

УДК 597.552.511:591.351:591.51

## ПОВЕДЕНИЕ МОЛОДИ ЛОСОСЯ (*SALMO SALAR* L.) В ЛЕТНИЙ ПЕРИОД (РЕКА ЛИЖМА, БАССЕЙН ОНЕЖСКОГО ОЗЕРА)

**Д. А. Ефремов, А. Е. Веселов, М. А. Ручьев**

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

Установлено, что у каждой возрастной группы молоди лосося имеется своя динамика суточной пищевой активности, основным регулятором которой является освещенность. На широте р. Лижма (62°22'40" с. ш., 34°29'57" в. д.), впадающей в Онежское озеро, период двигательной пищевой активности в июне-июле составляет 16 ч ± 30 мин. В сумеречные часы и в темное время суток при освещенности менее 0,2 тыс. лк она отсутствует у всех возрастных групп. Сеголетки 0+ сохраняют пищевую активность на постоянном уровне в течение дня и совершают около 900 бросков за пищу. Пестрятки 1+ и 2+ имеют наивысший уровень пищевой активности в утренние часы (18 тыс. лк), затем она снижается к 15 ч (70 тыс. лк), сохраняясь на этом уровне до 19 ч (21 тыс. лк). Далее пищевая активность незначительно растет до сумерек. Количество бросков составляет около 350 за сутки. У пестряток 3+ отмечен минимальный уровень пищевой активности в утренние часы, далее он постепенно растет и достигает пика к 15 ч, после чего наблюдается постепенное снижение. За день они совершают около 300 бросков. Интенсивность кормления у особей 0+ в среднем составляет 63 броска/ч. Мальки возраста 1+ совершают менее 30 бросков/ч, 2+ – около 40 бросков/ч, а 3+ – 25 бросков/ч. Пищевую активность снижает плотная облачность и конкуренция. Особи 0+ и 1+ не способны конкурировать с крупными пестрятками и другими хищниками за кормные микростанции и сгоняются с них. Пестрятки 2+ и 3+ занимают самые выгодные по кормности микростанции, рыбы менее чем за 50 % времени активности совершают до 88 % кормовых бросков в сутки, удовлетворяя свою потребность в корме. В результате пестряток 2+ и 3+ чаще можно наблюдать неактивными на микростанциях «укрытие», в отличие от особей 0+ и 1+.

**К л ю ч е в ы е с л о в а:** атлантический лосось; пестрятки; станции; микростанции; пищевое поведение; территориальное поведение; интенсивность кормления.

### **D. A. Efremov, A. E. Veselov, M. A. Ruch'ev. THE BEHAVIOR OF YOUNG SALMON (*SALMO SALAR* L.) IN THE RIVER LIZHMA (LAKE ONEGO) IN THE SUMMER SEASON**

It was found that each age group of young salmon has its own daily foraging activity pattern, mainly regulated by illumination. At the latitude of the Lizhma River (62°22'40" N, 34°29'57" E), which drains to Lake Onego, the foraging activity duration in June and July is 16 h ± 30 min. In twilight hours and in the dark (below 200 lx) it was absent in all age groups. Young-of-the-year (0+) maintained a constant level of foraging activity during the day, making about 900 darts at food. Parr aged 1+ and 2+ foraged the most actively in the morning (18,000 lx), after which the activity declined until 15 h (70,000 lx)

and remained low until 19 h (21,000 lx). Then it increased slightly until dusk. The number of darts at food was about 350 per day. For 3+ parr, the activity was the lowest in the morning hours, gradually growing afterwards to reach a peak at around 15 hours, after which a gradual decline was observed. During the day they make about 300 darts at food. The foraging intensity for 0+ fish averages 63 darts per hour. Fish aged 1+ make less than 30 darts/h; 2+ make about 40 darts/h; 3+ salmon make about 25 darts/h. Foraging activity can be reduced by dense clouds and competition. Young fish aged 0+ and 1+ cannot compete with larger parr and other predators for fodder-rich sites. 2+ and 3+ parr occupy the most advantageous feeding microsites, where they perform up to 88 % of all daily darts for food in less than 50 % active time, and thus satisfy their daily nutritive demand. As a result, 2+ and 3+ parr would be more often seen inactive in "shelter" microsites compared to 0+ and 1+ individuals.

**Key words:** Atlantic salmon; parr; sites; microsites; foraging behavior; territorial behavior; foraging intensity.

## Введение

Атлантический лосось (*Salmo salar* L.) принадлежит к семейству Salmonidae, роду *Salmo* [Атлас..., 2002]. Имеет сложный жизненный цикл, связанный с развитием молоди в реках и нагулом в морской среде или крупных озерах. На фоне подвижной среды обитания в онтогенезе молоди лосося развивается комплекс сложных поведенческих реакций. Известно, что речной период считается важнейшим звеном жизненного цикла лосося. В настоящее время достаточно хорошо исследованы условия воспроизводства вида, распределения и обитания его разновозрастной молоди в реках [Кузьмин, Смирнов, 1982; Казаков и др., 1992; Jensen et al., 1997; Веселов, Калюжин, 2001 и мн. др.]. Достаточное количество работ посвящено отдельным аспектам поведения молоди атлантического лосося [Kalleberg, 1958; Karlström, 1977; Шустов, Смирнов, 1978; Kennedy, Strange, 1982; Бакштанский, Нестеров, 1983; Шустов, 1983, 1995; Morantz et al., 1987; Mikheev et al., 1994; Веселов, 1996 и мн. др.]. Исследованиями показано, что молодь лосося на пороговых и перекатных участках рек имеет мозаично-агрегированный тип распределения, который динамично меняется в зависимости от гидрологических, суточных и сезонных погодных условий. Вместе с молодь лосося на участках обитают и другие реофильные виды рыб, влияющие на ее поведение [Шустов и др., 1980; Шустов, 1983, 1987; Веселов, Калюжин, 2001; Калюжин, 2006]. Существенной стороной речного периода развития следует рассматривать становление пищевого поведения. Это одна из сложнейших форм жизнедеятельности рыб, обеспечивающая рост, выживаемость, темп и сроки созревания, плодовитость [Мантейфель, 1967а, б]. Вместе с тем далеко не полно изучено пищевое поведение молоди

пресноводного лосося [Смирнов и др., 1976; Шустов, 1995; Веселов, Калюжин, 2001]. Остаются не до конца исследованными суточная динамика пищевой активности рыб, влияние гидрологических (скорость течения, глубина) и погодных (температура, освещенность) факторов среды на поведение молоди лосося.

Цель работы – изучить территориально-пищевое поведение разновозрастной молоди пресноводного лосося в летний период, определить динамику пищевой активности на станциях и микростанциях выростных участков реки.

## Материал и методы

Исследования проводили на р. Лижма (бассейн Онежского озера). Использовали метод подводных наблюдений, выполняемых с помощью легководолазного снаряжения, по стандартным методикам [Keenleyside, 1962; Wankowski, Thorp, 1979; Павлов и др., 1981 и др.]. Визуально отслеживали поведение отдельных особей лосося разных возрастов на предперекатном, перекатном и пороговом участках. Участки различаются глубинами, скоростями течения и фракционным составом грунта. На предперекатном участке глубина составила  $0,5 \pm 0,2$  м, скорость течения  $0,4 \pm 0,2$  м/с, фракционный состав грунта преимущественно галечный с мелким валуном. На перекатном участке глубина была  $0,5 \pm 0,2$  м, скорость течения  $0,8 \pm 0,3$  м/с, грунт состоял из мелкого и среднего валуна, местами с галечником. На пороговых участках глубина не превышала  $0,6 \pm 0,2$  м, скорость течения  $1,4 \pm 0,4$  м/с и грунт представлен валунами разных размеров. На протяжении суток в интервалах 9–10, 12–13, 15–16, 18–19 и 21–22 ч осуществляли наблюдение за отдельными мальками лосося. Освещенность в это время варьировала в пределах 0,2–78 тыс. лк, в зави-

симости от времени дня. Максимум регистрировался с 12 до 15 ч, когда на участки исследования попадали прямые солнечные лучи. Минимум освещенности отмечался в 22 ч (сумерки), когда регистрировалось около 0,2 тыс. лк. Проводили пробные погружения в ночные часы в интервалах 0–1, 3–4 и 6–7 ч при освещенности менее 0,2 тыс. лк. Подсветку осуществляли светодиодным фонарем. В этих условиях рыбы находились в укрытиях и практически не проявляли двигательной активности, в связи с чем почасовые наблюдения за рыбами в ночные часы не проводились. В ходе наблюдения учитывали количество совершаемых рыбой бросков за пищей, дальность и их направление, регистрировали время нахождения на каждой из микростаций (М) и их количество. Также в пределах одной станции отмечали конкурентные и (или) агрессивные взаимодействия с другими рыбами. Под станциями мы понимаем избираемые молодью лососевых подвижные объемы водного пространства и накрываемые ими площади дна, в которых относительно устойчиво осуществляется жизнедеятельность одиночных особей разных возрастных групп. Микростанция – это ограниченная площадь дна в рамках станции, на которой рыба находится определенное время в течение дня. Несколько микростаций, между которыми перемещаются пестрятки лосося, объединяются в станцию.

На участках трех биотопов (предперекатный, перекатный и пороговый) выбрали и изучили 10 станций обитания разновозрастной молодежи лосося. Предперекатный биотоп характеризуется низкими скоростями течения – 0,3–0,6 м/с, галечно-песчаным грунтом; на перекатном скорости течения выше – 0,6–0,9 м/с и грунт сложен галечно-мелковалунными фракциями; пороговый имеет самые высокие скорости течения – 0,8–1,7 м/с, грунт преимущественно валунный. Площадь исследуемых станций обычно не превышала 0,7 м<sup>2</sup>. Для возрастных групп 0+, 2+ и 3+ станции исследовали во всех трех типах биотопов. Одного малька возрастом 1+ наблюдали в одном типе биотопа – предперекатном. При изучении станций отмечали тип биотопа, скорости течения, глубины, фракционный состав грунта.

## Результаты и обсуждение

Мальки лосося в течение лета проявляют устойчивое территориальное поведение. Они активно охраняют свои станции и микростанции, агрессивно нападая и преследуя вторгшихся пестряток или других рыб. Смена микростаций в пределах одной станции происходит много-

кратно в течение дня под влиянием изменения освещенности, температуры воды, хищников, внутривидовой конкуренции и других факторов. Время нахождения особи на площади станции составляет несколько недель и даже месяцев летнего периода. По-видимому, территориальность рыб обусловлена их оседлым образом жизни и питанием сносимыми потоком бентосными организмами, на что также указывают ряд авторов [McCrimmon, 1954; Владимирская, 1957; Kalleberg, 1958; Keenleyside, 1962; Saunders, Gee, 1964; Митанс, 1971; Смирнов, 1979; Шустов и др., 1980; Веселов, 1996; Erkinaro, 1997; Веселов, Калюжин, 2001 и др.].

Основные гидрологические характеристики исследованных станций приведены в таблице 1. Как видно, сеголетки 0+ избирают станции с минимальной поверхностной скоростью течения – 0,1–0,2 м/с, пестрятки 3+ предпочитают станции с максимальными скоростями течения – до 1,3 (максимум до 1,7) м/с. Это объясняется физическими возможностями рыб и влиянием температуры воды. Физические способности молодежи лосося значительно выше летом, чем зимой, в диапазоне температур активной жизнедеятельности 12–18 °С [Щуров, Шустов, 1989; Шустов и др., 1989]. Однако особи 0+ и 1+ с меньшими размерами тела и при температуре воды 15–21 °С неспособны длительное время противостоять потоку с высокой скоростью течения, где в случае дальних бросков за пищей их сносит и они вынуждены затрачивать время и энергию для возвращения на кормную микростанцию. При этом особи 2+ и 3+ избирают станции с поверхностными скоростями 0,9–1,5 м/с, на которых успешно кормятся. На станциях с критическими скоростями течения 1,7 м/с и выше пестрятки 3+ способны делать лишь короткие броски за пищей в придонном слое воды. При дальних бросках их сносит, как сеголеток 0+. На этих станциях малькам затруднительно кормиться, поскольку поток насыщен пузырьками воздуха и им сложно выделять кормовые объекты.

Среднее количество бросков за пищей приведено в таблице 2. Во втором столбце представлено суммарное фактическое число бросков за пищевыми частицами за 5 ч наблюдения в течение дня. В третьем столбце приведены суточные данные за июнь и июль, когда время активности составляло 16 ч ± 30 мин. Условно время фактического питания рыб экстраполировано на время суточной активности. Время фактического наблюдения за мальками 5 ч в течение суток обусловлено физической возможностью наблюдателя, поскольку нахождение под водой более одного часа затруднительно.

Таблица 1. Сравнительная характеристика станций молоди лосося в реке Лижма

Table 1. Comparative characteristics of young salmon sites in the Lizhma River

№ станции Site no.	Тип биотопа Biotope type	Возраст, лет Age, years	Пло- щадь, м <sup>2</sup> Area, m <sup>2</sup>	Поверхностная скорость тече- ния, м/с Surface velocity, m/s	Глубина, м Depth, m	Проективное покрытие, % Projective cover, %	Обра- стание Fouling	Кол-во ми- кростаций на станции Number of microsites at a site
4	перекат riff	0+	0,7	0,7–1,3	0,3–0,5	0	слабое weak	5
7	предперекат pre-riff	0+	0,7	0,1–0,4	0,0–0,3	70	слабое weak	6
9	порог rapids	0+	0,7	0,2–1,1	0,0–0,3	100	слабое weak	7
1	предперекат pre-riff	1+	0,7	0,9	0,4–0,6	0	слабое weak	9
3	предперекат pre-riff	2+/1+*	0,7	1,1	0,4–0,6	0	слабое weak	7
5	перекат riff	2+	0,7	–0,3–1,0**	0,1–0,5	50	среднее medium	5
10	порог rapids	2+	0,7	1,2–1,7	0,2–0,5	80	сильное strong	-
2	предперекат pre-riff	3+	0,7	0,5–1,0	0,1–0,6	0	слабое weak	5
6	перекат riff	3+	0,7	1,1–1,4	0,4–0,7	0	сильное strong	6
8	порог rapids	3+/2+*	0,7	0,3–1,3	0,2–0,6	100	сильное strong	4

Примечание. \*На станции находились поочередно две рыбы – доминанта и субдоминанта. \*\*Участок с обратным течением (0,3 м/с), возникающим за валуном.

Note. \*At a site there were alternately two fish – the dominant and subdominant. \*\*A section with a reverse flow (0.3 m/s) arising behind a boulder.

Таблица 2. Среднее количество бросков за пищей разновозрастной молоди лосося

Table 2. Average number of darts at food of uneven-aged young salmon

Возрастная группа Age group	Бросков за 5 ч Darts per 5 hours	Бросков за сутки (16 ч) Darts per day (16 hours)
0+ (3 экз.) (3 spcm)	274	877
1+ (1 экз.) (1 spcm)	115	368
2+ (2 экз.) (2 spcm)	111	355
3+ (3 экз.) (3 spcm)	92	294

Наибольшее количество бросков за пищей в сутки совершают особи 0+ – 877, в 2 раза больше, чем представители остальных возрастных групп. Вероятно, это связано с высокими потребностями сеголеток в корме при интенсивном росте. Также, как выяснил Ю. А. Шустов [1983], часть бросков сеголеток ошибочно направлена на несъедобные частицы дрефта растительных остатков детрита, чего не наблюдается у старших возрастных групп мальков.

У пестряток лосося 1+ и 2+ количество бросков чуть больше 350, пестрятки 3+ совершают около 300 бросков. Общее снижение пищевой активности возрастных групп 2+ и 3+ может быть связано с увеличением размеров кормовых частиц и качественным изменением пищевого спектра питания [Митанс, 1971, 1975; Wankowski, 1979; Шустов, 1983 и мн. др.]. Также это может быть связано с высоким уровнем «разборчивости» старших возрастных групп лосося, они совершают меньше бросков за несъедобными объектами, в отличие от сеголеток 0+ [Шустов, 1983].

После подсчета количества бросков за пищей были построены сравнительные графики суточной пищевой активности для каждой возрастной группы 0+, 1+, 2+ и 3+ из разных биотопов (рис. 1). Среднее значение показателя отражает постоянный уровень активности сеголеток лосося 0+ в течение суток (рис. 1, А). Пищевая двигательная активность заметно различается подъемом или падением уровня. Вероятно, это связано с конкурентными отношениями, в результате которых сгоняемые особи 0+ вынуждены длительно скрываться, не имея возможности кормиться на станциях вместе со старшими пестрятками.

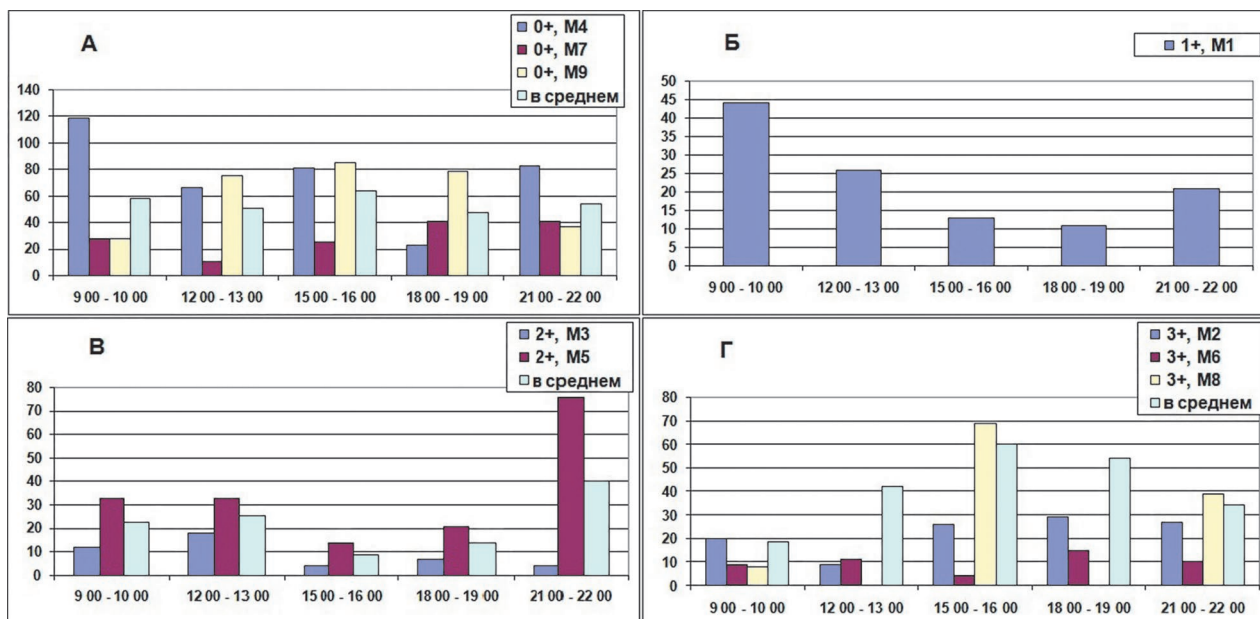


Рис. 1. Суточная пищевая активность разновозрастной молоди лосося:

А – сеголетки 0+ (3 экз.); Б – пестрятка 1+ (1 экз.); В – пестрятки 2+ (2 экз.); Г – пестрятки 3+ (3 экз.); М\* – номер станции

Fig. 1. Daily foraging activity of uneven-aged young salmon:

А – young-of-the-year 0+ (3 spcm); Б – parr aged 1+ (1 spcm); В – parr aged 2+ (2 spcm); Г – parr aged 3+ (3 spcm); М\* – site no.

При отсутствии конкурирующих крупных мальков лосося и хищных рыб (хариус, окунь) сеголетки возвращаются на кормные микро-станции. Так, в период с 9 до 10 ч особь 0+ (М4) (рис. 1, А) совершила 118 бросков. Также на активность рыб оказывают влияние погодные условия, т. к. молодь лосося использует зрение для обнаружения корма [Шустов, Смирнов, 1978; Шустов, 1983]. Во время облачности и дождя освещенность значительно снижается (ниже 15 тыс. лк), в результате сумерки наступают раньше. Например, особь 0+ (М4) (рис. 1, А) с 18 до 19 ч совершила только 25 бросков за пищу. Большую часть времени она находилась в укрытии. Количество совершаемых бросков у рыб на разных типах станций и микро-станций значительно различалось (табл. 3). Так, особь 0+ (М4) за 5 ч наблюдения на станции перекат совершила 372 броска за пищу. Особь 0+ (М7) на той же станции сделала 146 бросков, особь 0+ (М9) на станции порог – 304 броска.

У особи 1+ (М1) прослеживается суточная динамика активности (рис. 1, Б). В утренние часы пищевая активность была максимальной, постепенно снижалась к 15 ч и сохранялась на этом уровне до 19 ч. В вечернее время активность вновь возрастала, не достигая утреннего уровня. К сожалению, наблюдение удалось провести только на одной особи 1+, и нельзя уверенно утверждать о подобной динамике для этой возрастной группы.

У пестрятки 2+ (М5) (рис. 1, В) выявлена высокая активность в утренние часы. Затем происходило постепенное снижение к 15 ч и рост в вечернее время, как и у особи 1+. В то же время у особи 2+ (М5) наблюдался значительный рост активности с 21 до 22 ч, когда зафиксировано 75 бросков в сравнении с утренними 32. Вероятно, это связано с падением уровня воды на 12–15 см в течение суток, в результате которого на станции понизилась скорость течения и уменьшилось количество дрейфующих кормовых организмов. Это к 21 ч стимулировало пестрятку переместиться на 2 м за пределы своей станции к центру русла и занять новую микро-станцию, где скорость течения выше. Н. Хугес и Л. Дилл [Hughes, Dill, 1990], работая на реках Аляски с молодь хариуса, назвали место, с которого рыбы совершают кормовые броски, фокальной точкой. Они обнаружили, что с увеличением скорости потока в зоне фокальной точки встречаемость кормовых объектов возрастает. Это, по-видимому, справедливо и для молоди лосося [Шустов, 1983]. Также в несколько раз отличалось количество бросков за пищу между двумя станциями из разных биотопов. Особь 2+ (М3), обитающая на станции в биотопе предперекат, совершила за 5 ч в 4 раза меньше бросков за пищу по сравнению с особью 2+ (М5) со станции биотопа перекат (табл. 3).

У пестрятки 3+ (рис. 1, Г) наблюдается динамика, отличная от таковой у молоди 1+ и 2+, как

Таблица 3. Количество бросков за пищей разновозрастной молоди лосося в разное время суток

Table 3. Number of darts at food of uneven-aged young salmon per day

Особь, станция / время Specimen, site / time	9.00–10.00	12.00–13.00	15.00–16.00	18.00–19.00	21.00–22.00	Всего бросков Overall number of darts
0+, M4	119	66	81	23	83	372
0+, M7	28	11	25	41	41	146
0+, M9	28	75	85	79	37	304
1+, M1	44	26	13	11	21	115
2+, M3	12	18	4	7	4	45
2+, M5	33	33	14	21	76	177
3+, M2	20	9	26	29	27	111
3+, M6	9	11	4	15	10	49
3+, M8	8	–	69	–	39	116

в среднем, так и по отдельным особям. В утренние часы активность минимальна, далее она возрастает к 13 ч, пик ее приходится на 15–16 ч, затем она постепенно снижается. После 21 ч активность выше, чем утром. У особи 3+ (M8) величина пищевой активности не выявлена в 12 и 18 ч, т. к. пестрятка покидала станцию и перемещалась к центру русла, где ее не удавалось обнаружить. Количество бросков на станциях разных биотопов (предперекат, перекат, порог) также варьирует. Так, особь 3+ (M2) в биотопе предперекат совершила 111 бросков за пищей. Особь 3+ (M6) в биотопе перекат – только 49 бросков. Вероятно, это связано с понижением уровня воды на 12–15 см и уменьшением количества корма в потоке из-за снижения скорости течения. В ходе наблюдения эта пестрятка пыталась несколько раз сменить станцию у берега на станцию в центре русла реки, но каждый раз встречала сопротивление другой особи 3+. Лишь в конце периода суточного наблюдения, к 18–19 ч, ей удалось занять одну из микростанций в центре русла, где за равный промежуток времени, в сравнении с прибрежной микростанцией, было зафиксировано большее число пищевых бросков. У особи 3+ (M8) в биотопе порог за время наблюдения отмечено 116 бросков за пищей, и это с учетом ее отсутствия в поле наблюдения в течение 2 ч.

Пространственное распределение молоди лосося имеет свои особенности в связи с изменением возраста рыб и сменой сезонов года. Сеголетки после расселения из нерестовых бугров обитают на мелководных участках рек, где грунт представлен преимущественно мелким гравием и галькой. Подрастая, пестрятки мигрируют и распределяются на гребневых участках порогов и перекатов с быстрым поверхностным течением и галечно-валунным грунтом [Kalleberg, 1958; Смирнов и др., 1976; Karlström, 1977; Kennedy, Strange, 1982; Весе-

лов, Калюжин, 2001 и др.]. Если сеголетки расселяются на участках с глубинами 0,2–0,5 м, то пестряткам старших возрастов свойственно распределение по всему руслу реки на глубинах 0,7–1,0 м и при скорости течения до 1,5 м/с [Смирнов, 1979; Erkinaro, 1997; Веселов, Калюжин, 2001]. Молодь обитает, как правило, на перекатах основной реки, где достаточное количество укрытий позволяет ей, как придонным рыбам, освоить всю реку, включая стрежневую часть. При этом молодь находится в меньшей зависимости от течения [Павлов и др., 1981]. Как показали наши исследования, рыбы разных возрастных групп находятся в постоянном динамичном взаимодействии друг с другом, а также с другими конкурирующими за пищу и пространство видами (хариус, молодь кумжи, голяян, голец усатый, молодь налима, окунь). Это подтверждают исследования других авторов [Михин, 1959; Allen, 1969; Шустов, 1983]. В условиях изменения уровня воды и скоростей течения пестрятки вынуждены покидать малокормные станции, пересекать границы соседних станций и агрессивно вытеснять «соседей» с более кормных участков. Если возраст и относительно большие размеры превосходят конкурентов, особи удается занять избранную кормную станцию и оставаться на ней длительное время, ограниченное собственными потребностями в пище. В случае нехватки пищи срабатывает поисковый механизм, когда особь пробно перемещается на новую станцию и в случае достаточного содержания кормовых частиц в потоке остается на ней.

Пищевую активность разновозрастной молоди лосося и потенциальную кормность каждой микростанции оценивали по интенсивности питания пестряток лосося с учетом времени нахождения на микростанции и количества совершаемых бросков за 60 мин. У части рыб регистрируемое время было меньше и для

сравнения интенсивности питания по количеству совершаемых бросков делался пересчет на 60 мин. Исследования показали, что интенсивность кормления рыб не всегда максимальна на лучших по кормности микростациях. Вероятно, здесь проявляется воздействие внешних факторов. Например, часть микростаций, обладающих высокой кормностью, недоступна для рыб из-за высоких придонных скоростей течения, особенностей рельефа, создающих высокую турбулентность потока и не позволяющих мальку длительное время удерживаться на них. Либо их занимают конкурентные виды.

Средняя интенсивность кормления для разновозрастной молодежи лосося в разных типах биотопов приведена в таблице 4. Максимальная интенсивность отмечалась у особей 0+ – 63 броска/ч (34 мин., 90 макс.). Для особей 1+ – менее 30 бросков/ч. Особи 2+ совершают около 40 бросков/ч (35 мин., 50 макс.). Лососи 3+ совершают около 25 бросков/ч (12 мин., 46 макс.).

На рис. 2–5 приведены круговые диаграммы, позволяющие оценить кормовой потенциал микростаций и интенсивность кормления на них молодежи лосося.

Интенсивность кормления сеголеток 0+ в биотопе предперекат (рис. 2, А) составляет около 90 бросков/ч (60 мин., 140 макс.), причем большую часть времени, 198 мин, особь провела на средней по кормности микростации «б», совершая 64 броска/ч. В то же время на микростации «в» с максимальной кормностью сеголеток находился лишь 51 мин, делая 140 бросков/ч. Вероятно, это связано с высокой конкуренцией в данном биотопе, сеголеток уже на втором часу кормления подвергся атаке пестряткой 1+, которая согнала его с кормной микростации «в» и заняла ее. Далее сеголеток переместился в область микростации «б», где периодически подвергался атакам окуня с граничного края стации «б».

Для сеголетка 0+ в биотопе перекат (рис. 2, Б) интенсивность кормления составила 34 броска/ч (11 мин., 64 макс.). Особь также большую часть времени – 93 мин – была на низкой по кормности микростации «г», совершая 20 бросков/ч. На наиболее кормной микростации «д» малек находился всего 44 мин и делал 64 броска/ч. Вероятно, интенсивность питания здесь связана с относительно высокой придонной скоростью течения на этой микростации (0,7 м/с), она расположена непосредственно в струе потока, выходящей между двух глыб. Сеголеток для удержания на микростации активно работал хвостом, часто покидал микростацию, перемещаясь в затишную

Таблица 4. Средняя интенсивность кормления разновозрастной молодежи лосося (количество бросков за 60 мин)

Table 4. Average foraging intensity of uneven-aged young salmon (number of darts per 60 minutes)

Возраст, стация Age, site	В среднем бросков за 60 мин Average number of darts per 60 min	Скорость течения, м/с Flow velocity, m/s	Глубина, м Depth, m
0+, М4	90	-0,7–1,3	0,3–0,5
0+, М7	34	0,1–0,4	0,0–0,3
0+, М9	65	0,2–1,1	0,0–0,3
1+, М1	28	0,9	0,4–0,6
2+, М3	35	1,1	0,4–0,6
2+, М5	50	-0,3–1,0	0,1–0,5
3+, М2	20	0,5–1,0	0,1–0,6
3+, М6	12	1,1–1,4	0,4–0,7
3+, М8	46	0,3–1,3	0,2–0,6

зону. На второй по кормности микростанции «б» сеголеток находился 10 мин, совершая 48 бросков/ч. Здесь наблюдалась сходная ситуация, т. к. микростация расположена ближе к центру русла в основном потоке. Поверхностная скорость достигала 1,5 м/с. Сеголеток для удержания на микростанции проявлял активную локомоцию, также часто покидал ее и скрывался в укрытии. Затем, после нескольких попыток кормления на ней, переместился на микростацию с меньшими скоростями течения. На микростациях «а» и «в», расположенных в затишных зонах и относящихся к укрытиям, интенсивность кормления составляла соответственно 20 и 11 бросков/ч. Сеголетки использовали их для отдыха либо скрывались здесь от окуней и плотвы, иногда хватая заносимые течением кормовые объекты.

Интенсивность кормления сеголетка 0+ в биотопе порог (рис. 2, В) составила 65 бросков/ч (13 мин., 109 макс.). Подобно малькам из других биотопов, особь находилась максимальное время – 81 мин – на средней по кормности микростации «г», совершая 44 броска/ч. Эта микростация расположена на границе затишной зоны. В отличие от остальных рыб значительное время – 74 мин – сеголеток оставался на самой кормной микростации «д». По времени это 25 % от всего периода наблюдения. Микростация располагалась в придонной струе между валунов, где рыба активно работала хвостом для удержания, часто перемещалась отдыхать на другие микростации. Интересно, что микростацию «д» особь заняла после того, как покинула другую кормную микростацию под влиянием частых атак молодежи окуней. Сеголеток пытался занять другие микростации, расположенные на 10–15 см выше по течению, но после нескольких столкно-

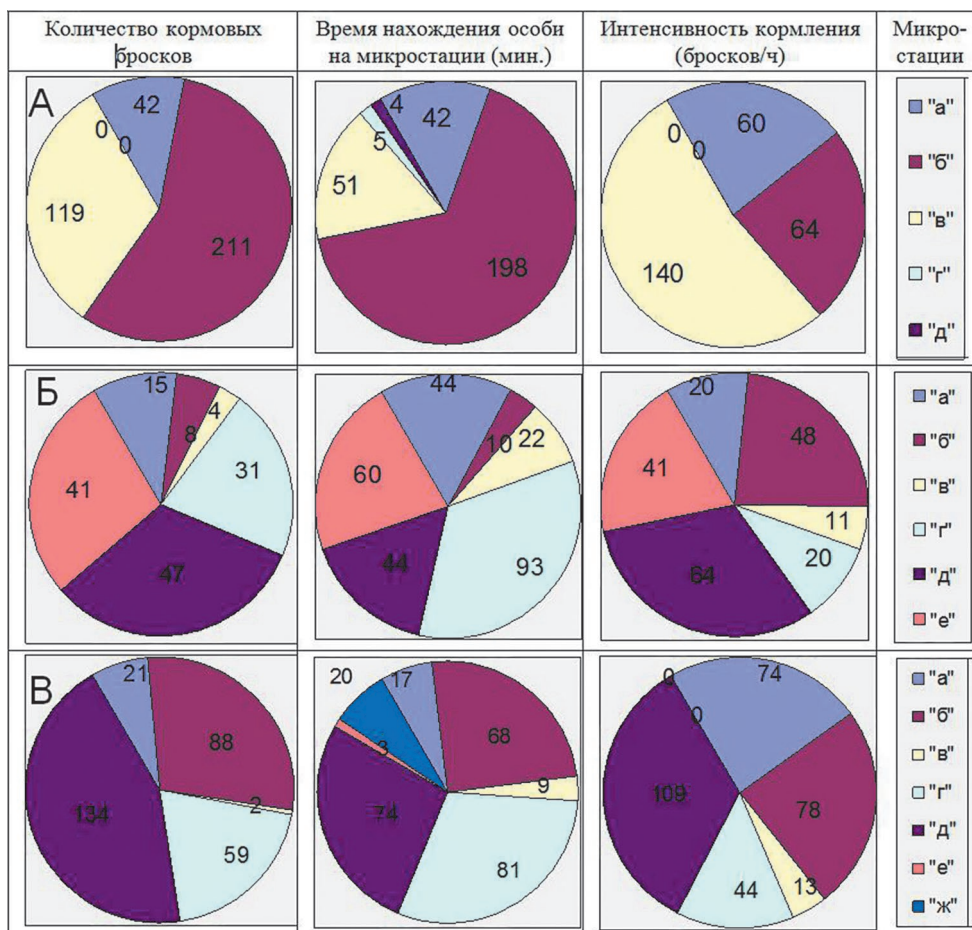


Рис. 2. Характеристика кормления сеголеток лосося 0+ на микростанциях:

А – М4 биотоп предперекат, 372 броска; Б – М7 биотоп перекат, 146 бросков; В – М9 биотоп порог, 304 броска

Fig. 2. Description of salmon young-of-the-year 0+ foraging at the microsites:

А – М4 pre-rift biotope, 372 darts; Б – М7 rift biotope, 146 darts; В – М9 rapids biotope, 304 darts

вений с другим сеголетком 0+ вернулся на прежнюю микростанцию. В результате конкурентной борьбы две особи обозначили границу своих станций и стали придерживаться ее. На микростанции «а», высокой по кормности, особь оставалась лишь 17 мин, совершая 74 броска/ч. Здесь она подвергалась частым атакам окуней и была вынуждена покинуть ее. Микростанции «в», «е» и «ж» малек использовал для отдыха и в качестве укрытий, практически не совершая на них бросков за пищей.

Интенсивность кормления у пестрятки 1+ в биотопе предперекат (рис. 3) составила 24 броска/ч (12 мин., 35 макс.). Как и сеголетки 0+, особь максимальное время, 59 мин, оставалась на микростанции «б» с минимальной кормностью, совершая 17 бросков/ч. В течение 144 мин малек в основном питался на микростанциях «в», «г», «д» и «е» со средним уровнем кормности, совершая 24–41 бросок/ч на каждой. На максимальной по кормности микроста-

ции «к» особь находилась лишь 2 мин, что в пересчете на час соответствовало 60 броскам. Микростанции «а», «ж», «з» и «к» пестрятка использовала как промежуточные либо как укрытие. Оставалась на них от 5 до 26 мин и практически не кормилась. Данные станции расположены в биотопе предперекат, здесь отмечена высокая конкуренция среди реофильного сообщества рыб. Вероятно, этим можно объяснить большое количество микростанций, избираемых мальком 1+. Также видно, что особь неспособна защитить от конкурентов высокопродуктивные микростанции и вынуждена большую часть времени оставаться на минимальных по кормности микростанциях. Наблюдения показали, что пестрятка постоянно совершает попытки занять более кормные микростанции, как только их покидают конкуренты.

В биотопе предперекат у лосося 2+ (рис. 4, А) интенсивность кормления составила около 35 бросков/ч (4 мин., 150 макс.). Пестрят-



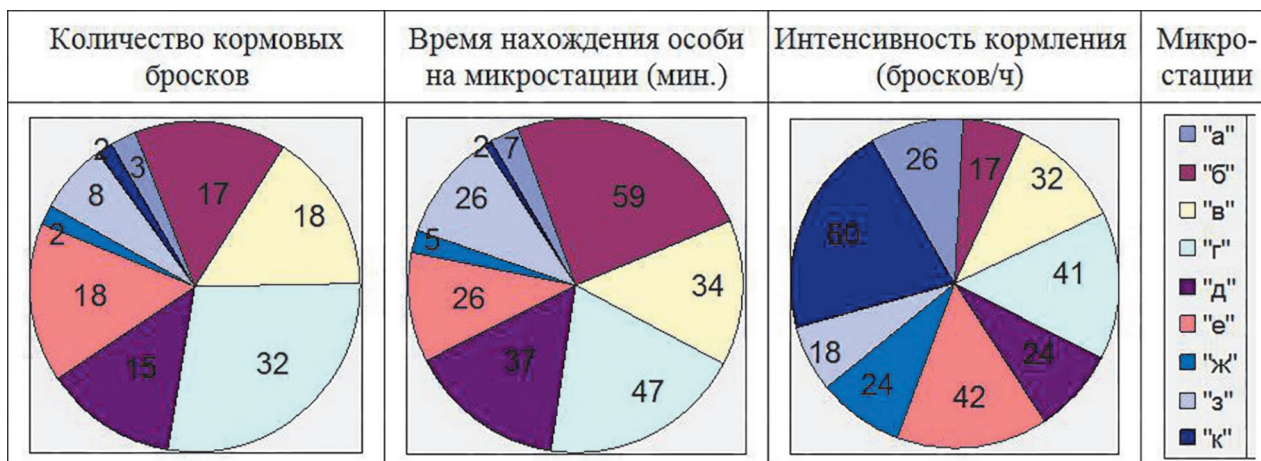


Рис. 3. Характеристика кормления пестрятки лосося 1+ на микростанции М1 биотоп предперекат, 115 бросков  
 Fig. 3. Description of salmon parr aged 1+ foraging at the microsite M1 pre-rift biotope, 115 darts

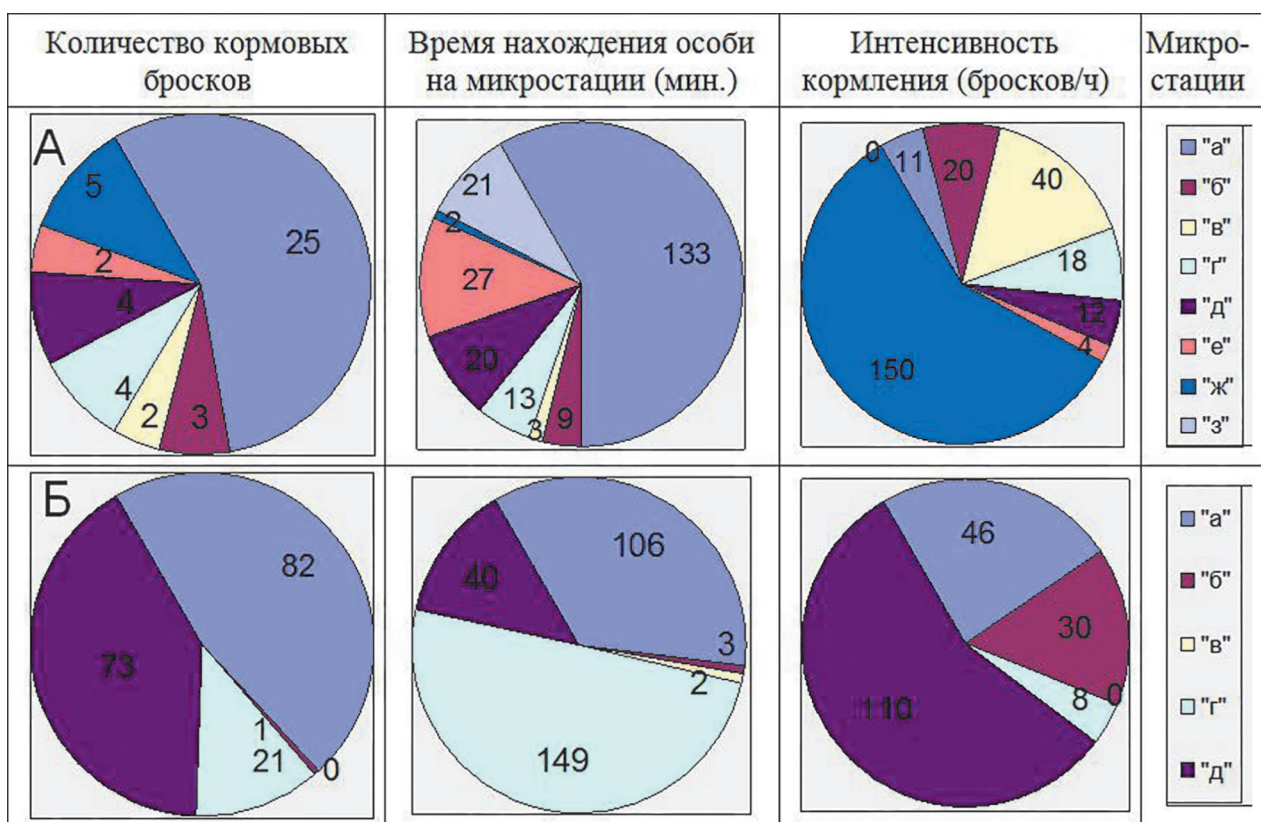


Рис. 4. Характеристика кормления пестряток лосося 2+ на микростанциях:

А – М3 биотоп предперекат, 43 броска; Б – М5 биотоп перекат, 177 бросков

Fig. 4. Description of salmon parr aged 2+ foraging at the microsites:

А – М3 pre-rift biotope, 43 darts; Б – М5 rift biotope, 177 darts

ка более 50 % времени из наблюдаемых 133 мин питалась на микростанции «а» с кормностью, близкой к минимальной, совершая 11 бросков/ч. На максимальной по кормности микростанции «ж» и средней «в» рыба находилась лишь 5 и 2 мин, проводя в пересчете на час 150 и 40 бросков соответственно. Вероятно,

это связано с высокой конкуренцией в данном биотопе, т. к. станцию часто посещали пестрятки 3+ и сгоняли пестрятку 2+. На микростанциях «б», «г», «д», «е» и «з» рыба совершила за период наблюдения от 2 до 4 бросков, использовала их в качестве укрытий либо как промежуточные при сносе потоком.

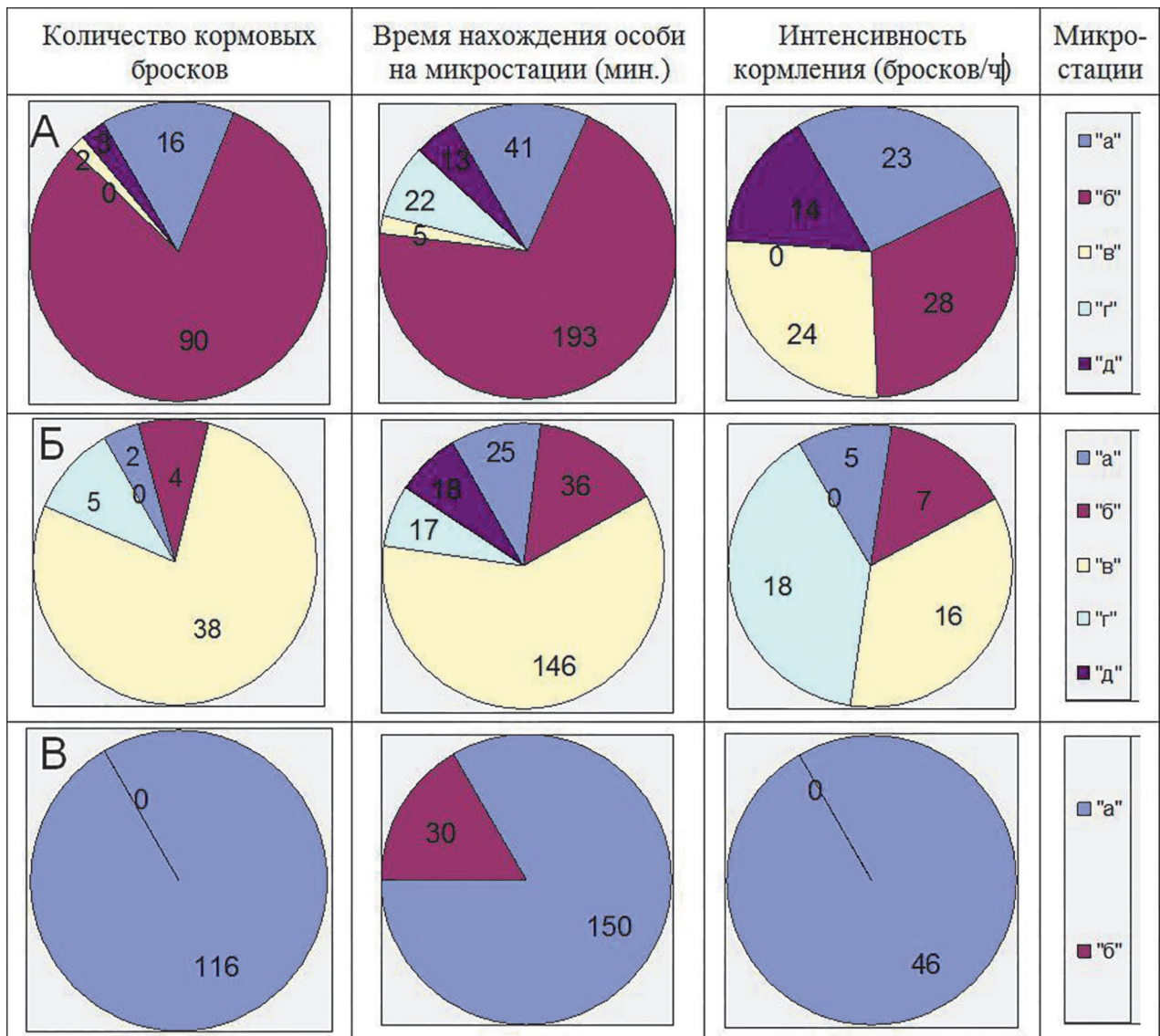


Рис. 5. Характеристика кормления пестряток лосося 3+ на микростанциях:

А – М2 биотоп предперекат, 111 бросков; В – М6 биотоп перекат, 49 бросков; Г – М8 биотоп порог, 116 бросков

Fig. 5. Description of salmon parr aged 3+ foraging at the microsites:

А – M2 pre-rift biotope, 111 darts; В – M6 rift biotope, 49 darts; Г – M8 rapids biotope, 116 darts

У лосося 2+ в биотопе перекат (рис. 4, Б) интенсивность кормления составила около 50 бросков/ч (8 мин., 110 макс.). Больше времени (149 мин.) лосось провел на минимальной по кормности микростанции «г», делая 8 бросков/ч. На средней по кормности микростанции «а» особь находилась 106 мин., совершая 46 бросков/ч. На максимальной по кормности микростанции «б» особь наблюдалась лишь 40 мин. Похожий тип кормления отмечен для сеголеток и пестряток 0+, 1+ и 2+ в биотопе предперекат. Однако в биотопе перекат конкуренция ниже, и особь 2+ успешно сгоняла рыб с кормных микростанций «а» и «б». Особенность этих микростанций заключается в том, что рыба

вынуждена для нахождения на них все время проявлять активную локомоцию. Поэтому особь после серии эффективных бросков за пищей переходила на микростанцию «г», расположенную в затишной зоне. В результате 88 % кормовых бросков пестрятка совершила менее чем за 50 % времени кормления. Таким образом, в биотопе перекат малек лосося 2+ за меньшее время совершил в 4 раза больше бросков, чем особь из биотопа предперекат. Микростанции «г» и «д» пестрятка посещала кратковременно при сносе потоком.

Для лосося 3+ в биотопе предперекат (рис. 5, А) интенсивность кормления составила в среднем 20 бросков/ч (14 мин., 28 макс.).

Большую часть времени (193 мин) рыба провела на максимальной по кормности микростанции «б», совершая 28 бросков/ч, и лишь 41 мин. на менее кормной микростанции «а», где она делала всего 23 броска/ч. На микростанциях «в» и «д» рыба находилась 5 и 13 мин., их кормность оценивается соответственно в 24 и 14 бросков/ч. На микростанции «г» пестрятка задержалась на 22 мин и не кормилась. Таким образом, лосось 3+ в биотопе предперекат не испытывал высокой конкуренции. Большую часть времени пестрятка находилась на максимальной по кормности микростанции и успешно сгоняла конкурентов.

Для лосося 3+ в биотопе перекат (рис. 5, Б) интенсивность кормления составила 12 бросков/ч (5 мин., 18 макс.). Большую часть времени (146 мин) особь находилась на микростанции «в», которая по кормности близка к максимальной, совершая 16 бросков/ч. На микростанции «г», максимальной по кормности, пестрятка находилась 17 мин, делая 18 бросков/ч. На минимальных по кормности микростанциях-укрытиях «а» малек совершал 5 бросков/ч, а на «б» – 7 бросков/ч, находясь на них 25 и 36 минут соответственно. На микростанции «д» пестрятка была 18 мин и не кормилась. Следует отметить, что лосось 3+ успешно сгонял конкурентов с максимальных по кормности микростанций, оставался там большую часть времени, но при этом совершил лишь 49 бросков за пищу. По-видимому, это связано с расположением станции вблизи берега, что при падении уровня воды влияло на снижение скорости течения и вынос потоком кормовых объектов. В результате даже на максимальной по кормности микростанции в биотопе перекат рыба сделала меньше бросков за пищу, чем особи 3+ в биотопе предперекат. Это же подтверждается нашими наблюдениями, пестрятка совершала попытки занять новую стацию на 2 м ближе к центру русла, но каждый раз ее сгонял другой малек лосося 3+.

Интенсивность кормления лосося 3+ в биотопе перекат (рис. 5, В) составила около 46 бросков/ч. Большую часть времени (150 мин) особь находилась на сравнительно высокой по кормности микростанции «а». На микростанции-укрытии «б» особь была 30 мин. Следует отметить, что часть времени пестрятка находилась на микростанциях ближе к центру русла, где поверхностная скорость течения была около 1,6 м/с. При броске за пищевым объектом рыбу сбрасывало потоком. Также пестрятка успешно выгоняла со станции конкурентов, постоянно оставаясь на высокопродуктивной микростанции.

## Заключение

Таким образом, для каждой возрастной группы молоди лосося характерна своя динамика суточной пищевой активности. В летний период она определяется освещенностью. В июне-июле в р. Лижма период активности составляет 16 час. ± 30 мин. В сумеречные часы, утром и вечером, пищевая активность минимальна. В темное время суток она отсутствует у всех возрастных групп. Сеголетки 0+ сохраняют пищевую активность на постоянном уровне в течение дня, совершая около 900 бросков за пищу. Пестрятки 1+ и 2+ имеют наивысший уровень активности в утренние часы, затем она снижается к 15 ч и сохраняется на этом уровне до 19 ч. После 19 ч наблюдается незначительный рост пищевой активности до сумерек. Количество бросков составляет около 350 за сутки. Минимальный уровень активности в утренние часы характерен для пестряток 3+, далее показатель постепенно растет и достигает пика к 15 ч. Затем наблюдается постепенное снижение. Однако в предзакатные часы пищевая активность выше, чем утром. За день особи совершают около 300 бросков за пищу. На пищевую активность оказывает влияние плотная облачность, снижающая освещенность. Утром рыба начинает кормиться позже на 1–1,5 ч, а вечером уже в 18 ч мальки покидают кормную микростанцию, перемещаясь в укрытия. В солнечные дни в июне-июле молодь активно кормится до 22 ч. Конкурентные отношения в значительной степени влияют на особей 0+ и 1+. При появлении крупных пестряток лосося или хищных видов рыб они вынуждены покинуть кормную микростанцию и большую часть времени находиться на средних или минимальных по кормности микростанциях, совершая 15–60 бросков/ч.

Влияние типа биотопа на количество бросков за пищу у пестряток 0+ и 1+ не выявлено в отличие от мальков 2+. Так, особь этого возраста в биотопе предперекат совершала в 4 раза меньше бросков, чем особи в биотопе перекат. Такое влияние сохраняется для особей 3+ в биотопе порог, которые за 3 ч наблюдения совершили больше бросков за пищу, чем особи в биотопах перекат и предперекат. Вместе с тем во всех биотопах кормность микростанций ухудшается при падении уровня воды.

Показатель пищевого поведения – интенсивность кормления – для особей 0+ в среднем составил 63 броска/ч. Для особей 1+ – менее 30 бросков/ч. Особи 2+ совершают около 40 бросков/ч, а пестрятки 3+ – около 25 бросков/ч.

Следует отметить, что значимым фактором, влияющим на пищевое поведение рыб, явля-

ется скорость течения. Наибольшее количество беспозвоночных приносит на микростанции поток с высокими скоростями течения. Особи 0+ и 1+ имеют доступ к таким микростанциям, но из-за своих малых размеров неспособны длительное время удерживаться на них, сопротивляясь потоку. При дальних бросках их, как правило, сносит. В результате эти возрастные группы находятся на микробиотопах с низкими скоростями течения совместно с молодью окуня и плотвы, что значительно повышает конкуренцию. Пестрятки 2+ в биотопе пережат и 3+ во всех типах биотопов успешно конкурируют за максимальные по кормности микростанции. Большую часть бросков они совершают на микростанциях с высокими скоростями течения и после серии бросков за пищей перемещаются в укрытия. Затем вновь возвращаются на кормные микростанции.

*Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (0218-2019-0081).*

## Литература

- Атлас пресноводных рыб России: В 2 т. Т. 1 / Под ред. Ю. С. Решетникова. М.: Наука, 2002. 379 с.*
- Бакштанский Э. Л., Нестеров В. Д.* Суточная ритмика активности пестряток атлантического лосося // Морфология, структура популяций и проблемы рационального использования лососевидных рыб. Л.: Наука, 1983. С. 12–14.
- Веселов А. Е.* Модели поведения молоди атлантического лосося и условия их формирования. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1996. 50 с.
- Веселов А. Е., Калюжин С. М.* Экология, поведение и распределение молоди атлантического лосося. Петрозаводск: Карелия, 2001. 160 с.
- Владимирская М. И.* Нерестилища семги в верховьях реки Печоры и меры для увеличения их производительности // Тр. Печоро-Илыч. гос. заповедника. Сыктывкар: Коми кн. изд-во, 1957. Вып. 6. С. 130–200.
- Казаков Р. В., Кузьмин О. Г., Шустов Ю. А., Щуров И. Л.* Атлантический лосось реки Варзуги. СПб.: Гидрометеоздат, 1992. 108 с.
- Калюжин С. М.* Атлантический лосось Белого моря: проблемы воспроизводства и эксплуатации. Петрозаводск: ПетроПресс, 2006. 264 с.
- Кузьмин О. Г., Смирнов Ю. А.* Условия обитания и рост молоди семги *Salmo salar* L. в реках Кольского полуострова // Вопр. ихтиол. 1982. Т. 22, вып. 5. С. 773–781.
- Мантейфель Б. П.* Изучение поведения рыб в СССР // Поведение и рецепции рыб. М.: Наука, 1967а. С. 3–13.
- Мантейфель Б. П.* Изучение поведения и рецепции рыб в Советском Союзе // Вопросы ихтиологии. 1967б. Т. 7, вып. 5. С. 517–525.
- Митанс А. Р.* Сравнительная характеристика условий существования, питания и роста молоди лосося в реках Латвии // Рыбохозяйственные исследования в бассейне Балтийского моря. Вып. 8. Рига, 1971. С. 3–54.
- Митанс А. Р.* Эффективность естественного и искусственного воспроизводства балтийского лосося как результат особенности его пресноводного периода жизни // Рыбохозяйственные исследования в бассейне Балтийского моря. Вып. 2. Рига, 1975. С. 110–152.
- Михин В. С.* Рыбы р. Варзуги и их взаимоотношения с молодью семги // Изв. ВНИОРХ. 1959. Т. 48. С. 101–107.
- Павлов Д. С., Мочек А. Д., Капустин С. Н.* Дневное распределение рыб в реке, по данным подводных наблюдений // Вопр. ихтиологии. 1981. Т. 21, вып. 1. С. 177–180.
- Смирнов Ю. А.* Пресноводный лосось (экология, воспроизводство, использование). Л.: Наука, 1979. 159 с.
- Смирнов Ю. А., Шустов Ю. А., Хренников В. В.* К характеристике поведения и питания молоди онежского лосося в зимний период // Вопр. ихтиологии. 1976. Т. 16, вып. 3. С. 557–559.
- Шустов Ю. А., Смирнов Ю. А.* Питание, рост и расселение молоди лосося в реках // Лососевые нерестовые реки Онежского озера. Л.: Наука, 1978. С. 53–65.
- Шустов Ю. А.* Экология молоди атлантического лосося. Петрозаводск: Карелия, 1983. 152 с.
- Шустов Ю. А.* Экологические особенности и поведение молоди атлантического лосося в реках Карелии и Кольского полуострова: Препринт доклада. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1987. 35 с.
- Шустов Ю. А.* Экологические аспекты поведения молоди лососевых рыб в речных условиях. СПб.: Наука, 1995. 161 с.
- Шустов Ю. А., Щуров И. Л., Смирнов Ю. А.* Условия обитания, поведение и распределение молоди лосося *Salmo salar* L. в реке // Вопр. ихтиологии. 1980. Т. 20, вып. 1. С. 144–148.
- Шустов Ю. А., Щуров И. Л., Веселов А. Е.* Влияние температуры на физические способности молоди озерного лосося *Salmo salar sebago* // Вопр. ихтиологии. 1989. Т. 29, вып. 4. С. 676–677.
- Щуров И. Л., Шустов Ю. А.* Сравнительное изучение физических способностей молоди атлантического лосося и кумжи в речных условиях // Вопр. ихтиологии. 1989. Т. 29, вып. 2. С. 340–342.
- Allen K. R.* Distinctive aspects of the ecology of stream fishes – a review // J. Fish. Res. Bd. Canada. 1969. Vol. 26, no. 6. P. 1429–1438.
- Erkinaro J.* Habitat shifts of juvenile Atlantic salmon in Northern rivers / Academic Dissertation to be presented with the assent of the Faculty of Science, University of Oulu. Oulun University Press, 1997. 55 p.
- Hughes N. F., Dill L. M.* Position choice by drift-feeding salmonids: model and test for arctic grayling (*Thymallus arcticus*) in subarctic mountain streams, interior Alaska // Can. J. Fish Aquat. Sci. 1990. Vol. 47, no. 10. P. 2039–2048.

Jensen A. J., Zubchenko A. V., Hvidsten N. A., Johnsen B. O., Kashin E., Kuzmin O. G., Næsje T. F. A comparative study of life histories of Atlantic salmon in two Norwegian and two Russian rivers // NINA-NIKU Project Report 007. 1997. P. 1–44.

Kalleberg H. Observations in a stream tank of territoriality and competition in juvenile salmon and trout (*Salmo salar* L. and *Salmo trutta* L.) // Rept. Inst. Freshwater Res. Drottningholm. 1958. No. 39. P. 55–98.

Karlström O. Habitat selection and population densities of salmon (*Salmo salar* L.) and trout (*Salmo trutta* L.) parr in Swedish rivers with some reference to human activities // Abstr. of Uppsala Dissertations from the faculty of Science. Uppsala, 1977. 12 p.

Keenleyside M. H. A. Skin-diving observations of Atlantic salmon and brook trout in the Miramichi River, New Brunswick // J. Fish. Res. Bd Canada. 1962. Vol. 19, no. 4. P. 625–634.

Kennedy G. J. A., Strange C. D. The distribution of salmonids in upland streams in relation to depth and gradient // J. Fish. Biol. 1982. Vol. 20, no. 5. P. 579–590.

McCrimmon H. R. Stream studies on planted Atlantic salmon // J. Fish. Res. Board Canada. 1954. Vol. 11, no. 4. P. 362–404.

Mikheev V. N., Metcalfe N. B., Hungtigford F. A., Thorpe J. E. Size-related differences in behaviour and spatial distribution of juvenile Atlantic salmon in a novel environment // J. Fish Biol. 1994. Vol. 45. P. 379–386.

Morantz D. I., Sweeney R. K., Shirvell C. S., Longard D. A. Selection of microhabitat in summer by juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1987. Vol. 44, no. 1. P. 20–129.

Saunders R. L., Gee J. H. Movements of young Atlantic salmon in a small stream // J. Fish. Board Canada. 1964. Vol. 21, no. 1. P. 27–36.

Wankowski J. W. J., Thorpe J. E. Spatial distribution and feeding in Atlantic salmon, *Salmo salar* L. juveniles // J. Fish. Biol. 1979. Vol. 14, no. 3. P. 239–248.

Поступила в редакцию 26.04.2019

## References

*Atlas presnovodnykh ryb Rossii: V 2 t.* [Atlas of freshwater fish of Russia: In 2 v.]. Vol. 1. Ed. Yu. S. Reshetnikov. Moscow: Nauka, 2002. 379 p.

Bakhtanskii E. L., Nesterov V. D. Sutochnaya ritmika aktivnosti pestratok atlanticheskogo lososya [The daily rhythm of the activity of Atlantic salmon parr]. *Morfologiya, struktura populyatsii i probl. ratsional'nogo ispol'zovaniya lososevidnykh ryb* [Morphology, structure of populations and probl. of rational use of salmonid fishes]. Leningrad: Nauka, 1983. P. 12–14.

Kalyuzhin S. M. Atlanticheskii losos' Belogo morya: problemy vosproizvodstva i ekspluatatsii [Atlantic salmon of the White Sea: problems of reproduction and exploitation]. Petrozavodsk: PetroPress, 2006. 264 p.

Kazakov R. V., Kuz'min O. G., Shustov Yu. A., Shchurov I. L. Atlanticheskii losos' reki Varzugi [Atlantic salmon of the Varzuga River]. St. Petersburg: Gidrometeoizdat, 1992. 108 p.

Kuz'min O. G., Smirnov Yu. A. Usloviya obitaniya i rost molodi semgi *Salmo salar* L. v rekakh Kol'skogo poluostrova [Habitat conditions and the growth of juvenile salmon *Salmo salar* L. in the rivers of the Kola Peninsula]. *Vopr. ikhtiol.* [J. Ichthyology]. 1982. Vol. 22, iss. 5. P. 773–781.

Manteifel' B. P. Izuchenie povedeniya ryb v SSSR [Studying the behavior of fish in the USSR]. *Povedenie i retseptsii ryb* [Behavior and reception of fish]. Moscow: Nauka, 1967a. P. 3–13.

Manteifel' B. P. Izuchenie povedeniya i retseptsii ryb v Sovetskom Soyuze [Studying the behavior and reception of fish in the Soviet Union]. *Vopr. ikhtiol.* [J. Ichthyology]. 1967b. Vol. 7, iss. 5. P. 517–525.

Mitans A. R. Sravnitel'naya kharakteristika uslovii sushchestvovaniya, pitaniya i rosta molodi lososya v rekakh Latvii [Comparative characteristics of the conditions of existence, nutrition and growth of young salmon in the rivers of Latvia]. *Rybokhoz. issled. v basseine Baltiiskogo morya* [Study of commercial fishing in the Baltic Sea basin]. Iss. 8. Riga, 1971. P. 3–54.

Mitans A. R. Effektivnost' estestvennogo i iskusstvennogo vosproizvodstva baltiiskogo lososya kak rezul'tat osobennosti ego presnovodnogo perioda zhizni [Efficiency of natural and artificial reproduction of Baltic salmon as a result of the peculiarity of its freshwater period of life]. *Rybokhoz. issled. v basseine Baltiiskogo morya* [Study of commercial fishing in the Baltic Sea basin]. Iss. 2. Riga, 1975. P. 110–152.

Mikhin V. S. Ryby r. Varzugi i ikh vzaimootnosheniya s molod'yu semgi [Fish in the Varzuga River and their relationship with juvenile salmon]. *Izv. VNIORKh* [Proceed. All-Union Sci. Inst. Lake River Fishing Industry]. 1959. Vol. 48. P. 101–107.

Pavlov D. S., Mochek A. D., Kapustin S. N. Dnevnoe raspredelenie ryb v reke, po dannym podvodnykh nablyudenii [Daily distribution of fish in a river, according to underwater observations]. *Vopr. ikhtiol.* [J. Ichthyology]. 1981. Vol. 21, iss. 1. P. 177–180.

Shustov Yu. A., Smirnov Yu. A. Pitanie, rost i rasselenie molodi lososya v rekakh [Nutrition, growth and resettlement of juvenile salmon in rivers]. *Lososevye nerestovye reki Onezhskogo ozera* [Salmon spawning rivers of Lake Onega]. Leningrad: Nauka, 1978. P. 53–65.

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

Shustov Yu. A. Ekologicheskie osobennosti i povedenie molodi atlanticheskogo lososya v rekakh Karelii i Kol'skogo poluostrova: Preprint doklada [Ecological features and behavior of juvenile Atlantic salmon in the rivers of Karelia and the Kola Peninsula. Preprint of the report]. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1987. 35 p.

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

Shustov Yu. A., Shchurov I. L., Smirnov Yu. A. Usloviya obitaniya, povedenie i raspredelenie molodi lososya *Salmo salar* L. v reke [Living conditions, behavior,

and distribution of juvenile salmon *Salmo salar* L. in a river]. *Vopr. ikhtiol.* [J. Ichthyology]. 1980. Vol. 20, iss. 1. P. 144–148.

Shustov Yu. A., Shchurov I. L., Veselov A. E. Vliyanie temperatury na fizicheskie sposobnosti molodi ozeronogo lososya *Salmo salar sebago* [Effect of temperature on the physical abilities of juvenile lake salmon, *Salmo salar sebago*]. *Vopr. ikhtiol.* [J. Ichthyology]. 1989. Vol. 29, iss. 4. P. 676–677.

Shchurov I. L., Shustov Yu. A. Sravnitel'noe izuchenie fizicheskikh sposobnostei molodi atlanticheskogo lososya i kumzhi v rechnykh usloviyakh [Comparative study of the physical abilities of juveniles of the Atlantic salmon and trout in river conditions]. *Vopr. ikhtiol.* [J. Ichthyology]. 1989. Vol. 29, iss. 2. P. 340–342.

Smirnov Yu. A. Presnovodnyi losos' (ekologiya, vosproizvodstvo, ispol'zovanie) [Freshwater salmon (ecology, reproduction, use)]. Leningrad: Nauka, 1979. 159 p.

Smirnov Yu. A., Shustov Yu. A., Khrennikov V. V. K kharakteristike povedeniya i pitaniya molodi onezhskogo lososya v zimnii period [On the characteristics of the behavior and nutrition of juvenile Onega salmon in winter]. *Vopr. ikhtiol.* [J. Ichthyology]. 1976. Vol. 16, iss. 3. P. 557–559.

Veselov A. E. Modeli povedeniya molodi atlanticheskogo lososya i usloviya ikh formirovaniya [Models of juvenile Atlantic salmon behavior in conditions of their growing]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 1996. 50 p.

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

Vladimirskaia M. I. Nerestilishcha semgi v verkhov'yakh reki Pechory i mery dlya uvelicheniya ikh proizvoditel'nosti [Spawning grounds of salmon in the upper reaches of the Pechora River and measures to increase their productivity]. *Tr. Pechoro-Ilych. gos. zapovednika* [Tr. Pechero-Ilych. State Reserve]. Syktyvkar: Komi kn. izd-vo, 1957. Iss. 6. P. 130–200.

Allen K. R. Distinctive aspects of the ecology of stream fishes – a review. *J. Fish. Res. Bd. Canada*. 1969. Vol. 26, no. 6. P. 1429–1438.

Erkinaro J. Habitat shifts of juvenile Atlantic salmon in Northern rivers: Academic Dissertation to be presented with the assent of the Faculty of Science, University of Oulu. Oulu University Press, 1997. 55 p.

Hughes N. F., Dill L. M. Position choice by drift-feeding salmonids: model and test for arctic grayling (*Thymallus arcticus*) in subarctic mountain streams, interior Alaska. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1990. Vol. 47, no. 10. P. 2039–2048.

Jensen A. J., Zubchenko A. V., Hvidsten N. A., Johnsen B. O., Kashin E., Kuzmin O. G., Næsje T. F. A comparative study of life histories of Atlantic salmon in two Norwegian and two Russian rivers. *NINA-NIKU Project Report 007*. 1997. P. 1–44.

Kalleberg H. Observations in a stream tank of territoriality and competition in juvenile salmon and trout (*Salmo salar* L. and *Salmo trutta* L.). *Rept. Inst. Freshwater Res.* Drottningholm. 1958. No. 39. P. 55–98.

Karlström O. Habitat selection and population densities of salmon (*Salmo salar* L.) and trout (*Salmo trutta* L.) parr in Swedish rivers with some reference to human activities: Abstr. of Uppsala Dissertations from the faculty of Science. Uppsala, 1977. 12 p.

Keenleyside M. H. A. Skin-diving observations of Atlantic salmon and brook trout in the Miramichi River, New Brunswick. *J. Fish. Res. Board Canada*. 1962. Vol. 19, no. 4. P. 625–634.

Kennedy G. J. A., Strange C. D. The distribution of salmonids in upland streams in relation to depth and gradient. *J. Fish. Biol.* 1982. Vol. 20, no. 5. P. 579–590.

McCrimmon H. R. Stream studies on planted Atlantic salmon. *J. Fish. Res. Board Canada*. 1954. Vol. 11, no. 4. P. 362–404.

Mikheev V. N., Metcalfe N. B., Hungtigford F. A., Thorpe J. E. Size-related differences in behaviour and spatial distribution of juvenile Atlantic salmon in a novel environment. *J. Fish Biol.* 1994. Vol. 45. P. 379–386.

Morantz D. I., Sweeney R. K., Shirvell C. S., Longard D. A. Selection of microhabitat in summer by juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1987. Vol. 44, no. 1. P. 20–129.

Saunders R. L., Gee J. H. Movements of young Atlantic salmon in a small stream. *J. Fish. Board Canada*. 1964. Vol. 21, no. 1. P. 27–36.

Wankowski J. W. J., Thorpe J. E. Spatial distribution and feeding in Atlantic salmon, *Salmo salar* L. juveniles. *J. Fish. Biol.* 1979. Vol. 14, no. 3. P. 239–248.

Received April 26, 2019

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

### Ефремов Денис Александрович

научный сотрудник, к. б. н.  
Институт биологии КарНЦ РАН,  
Федеральный исследовательский центр  
«Карельский научный центр РАН»  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск,  
Республика Карелия, Россия, 185910  
эл. почта: denisefremov@list.ru  
тел.: +79114103105, (8142) 769810

## CONTRIBUTORS:

### 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, (8142) 769810

**Веселов Алексей Елпидифорович**

главный научный сотрудник, д. б. н., проф.  
Институт биологии КарНЦ РАН,  
Федеральный исследовательский центр  
«Карельский научный центр РАН»  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск,  
Республика Карелия, Россия, 185910  
эл. почта: veselov7771@mail.ru  
тел.: +79114093805, (8142) 767812

**Ручьев Михаил Андреевич**

младший научный сотрудник  
Институт биологии КарНЦ РАН,  
Федеральный исследовательский центр  
«Карельский научный центр РАН»  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск,  
Республика Карелия, Россия, 185910  
эл. почта: lsstyle@ya.ru  
тел.: +79214571845, (8142) 769810

**Veselov, Aleksey**

Institute of Biology, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: veselov7771@mail.ru  
tel.: +79114093805, (8142) 767812

**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, (8142) 769810