [Sight and close orientation of fishes]. Moscow: Nauka, 1968. 205 p.

Protasov V. R. Povedenie ryb (mekhanizmy orientatsii i ikh ispol'zovanie v rybolovstve) [Behavior of fishes

(orientation mechanisms and their use in fishery)]. Moscow: Pishcheprom, 1978. 296 p.

Shchurov I. L., Shustov Yu. A. Sravnitel'noe izuchenie fizicheskikh sposobnostei molodi atlanticheskogo lososya i kumzhi v rechnykh usloviyakh [Comparative study of physical potential of juveniles of the Atlantic salmon and the brown trout in rivers]. *Vopr. ikhtiologii* [J. Ichthyology]. 1989. Vol. 29, no. 2. P. 340–342.

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

Shustov Yu. A., Smirnov Yu. A. Pitanie, rost i rassele- nie molodi lososya v rekakh [Food, growth, and distribu- tion of salmon juveniles in rivers]. *Lososevye nerestovye reki Onezhskogo ozera* [Salmon Spawning Streams of Lake Onega]. Leningrad: Nauka, 1978. P. 53–65.

Shustov Yu. A., Baryshev I. A., Belyakova E. N. Oso- bennosti pitaniya molodi atlanticheskogo lososya *Salmo salar* L. v subarkticheskoi reke Varzuga i v ee malykh pritokakh (Kol'skii poluostrov) [Features of nutrition of juve- nile Atlantic salmon *Salmo salar* L. in the subarctic river of Varzuga and its small tributaries]. *Biol. vnutrennikh vod* [Inland Water Biol.]. 2012. No. 3. P. 66–70.

Spravochnik po gidravlike [Reference book on hy- draulics]. Kiev: Vishcha shk, 1984. 343 p.

Vasnetsov V. V. O zakonomernostyakh rosta ryb [On patterns of fish growth]. *Ocherki po obshchim voprosam ikhtiologii* [Essays on General Issues of Ichthyology]. Moscow; Leningrad: AN SSSR, 1953. P. 218–226.

Vasnetsov V. V. Etapy razvitiya kostistyykh ryb [De- velopmental stages of teleosts]. *Ocherki po obshchim voprosam ikhtiologii* [Essays on General Issues of

Ichthyology]. Moscow; Leningrad: AN SSSR, 1953. P. 207–217.

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

Veselov A. E. Ekologicheskie i povedencheskie os- novy vosproizvodstva atlanticheskogo lososya (*Salmo salar* L.) v rekakh Vostochnoi Fennoskandii [Ecologi- cal and behavioral bases of reproduction of an Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the rivers of East Fennoscan- dia]: DSc (Dr. of Chem.) thesis. Moscow, 2006. 481 p.

Veselov A. E., Sysoeva M. I., Bakhmet I. N. Izmene- nie lokomotornoj komponenty reoreaktsii v ontogeneze molodi atlanticheskogo lososya [Change in locomotory reotactic responses components in the ontogenesis of juvenile Atlantic salmon]. *Ekologicheskie problemy onto- geneza ryb: fiziologo-biokhimicheskie aspekty* [Ecologi- cal Issues of Fish Ontogenesis: Physiological and Bio- chemical Aspects]. Moscow: MGU, 2001. P. 125–134.

Zubchenko A. V., Veselov A. E., Kalyuzhin S. M. Biologicheskie osnovy upravleniya zapasami semgi v reke Varzuga i Varzugskom rybopromyslovom raione [Biological bases of stockpile management of the salm- on in the river of Varzuga and the Varzuga fishing area]. Murmansk; Petrozavodsk, 2002. 77 p.

Veselov A. E., Kazakov R. V., Sysoeva M. I., Bakh- met I. N. Ontogenesis of reotactic and optomotor re- sponses of juvenile Atlantic salmon. *Aquaculture*. 1998. Vol. 168. P. 17–26.

Received July 03, 2017

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Ручьев Михаил Андреевич

аспирант
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: lsstyle@ya.ru
тел.: +79214571845

Ефремов Денис Александрович

научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: denisefremov@list.ru
тел.: +79114103105

Скоробогатов Михаил Александрович

ведущий научный сотрудник, д. т. н.
Институт проблем экологии и эволюции
им. А. Н. Северцова РАН
Ленинский пр., 33, Москва, Россия, 119071
эл. почта: skorobogatov1@rambler.ru
тел.: +79109366948

Веселов Алексей Елпидифорович

главный научный сотрудник, д. б. н., проф.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: veselov@krc.karelia.ru
тел.: +79114093805

CONTRIBUTORS:

Ruch'ev, Mikhail

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: lsstyle@ya.ru
tel.: +79214571845

Efremov, Denis

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: denisefremov@list.ru
tel.: +79114103105

Skorobogatov, Mikhail

Institute of Ecology and Evolution,
Russian Academy of Sciences
33 Leninskii Pr., 119071 Moscow, Russia
e-mail: skorobogatov1@rambler.ru
tel.: +79109366948

Veselov, Alexey

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: veselov@krc.karelia.ru
tel.: +79114093805