

УДК 597.552.511

Ю. А. Шустов, И. А. Тыркин, Е. Н. Распутина

**ПИЩЕВАЯ КОНКУРЕНЦИЯ ОБЫКНОВЕННОГО  
ПОДКАМЕНЩИКА И УСАТОГО ГОЛЬЦА С  
МОЛОДЬЮ ЛОСОСЕВЫХ РЫБ р. SALMO В  
ПРИТОКАХ ОНЕЖСКОГО ОЗЕРА**

В летний и зимний периоды пищевая конкуренция у молоди лосося и кумжи с другими рыбами отсутствует, по причине разных рационов питания. Конкуренция за пищу у молоди лосося и кумжи с речными рыбами, особенно с усатым гольцом, наблюдается в осенний период, когда воздушные насекомые в рационе отсутствуют и он состоит исключительно из водных беспозвоночных.

**Ключевые слова:** атлантический лосось, кумжа, пресноводные рыбы, рацион питания, активность рыб.

Многие речные рыбы северо-запада России обитают на порогах и перекатах совместно с молодь лосося и кумжи — атлантическим лососем *Salmo salar* L. и кумжей *Salmo trutta* L. В лососях и кумжевых реках европейского Севера России постоянно живут в первую очередь такие рыбы, как обыкновенный подкаменщик *Cottus gobio* L. и усатый голец *Barbatula barbatula* L. Также в реки на нерест могут мигрировать европейский хариус *Thymallus thymallus* L., обыкновенный голец *Phoxinus phoxinus* L. и некоторые другие рыбы [13, 17, 18].

Исследованиям питания молоди атлантического лосося на европейском Севере России посвящено достаточно большое количество публикаций изучены возрастные, сезонные и суточные особенности питания [1, 3, 14]. Имеются сведения и о питании молоди кумжи [4, 15, 16], а также других речных рыб, в том числе бычка-подкаменщика и усатого гольца [5]. Однако вопрос о том, в какой степени эти виды являются потенциальными (или реальными) конкурентами за пищу, практически не исследовался. Единственная информация имеется в работе [5], автор которой упоминает о том, что усатый голец и, особенно, обыкновенный подкаменщик могут являться конкурентами пестряток по питанию личинками поденок *Heptarenia*. В то же время автор отмечает, что большое количество личинок ручейников, потребляемых подкаменщиками, представлено формами, которые не встречаются в пище пестряток семги.

© Ю. А. Шустов, И. А. Тыркин, Е. Н. Распутина, 2014

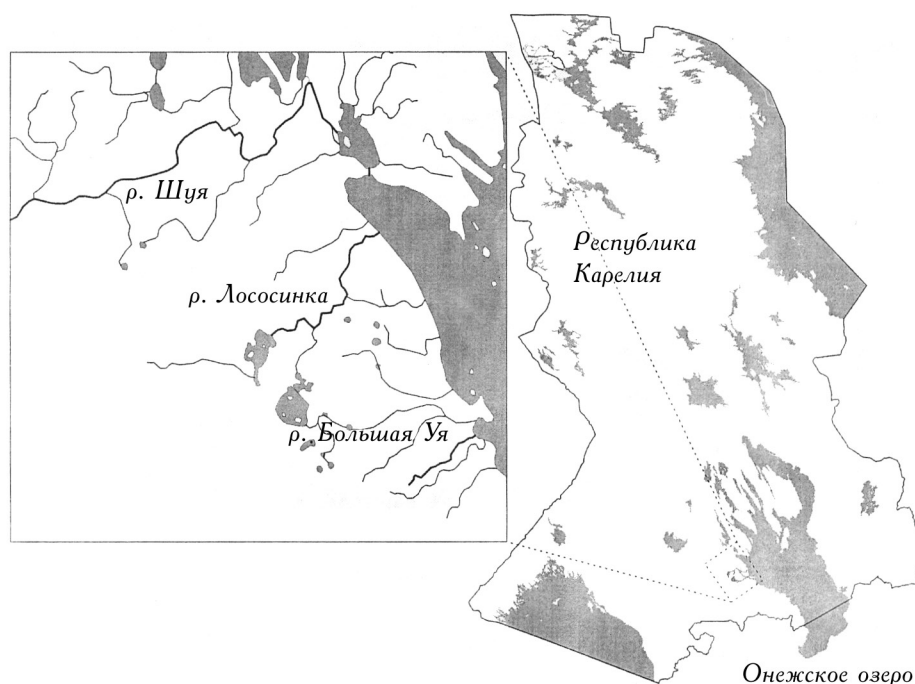
Цель данной работы — оценить уровень пищевой конкуренции обыкновенного подкаменщика и усатого гольца с молодью пресноводной формы атлантического лосося и озерной кумжи в нерестовых реках Онежского озера в разные сезоны года.

**Материал и методика исследований.** Многие притоки Онежского озера (несколько десятков) относятся к лососевым и кумжевым рекам, где происходит нерест пресноводной формы атлантического лосося *S. salar* и озерной кумжи *S. trutta morpha lacustris* [2, 7, 12].

Пробы по питанию рыб отбирали в трех притоках Онежского озера — реках Большая Уя, Лососинка и Шуя в разные сезоны года (рис. 1)<sup>1</sup>. Молодь кумжи, соответственно обыкновенных подкаменщиков и усатых гольцов отлавливали в кумжевой реке Большая Уя в летний период в два срока. В первой половине лета (30.06.2006 г.), когда после весеннего паводка уровень воды снизился до нормального, а скорость течения на перекатах не превышала 0,2—0,3 м/с и во второй половине лета (29.08.2006 г.), когда из-за снижения уровня воды резко сократились выростные площади реки и многие порожки практически пересохли. Воздушных и наземных насекомых в летний период было много. Река Большая Уя имеет протяженность 14 км, протекает по северо-западному побережью и впадает в Уйскую губу Онежского озера, местность лесистая, русло меандрирует. Участок реки протяженностью около 0,5 км, на котором проводили отлов рыб, располагается в 2 км от устья и состоит из чередования небольших перекатов и порожков с каменисто-галечным грунтом, а также «омутков» с песчаным грунтом. Ширина реки не превышала 10 м, глубина на ямах — не более 1 м, а скорость на перекатах в норме составляла 0,2—0,3 м/с.

Питание молоди онежского лосося и соответствующих видов речных рыб исследовали в двух реках — крупной лососевой реке Шуе, где ежегодно происходит нерест сотен производителей лосося. А также в небольшой р. Лососинке, в прошлом лососевой реке, где естественный нерест из-за строительства плотин в черте города Петрозаводска три столетия тому назад был прекращен, и в которую, с целью восстановления стада лосося, Карел-рыбвод осуществляет летние выпуски небольших партий заводских пестряток. Река Шуя, протяженностью 272 км, имеет следующие характеристики: падение — 163 м, расход воды 3,66 м<sup>3</sup>/с, площадь водосбора — 322,5 км<sup>2</sup> [12]. Пробы рыб в р. Шуе отбирали в осенний период (11.10.2007 г.) на Виданском пороге, который является одним из основных участков для нереста лосося и имеет в месте отлова рыб ширину не менее сотни метров и глубину более 1 м; дно состоит из валунов, гальки и гравия; скорость течения 1 м/с и более. В этот период года из-за сильных осенних дождей наблюдался высокий уровень воды и большая скорость потока — около 1 м/с; лет воздушных насекомых уже к этому времени года закончился. В р. Лососинке рыб отлавливали в конце зимнего периода (16.03.2007 г.), с началом появления свободных ото льда участков реки, расположенных выше г. Петрозаводска. В этой реке усатый голец и обыкновенный подкаменщик являются типичными предста-

<sup>1</sup> Сбор полевого материала осуществлялся совместно с д. б. н. А. Е. Веселовым.



1. Карта схема обследуемых рек.

вителями местной ихтиофауны, а отловленная нами заводская молодь лосося уже более полугода обитала в р. Лососинке и за этот срок вполне успела адаптироваться к речным условиям [18]. Участок реки представляет собой порог шириной около 10—20 м и глубиной не более 1 м с валунно-галечниковым грунтом, скорость потока не превышала 0,5 м/с.

Рыб для изучения питания отлавливали с помощью ранцевого электролова норвежского производства и фиксировали 4%-ным р-ром формалина. Дальнейшую обработку проводили в лабораторных условиях согласно традиционным отечественным методикам [8]. Пищевой комок извлекали из желудков рыб для определения общего индекса наполнения в процецимиях ( $\text{‰}$ ) отношение массы пищи (мг) к массе рыбы (г) умноженное на 10; подсчитывали количество организмов — общее и для основных кормовых объектов. Организмы, редко встречающиеся в питании рыб (пауки, олигохеты, земляные черви, водяные клещи, личинки водных жуков), с целью упрощения таблиц, объединены в рубрику «Прочие». В некоторых случаях, например если рыба съедала единичные, но очень крупные, нетрадиционные для питания объекты (пиявки, земляные черви, стая рыбок) или наоборот большое количество мелких планктонных организмов — эти данные исключались либо из расчетов среднего индекса наполнения либо из расчетов среднего количества организмов.

### Результаты исследований и их обсуждение

Исследования особенностей пищевых отношений обыкновенного подкаменщика и усатого гольца с молодью лосося и кумжи в нерестовых реках бассейна Онежского озера показали, что в течение года конкурентные отношения за пищу у рыб могут складываться по-разному (табл. 1, 2).

*Летний период.* В кумжевой реке Большая Уя в первой половине лета, когда после весеннего паводка в реке сохранялся достаточно высокий уровень воды и большая скорость потока на порогах и перекатах, наиболее активно потребляют пищу пестрятки кумжи и усатые гольцы (см. табл. 1). Несколько слабее питаются обыкновенные подкаменщики, у которых бывают даже полностью пустые желудки (20%). По некоторым систематическим группам амфибиотических насекомых (личинки хирономид, нимфы подеенок) у рыб отмечается совпадение пищевых спектров. И все же, по-видимому, конкуренция туводных рыб с кумжей слабая, так как кумжа в этот период года активно потребляет воздушных и наземных насекомых (не менее половины пищевого комка), в то время как у бычков и гольцов они практически отсутствуют. Во второй половине лета р. Большая Уя резко обмелела, многие перекаты практически обсохли, что, по-видимому, затрудняло перемещение рыб в реке и выбор ими оптимальных для питания микростадий. Однако теплового шока у рыб быть не могло, так как температура воды не превышала 16,6°C. Несколько изменилась ситуация и с качественными, и с количественными показателями питания рыб в этот период. Если кумжа продолжала активно питаться, в первую очередь за счет потребления воздушных и наземных насекомых и личинок ручейников (см. табл. 1), то усатые гольцы стали питаться крайне слабо — в пищевом спектре отмечены только личинки хирономид, немного зоопланктонных организмов, личинки ручейников и личинки Diptera (Ceratorogonidae); а шесть гольцов из десяти имели совершенно пустые желудки. С другой стороны, по сравнению с первой половиной лета, у обыкновенных подкаменщиков даже несколько возросло потребление личинок хирономид, однако другие водные организмы в питании встречались крайне редко.

По-видимому, в летний период кумжа не испытывает напряженных пищевых отношений с основными речными видами рыб — усатым гольцом и обыкновенным подкаменщиком, так как активно питается летающими над поверхностью воды или падающими в воду воздушными и наземными насекомыми, а также субимагинальными и имагинальными стадиями амфибиотических насекомых. Ранее, исследуя питание сеголеток и пестряток лосося в притоках Онежского озера [7], мы также установили, что, в отличие от туводных рыб, молодь лосося летом активно потребляет Insecta (имаго, субимаго), доля которых по весу может составлять половину пищевого комка и даже более. И такая же ситуация характерна для питания сеголеток, пестряток и смолтов атлантического лосося в нерестовых реках европейского Севера России [14, 24]. Аналогичные сведения известны, например, для североамериканских рек. Так, в притоках р. Клируотер, Айдахо, если основной пищей молоди стальноголового лосося *Salmo gairdneri* в течение лета и в начале осени были наземные беспозвоночные, то подкаменщик *Cottus beldingi* питался исключительно автохтонным материалом [21]. В р. Моравке (северо-западная часть Силезии) сравнение характера питания форели и подка-

1. Питание молоди кумжи, обыкновенного подкаменщика и усатого гольца в р. Большая Уя (бассейн Онежского озера)

Характеристики	30.06.2006 г.			29.08.2006 г.		
	кумжа	подкаменщик	голец	кумжа	подкаменщик	голец
Состав пищи						
Зоопланктон	—	—	10,0	—	—	10,0
			1			5
Chironomidae (L.)	80,0	60,0	90,0	20,0	78,6	10,0
	4	5	38	+	24	4
Chironomidae (P.)	—	—	10,0	10,0	7,1	—
			+	+	+	—
Simuliidae (L.,P.)	10,0	—	10,0	—	—	—
	+		+			
Ephemeroptera (N.)	30,0	40,0	80,0	20,0	7,1	—
	1	+	1	+	+	—
Plecoptera (N.)	20,0	50,0	30,0	20,0	14,2	—
	+	+	+	+	+	
Trichoptera (L.)	80,0	40,0	30,0	80,0	14,2	40,0
	3	+	+	5	+	+
Mollusca	—	—	10,0	—	—	—
			+			
Прочие	50,0	—	10,0	50,0	7,1	10,0
	+		+	1	+	+
Рыбы	—	—	20,0	20,0	—	—
			5	1		
Insecta (имаго, субимаго)	90,0	20,0	20,0	100,0	7,1	—
	11	+	+	10	+	

Продолжение табл. 1

Характеристики	30.06.2006 г.			29.08.2006 г.		
	кумжа	подкаменщик	голец	кумжа	подкаменщик	голец
Количество организмов, экз., колебания	$\frac{22}{3-45}$	$\frac{8}{0-17}$	$\frac{49}{2-258}$	$\frac{19}{2-31}$	$\frac{26}{0-70}$	$\frac{5}{0-21}$
Индекс наполнения, $^{\circ}/_{000}$ , колебания	$\frac{85}{15-193}$	$\frac{66}{0-275}$	$\frac{112}{2-343}$	$\frac{98}{12-200}$	$\frac{48}{0-157}$	$\frac{10}{0-36}$
Длина рыб, см, колебания	$\frac{8,6}{7,7-10,0}$	$\frac{7,7}{6,3-10,5}$	$\frac{10,2}{7,8-12,8}$	$\frac{9,8}{8,2-11,2}$	$\frac{7,8}{5,8-10,0}$	$\frac{10,5}{9,2-12,5}$
Масса рыб, г, колебания	$\frac{7,9}{5,0-12,0}$	$\frac{7,1}{3,0-20,0}$	$\frac{7,3}{3,5-13,0}$	$\frac{10,4}{6,0-14,0}$	$\frac{8,8}{2,0-13,5}$	$\frac{8,6}{5,5-14,0}$
Количество рыб, ос.	10	10	10	10	14	10

Пр и м е ч а н и е. Здесь и в табл.: 2: над чертой — частота встречаемости организмов, %; под чертой — количество организмов, экз.; «+» — менее одного организма; L. — latvae, P. — pupae, N. — puprae.

**2. Питание молоди лосося, обыкновенного подкаменщика и усатого гольца в реках Лососинка и Шуя (бассейн Онежского озера)**

Характеристики	Река Лососинка, 16.03.2006 г.			Река Шуя, 11.10.2007 г.		
	лосось	подкаменщик	голец	лосось	подкаменщик	голец
Состав пищи						
Зоопланктон	—	—	—	—	—	—
Chironomidae (L.)	$\frac{25,0}{+}$	$\frac{10,0}{1}$	$\frac{50,0}{2}$	$\frac{77,8}{3}$	$\frac{40,0}{+}$	$\frac{83,3}{5}$
Chironomidae P.)	—	—	—	—	—	—
Simuliidae (L.,P.)	—	—	—	—	—	—

Продолжение табл. 2

Характеристики	Река Лососинка, 16.03.2006 г.			Река Шуя, 11.10.2007 г.		
	лосось	подкаменщик	голец	лосось	подкаменщик	голец
Ephemeroptera (N.)	43,8 +	40,0 +	50,0 1	100,0 20	20,0 +	66,7 20
Plecoptera (N.)	68,8 2	40,0 +	66,7 1	55,6 1	—	33,3 +
Trichoptera (L.)	37,5 +	70,0 2	83,3 2	100,0 5	80,0 1	83,3 8
Mollusca	—	—	—	11,1 +	20,0 +	—
Прочие	18,8 +	10,0 +	—	—	—	—
Рыбы	—	—	—	—	—	—
Insecta (имаго, субимаго)	—	—	—	—	—	—
Количество организмов, экз., колебания	4 0 – 11	5 2 – 16	6 0 – 20	30 7 – 56	2 2 – 3	34 1 – 108
Индекс наполнения, °/000, колебания	97 0 – 324	145 33 – 413	35 0 – 89	105 64 – 186	32 10 – 64	95 1 – 279
Длина рыб, см, колебания	9,7 8,0 – 13,2	6,9 4,0 – 8,8	10,9 10,2 – 11,4	8,1 5,8 – 12,7	5,3 4,2 – 6,8	8,8 7,6 – 10,5
Масса рыб, г, колебания	8,2 4,5 – 19,0	6,3 0,5 – 11,5	10,6 9,0 – 12,5	6,3 1,5 – 19,0	2,3 1,1 – 5,2	5,7 2,8 – 10,8
Количество рыб, ос.	16	10	6	9	5	6

менщика также показало, что пищевые ниши рыб значительно различаются и эти особенности питания рыб сводят до минимума конкуренцию между ними [25]. Изучая межвидовые пищевые взаимоотношения молоди балтийского лосося с речными рыбами, А. Р. Митанс [9] пришел к выводу, что по составу пищи наиболее сходны с пестрятками лосося голец и подкаменщик, но эти рыбы имеют небольшую численность и другое пищедобывательное поведение — сбор прикрепленных и ползающих объектов.

*Осенний период.* С наступлением осени, когда активный лет насекомых прекращается, молодь лососевых вынуждена полностью переходить на питание водными беспозвоночными [16], что, по-видимому, должно вызывать напряженность пищевых отношений между речными рыбами. Наши исследования подтвердили, что в осенний период в р. Шуе, несмотря на высокий уровень воды и большую скорость течения на порогах, пестрятки лосося и усатые гольца продолжают активно питаться (см. табл. 2), а по многим систематическим группам амфибиотических насекомых (личинки хирономид и ручейников, нимфы поденок) у этих видов рыб наблюдается явное перекрытие пищевых спектров. Обыкновенные подкаменщики осенью питаются значительно слабее. Таким образом, можно сделать предположение о том, что осенью между молодью лососевых и некоторыми представителями речной ихтиофауны (у нас — с гольцом усатым) могут сложиться весьма напряженные пищевые отношения. Степень напряженности, по-видимому, будет зависеть от численности рыб в реке и состояния (обилия) кормовой базы. В нашем случае, учитывая высокие индексы наполнения желудков у молоди лосося и усатых гольцов из р. Шуи, реальная конкуренция за пищу, вероятнее всего, невелика. В то же время, на высокое перекрытие рационов у молоди кумжи и подкаменщика *Cottus poecilopus* в осенний период в субальпийской реке Атна (Норвегия), коэффициент перекрытия которых за 1986—1991 гг. составлял от 0,48 до 0,86, указывают норвежские исследователи [19]. Также имеются сведения о том, что в некоторых реках, например в притоках р. Эббу (Южный Уэльс, Великобритания) продукция подкаменщиков может быть значительно выше продукции кумжи [26]. Аналогичная ситуация характерна и для небольшой кумжевой реки, расположенной на северо-западе Польши, где средняя годовая биомасса и общая продукция подкаменщиков была существенно больше, чем кумжи [23]. По мнению норвежских исследователей [20], низкая численность кумжи в нижней части р. Оса до непреодолимого для бычков водопада, в отличие от верхней ее части, где водится только кумжа, вызвана именно обитанием здесь бычка *C. poecilopus* и, как следствие, конкуренцией за пищу и пространство.

*Зимний период.* Ранее мы установили, что в зимний период молодь онежского лосося и другие речные рыбы продолжают питаться, но интенсивность питания рыб низкая, а пищевой спектр узкий [13]. Аналогичная ситуация наблюдалась нами и в р. Лососинке в конце зимы 2006 г. Заводские пестрятки лосося, обыкновенные подкаменщики и усатые гольца продолжают питаться, но у всех рыб, без исключения, в желудках было обнаружено только по несколько экземпляров гидробионтов (см. табл. 2). Индексы наполнения были достаточно высокие из-за потребления крупных форм личинок ручейников, нимф поденок и веснянок. И все же, несмотря на существенное совпадение пищевых спектров у молоди лосося с речными рыбами, в



силу слабой пищевой активности и низкой скорости переваривания пищи [17], вызванной низкими зимними температурами, пищевая конкуренция у рыб скорее всего отсутствует. Так, например, в лабораторных условиях установлено, что в зимний период у пестрятки лососевых даже при избытке пищи наблюдается потеря аппетита [22]. Возможно, именно этим обстоятельством объясняется наличие пустых желудков у молоди лосося (19%) и у усатых голецов (17%) в р. Лососинке.

### Заключение

Таким образом, наши исследования особенностей питания молоди лосося и кумжи, а также основных «потенциальных» конкурентов лососевых рыб за пищу и пространство обыкновенного подкаменщика и усатого гольца в речных условиях показали, что в притоках Онежского озера в течение года напряженность пищевых отношений между рыбами неодинакова. В летний период пищевые спектры лососевых и туводных рыб сильно различаются. Если подкаменщики и голец питаются исключительно водными объектами, то пестрятки лосося и кумжи не менее чем наполовину рациона потребляют воздушных, наземных насекомых, а также субимагинальные и имагинальные стадии амфибиотических насекомых. В зимний период, несмотря на полное совпадение пищевых спектров, в силу низкой пищевой активности, конкуренция за пищу также явно несущественна. В осенний период, по-видимому, у рыб могут сложиться наиболее напряженные пищевые отношения, так как в это время лет насекомых завершается и все речные рыбы, в том числе и лососевые, имеющие достаточно высокую пищевую активность, переходят на питание донными беспозвоночными. И в этот период года, при высокой численности «потенциальных» конкурентов за пищу и пространство, у молоди лососевых могут сложиться напряженные пищевые отношения, в результате чего у них могут наблюдаться как слабо наполненные пищей желудки, так и совсем пустые. В результате, темп роста лососевых рыб в таких ситуациях также может снижаться.

\*\*

*В літній період харчова конкуренція молоді лосося та кумжі зі звичайним бачцем-підкаменщиком, слижем європейським та звичайним гольяном відсутня, через різні раціони живлення. У зимовий час харчові спектри риб суттєво збігаються, проте харчова активність риб низька, отже харчова конкуренція також незначна. Найбільш напружені харчові відносини у молоді лосося і кумжі з річковими рибами, особливо з вусатим гольцем, спостерігаються в осінній період, коли харчова активність риб висока, але повітряні комахи відсутні у раціоні і він складається виключно з водних безхребетних.*

\*\*

*During the summer, food competition in the young salmon and trout with bullhead, mustached loach minnow no ordinary, because of different diets. In winter fish food spectra essentially the same, but the fish feeding activity is low, food competition is also negligible. Most tensions over food in the young salmon and trout river with fish, especially char mustached, observed in the autumn when the feeding activity of the fish is high, but no aerial insects in the diet and it consists exclusively of aquatic invertebrates.*

\*\*

1. Белякова Е. Н. Питание пестряток атлантического лосося *Salmo salar* и обыкновенного голяна *Phoxinus phoxinus* в малой семужьей реке // Гидробиол. журн. — 2011. — Т. 47, № 6. — С. 11—17.
2. Веселов А.Е., Шустов Ю.А. Современное состояние и пути сохранения озерной кумжи *Salmo trutta* m. *lacustris* L. в водоемах Карелии // Лососевидные рыбы Восточной Фенноскандии. — Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 2006. — С. 198—210.
3. Гринюк И.Н., Шустов Ю.А. Биология сеголетков семги и молоди других рыб бассейна реки Поноя // Биология промысловых рыб внутренних водоемов Северной части Европейской территории СССР. — Мурманск: 1977. — С. 79—86.
4. Евсин В.Н., Иванов Н.А. Питание ручьевого форели *Salmo trutta* L. в реке Пулоньга (Кольский полуостров) в летнее время // Вопр. ихтиол. — 1979. Вып. 19, № 6. — С. 1098—1104.
5. Заболоцкий А.А. Бентос р. Подчерем и его роль в питании молоди семги // Изв. ВНИОРХ. — 1959. — Т. 48. — С. 44—64.
6. Загорина В.М. Сравнительная характеристика питания пестряток и покатников семги // Биология промысловых рыб и беспозвоночных на ранних стадиях развития: Тез. докл., Мурманск, 1974 г. — Мурманск: ПИНРО, 1974. — С. 92—93.
7. Лососевые нерестовые реки Онежского озера. Биологический режим. Использование. — Л.: Наука, 1978. — 102 с.
8. Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. — М.: Наука, 1974. — 254 с.
9. Митанс А.Р. Экологические основы эффективности естественного и искусственного воспроизводства балтийского лосося *Salmo salar* L. Автореф. дис... канд. биол. наук. — Л., 1973. — 24 с.
10. Михин В.С. Рыбы р. Варзуги и их взаимоотношения с молодью семги // Изв. ВНИИОРХ. — 1959. — Т. 48. — С. 101—107.
11. Рыбы Мурманской области: условия обитания, жизнь и промысел: Сб. ст. — Мурманск: ПИНРО, 1966. — 335 с.
12. Смирнов Ю.А. Лосось Онежского озера. — Л.: Наука, 1971. — 143 с.
13. Смирнов Ю.А., Шустов Ю.А., Хренников В.В. К характеристике поведения и питания молоди онежского лосося *Salmo salar* L. morpha *sebago* Giscard в зимний период // Вопр. ихтиологии. — 1976. — Т. 16, вып. 3. — С. 557—559.
14. Шустов Ю.А. Экология молоди атлантического лосося. — Петрозаводск: Карелия, 1983. — 152 с.
15. Шустов Ю.А., Веселов А.Е. Питание и рост молоди озерной кумжи *Salmo trutta* L. morpha *lacustris* в водоемах национального парка Паанаярви // Тр. КарНЦ РАН. — 2007. — Вып.11. — С. 142—146.
16. Шустов Ю.А., Веселов А.Е., Барышев И.А. Питание молоди озерной кумжи *Salmo trutta* L. в реках бас. Онежского озера в осенний период // Экология. — 2008. — № 2. — С. 130—133.
17. Шустов Ю.А., Смирнов Ю.А. К методике расчета суточных рационов молоди атлантического лосося *Salmo salar* L. в естественных условиях //

- Лососевые (Salmonidae) Карелии. — Петрозаводск: Карел. филиал АН СССР, 1983. — С. 138—146.
18. Шустов Ю.А., Щуров И.Л., Смирнов Ю.А. О сроках адаптации заводской молоди семги *Salmo salar* L. к речным условиям // Вопр. ихтиологии. — 1980. — Т. 20, вып. 4. — С. 758—761.
19. Hesthagen T., Saksgard R., Hegge O. et al. Niche overlap between young brown trout (*Salmo trutta*) and siberian sculpin (*Cottus poecilopus*) in a subalpine Noewegian river // Hydrobiologia. — 2004. — Vol. 521, N 1. — P. 117—125.
20. Holmen J., Olsen E.M., Vollestad L.A. Interspecific competition between stream-dwelling brown trout and Alpine bullhead // J. Fish Biol. — 2003. — Vol. 62. — P. 1312—1325.
21. Johnson J.H. Comparative diets of paiute sculpin, speckled dace and subyearling steelhead trout in tributaries of the Clearwater River, Idaho // Northwest. Sci. — 1985. — Vol. 59, N 1. — P. 1—9.
22. Metcalfe N.B., Thorpe J.E. Anorexia and defended energy levels in over-wintering juvenile salmon // J. Anim. Ecol. — 1992. — Vol. 61, N 1. — P. 175—181.
23. Mortensen E., Penczak T. Populations, growth, biomass and production of fish in a small stream in north-west Poland // Ecol. Pol. — 1989. — Vol. 36, N 3—4. — P. 445—458.
24. Shustov Yu.A. A review of studies of habitat conditions and behaviour of young Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the river of Karelia and Kola Peninsula // Pol. Arch. Hydrobiol. — 1990. — Vol. 37, N 1—2. — P. 29—42.
25. Straskraba M., Chiar J., Frank S., Hruska V. Contribution to the problem of food competition among the sculpin, minnow and brown-trout // J. Anim. Ecol. — 1966. — Vol. 35, N 2. — P. 303—311.
26. Williams R., Harcup M.F. Fish production in some River Ebbw tributaries // Pol. Arch. Hydrobiol. — 1986. — Vol. 33, N 3—4. — P. 319—332.

Петрозаводский государственный  
университет, РФ  
Северный научно-исследовательский  
институт рыбного хозяйства  
Петрозаводского государственного  
университета, РФ

Поступила 15.01.14