

УДК 597.553.2–52.6 (470.21)

ИЗУЧЕНИЕ ПРИЧИН ИЗМЕНЧИВОСТИ ВЕЛИЧИНЫ ОСТАТКА В НЕРЕСТОВЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ СЕМГИ (*SALMO SALAR* (L., 1758))

М. Ю. Алексеев, А. В. Ткаченко, А. П. Шкателов

Полярный филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ПИНРО им. Н. М. Книповича), Мурманск, Россия

Объектом исследования служил атлантический лосось (семга), относящийся к популяциям четырех рек Мурманской области – Колы, Туломы, Поноя и Варзуги. Изучены причины динамики численности повторно нерестующих особей в нерестовых популяциях семги в перечисленных реках посредством поиска статистически значимых связей величины остатка с абиотическими факторами. В качестве математического инструмента исследования использовали корреляционный анализ. Рассмотрены собственные и литературные данные о сроках ската вальчаков и возврате их на повторный нерест, а также возрастная структура остатка. Сопоставление межгодовых изменений величины остатка в разных популяциях не выявило синхронности в динамике этого показателя, что навело на мысль о существовании особых, индивидуальных для каждой популяции факторов, регулирующих численность повторно нерестующих лососей. Дальнейший анализ показал, что в одних случаях доля остатка демонстрировала слабую связь с температурой воды в море, в других – с температурой и уровнем воды в реке. В частности, на долю остатка в реках Кола и Варзуга большое влияние оказывает уровень воды, но это влияние знакопеременное: если в популяции семги реки Кола высокий уровень паводковых вод увеличивает долю остатка, то в Варзуге, напротив, снижает. Объяснением этому служат разные гидрологические показатели рек: в мелководной Варзуге высокий паводок приводит к ледовым заторам, которые способны привести к массовой гибели вальчаков. Доля лососей, нерестящихся повторно, зависит от общего состояния воспроизводства: чем выше пресс антропогенного воздействия, тем меньше относительная величина остатка и проще возрастная структура нерестового стада.

К л ю ч е в ы е с л о в а: атлантический лосось; корреляционный анализ; повторный нерест; смертность; температура; уровень.

M. Yu. Alekseev, A. V. Tkachenko, A. P. Shkatelov. STUDY OF THE CAUSES OF VARIATION IN THE PROPORTIONS OF RE-SPAWNING INDIVIDUALS IN ATLANTIC SALMON POPULATIONS (*SALMO SALAR* (L., 1758))

The Atlantic salmon belonging to populations of four rivers in the Murmansk Region – the Kola, the Tuloma, the Ponoj and the Varzuga, was the object of the study. The paper investigates the reasons for the population dynamics of re-spawning individuals in the spawning salmon populations in the said rivers by searching for statistically significant relationships between the proportion of re-spawning individuals and abiotic factors. Correlation analysis was used as the mathematical research tool. The authors

considered their own and literature data on the timing of downstream migration of kelts and their return to repeat spawning, as well as the age structure of the re-spawning sub-population. Comparison of interannual changes in the proportion of re-spawning individuals in different populations did not reveal any synchronism in the dynamics of this indicator. This fact suggests there exist factors specific to each population that regulate the number of re-spawning salmon individuals. Further analysis showed that in some cases the proportion of re-spawning individuals demonstrated a weak correlation with water temperature in the sea, in other cases – with temperature and water level in the river. In particular, water level has great influence on the proportion of re-spawning individuals in the Kola and Varzuga rivers, but this influence is alternating: while in the Kola River the number of re-spawning individuals in Atlantic salmon populations is increased by a high level of flood water, in the Varzuga River, on the contrary, it is decreased by this factor. The explanation lies in the different hydrological characteristics of the rivers: in the shallow Varzuga, high flood leads to ice clogging, which can cause a mass death of kelts. The number of re-spawning salmon depends on the overall state of reproduction: the higher the risk of anthropogenic impact, the smaller the relative number of re-spawning individuals, and the simpler the age structure of the spawning stock.

Key words: Atlantic salmon; correlation analysis; repeated spawning; mortality; temperature; level.

Введение

При изучении половозрелой части популяции принято выделять три типа ее структуры [Монастырский, 1953]. Первый тип состоит только из впервые нерестующих рыб, нерестовая популяция второго типа состоит из впервые и повторно нерестующих рыб, но величина остатка меньше величины пополнения. В нерестовых популяциях третьего типа величина остатка больше величины впервые нерестующих особей. Поскольку изменения численности популяции есть результат изменения соотношения интенсивности пополнения и убыли, то относительная величина остатка может вносить ощутимый вклад в воспроизводство популяции.

Атлантический лосось (*Salmo salar* (L., 1758)) в отличие от тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* относится к нерестовой популяции второго типа, поскольку не погибает после первого нереста поголовно. Часть отнерестившихся производителей выживает, снова скатывается в море, нагуливается, после чего возвращается в реку, где повторно нерестится. Редкие особи возвращаются на нерест многократно.

Интерес к этому явлению возник давно и был связан с попытками оценить его вклад в воспроизводство семги. В период первых исследований материал по повторно нерестующим особям получали с помощью мечения вальчаков и сбора массовых проб [Азбелев и др., 1956]. Уже на основании этих данных стало понятно, что доля повторно нерестующих лососей может значительно отличаться в популяциях разных рек. Попутно было установлено, что доля таких рыб в суточном улове в течение нерестового хода непостоянна.

Во второй половине XX в. на крупных лососевых реках Мурманской области был организован концентрированный лов семги при помощи рыбоучетных заграждений, чем обеспечивался наиболее полный количественный и качественный учет нерестовых мигрантов и сбор репрезентативных данных. Благодаря такому подходу удалось получить информацию о численности повторно нерестующей семги в ряде рек и тенденциях в ее динамике [Алексеев, Криксунов, 1999; Зубченко и др., 2007], выживаемости лососей после нереста и их миграциях, а также влиянии промысла [Азбелев и др., 1956; Мельникова, 1962; Бакштанский, Яковенко, 1976; Антонова, Чуксина, 1984].

Несмотря на хорошую изученность отдельных сторон жизни повторно нерестующих лососей, за рамками исследований остаются причины непостоянства численности остатка. Целью нашей работы стал поиск статистически значимых связей между динамикой доли повторно нерестующих особей в нерестовых популяциях семги с межгодовыми изменениями ряда факторов среды обитания.

Материалы и методы

Материалом для работы служили нерестовые мигранты атлантического лосося. Использованы собственные и ретроспективные промыслово-биологические данные, собранные в реках Тулома, Кола (бассейн Баренцева моря), Варзуга и Поной (бассейн Белого моря) в период с 1987 по 2018 г. Географическое положение рек приведено на карте-схеме (рис.).

Сбор информации в реках Кола и Варзуга осуществляли на рыбоучетных заграждениях,



Схема расположения рек Кола, Тулома, Поной и Варзуга

Location of the Kola, Tuloma, Ponoy and Varzuga Rivers

ежегодно устанавливаемых в нижнем течении рек на протяжении всего нерестового хода, ежедневно либо через день-два. В р. Поной общую численность семги и долю повторно нерестующих лососей определяли при осуществлении любительского лова методом повторной поимки [Arnason et al., 1996]. Отлов лососей в р. Тулома осуществляли на ловушке рыбопускного сооружения Нижне-Тулумской ГЭС.

Всю рыбу просчитывали, отбирали чешую для определения возраста. Повторно нерестующих особей идентифицировали по наличию на чешуе так называемой «нерестовой метки» – узкой концентрической полосы «стертых» склеритов по бывшему краю чешуи [Мартынов, 1987]. Долю таких рыб определяли соотношением их числа к общей численности нерестового стада ежегодно.

Для выявления причин, влияющих на относительную численность лососей, нерестующих повторно, использованы многолетние данные по среднегодовой температуре воды в Баренцевом море на разрезе «Кольский меридиан» в слое 0–50 м. Этот показатель уже длительное время широко используется в прогнозировании численности промысловых видов рыб, являясь интегральным фактором, определяющим интенсивность биологических процессов во всех звеньях трофической цепи [Ижевский, 1964]. Кроме того, исследовано влияние среднемесячных показателей температуры и уровня воды в реках с использованием всех доступных данных, полученных от Мурманского областного Гидрометцентра.

Поиск математических зависимостей осуществляли посредством корреляционного анализа, который является надежным методом для линейных связей. Степень выраженности связи

между изучаемым показателем и независимой переменной определялась коэффициентом корреляции r . Полагалось, что величина этого коэффициента в диапазоне от 0,1 до 0,5 соответствует слабой связи, значения r от 0,5 до 0,7 соответствуют средней степени связи, а 0,7 и выше указывают на сильную связь между переменными [Лакин, 1968].

Результаты и обсуждение

Чаще всего повторно нерестующие лососи заходят в реки в начале нерестовой миграции, вместе с крупными впервые нерестующими особями. Наши наблюдения подтверждаются и выводами зарубежных исследователей: в большинстве случаев повторно нерестующие особи мигрировали в реку Тено и ее притоки раньше, чем их впервые нерестующие собратья [Niemela et al., 2006]. По этой причине в июньских уловах, реже в уловах первой декады июля, возрастной состав семги наиболее разнообразен и может включать до 20 и более возрастных комбинаций. В популяциях рек Поной и Варзуга, где основу нерестового стада составляет «осенняя» раса (лососи, которые заходят в реку с конца августа до декабря и нерестятся на следующий год), экземпляры, идущие на нерест повторно, могут встречаться в течение всего периода миграции.

Во всех популяциях доля остатка составляет от долей процента до нескольких процентов. Чаще всего повторно нерестующие особи встречаются в нерестовом стаде ежегодно, но в отдельные годы они отсутствуют. Медианное значение изучаемого показателя составило в популяции семги р. Тулома 0,7 %, р. Кола – 0,2 %, р. Варзуга – 2,4 %, р. Поной – 2,0 %.

Полученные данные схожи с результатами наблюдений ряда авторов. По сообщению Э. Йокикокко и Э. Ютила [Jokikokko, Jutila, 2005], в р. Симойоки (Финляндия, бассейн Балтийского моря) средняя доля лососей, нерестящихся повторно, составляет от 0,5 до 2,8 % в разные периоды, а в р. Лахаве (Новая Шотландия) колеблется в пределах 3–6 % [Hubley et al., 2008].

Говоря о причинах малой доли повторно нерестующих лососей, следует помнить, что семга является анадромным видом и ей свойственен сложный жизненный цикл: мальковый период она проводит в пресной речной воде, основной нагул и начало полового созревания – в соленой морской. По этой причине у семги, в отличие от жилых видов, выделяют два периода повышенной уязвимости. Первый совпадает по времени с ранним онтогенезом

(инкубация, выклев, переход на экзогенное питание, первая зимовка), второй – с перестройкой организма, направленной на обитание в гиперосмотической среде [Алексеев, 2003]. Принято считать, что выживаемость семги на этапе от покатной до нерестовой миграции составляет 5–10 %. После нереста семга совершает миграцию в море, испытывая, как и смолты, перестройку водно-солевого обмена с гиперосмотического на гипоосмотический. Вероятнее всего, этот процесс, сопряженный с повышенной смертностью, переживают и скатывающиеся в море отнерестившиеся особи (вальчаки), что и объясняет невысокий процент остатка. По сообщению Э. Л. Бакштанского и М. Я. Яковенко [1976], выживаемость семги после нереста в реке высокая: в р. Варзуга скатывается 20–40 % от всех зашедших в реку лососей, выживаемость в море гораздо меньше – 3,7 %. Основной причиной гибели является крайняя истощенность вальчаков после нереста.

После нереста и зимовки скатывающиеся лососи имеют своеобразный внешний вид, отличающий их от анадромных лососей: они очень худые, на фоне прогонистого тела голова и хвостовой плавник кажутся неестественно большими. Чешуя серебристого цвета, но не так легко отстает от тела, как у недавно зашедшего в реку лосося. Начало ската вальчаков в р. Варзуга наблюдается весной после ледохода и продолжается до июля. До конца июля отмечаются поимки меченых в р. Варзуга вальчаков в пределах Белого моря. Среди таких рыб чаще встречаются самки [Мельникова, 1962]. Значительная их часть в короткие сроки покидает Белое море, мигрируя вдоль Зимнего берега. Пути катадромной миграции вальчаков совпадают с путями миграции смолтов. Вальчаки как бы повторяют свой прошлогодний путь к нерестилищам в обратном направлении, стараются уйти через Горло Белого моря на обычные для семги районы нагула в Баренцевом, реже в Норвежском морях [Бакштанский, Яковенко, 1976]. С учетом того, что средняя скорость миграции составляет 16 км/сутки, за один месяц семга способна преодолеть расстояние в 500 км. Миграция вальчаков может состояться не только весной, но и осенью, сразу после нереста. Так, по мнению финских ученых, время миграции вальчаков атлантического лосося является результатом адаптивного использования среды обитания в зависимости от физического состояния по окончании нереста. Особи с низкими запасами энергии рано мигрируют в опасную, но продуктивную морскую среду обитания, тогда как экземпляры с большими запасами энергии остаются в без-

опасной, но менее продуктивной среде обитания [Halttunen et al., 2013].

Возрастной состав повторно нерестующих лососей на первый взгляд достаточно разнообразен за счет комбинаций разного речного и морского возраста рыб. Но из всего этого многообразия можно выделить две основные, наиболее часто встречающиеся группы. К первой группе относятся лососи, скатившиеся после первого нереста в море весной, совершившие непродолжительный морской нагул и вернувшиеся летом того же года. Чаще всего это рыбы в возрасте: 2+1+Sm+, 3+1+Sm+, 4+1+Sm+, 5+1+Sm+, 2+2+Sm+, 3+2+Sm+, 4+2+Sm+, 5+2+Sm+. Общее обозначение R+SW+SM+. Здесь R – речной мальковый период, SW – период морского нагула, SM – нерестовая метка. Доля таких рыб среди всех повторно нерестующих составляет 70–80 % в р. Тулома (наши данные) и 97–98 % в р. Варзуга [Лысенко, Берестовский, 1999]. Вторая группа объединяет производителей, которые после первого нереста и ската провели полный год в море, нагуливаясь в традиционных отдаленных районах Северной Атлантики. В этом случае обозначение возраста выглядит, например, так: 2+1+Sm+1+, 3+2+Sm+1+, а в общем виде R+SW+SM+1+. Лососей в таком возрасте – от 2 до 30 % от общей численности остатка. Крайне редко в уловах встречаются лососи с двумя нерестовыми метками или с перерывом в два года между нерестами: R+SW+SM+1+SM+, R+SW+SM+2+.

На основании собственных и литературных данных мы обобщили информацию об особенностях биологии атлантического лосося, достаточную для определения временных интервалов, в течение которых повторно нерестующая семга может быть наиболее уязвима к тем или иным условиям среды.

Прежде всего мы предприняли попытку установить, не имеет ли многолетняя динамика численности повторно нерестующих особей общих тенденций. Простое попарное сопоставление исследуемого показателя не выявило статистически значимых связей и синхронности изменений доли остатка во всех четырех популяциях.

Следующим шагом стал поиск статистически значимых связей между долей остатка и среднегодовой температурой в Баренцевом море в слое 0–50 м в год, предшествующий повторному нересту. Результат приводится в таблице. В популяциях лосося рек Кола, Тулома и Поной коэффициенты корреляции оказались небольшими (0,19, 0,18 и –0,37 соответственно), а в популяции р. Варзуга наблюдалась

Коэффициенты корреляционной связи доли остатка с гидрологическими показателями

Coefficients of the correlation relationship of the re-spawners to hydrological indicators

| Фактор среды Environmental factor | Коэффициенты корреляции Correlation coefficients | | | |
|---|---|------------------|----------------|--------------------|
| | Кола Kola | Тулома Tuloma | Поной Ponoy | Варзуга Varzuga |
| Температура моря в год нереста / Temperature of the sea in the year of spawning (°C) | -0,19 | 0,00 | -0,07 | -0,57 |
| Температура моря в предшествующий нересту год / Temperature of the sea in the year preceding spawning (°C) | 0,19 | 0,18 | -0,37 | -0,65 |
| Температура реки в июне в год нереста / Temperature of the river in June in the year of spawning (°C) | 0,26 | 0,25 | -0,40 | -0,24 |
| Температура реки в июле в год нереста / Temperature of the river in July in the year of spawning (°C) | 0,53 | -0,20 | -0,18 | 0,42 |
| Уровень реки в апреле в год нереста River level in April in the year of spawning | 0,48 | н/д no data | н/д no data | -0,65 |
| Уровень реки в мае в год нереста River level in May in the year of spawning | 0,60 | н/д no data | н/д no data | -0,44 |
| Уровень реки в июне в год нереста River level in June in the year of spawning | 0,40 | н/д no data | н/д no data | -0,30 |

средняя связь ($r = -0,65$). Температура моря в год нерестовой миграции и нереста оказывает почти такой же эффект: в одной лишь популяции лосося реки Варзуга выявлена статистически значимая связь величины доли остатка с этой переменной ($r = -0,57$).

Интересно, что зависимость обратная, то есть по мере повышения температуры уменьшается доля лососей, возвращающихся на нерест повторно. Изначально мы полагали, что выживаемость вальчаков, по аналогии с выживаемостью смолтов, положительно связана с температурными условиями в море.

Речные температуры также не оказывают выраженного влияния на динамику доли остатка (см. табл.). Только в р. Кола июльская температура в год нереста продемонстрировала средней силы связь с зависимой переменной ($r = 0,53$). Возможно, обнаруженная зависимость носит случайный характер. У атлантического лосося р. Кола к концу второго десятилетия 2000-х годов наблюдаются заметные изменения большинства популяционных характеристик. Негативную роль в выявленных изменениях популяционных характеристик играют антропогенные факторы, такие как незаконный лов и искусственное воспроизводство. Совокупное воздействие этих факторов могло привести к нарушению структуры популяции и изменению сроков миграции [Зубченко и др., 2003; Алексеев и др., 2018].

Самое выраженное влияние на динамику доли повторно нерестующей семги оказывает уровневый режим. Высота уровня реки в весенний период отражает интенсивность паводка. Как правило, паводок в реках бассейна

Баренцева моря приходится на май, в реках бассейна Белого моря, расположенных южнее, – на апрель. Сила паводка определяет интенсивность схода льда. В р. Кола обнаружена средняя положительная корреляционная связь величины остатка и уровня воды в мае в год нереста ($r = 0,60$), в р. Варзуга связь также была выраженной, но только с уровнем реки в апреле и с обратным знаком ($r = -0,65$) (см. табл.).

Объяснение разнонаправленному влиянию паводка на динамику доли остатка следует искать в гидрологических особенностях рек. Кола в верхнем течении представляет собой короткие и сильно порожистые протоки, соединяющие русловые озера; здесь пороги следуют непрерывно, лишь изредка разъединяясь небольшими плесами. Среднее и нижнее течение реки характеризуется протяженными порожистыми участками и глубокими плесами [Зубченко и др., 2003]. Холмистый ландшафт приводит к резкому подъему воды в паводок и быстрому сходу льда. Это обстоятельство можно рассматривать в качестве благоприятного фактора, поскольку вальчаки используют энергию потока для скорейшего ската в море. Кроме того, эстуарная зона Кольского залива, куда впадает р. Кола, за счет большого количества речной воды распресняется, что способствует постепенному переходу на гипоосмотический тип водно-солевого обмена.

Варзуга отличается особым гидрологическим режимом. На большем протяжении русло этой реки мелководное, состоит из череды мелких перекатов, которые перемежаются с неглубокими плесами. В период весеннего

паводка при высоком уровне воды массы льда часто образуют значительные заторы. Во избежание наводнений в черте села Варзуга часто разрушают лед при помощи взрывов. Согласно наблюдениям ряда авторов, возврат в реку семги на повторный нерест зависит от силы весеннего ледохода: если ледоход мощный, то погибает много отнерестившейся и ослабленной рыбы. Например, от нерестового стада 1981–1982 гг. численностью 12,9 тыс. экз. на повторный нерест пришло 6,6 %, а от отнерестившихся в 1987–1988 гг. лососей численностью 85,0 тыс. экз. – только 1,8 % [Лысенко, 1994]. В 1997 г. от богатого по численности отнерестившегося стада повторно вернулись в реку всего 0,5 % производителей [Лысенко, Берестовский, 1999]. С. М. Калюжин [2004] также называет ледовые явления причиной высокой смертности отнерестившейся семги. По свидетельству автора, часто рыба гибнет весной следующего после нереста года по причине движения льда. На других реках подобных экстремальных ледовых явлений почти никогда не наблюдается.

Вероятнее всего, доля остатка среди нерестового стада атлантического лосося зависит от общего состояния воспроизводства. В популяциях, которые не испытывают значительного пресса промысла и не подвержены иным вредным воздействиям антропогенного характера, наблюдается большее разнообразие возрастной структуры: присутствуют впервые нерестующие лососи старших возрастов и рыбы, нерестующие повторно, иногда многократно. Например, высокая доля повторных производителей наблюдается в популяциях атлантического лосося наиболее протяженных и продуктивных в отношении лосося рек Мирамичи (Канада) [Reid, Chaput, 2012], Тено (Финляндия, Норвегия) [Niemela et al., 2006]. Напротив, уменьшение вплоть до полного исчезновения лососей, нерестящихся повторно, наблюдаемое в реке Умба, является отражением глубокой и длительной депрессии численности этого вида вследствие пресса незаконного лова [Алексеев, Криксунов, 1999; Веселов и др., 2006; Зубченко и др., 2007].

В силу редкой встречаемости повторно нерестующие особи обычно не учитываются при разработке моделей прогноза численности [Алексеев, 2003]. Между тем известно, что при благоприятных условиях от одной отнерестившейся самки может вернуться до 15 потомков [Азбелев, 1958]. Поскольку практические действия по восстановлению запасов семги должны быть направлены на увеличение числа производителей, в первую очередь самок

[Алексеев, Зубченко, 2017], роль повторно нерестующих особей, представленных в основном самками, в воспроизводстве популяции атлантического лосося может быть очень весомой.

Заключение

Современное соотношение повторно нерестующей семги (остатка) и производителей, впервые мигрирующих на нерест (пополнения), в нерестовом стаде в реках Мурманской области представляется типичным для этого вида.

Отсутствие синхронности в динамике возврата на повторный нерест лососей в разные реки свидетельствует о наличии индивидуальных для каждой реки факторов, ответственных за формирование величины остатка. Не получено убедительных доказательств одинакового влияния речных и океанических температур, как и уровня воды в реках, на динамику доли повторно нерестующих особей в изучаемых популяциях, поскольку обнаруженные корреляционные связи не являются в одинаковой степени выраженными и однонаправленными для всех четырех рассмотренных популяций.

Доля остатка в нерестовом стаде семги зависит от общего состояния воспроизводства. В популяциях, наименее подверженных антропогенному воздействию, наблюдается большая доля повторно нерестующих лососей.

Литература

- Азбелев В. В. Некоторые данные по возврату семги от известного числа производителей // Научно-технический бюллетень ПИНРО. 1958. Т. 6, № 2. С. 53–55.
- Азбелев В. В., Громов Г. Д., Лагунов И. И. О повторном нересте семги // Вопросы ихтиологии внутренних водоемов. Петрозаводск: Гос. изд-во КАССР, 1956. С. 131–140.
- Алексеев М. Ю. Изучение динамики численности нерестового стада атлантического лосося реки Тулома с помощью математической модели // Вопросы рыболовства. 2003. Т. 4, № 2(14). С. 246–263.
- Алексеев М. Ю., Криксунов Е. А. Современное состояние стада семги реки Умба // Адаптация и эволюция живого населения полярных морей в условиях океанического перигляциала. Апатиты: КНЦ РАН, 1999. С. 224–231.
- Алексеев М. Ю., Зубченко А. В. Причины депрессивного состояния стада атлантического лосося реки Варзуга (Кольский полуостров) // Ученые записки ПетрГУ. 2017. Т. 163, № 2. С. 16–23.
- Алексеев М. Ю., Зубченко А. В., Николаев А. М., Шкателов А. П. Влияние заводского воспроизводства на динамику возрастной и половой структуры по-

пуляции атлантического лосося р. Кола (бассейн Баренцева моря) // Рыбохозяйственные водоемы России: фундаментальные и прикладные исследования: Матер. II Всерос. науч. конф. с междунар. участием. СПб.: ГосНИОРХ, 2018. С. 20–26.

Антонова В. П., Чукурина Н. А. Влияние морского промысла на состояние запасов семги р. Печоры // Рыбное хозяйство. 1984. № 12. С. 25–29.

Бакштанский Э. Л., Яковенко М. Я. Миграция вальчаков атлантического лосося из р. Варзуга // Труды ВНИРО. 1976. Т. 33. С. 33–38.

Веселов А. Е., Зубченко А. В., Алексеев М. Ю., Калюжин С. М., Красовский В. В., Лупандин А. И. Депрессивное состояние воспроизводства атлантического лосося реки Умба и меры по его преодолению // Рыбное хоз-во. 2006. № 6. С. 81–84.

Зубченко А. В., Долотов С. И., Крылова С. С., Лазарева Л. В. Лососевые реки Кольского полуострова. Река Кола. Мурманск: ПИНРО, 2003. 66 с.

Зубченко А. В., Калюжин С. М., Веселов А. Е., Алексеев М. Ю., Красовский В. В., Балашов В. В., Аликов Л. В. Особенности воспроизводства атлантического лосося (*Salmo salar* L.) в реке Умба (Кольский полуостров). Петрозаводск: Скандинавия, 2007. 164 с.

Ижевский Г. К. Системная основа прогнозирования океанологических условий и воспроизводства промысловых рыб. М., 1964. 166 с.

Калюжин С. М. Атлантический лосось Белого моря: проблемы воспроизводства и эксплуатации. Петрозаводск: ПетроПресс, 2004. 264 с.

Лакин Г. Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1968. 288 с.

Лысенко Л. Ф. Массовая гибель семги в р. Варзуга // Рыбное хоз-во. 1994. № 4. С. 32.

Лысенко Л. Ф., Берестовский Е. Г. Лососи реки Варзуга. Препринт. Мурманск, 1999. 36 с.

Мартынов В. Г. Сбор и первичная обработка биологических материалов из промысловых уловов атлантического лосося. Сыктывкар: Коми науч. центр УРО АН СССР, 1987. 36 с.

Мельникова М. Н. Методика и результаты мечения вальчаков семги в р. Варзуга в 1958–1959 гг. // Научно-технический бюллетень ГосНИОРХ. 1962. № 15. С. 78–81.

Монастырский Г. Н. О типах нерестовых популяций у рыб. Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.: АН СССР, 1953. С. 295–305.

Arnason A. N., Kirby C. W., Schwarz C. J., Irvine J. R. Computer analysis of data from stratified mark-recovery experiments for estimation of salmon escapements and other populations // Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. 1996. No. 2106. 37 pp.

Jokikokko E., Jutila E. Effect of fishing regulation on the occurrence of repeat spawners and age distribution of Atlantic salmon in a northern Baltic river // Article in Fisheries Management and Ecol. 2005. Vol. 12(5). P. 341–347. doi: 10.1111/j.1365-2400.2005.00457.x

Halttunen E., Jensen J. L. A., Næsje T. F., Davidsson J. G., Thorstad E. T., Chittenden C. M., Hamel S., Primicerio R., Rikardsen A. H. State-dependent migratory timing of posts pawner Atlantic salmon (*Salmo salar*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2013. Vol. 70(7). P. 1063–1071. doi: 10.1139/cjfas-2012-0525

Hubley P. B., Amiro P. G., Gibson A. J. F., Lacroix G. L., Redden A. M. Survival and behaviour of migrating Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) kelts in river, estuarine, and coastal habitat // ICES J. Mar. Sci. 2008. Vol. 65. P. 1626–1634. doi: 10.1093/icesjms/fsn129

Niemela E., Orell P., Erkinaro J., Dempson J. B., Brørs S., Svenningk M. A., Hassinen E. Previously spawned Atlantic salmon ascend a large subarctic river earlier than their maiden counterparts // J. Fish Biol. 2006. Vol. 69. P. 1151–1163. doi: 10.1111/j.1095-8649.2006.01190.x

Reid J. E., Chaput G. Spawning history influence on fecundity, egg size, and egg survival of Atlantic salmon (*Salmo salar*) from the Miramichi River, New Brunswick, Canada // ICES J. Mar. Sci. 2012. Vol. 69. P. 1678–1685. doi: 10.1093/icesjms/fss091

Поступила в редакцию 22.07.2020

References

Alekseev M. Yu. Izuchenie dinamiki chislennosti nerestovogo stada atlanticheskogo lososya reki Tuloma s pomoshch'yu matematicheskoi modeli [Study of the Atlantic salmon spawning population dynamics in the Tuloma River using a mathematical model]. *Vopr. rybolovstva* [Fishery Iss.]. 2003. Vol. 4, no. 2(14). P. 246–263.

Alekseev M. Yu., Kriksunov E. A. Sovremennoe sostoyanie stada semgi reki Umba [The current state of salmon population in the Umba River]. *Adaptatsiya i evolyutsiya zhivogo naseleniya polyarnykh morei v usloviyakh okeanicheskogo periglyatsiala* [Adaptation and evolution of the wildlife of the Arctic seas under the conditions of oceanic periglacial]. Apatity: KSC RAS, 1999. P. 224–231.

Alekseev M. Yu., Zubchenko A. V. Prichiny depressivnogo sostoyaniya stada atlanticheskogo lososya reki Varzuga (Kol'skii poluostrov) [The causes of the depressive state of the stock of Atlantic salmon of the Varzuga River

(Kola Peninsula)]. *Uchenye zapiski PetrGU* [Proceed. Petrozavodsk St. Univ.]. 2017. Vol. 163, no. 2. P. 16–23.

Alekseev M. Yu., Zubchenko A. V., Nikolaev A. M., Shkatelov A. P. Vliyaniye zavodskogo vosproizvodstva na dinamiku vozrastnoi i polovoi struktury populyatsii atlanticheskogo lososya r. Kola (bassein Barentseva morya) [The effect of farm reproduction on the dynamics of the age and sex structure of the Atlantic salmon population in the Kola River (the Barents Sea basin)]. *Rybokhozyaistvennye vodoemy Rossii: fund. i priklad. issled.*: Mat. II Vseros. nauch. konf. s mezhdunar. uch. [Fishery ponds of Russia: fund. appl. research. Proceed. 2nd All-Russ. sci. conf. with int. part.]. St. Petersburg: GosNIORH, 2018. P. 20–26.

Antonova V. P., Chuksina N. A. Vliyaniye morskogo промысла na sostoyaniye zapasov semgi r. Pechory [The effect of marine fishery on the state of salmon stocks in the Pechora River]. *Rybnoe khozyaistvo* [The Fisheries J.]. 1984. No. 12. P. 25–29.

Azbelev V. V. Nekotorye dannye po vozvratu semgi ot izvestnogo chisla proizvoditelei [Some data on salmon return from a known number of producers]. *Nauchno-tekhn. byull. PINRO* [PINRO (Polar Branch of VNIRO) Sci. Tech. Bull.]. 1958. No. 2(6). P. 53–55.

Azbelev V. V., Gromov G. D., Lagunov I. I. O povtornom nereste semgi [On repeated spawning of salmon]. *Vopr. ikhtiol. vnutr. vodoemov* [Iss. of ichthyol. of inland water bodies]. Petrozavodsk: Gos. izd-vo KASSR, 1956. P. 131–140.

Bakhtanskii E. L., Yakovenko M. Ya. Migratsiya val'chakov atlanticheskogo lososya iz r. Varzuga [The migration of kelts of the Atlantic salmon from the Varzuga River]. *Trudy VNIRO* [VNIRO Proceed.]. 1976. Vol. 33. P. 33–38.

Izhevskii G. K. Sistemnaya osnova prognozirovaniya okeanologicheskikh uslovii i vosproizvodstva promyslovykh ryb [The systematic basis for predicting oceanological conditions and the reproduction of commercial fish]. Moscow, 1964. 166 p.

Kalyuzhin S. M. Atlanticheskii losos' Belogo morya: problemy vosproizvodstva i ekspluatatsii [The Atlantic salmon of the White Sea: the problems of reproduction and exploitation]. Petrozavodsk: PetroPress, 2004. 264 p.

Lakin G. F. Biometriya [Biometrics]. Moscow: Vysshaya shkola, 1968. 288 p.

Lysenko L. F. Massovaya gibel' semgi v r. Varzuga [Mass death of salmon in the Varzuga River]. *Rybnoe khozyaistvo* [The Fisheries J.]. 1994. Vol. 4. 32 p.

Lysenko L. F., Berestovskii E. G. Lososi reki Varzuga [Salmon of the Varzuga River]. Murmansk: Preprint, 1999. 36 p.

Martynov V. G. Sbor i pervichnaya obrabotka biologicheskikh materialov iz promyslovykh ulovov atlanticheskogo lososya [Collection and primary processing of biological materials from the commercial catches of the Atlantic salmon]. Syktyvkar: Komi SC UrB of RAS, 1987. 36 p.

Mel'nikova M. N. Metodika i rezul'taty mecheniya val'chakov semgi v r. Varzuga v 1958–1959 gg. [Methods and results of kelts tagging in the Varzuga River in 1958–1959]. *Nauchno-tekhn. byull. GoSNIORKh* [Sci. Tech. Bull. National Research Inst. of Lake and River Fisheries]. Leningrad, 1962. No. 15. P. 78–81.

Monastyrskii G. N. O tipakh nerestovykh populatsii u ryb. Ocherki po obshchim voprosam ikhtiologii [On types of spawning populations of fish. Essays on general issues of ichthyology]. Moscow: AN SSSR, 1953. P. 295–305.

Veselov A. E., Zubchenko A. V., Alekseev M. Yu., Kalyuzhin S. M., Krasovskii V. V., Lupandin A. I. De-

pressivnoe sostoyanie vosproizvodstva atlanticheskogo lososya reki Umba i mery po ego preodoleniyu [The depressive state of reproduction of the Atlantic salmon in the Umba River and measures to overcome it]. *Rybnoe khozyaistvo* [The Fisheries J.]. 2006. Vol. 6. P. 81–84.

Zubchenko A. V., Dolotov S. I., Krylova S. S., Lazareva L. V. Lososevye reki Kol'skogo poluostrova. Reka Kola [Salmon rivers of the Kola Peninsula. The Kola River]. Murmansk: PINRO, 2003. 66 p.

Zubchenko A. V., Kalyuzhin S. M., Veselov A. E., Alekseev M. Yu., Krasovskii V. V., Balashov V. V., Alikov L. V. Osobennosti vosproizvodstva atlanticheskogo lososya (*Salmo salar* L.) v reke Umba (Kol'skii poluostrov) [Features of the reproduction of the Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the Umba River (Kola Peninsula)]. Petrozavodsk: Scandinavia, 2007. 164 p.

Arnason A. N., Kirby C. W., Schwarz C. J., Irvine J. R. Computer analysis of data from stratified mark-recovery experiments for estimation of salmon escapements and other populations. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.* 1996. No. 2106. 37 p.

Jokikokko E., Jutila E. Effect of fishing regulation on the occurrence of repeat spawners and age distribution of Atlantic salmon in a northern Baltic river. *Fish. Manag. Ecol.* 2005. Vol. 12(5). P. 341–347. doi: 10.1111/j.1365-2400.2005.00457.x

Halttunen E., Jensen J. L. A., Næsje T. F., Davidsson J. G., Thorstad E. T., Chittenden C. M., Hamel S., Primicerio R., Rikardsen A. H. State-dependent migratory timing of posts pawner Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2013. Vol. 70(7). P. 1063–1071. doi: 10.1139/cjfas-2012-0525

Hubleby P. B., Amiro P. G., Gibson A. J. F., Lacroix G. L., Redden A. M. Survival and behaviour of migrating Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) kelts in river, estuarine, and coastal habitat. *ICES J. Mar. Sci.* 2008. Vol. 65. P. 1626–1634. doi: 10.1093/icesjms/fsn129

Niemela E., Orell P., Erkinaro J., Dempson J. B., Brørs S., Svenningk M. A., Hassinen E. Previously spawned Atlantic salmon ascend a large subarctic river earlier than their maiden counterparts. *J. Fish Biol.* 2006. Vol. 69. P. 1151–1163. doi: 10.1111/j.1095-8649.2006.01190.x

Reid J. E., Chaput G. Spawning history influence on fecundity, egg size, and egg survival of Atlantic salmon (*Salmo salar*) from the Miramichi River, New Brunswick, Canada. *ICES J. Mar. Sci.* 2012. Vol. 69. P. 1678–1685. doi: 10.1093/icesjms/fs091

Received July 22, 2020

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Алексеев Максим Юрьевич

ведущий научный сотрудник лаб. биоресурсов внутренних водоемов, к. б. н.

Полярный филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ПИНРО им. Н. М. Книповича) ул. Академика Книповича, 6, Мурманск, Россия, 183038 эл. почта: mal@pinro.ru

CONTRIBUTORS:

Alekseev, Maxim

Polar Branch of All-Russian Research Institute of Marine Fisheries and Oceanography (PINRO named after N. M. Knipovich) 6 Akademika Knipovicha St., 183038 Murmansk, Russia e-mail: mal@pinro.ru

Ткаченко Артем Владимирович

заведующий лаб. биоресурсов внутренних водоемов
Полярный филиал Всероссийского научно-
исследовательского института рыбного хозяйства
и океанографии (ПИНРО им. Н. М. Книповича)
ул. Академика Книповича, 6, Мурманск, Россия, 183038
эл. почта: tkach@pinro.ru

Шкателов Антон Павлович

старший инженер лаб. биоресурсов внутренних водоемов
Полярный филиал Всероссийского научно-
исследовательского института рыбного хозяйства
и океанографии (ПИНРО им. Н. М. Книповича)
ул. Академика Книповича, 6, Мурманск, Россия, 183038
эл. почта: antoshka@pinro.ru

Tkachenko, Artem

Polar Branch of All-Russian Research Institute
of Marine Fisheries and Oceanography
(PINRO named after N. M. Knipovich)
6 Akademika Knipovicha St., 183038 Murmansk, Russia
e-mail: tkach@pinro.ru

Shkatelov, Anton

Polar Branch of All-Russian Research Institute
of Marine Fisheries and Oceanography
(PINRO named after N. M. Knipovich)
6 Akademika Knipovicha St., 183038 Murmansk, Russia
e-mail: antoshka@pinro.ru