

ОСНОВНЫЕ ФАКТОРЫ ЕСТЕСТВЕННОГО ВОСПРОИЗВОДСТВА  
АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ *SALMO SALAR* L. В БЕЛОМОРСКИХ РЕКАХ  
КОЛЬСКОГО ПОЛУОСТРОВА

*Д.С. Павлов<sup>1</sup>, А. Е. Веселов<sup>2</sup>, В.В. Костин<sup>1</sup>, Д.А. Ефремов<sup>2</sup>, М.А. Ручьев<sup>1</sup>*

<sup>1</sup>*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН*

<sup>2</sup>*Институт биологии Карельского научного центра РАН,*

*[veselov@krc.karelia.ru](mailto:veselov@krc.karelia.ru)*

Развитие Арктической зоны РФ оказывает существенное влияние на биологические ресурсы этого региона. Важной частью этих ресурсов являются анадромные рыбы и, прежде всего, атлантический лосось. Сохранение и эксплуатация популяций этого вида требует знания основных факторов, определяющих его естественное воспроизводство.

Значительная часть ареала атлантического лосося расположена на территории Мурманской области и в Карелии, где этот вид воспроизводится в реках бассейнов Баренцева и Белого морей, а также озер –Ладожского, Онежского, Куйто, Каменное и Сегозеро. Первые обобщения по распространению лосося на Северо-Западе России были сделаны еще в XIX веке (Озерецковский, 1812; Данилевский, 1862, 1875; Кесслер, 1864, 1868; и др.). Затем в первой половине XX века наиболее крупный вклад в исследование лосося внесли академик Л.С. Берг (1916, 1923, 1932, 1935, 1948), известные ихтиологи В.Р. Аллеев (1913, 1928) и В.К. Солдатов (1920). Тогда же с 30-х годов начались систематические исследования биологии лосося в морской и речной периоды жизни (Труды КНИРС, 1935; Новиков, 1936; 1947; 1953; Казаков, 1982; Казаков, Веселов, 1998; Черницкий, 1993; Калюжин, 2003; Мартынов, 2007 и др.). Однако в этих работах недостаточно были освещены особенности воспроизводства лосося и характеристики нересто-выростных участков (НВУ) в различных по гидрологии речных и озерно-речных системах. Инвентаризация лососевых рек и создание баз данных по факторам естественного воспроизводства этого вида практически не проводились. Учет биологических ресурсов в специализированных ГИС и базах данных обеспечивает основу мониторинга и прогноза состояния биоресурсов. Это перспективное направление развивается в ряде зарубежных исследовательских центров (Baltic Salmon Rivers, 1999; Der Lachs..., 2008). Оно было начато и в нашей стране (Казаков, 1983; Веселов, Калюжин, 2001; Биология, ..., 2005; Веселов, 2006; Зубченко и др., 2007; Калюжин и др., 2009; и др.). Создание базы данных и ГИС «Лососевые реки и популяции рыб Европейского Севера России» является одной из задач нашего проекта «Экологические основы сохранения естественного воспроизводства и биоразнообразия анадромных рыб арктической зоны РФ», выполняемого по программе «Поисковые фундаментальные научные исследования в интересах развития Арктической зоны Российской Федерации».

Цель настоящей работы — на основе собранной базы данных выявить факторы, определяющие эффективность естественного воспроизводства атлантического лосося в беломорских реках Кольского полуострова.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для выполнения поставленной цели был проведен многомерный статистический анализ количественных параметров указанной выше базы данных. Всего в базу включено 147 рек бассейнов Баренцева, Белого и Балтийского морей, Ладожского и Онежского озёр. В данной работе для анализа были взяты только беломорские реки Кольского полуострова (рис. 1) — 24 реки, по которым имеются наиболее полные сведения.

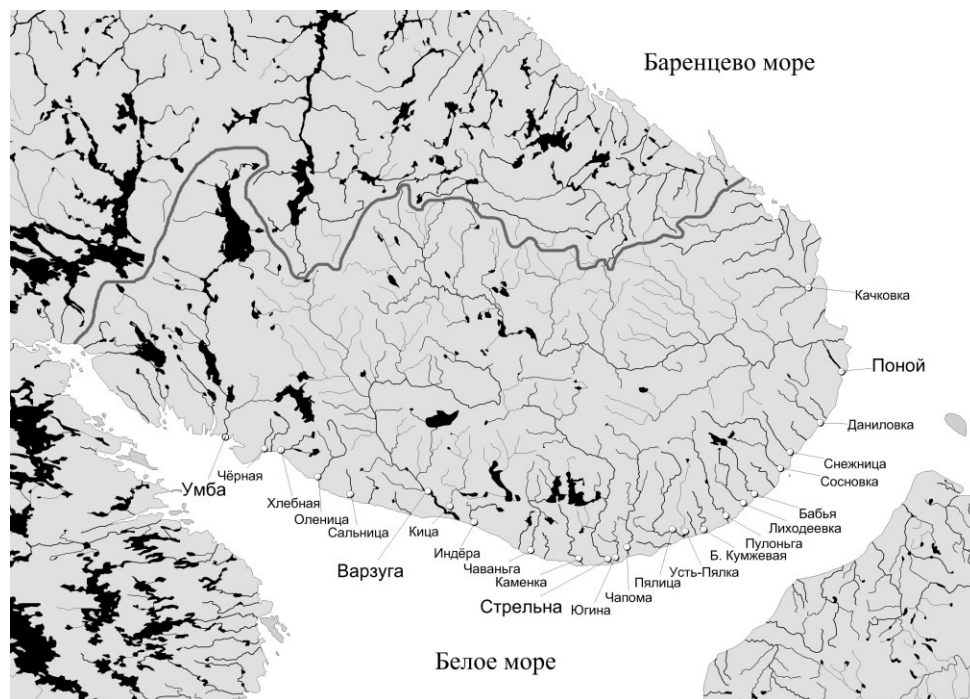


Рис. 1. Схема расположения лососевых нерестовых рек беломорского бассейна Кольского полуострова.

Для анализа из указанной базы данных были выбраны 20 экологических показателей, отражающих гидрологические и биологические характеристики лососевых рек: длина реки (км), площадь водосбора реки (км<sup>2</sup>), падение (разница высоты русла реки над уровнем моря в истоке и устье, м), относительное падение (м/км), общая озерность бассейна реки (%); модуль стока (л/с/км<sup>2</sup>); среднегодовой расход воды в устье (м<sup>3</sup>/с), площадь НВУ атлантического лосося (м<sup>2</sup>); число притоков I порядка, влияние рыболовства (экспертная оценка в баллах), лесистость бассейна реки (%), заболоченность бассейна реки (%), фактическая численность производителей атлантического лосося (экз.), фактическая численность смолтов лосося (экз.), средняя плотность молоди атлантического лосося на НВУ (экз./100 м<sup>2</sup>), потенциальная численность смолтов (экз.); потенциальная численность производителей (экз.), число видов рыб и возраст смолтификации (год). Курсивом выделены расчетные показатели, остальные параметры были получены в результате проведенных исследований.

Сбор материала для базы данных осуществляли в 23 экспедициях в период с 1999 по 2014 гг. Для сбора и обработки ихтиологических материалов использованы стандартные и оригинальные методики (Правдин, 1966; Митанс, 1971, 1973; Смирнов, Шустов, 1978; Павлов и др., 1999, 2007; Обзор методов..., 2000; Веселов, Калюжин, 2001). Основная часть этих методов изложена в руководстве, созданном с нашим участием (Кузищин и др., 2009). Численность производителей лососевых и процент их вылова от численности нерестового стада определяли по результатам мечения, и по результатам учета рыб на рыбоучетных заграждениях (РУЗ), по данным литературы (Зубченко и др., 1991; Калюжин, 2003; Реестр..., 2011), по отчетам рыбохозяйственных и научных организаций о вылове рыб, по опросным и архивным материалам из фондов ПИНРО и ФГУ «Мурманрыбвод». Плотность молоди лососевых и других видов рыб оценивали методом электролова на контрольных НВУ разного типа (Zippin, 1958). Маршрутные съемки рек осуществляли на лодках от истока до устья, комбинируя их с пешим, автомобильным и вертолетным обследованием. Измеренные гидрологические

характеристики НВУ наносили на 3-D топографические схемы (Кузьмин, 1974, 1985; Шустов, 1983). Часть работ по обследованию НВУ выполняли с использованием видеотехники с дальнейшей расшифровкой данных. Оценивали площади НВУ и их качество: фракционный состав грунтов, скорости течения, глубины, степень заиления и зарастания (Обзор методов..., 2000). Потенциальную численность производителей и смолтов атлантического лосося вычисляли как произведение площади НВУ на эмпирический коэффициент, полученный на основании комплексной оценки (Power, 1973) ряда показателей, включая данные о кормовой базе молоди лосося, плотности молоди разных возрастных групп.

Основные гидрологические характеристики рек были взяты из литературы (Григорьев, 1933; Ресурсы..., 1972; Каталог рек..., 1962; Берсонов, 1960) уточнены и дополнены в ходе экспедиционных исследований.

Влияние отдельных факторов выявляли путем статистической обработки материалов собранной базы данных стандартными методами корреляционного, кластерного и регрессионного анализа при помощи пакета программ Statistica 7. При проведении регрессионного анализа использовали метод «анализа сверху». Он заключается в том, что первоначально в анализ включали все количественные характеристики рек, а затем последовательно исключали наименее значимые параметры, до получения уравнения со всеми достоверными коэффициентами. Этот метод позволяет выявить все значимые факторы в анализируемой выборке.

### **РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ**

На основе проведенного анализа выявлено, что весьма велика вариабельность основных гидрологических параметров исследуемых рек и площади НВУ — последняя различается на три порядка; площадь водосбора, длина рек, расход воды — на два порядка. Биологические показатели различаются не меньше, чем гидрологические, например, по численности производителей популяции различаются в десятки тысяч раз. Это не позволяет без многомерных статистических методов выявить ведущие факторы исследуемых явлений. Поэтому в работе применены кластерный и многофакторный регрессионный анализы.

#### **Систематизация лососевых рек.**

Систематизация лососевых рек проводилась неоднократно, но она носила, в основном, качественный характер и была основана на небольшом количестве классифицирующих признаков. Одна из наиболее известных классификаций была предложена С.В. Григорьевым (1933). Он, учитывая расположение озер и притоков, соединяющих их с главным руслом, выделил 3 типа речных систем. Первый тип — крупные озера и большая часть второстепенных озер расположены в верхней трети бассейна реки. Второй тип — озера расположены почти равномерно или каскадом по системе реки. Третий тип — река служит стоком крупного озера. Однако реки характеризуются и другими гидрологическими показателями, имеющими значение для воспроизводства лосося. В связи с этим, нами (Веселов, 2006) в существующую классификацию был введен показатель «разветвленность», что позволило среди рек различной протяженности и гидрологии выделить 7 основных типов: I. Малые неразветвленные или с 1–2 притоками без озер; II. Средние и крупные, сильно разветвленные, озерность менее 3%; III. Неразветвленный сток крупного озера; IV. Крупное озеро в устье; V. Разветвленный сток крупного озера; VI. Разветвленный сток группы озер; VII. Разветвленный сток каскада озер.

Кластерный анализ показал, что беломорские реки Кольского полуострова разделяются на четыре одинаковых кластера, как по всем показателям базы данных, так и только по площади НВУ и гидрологическим характеристикам рек (рис. 2).

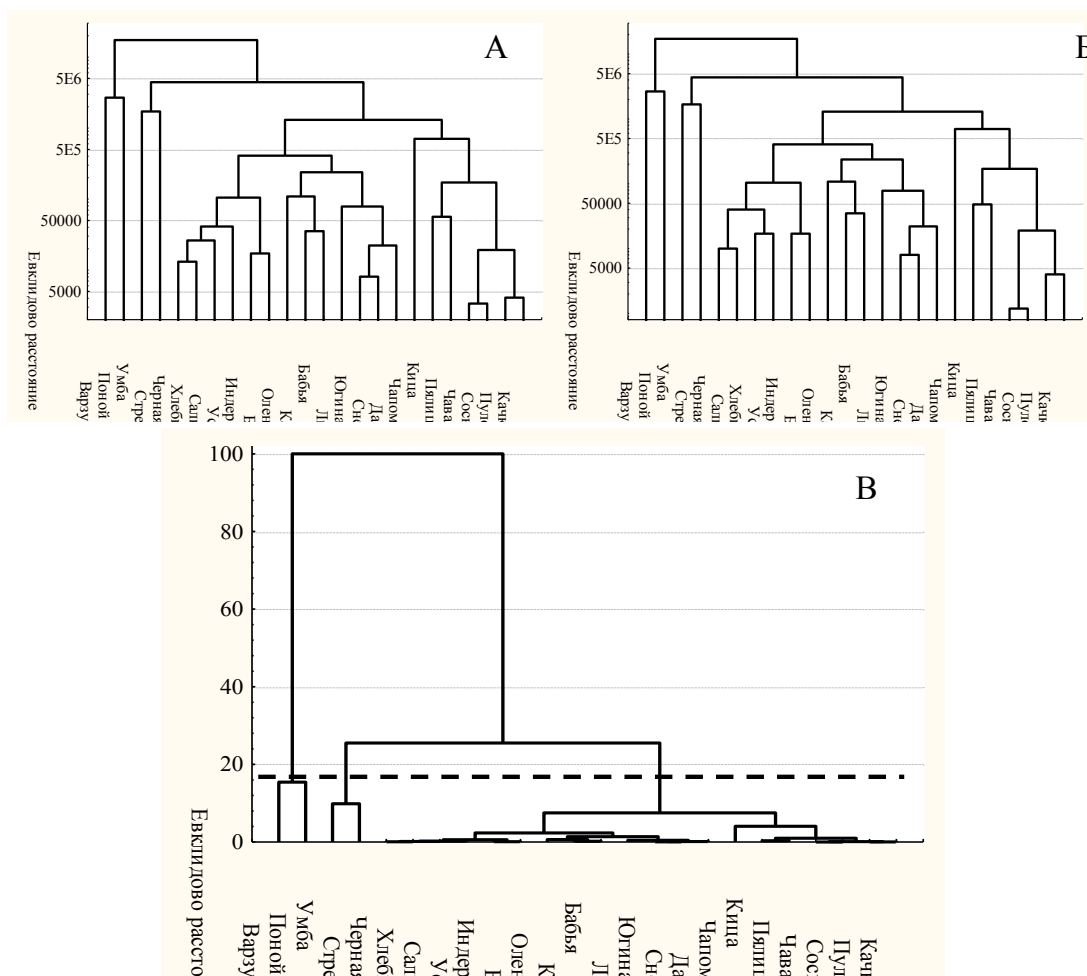


Рис. 2. Результаты кластерного анализа беломорских рек Кольского полуострова.

А – по всем исследованным показателям, Б – по гидрологическим показателям, В – в % от максимального расстояния (одинаково для А и Б); – уровень сильного влияния площади НВУ.

На уровне 16% от максимального различия реки распадаются на два простых и один смешанный кластер, который в свою очередь разделяется на два компактных кластера на уровне 8%. Таким образом, беломорские лососевые реки разделяются на 4 кластера. К первому относятся реки Поной и Варзуга; ко второму — Умба и Стрельна; к третьему — Чапома, Пялица, Кица, Качковка, Пулоньга, Сосновка, Чаваньга; к четвертому — Оленица, Бабья, Каменка (2), Лиходеевка, Даниловка, Снежница, Югина, Б. Кумжевая, Индера, Сальница, Черная, Хлебная, Усть-Пялка. Следует отметить, что уровень различий кластеров отражает степень сходства объектов классификации — чем меньше этот уровень, тем более сходны объекты одного кластера и тем больше они отличаются от объектов других кластеров. Полученный уровень различий кластеров (16% и 8%) является весьма хорошим для биологических исследований — чаще всего встречаются различия на уровне 30–60% (Павлов и др., 2007). Наличие компактных кластеров с одной стороны указывает на то, что в анализе учтены действительно все основные факторы, влияющие на исследуемые явления. С другой стороны, оно дает возможность выделить реперные реки, на которых следует проводить мониторинг состояния популяций. Выделение реперных объектов позволяет существенно сократить временные и финансовые затраты на мониторинг, без снижения необходимой точности.

Значение различных факторов для систематизации лососевых рек не одинаково. Из исследованных 20 параметров только 7 показателей вносят достоверный вклад в классификацию рек (табл. 1).

Таблица 1. Результаты кластерного анализа: достоверные факторные нагрузки

Параметры	Внешняя дисперсия	Внутренняя дисперсия	F	Уровень значимости
Площадь НВУ, м <sup>2</sup>	4.27·10 <sup>14</sup>	2.54·10 <sup>13</sup>	369.6	0
Площадь водосбора, км <sup>2</sup>	2.54·10 <sup>08</sup>	5.43·10 <sup>07</sup>	102.8	0
Расход воды в устье, м <sup>3</sup> /с	28858.7	8317.9	76.3	0
Длина, км	141353.9	54757.3	56.8	0
Число притоков 1 порядка	9684.9	4989.8	42.7	0.000001
Влияние рыболовства, баллы	3.6	16.3	4.9	0.037
Относительное падение, м/км	9.0	42.7	4.6	0.043

Такие факторы как падение реки, заболоченность и общая озерность, лесистость, модуль стока и др. оказались статистически незначимы. Причем незначимость расчетных параметров (например, модуль стока) обусловлена чисто математическими причинами, а незначимость независимых параметров (заболоченность, озерность) имеет биологическое или гидрологическое содержание.

Учтенные в базе данных биологические показатели состояния популяций оказались не значимыми для количественной классификации. Причина этого заключается в том, что биологические показатели сильно связаны с многими другими показателями — площадью НВУ и перечисленными в таблице 1 гидрологическими параметрами.

Рассмотрим подробнее значение основных (достоверных) факторов в порядке уменьшения их факторных нагрузок.

**Площадь НВУ.** Анализ факторных нагрузок (табл. 1) показал, что наиболее значимым параметром классификации является площадь НВУ. Этот показатель у рек первого кластера на порядок больше, чем у рек второго кластера. Столь же велики различия между реками второго кластера и реками третьего и четвертого кластеров. У рек третьего кластера площадь НВУ в 3,2 раза больше, чем у рек четвертого кластера.

Суммарно доступная для воспроизводства площадь нерестовых и выростных участков беломорских рек Кольского полуострова составляет 53 млн. м<sup>2</sup>. Минимальная площадь НВУ наблюдается в небольших реках, таких как Рязанка (93000 м<sup>2</sup>) и Усть-Пялка (99000 м<sup>2</sup>). Наибольшими площадями НВУ обладают реки: Поной (17 340 000 м<sup>2</sup>), Варзуга (14 680 000 м<sup>2</sup>), Умба (4 478 000 м<sup>2</sup>), Стрельна (2 800 000 м<sup>2</sup>); Чапома (1 395 000 м<sup>2</sup>). В остальных реках площади НВУ изменяются в пределах от 110000 до 700000 м<sup>2</sup>.

Площадь НВУ используется для расчета ряда важных биологических показателей состояния популяций лососей, например, потенциальной численности молоди, потенциального запаса производителей и др. В то же время определение площади НВУ весьма трудоемкий процесс. И для многих рек он еще не выполнен. Поэтому, есть необходимость в экспресс-оценке этого показателя. Как показал регрессионный анализ, площадь НВУ зависит всего от трех гидрологических параметров рек — длины, расхода воды и относительного падения. Эта зависимость аппроксимируется следующим уравнением:

$$S_{\text{НВУ}} = 13954 d - 44 d^2 - 372212 \text{op} + 55749 \text{op}^2 + 58185 Q - 2180 Q^2$$

где

$d$  – длина реки, км;  
 $op$  – относительное падение, м/км;  
 $Q$  – расход воды в устье, м<sup>3</sup>/с;  
 $SHBY$  – площадь НВУ, м<sup>2</sup>.

Уравнение достаточно полно отражает влияние гидрологических показателей рек на площадь НВУ —  $R^2 = 0.9991$ , при  $p \ll 0.00001$ . Все коэффициенты уравнения достоверны при  $p < 0.0003$ . Это указывает на два обстоятельства: во-первых, на корректный выбор параметров рек для базы данных, а во-вторых, на пригодность предложенного уравнения для экспресс-оценки площади НВУ во вновь исследуемых реках.

Типы НВУ. Выполненные нами бонитировочные работы на реках показывают, что количество НВУ и их качественные характеристики в притоках или в главном русле определяются макрорельефом бассейна водосбора, микрорельефом конкретных порогов, уклонами, т.е. факторами, вместе формирующими аллювиальные наносы грунтов, режимы скоростей течения и глубины. По условиям гидрологии были выделены группы НВУ разной продуктивности, имеющие сходство по скоростям течения, уклонам, рельефам дна, составу грунта, площадям и др. показателям. Типичные пороги, характерны для всех зональных групп рек, но в меньшей степени для рек с повышенной озерностью. Они имеют значительные уклоны русла, выраженный рельеф, галечно-валунный грунт с отдельными глыбами. Их протяженность от 0,4 до 3–8 км, глубины 0,3–1,2 м, скорости течения 1,0–2,5 м/с. В тундровых реках глубины редко превышают 0,9 м. Нерестовые площади на типичных порогах занимают не более 5–12% площади. Распределение молоди лосося в таежных реках в основном прибрежное, мозаично-агрегированное. В тундровых реках распределение наблюдается по всей площади порога и оно также мозаично-агрегированное. На поворотах рек численность рыб по внутреннему радиусу выше. Такие пороги заселены молодью на 40–60% площади, при плотности 22–76 экз./100 м<sup>2</sup>. Мелководные пороги, типичны для тундровых и таежно-тундровых рек, имеют протяженность 150–300 м, глубины 0,2–0,9 м, скорости 0,8–1,3 м/сек, сглаженный рельеф и галечно-валунное дно. Такие пороги обладают обширными нерестовыми площадями (30–85%) и часто заканчиваются небольшими бочагами или плесовидными расширениями. На них агрегированные группы пестряток распределены относительно равномерно, плотность 20–70 экз./100 м<sup>2</sup>. Перекааты, чаще встречаются в реках таежной группы (Умба, Оленица, Сальница, Варзуга и др.), расположены на мелководных плато с гребнями и локальными перепадами глубин от 0,2 до 0,8 м, при скоростях 0,4–1,0 м/сек. Отличаются мелкими фракциями грунта. Нерест возможен на 60–90% площади. Площадь заселения молодью составляет 20–30%, чаще всего 5–10%. Обычно пестрятки концентрируются на гребнях (25–80 экз./100 м<sup>2</sup>). Малые притоки (ручьи): расширяют территорию обитания молоди лосося. Характеризуются весенним заселением всех возрастных групп молоди с других НВУ и осенней миграцией обратно в главное русло. Характеристики НВУ ручьев часто соответствуют лучшим показателям (если они впадают в порожистые участки рек), поэтому плотности молоди на них достигают 150–190 экз./100 м<sup>2</sup>. Однако протяженность заселяемых участков не превышает 200–300 м от устья. Нерест производителей в ручьях возможен в устье или на удалении от него до 300 м. Многочисленные малые притоки отмечаются в реках Варзуга, Поной и Умба. Следующие два типа НВУ отмелевые косы и протоки характерны как для крупных, так и небольших таежных рек, имеющих после порогов равнинные участки с небольшими уклонами (0,9–1,2 м/км). Это реки: Варзуга, Кица, Оленица, Сальница, Кузрека, Умба и др. Они, как правило, заселяются молодью лосося с других участков в весенний период. Распределение молоди на них крайне неравномерное и плотности от сезона к сезону широко варьируют. С падением уровня воды к сере-

дине лета сеголетки и старшие возрастные группы пестряток мигрируют на другие НВУ в главное русло. Нерест производителей возможен на напорном склоне отмелевых кос, а в протоках на валообразном подъеме дна, образующемся в местах сопряжения с главным руслом.

Анализ данных по распределению НВУ в руслах рек и сроков нерестового хода лосося показал, что для крупных разветвленных рек из первого кластера (Поной, Варзуга) и средних разветвленных речных систем из второго кластера (Умба, Стрельна) характерен осенний, весенний и летний тип нерестовых миграций, что согласуется с протяженностью рек и разной удаленностью нерестилищ от устья. В более коротких реках третьего кластера наблюдается преимущественно весеннее-летний ход, а в четвертом кластере – только весенний.

**Площадь водосбора.** Суммарно площадь водосбора исследуемых рек составляет 49764 км<sup>2</sup>. Наибольшая величина показателя принадлежит двум рекам из первого кластера (25303 км<sup>2</sup>), затем двум рекам из второго кластера (9022 км<sup>2</sup>), семи рекам из третьего кластера (7069 км<sup>2</sup>) и тринадцати рекам из четвертого кластера (3285 км<sup>2</sup>). Наименьший показатель принадлежит реке Рязанка (101,6 км<sup>2</sup>), а наибольший, в убывающей последовательности, рекам Варзуга (9836 км<sup>2</sup>) и Умба (6248 км<sup>2</sup>). Для остальных рек площадь водосбора колеблется в пределах 100-1300 км<sup>2</sup>.

**Среднегодовой расход воды в устье реки.** Важная характеристика, указывающая на водность речной системы, что, в конечном счете, определяет разнообразие условия для воспроизводства лососевых рыб. Например, реки или непересыхающие ручьи с расходом воды менее 1,5 м<sup>3</sup>/с населены только кумжей. Реки, с расходом воды от 1,5 до 3 м<sup>3</sup>/с, населены как лососем, так и жилой и проходной кумжей. Водотоки с расходом более 3,5 м<sup>3</sup>/с считаются приоритетно лососевыми, а кумжа в таких водоемах воспроизводится преимущественно в притоках. По всем исследуемым рекам среднегодовой расход в устье составляет 24,4 м<sup>3</sup>/с. Среднее значение расхода максимально в первом кластере — 139 м<sup>3</sup>/с, во втором, третьем и четвертом кластерах он более чем в два раза ниже, соответственно, 55, 13 и 8 м<sup>3</sup>/с. Наибольший расход отмечен в реке Поной (176,5 м<sup>3</sup>/с), а наименьший — в реке Большая Кумжевая (2,1 м<sup>3</sup>/с).

**Длина реки.** Общая протяженность беломорских рек Кольского полуострова 2559,1 км. Средние длины рек монотонно убывают от первого к четвертому кластеру и составляют 339,9, 169, 75,1 и 38,8 км соответственно. К наиболее крупным рекам относятся: Поной (425,7 км), Варзуга (254 км), Стрельна (213,2 км), Умба (124,8 км) и Чапома (115,3 км). Их суммарная протяженность достигает 1133 км, или 44%. Протяженность остальных речных систем суммарно составляет 1426,1 км и изменяется в пределах от 8,7 км (Колвица) до 91,6 км (Пялица), а в среднем составляет 43,2 км.

**Число притоков I порядка** существенно различается в реках выделенных кластеров. В реках первого кластера их в среднем 80, во втором кластере в 2,6 раза меньше — 31, в третьем кластере их число снижается еще в 3 с лишним раза — до 9, а меньше всего притоков в реках четвертого кластера — 2.

Классифицирующее значение числа притоков было отмечено и ранее. Так в указанной выше систематизации С.В. Григорьева (1933), модифицированной А.Е. Веселовым (2006), классифицирующими признаками являются число и расположение озер и разветвленность речной системы (число притоков). Кластерный анализ, проведенный в данной работе, подтвердил значимость разветвленности (количества притоков), но при количественной оценке вклад озерности в систематизацию оказался незначимым. Это вполне объяснимо, так как воспроизводство (нерест и нагул молоди) атлантического лосося происходит в главном русле рек и притоках, а не в озерах.

Воздействие рыболовства уменьшается в порядке выделенных кластеров от первого до четвертого. В среднем в реках первого кластера вылов достигает 3,5 балла

(60%), в реках второго кластера — 3 балла (до 50%), в третьем кластере — 2.4 балла (38%), а в четвертом — 2 балла (27%). В наибольшей степени страдают от незаконного рыболовства запасы лосося в доступных для браконьеров реках.

**Относительное падение** в первом и втором кластерах почти одинаково (1.3 и 1.0 м/км), а в третьем и, особенно, в четвертом кластерах — значительно увеличивается (2.8 и 4.2 м/км). Для всех 4 кластеров беломорских рек Кольского полуострова в среднем абсолютное падение составляет 177.5 м, изменяясь в пределах от 159 до 236 м. Наименьшее падение у реки Пила (49 м), а наибольшее у реки Поной (292 м). Вместе с тем, река Поной имеет самый низкий показатель относительного падения – всего 0.69 м на 1 км длины реки. Поэтому, основное русло насыщено плесами и в меньшей степени порогами, пригодными для нереста лосося. В реке Поной нерестовое значение имеют в основном многочисленные притоки порогово-перекатной структуры и с относительным падением выше 1.5 м/км. Наибольшее относительное падение отмечено для реки Орловка – 7.8 м/км длины, в которой структура русла представляет собой сплошной порог, с неглубокими бочагами и перекатами. В беломорских реках Кольского полуострова показатель относительного падения в среднем составляет 4.0 м<sup>3</sup>/с. В целом высокий показатель падения исследуемых рек свидетельствует о горном типе водотоков, характеризующихся наличием многочисленных порогов и перекатов, перемежающихся с плесовыми участками. Такая структура рек наилучшим образом отвечает требованиям лососевых нерестовых рек.

Анализ продольных профилей рек всех четырех кластеров показал, что для нереста лососем используется преимущественно участки, на которые приходятся последние перед устьем 60-80 м падения, за исключением некоторых протяженных рек с цепью озер (Умба), или в которых важны для воспроизводства лосося притоки I–II-ого порядков (Поной). У тундровых беломорских рек крутое падение формирует русло реки практически без плесов и озеровидных расширений, что и определяет большие площади НВУ и использование лососем до 70% протяженности главного русла.

#### **Факторы, определяющие естественное воспроизводство атлантического лосося.**

С целью выявления основных факторов определяющих естественное воспроизводство лосося были проанализированы регрессионные связи пяти биологических показателей (фактическая численность производителей и смолтов, возраст смолтификации, средняя плотность молоди лосося на НВУ и число обитающих видов рыб) со всеми остальными параметрами, учтенными в базе данных. Установлено, что достоверное влияние на биологические характеристики оказывают только те шесть факторов, которые оказались значимыми для систематизации лососевых рек (табл. 1). В таблице 2 приведены уравнения, которые показывают, какие именно из этих шести факторов влияют на тот или иной биологический показатель.



Таблица 2. Результаты регрессионного анализа факторов естественного воспроизводства атлантического лосося (все уравнения достоверны  $p < 0.00001$ ).

Показатель	Уравнение	R <sup>2</sup>	p
Фактическая численность производителей	$N = -2.98S_v + 0.0008S_v^2 + 164Q - 7.15Q^2 + 0.0044S_{НВУ}$	0.997	< 0.0012
Фактическая численность смолтов	$N_s = 2080Q - 94.5Q^2 + 2.20 \cdot 10^{-8}S_{НВУ} - 6.59 \cdot 10^{-16}S_{НВУ}^2 + 3900np - 126np^2$	0.998	< 0.009
Возраст смолтификации	$T_s = 0.0255d - 5.30 \cdot 10^{-5}d^2 + 2.72 \cdot 10^{-8}S_v^2 + 0.947op - 0.0736op^2 - 2.84 \cdot 10^{-7}S_{НВУ}$	0.996	< 0.005
Число видов рыб, обитающих в реке	$N_v = 0.210d - 6.48 \cdot 10^{-4}d^2 + 3.00 \cdot 10^{-6}S_v^2 + 0.708Q - 0.0226Q^2 - 1.10 \cdot 10^{-5}S_{НВУ}$	0.967	< 0.0002
Средняя плотность молоди лосося на НВУ	$P_s = 31.7op - 3.83op^2$	0.507	< 0.003
<p>где: d – длина реки, км; N – фактическая численность производителей, экз.;  np – количество притоков 1 порядка; N<sub>s</sub> – фактическая численность смолтов атлантического лосося, экз.; N<sub>v</sub> – количество видов рыб, обитающих в реке;  op – относительное падение реки, м/км; P<sub>s</sub> – средняя плотность молоди, экз./100м<sup>2</sup>;  Q – среднегодовой расход воды в устье реки, м<sup>3</sup>/с; S<sub>v</sub> – площадь водосбора, км<sup>2</sup>;  S<sub>НВУ</sub> – площадь НВУ, м<sup>2</sup>; T<sub>s</sub> – возраст смолтификации.  R<sup>2</sup> – коэффициент детерминации уравнения (доля дисперсии, учтенная уравнением);  p – уровень значимости всех коэффициентов уравнения.</p>			

**Фактическая численность производителей атлантического лосося.** В реках первого кластера численность репродуктивной части популяций лосося составляет 30 – 55 тыс. экз., в реках второго кластера — 800 – 8500 экз., в реках третьего кластера она колеблется от 1700 до 5500 экз, а в реках четвертого кластера она минимальна — 120 – 1500 экз.

Регрессионным анализом (табл. 2) установлено, что численность производителей нелинейно зависят от площади водосбора реки, ее расхода и площади НВУ. Полученное уравнение имеет высокий коэффициент детерминации ( $R^2$ ), который показывает долю учтенной дисперсии. Для приведенной в таблице 2 зависимости  $R^2 = 0.997$  то есть она учитывает 99.7% от всех влияний на численность производителей. Это указывает на высокую прогностическую силу уравнения и позволяет использовать его на практике.

Наиболее важны для воспроизводства атлантического лосося в беломорском бассейне Кольского полуострова следующие реки (в порядке убывания численности стада): Варзуга (55000 экз.), Поной (30000 экз.), Стрельна (8500 экз.), Сосновка (3500 экз.), Качковка (2700 экз.), Пялица (2700 экз.) и Кица (2500 экз.). Рекордные численности производителей на протяжении последних 70 лет отмечали в реке Варзуга (75–135 тыс. экз.), а наименьшие – в малых реках Лувеньга (70 экз.), Рязанка (50 экз.), Большая Кумжевая (120 экз.) и Орловка (50 экз.).

**Фактическая численность смолтов атлантического лосося** максимальное значение имеет в реках первого кластера (565 250 экз. в среднем), уменьшается в реках второго кластера до 106 300 экз. и на порядок меньше в реках третьем и четвертом кластерах (52 800 и 12 454 экз. соответственно). Регрессионный анализ (табл. 2) показал, что продукция смолтов также нелинейно связана с расходом реки, площадью НВУ и числом притоков. Это уравнение имеет наивысший коэффициент детерминации, что указывает на его высокую прогностическую ценность.

**Возраст смолтификации** может служить оценкой условий существования молодежи — чем больше этот возраст, тем хуже условия обитания в реке. Этот показатель слабо зависит от кластера, к которому принадлежит та или иная река. Он нелинейно зависит от длины реки, площади водосбора и профиля реки (относительного падения), а также от площади НВУ (табл. 2).

**Число видов рыб, обитающих в реке.** В беломорских реках Кольского полуострова встречаются следующие виды рыбообразных и рыб: тихоокеанская минога *Lampetra japonica*, атлантический лосось *Salmo salar*, жилая и проходная формы кумжи *Salmo trutta*, ряпушка *Coregonus albula*, сиг *Coregonus lavaretus*, корюшка *Osmerus eperlanus*, хариус *Thymallus thymallus*, щука *Esox lucius*, плотва *Rutilus rutilus*, елец *Leuciscus leuciscus*, обыкновенный гольян *Phoxinus phoxinus*, налим *Lota lota*, колюшка девятииглая *Pungitius pungitius*, окунь *Perca fluviatilis*, ерш *Acerina cernua*, бычок четырехрогий *Trigloporus quadricornis*, камбала речная *Pleuronectes flesus*; камбала полярная *Liopsetta glacialis*, арктический голец *Salvelinus alpinus* и интродуцированная горбуша *Oncorhynchus gorbuscha*.

В выделенных кластерах число сопутствующих видов изменяется не намного — его среднее значение монотонно уменьшается от первого к четвертому кластеру: 17.5, 15.0, 10.4, 8.8 видов. Регрессионный анализ (табл. 2) показал достоверную связь числа видов в реке с основными гидрологическими характеристиками рек: длиной, расходом воды, площадью водосбора и площадью НВУ. Полученная зависимость имеет хорошую прогностическую силу.

Рассматривая видовой состав рыб, следует отметить, в исследованных реках обитает от 4 до 20 видов. Однако на НВУ лосося обычно встречается не более 13 видов, а чаще всего 3-6 видов. На выростных участках численность молодежи лосося обычно составляет 85–95% по отношению к другим видам рыб.

**Средняя плотность молодежи атлантического лосося на НВУ** в беломорских реках Кольского полуострова изменяется в пределах от 7 до 297 экз./100 м<sup>2</sup>. Наибольшая средняя плотность (89.3 экз./м<sup>3</sup>) отмечена на реках первого кластера, наименьшая (25.0 экз./м<sup>3</sup>) на реках второго кластера. На реках третьего и четвертого кластеров она составляет 60.9 и 67.5 экз./м<sup>3</sup> соответственно.

Регрессионный анализ (по методу «анализа сверху») показал, что плотность молодежи связана только с относительным падением реки (табл. 2), при наименьшем значении коэффициента детерминации полученного уравнения — им учтено только 50.7% от суммы влияния всех учтенных и неучтенных факторов. Наряду с этим корреляционный анализ показывает наличие связи (коэффициент корреляции Спирмена — 0.46, при  $p < 0.05$ ) плотности молодежи с численностью производителей. Поэтому дополнительно был проведен отдельный регрессионный анализ связи этих показателей. Он дал следующее уравнение:  $P_s = 0.0119N - 2.04 \cdot 10^{-07} N^2$  (при  $R^2 = 0.248$ ), которое учитывает только 24.8% влияний от всех существующих. Низкая прогностическая сила полученных уравнений связана с тем, что плотность молодежи складывается преимущественно из плотности сеголеток лосося. А она формируется в течение нескольких месяцев под воздействием многих условий меняющихся от года к году. В результате плотность молодежи атлантического лосося в большей степени зависит от лабильных характеристик экосистемы рек (определяемых условиями года), чем от параметров, учитываемых в базе данных. То есть, пользоваться полученными уравнениями для экспресс-оценки концентрации молодежи на новых реках пока невозможно.

В результате анализа биологических показателей, характеризующих состояние популяций атлантического лосося установлено, что такие показатели как фактические численность производителей и смолтов, возраст смолтификации и число обитающих

видов рыб сильно зависят от учтенных в базе данных гидрологических параметров рек, а плотность молоди на НВУ слабо с ними связана. Причина этого, на наш взгляд, в том, что четыре упомянутых показателя формируются в течение нескольких лет, от 3-4 лет (запасы смолтов), до нескольких десятилетий (число обитающих видов рыб). Поэтому лабильные условия разных лет усредняются и стабильные гидрологические показатели и площадь НВУ становятся определяющими для этих параметров. Плотность молоди на НВУ преимущественно формируется в течение текущего года, и поэтому она в большей степени зависит от лабильных условий года.

Интересно заметить, что **площадь НВУ входит во все полученные уравнения**, имеющие прогностическую силу. Кроме того, она вносит наибольший вклад в систематизацию лососевых рек. Это указывает на то, что площадь НВУ является комплексным фактором, который интегрирует многие гидрологические и биологические факторы, определяющие условия существования лососевых популяций. НВУ определяет условия нереста и инкубации икры, масштабы расселения молоди, кормовую базу и условия нагула молоди, то есть основные условия естественного воспроизводства и формирования численности поколений. Именно через количество и качество НВУ осуществляется опосредованное влияние гидрологических факторов (длина реки, расход воды, относительное падение) на популяционные показатели атлантического лосося.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате анализа количественных показателей из базы данных «Лососевые реки и популяции рыб Европейского Севера России» для 24 беломорских рек Кольского полуострова впервые была выполнена систематизация лососевых рек. На уровне 8-16% от максимального расстояния в пространстве анализируемых признаков были выявлены четыре компактных кластера объектов систематизации. Столь хороший для биологических исследований уровень различия кластеров дает основания для выделения реперных (модельных) рек внутри каждого кластера. Это существенно упрощает организацию мониторинга состояния естественного воспроизводства атлантического лосося, сокращая время и финансовые затраты на его проведение.

Выявлена иерархия экологических факторов, определяющих состояние экосистем лососевых рек Арктической зоны. Из 20 исследованных только 7 оказались достоверно значимыми факторами, определяющими типы лососевых рек (4 типа). Это такие показатели как площадь нерестово-выростных участков атлантического лосося (НВУ), основные гидрологические параметры его нерестовых рек (площадь водосбора, среднегодовой расход воды, длина, количество притоков 1 порядка и относительное падение русла рек), а также воздействие рыболовства. Биологические показатели сильно связаны с площадью НВУ и перечисленными гидрологическими параметрами. Они формируются в результате многолетних процессов роста и развития рыб. Такая длительность нивелирует лабильные сезонные и годовые изменения среды, что усиливает влияние постоянных гидрологических факторов.

Множественный регрессионный анализ подтвердил высокую значимость указанных параметров. Биологические показатели состояния популяций, которые формируются в течение трех лет и более (запас производителей и численность смолтов, возраст смолтификации, число видов рыб, обитающих в реке) определяются только значимыми гидрологическими параметрами. При этом влияние этих параметров весьма высоко — 96.7-99.8% от силы всех влияний на исследуемый показатель. Выявленные зависимости позволяют оценивать пригодность рек для обитания и воспроизводства атлантического лосося, степень их использования этим видом, а также целенаправленно исследовать механизмы формирования численности его популяций.

Установлено, что площадь НВУ атлантического лосося является комплексным фактором, интегрирующим многие гидрологические и биологические факторы, опреде-

ляющие условия существования лососевых популяций. От площади НВУ зависят все указанные выше показатели состояния популяций атлантического лосося. Определена регрессионная зависимость этого фактора от длины рек, расхода воды и рельефа русла (относительное падение). Данная зависимость имеет высокую прогностическую силу и может быть использована для экспресс-оценки площади НВУ этого вида во вновь исследуемых реках.

Следует отметить, что данная работа выполнена только для части созданной базы данных — для беломорских реках Кольского полуострова. В дальнейшем планируется продолжить подобный анализ и для других частей ареала атлантического лосося.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Поисковые фундаментальные научные исследования в интересах развития Арктической зоны Российской Федерации».

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аллеев В.Р. 1913. Поездка на Летний и Онежский берега Белого моря в 1910 году и описание морских рыболовных угодий // Материалы к познанию русского рыболовства. Т. 2, вып. 2. С. 79–135.
- Аллеев В.Р. 1928. Некоторые данные по биологии беломорской семги // Тр. ин-та рыбного х-ва. Т. 3., вып. 2.
- Берг Л. С. 1916. Рыбы пресных вод Российской империи. М., 563 с.
- Берг Л. С. 1923. Рыбы пресноводных вод России. М., изд. 2-е, 535 с.
- Берг Л. С. 1932. Рыбы пресноводных вод СССР и сопредельных стран. Л., изд. 3-е, ч. 1, 899 с.
- Берг Л. С. 1935. Материалы по биологии семги. Обзор работ по исследованию семги, проведенных в 1930–1934 гг. Изв. ВНИОРХ, т. 20. С. 3–113.
- Берг Л. С. 1948. Рыбы пресноводных вод СССР и сопредельных стран. М.–Л., изд. 4-е, ч. 1, 466 с.
- Берсонов С. А. 1960. Водноэнергетический кадастр Карельской АССР. М.–Л., «Изд-во АН СССР», 407 с.
- Биология, воспроизводство и состояние запасов анадромных и пресноводных рыб Кольского полуострова. 2005. Под ред.: Н.К. Воробьевой, В.К. Митенева, А.Б. Карасева. Изд-во ПИНРО, Мурманск. С. 5-26;
- Веселов А.Е., Калюжин С.М. 2001. Экология, поведение и распределение молоди атлантического лосося. Петрозаводск: Карелия, 160 с.
- Веселов А.Е. 2006. Инвентаризация и систематизация рек Карелии и Кольского полуострова как среды воспроизводства атлантического лосося (*Salmo salar* L.) // Доклады Академии Наук. Т. 407. №3. С. 1-5.
- Григорьев С. В. 1933. Гидроэнергетические ресурсы Карело-Мурманского края и пути их использования. М.–Л.: Гос. соц.-эконом. изд-во. С. 14–40.
- Данилевский Н. Я. 1862. Рыбные промыслы в Белом и Ледовитом морях // Исследование о состоянии рыболовства в России. СПб., т. 1.
- Данилевский Н. Я. 1875. Описание рыболовства в северо-западных озерах // Исследование состояния рыболовства в России. СПб., т. 9. С. 40–48.
- Зубченко А.В., Кузьмин О.Г., Новиков О.Н., Сорокин Л.А. 1991. Рекреационный лов лосося на Кольском п-ве (Программа развития). Мурманск, ПИНРО, 149 с.
- Зубченко А.В., Калюжин С.М., Веселов А.Е., Алексеев М.Ю., Красовский В.В., Балашов В.В., Аликов Л.В. 2007. Особенности воспроизводства атлантического лосося (*Salmo salar* L.) в реке Умба (Кольский полуостров) // Изд-во «Скандинавия». Петрозаводск. 163 с.
- Казаков Р.В. 1982. Биологические основы разведения атлантического лосося // М. изд. Легкая и пищ. промышленность, 144 с.

- Казаков Р.В. 1983. Гидрологические особенности рек как среды обитания атлантического лосося *Salmo salar* L. // Промышленная гибридизация рыб. ГосНИОРХ, вып. 195. С. 80–106.
- Казаков Р.В., Веселов А.Е. 1998. Атлантический лосось // Популяционный фонд атлантического лосося России. СПб: «Наука». С. 383–395.
- Калюжин С.М., Веселов А.Е., Лумме Я.И. 2009. Лососевые реки полуострова Рыбачий // РИО КарНЦ РАН. Петрозаводск. 180 с.
- Калюжин С.М. 2003. Атлантический лосось Белого моря: проблемы воспроизводства и эксплуатации. Петрозаводск, «Петропресс», 264 с.
- Каталог рек Мурманской области. 1962. М.-Л., «Изд-во АН СССР», 152 с.
- Кесслер К.Ф. 1864. Описание рыб, которые встречаются в водах С.-Петербургской губернии. СПб., изд. Русск. энтомологического общества.
- Кесслер К. Ф. 1868. Материалы для познания Онежского озера и обонежского края, преимущественно в зоологическом отношении // СПб., прилож. к тр. I съезда русских естествоиспытателей, 143 с.
- Кузьмин О.Г. 1974. Значение малых рек Терского побережья в естественном воспроизводстве семги *Salmo salar* L. // IX сессия уч. совета: «Биологические ресурсы белого моря и внутренних водоемов европейского Севера», 28-31 окт., 1974: Тез. докл. Петрозаводск. С. 115-117.
- Кузьмин О.Г. 1985. К биологии семги малых лососевых рек Восточного Мурмана // Экология и воспроизводство проходных лососевых рыб в бассейне Белого и Баренцева морей. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 25-41.
- Кузищин К.В., Павлов Д.С., Груздева М.А., Савваитова К.А. 2009. Типовые методики сбора материала для изучения и мониторинга разнообразия и среды обитания лососевых рыб в речных экосистемах (на примере лососёвых рыб семейства Salmonidae). М.: МГУ, 139 с.
- Мартынов В.Г. Атлантический лосось (*Salmo salar* L.) на Севере России — Екатеринбург: УрО РАН, 2007. 414 с.
- Митанс А.Р. 1971. Сравнительная характеристика условий существования, питания и роста молоди лосося в реках Латвии // Рыбохоз. исслед. в бассейне Балтийского моря. Рига, вып. 8. с. 3–54.
- Митанс А.Р. 1973. Экологические основы эффективности естественного и искусственного воспроизводства балтийского лосося *Salmo salar* L. // Автореф. дис. канд. биол. наук. Л., 24 с.
- Новиков П.И. 1936. Кемская семга (биология, вопросы искусственного разведения и промысел ее) // Рыбное хозяйство Карелии, вып. 3. С. 157–169.
- Новиков П.И. 1947. Семга реки Кеми // Бюллетень рыбного хозяйства КФССР, № 2.
- Новиков П.И. 1953. Северный лосось – семга // Петрозаводск, Гос. изд. Карельской АССР, 134 с.
- Обзор методов оценки продукции лососевых рек 2000. / Антонова В.П., Чуксина Н.А., Студенов И.И. и др.; под общ. ред. И.И. Студенова. Архангельск, 47 с.
- Озерецковский Н.Я. 1812. Путешествие по озерам Ладожскому, Онежскому и вокруг Ильменя. СПб, Академия наук, 559 с.
- Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В. Покатная миграция рыб через плотины ГЭС. М.: Наука, 1999, 255 с.
- Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В. 2007. Механизмы покатной миграции молоди речных рыб. М.: Наука. 206 с.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). 4-е из. М., 376 с.

- Реестр лососевых рек Мурманской области. Бассейн Баренцева моря. 2011. Мурманск: Изд-во ПИНРО. 344 с.
- Ресурсы поверхностных вод СССР. 1972. Л., «Гидрометеоиздат», т. 2, часть 1, 527 с.
- Смирнов Ю.А., Шустов Ю.А. 1978. Оценка производительности нерестово-выростных угодий лососевых рек // Лососевые нерестовые реки Онежского озера. Л.: Наука. С. 65–70.
- Солдатов В. К. 1920. Семга, благородный лосось // Естественные производительные силы России. Т. 6. Животный мир, отдел 3. Систематический обзор представителей животного царства, имеющих хозяйственное значение. 2. Рыбы. С. 86–92.
- Труды Карельской научно-исследовательской рыбохозяйственной станции. Ленинград, 1935, том 1. 394 с.
- Черницкий А.Г. 1993. Миграция и переход в морскую воду лососей рода *Salmo* при естественном и искусственном воспроизводстве: Автореф. дис...д-ра биол. наук. М., 33 с.
- Шустов Ю. А. 1983. Экология молоди атлантического лосося. Петрозаводск, изд. Карелия, 152 с.
- Berg M. Nord-Norske Lakseelver. Oslo, Johan Grundt Tanum Forlag, 1964, 300 p.
- Baltic Salmon Rivers – status in the late 1990s as reported by the countries in the Baltic Region. 1999. Göteborg, Göteborgs Länsstryckeri AB, 69 p.
- Der Lachs kert zurück. 2005. Stand der Wiederansiedlung in Rheinland-Pfalz. Ministerium für Umwelt and Forest. Redaktion: Tomas Brenner, Jörg Scheider. 63 с.
- Power G. 1973. Estimates of age, growth, standing crop and production of salmonids in some North Norwegian rivers and streams // Drottningholm, Rept. Inst. Freshwater Res., vol. 53, pp. 78–111.
- Zippin C. 1958. The removal method of population estimation // J. of Wildlife Management., vol. 22, no 1, pp. 82–90.