

УДК 574.5:639.31

ВЛИЯНИЕ ОБЪЕКТА ПРЭСНОВОДНОЙ АКВАКУЛЬТУРЫ НА ПОВЕДЕНИЕ И РОСТ РЕЧНОГО ОКУНЯ

© 2020 г. Н. А. Онищенко^а, В. В. Горбач^{а, *}, Ю. А. Шустов^а

^аПетрозаводский государственный университет, Россия 185910 Петрозаводск, просп. Ленина, 33

*e-mail: gorbach@petsu.ru

Поступила в редакцию 04.10.2019 г.

После доработки 11.12.2019 г.

Принята к публикации 18.12.2019 г.

В водоеме с аквакультурой у речного окуня происходит перестройка пространственной структуры популяции, меняются поведение, питание и размерно-весовые характеристики особей. Вместо индивидуального, рассеянного поведения рыбы в зоне садков образуют массовые скопления. Активное потребление высококалорийного форелевого корма ведет к сокращению доли естественных объектов питания, прежде всего зообентоса. Происходит существенное увеличение размерно-весовых характеристик особей. Высокая плотность населения рыб на небольшом участке акватории делает охоту окуней старших возрастов более успешной и тем самым ведет к не характерному для естественных условий ускорению темпов их роста.

Ключевые слова: речной окунь *Perca fluviatilis* L., пространственная структура популяции, поведение, питание, размерно-весовые показатели, форелевое садковое хозяйство

DOI: 10.31857/S0367059720030129

Приоритетным направлением рыбохозяйственной деятельности на внутренних водоемах Северной Европы в последние десятилетия стало садковое форелеводство. В дальнейшем производство товарной рыбы планируется расширять за счет внедрения интенсивных технологий, освоения новых водоемов и акваторий. Проблема влияния форелевых хозяйств на общее состояние среды становится все более актуальной. Риски связывают с загрязнением воды остатками кормов и продуктами жизнедеятельности выращиваемых рыб [1]. В эксплуатируемых водоемах ясно обозначилась тенденция перестройки структуры биоты, прежде всего зоопланктона и зообентоса [2].

Влияние аквакультуры на популяции пресноводных видов рыб практически не изучено. Имеются лишь сведения о том, что во время кормления форели у садков сосредотачивается до нескольких сотен особей, которые подбирают остатки корма [3]. Результаты изучения морских прибрежных акваторий указывают на изменение поведения рыб, усложнение пространственной структуры и динамики их популяций в районах ферм [4–7]. В качестве причин называют доступность кормов и наличие укрытий, которые создают садки в пелагических условиях [8, 9].

Цель настоящей работы – на примере озера, используемого для производства товарной форели, изучить особенности пространственного раз-

мещения речного окуня, изменчивость его питания и размерно-весовых характеристик особей. По аналогии с имеющимися данными по морским акваториям мы предположили, что и в пресных водоемах функционирование форелевых хозяйств ведет к перестройке пространственной структуры популяции и трофических связей окуня. Происходит ускорение роста особей вследствие потребления высококалорийных искусственных кормов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследуемый водоем – Вохтозеро – принадлежит к бассейну Ладожского озера (Республика Карелия). Акватория озера составляет около 9 км² при длине 7.8 км и ширине 2 км, глубина доходит до 35 м при среднем значении 11 м, прозрачность воды – до 5 м. Местная ихтиофауна представлена десятью видами, из которых наиболее многочисленны речной окунь *Perca fluviatilis* L., обыкновенная плотва *Rutilus rutilus* (L.) и европейская ряпушка *Coregonus albula* (L.). В 2007 г. здесь создано садковое хозяйство ООО “Радужная форель”, производящее до 160 т товарной рыбы ежегодно. Садки размещены компактно в центральной части озера на свале глубин, форель кормят гранулированными кормами два раза в сутки – утром и вечером.

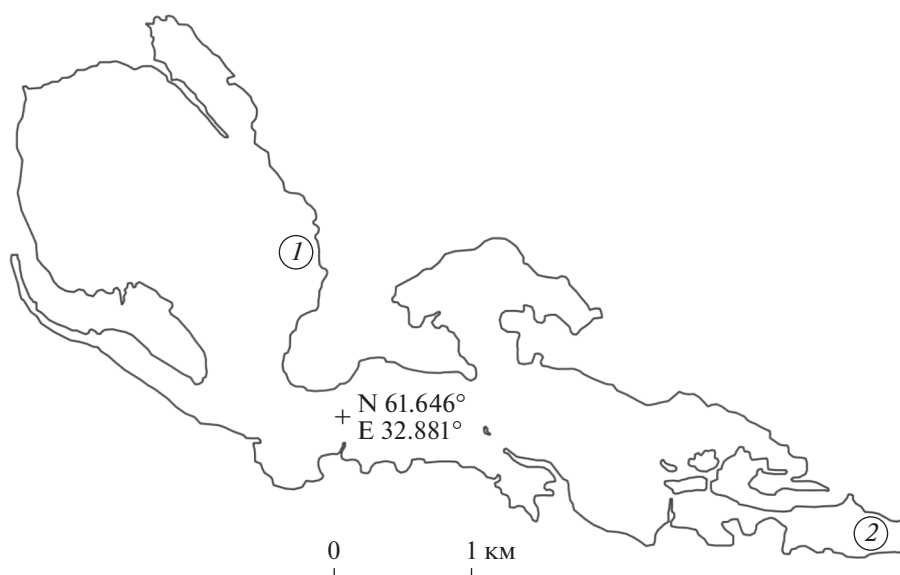


Рис 1. Места отлова окуней на Вохтозере: 1 – форелевые садки, 2 – удаленный участок акватории.

Исследования проводили с весны по осень в 2011–2015 гг. на двух участках акватории – вокруг садков, в радиусе до 0.2 км и на расстоянии 4.5 км (рис. 1). Поскольку в местных условиях прибрежная и пелагическая формы окуня известны только для крупных озер [19], при выборе контрольного участка допустили, что в исследуемом водоеме вид представлен единственной экологической формой с характерной нативной скоростью роста особей для всей акватории.

Размещение рыб изучали с помощью эхолота (Humminbird Pranha Max 160). Регистрировали отдельных особей и их скопления на различных глубинах. Для визуального наблюдения использовали подводную видеокамеру (JJ-Connect Underwater Camera Mono). Отловы производили жаберными сетями и крючковыми снастями. Каждого выловленного окуня взвешивали и измеряли общую длину, возраст определяли по чешуе и жаберным крышкам. Питание изучали в летние месяцы 2013–2015 гг. Извлеченные желудки фиксировали в 96%-ном спирте. В лаборатории определяли массу пищевого комка и долю каждого объекта в его составе. В качестве показателя интенсивности питания использовали общий индекс наполненности желудка – отношение массы пищевого комка к массе тела рыбы в промилле (‰).

Диапазоны варьирования показателей и значимость их отличий оценивали простым непараметрическим бутстрепом с числом итераций $B = 1000$. Доверительные интервалы устанавливали методом процентилей [10]. Значимость отличий p представлена долей нуль-модельных комбинаций (эмпирическая разность показателей не

больше бутстрепированной, $|d_{\text{obs}}| \leq |d_{\text{boot}}|$) от общего числа испытаний B . Критической величиной для p принято стандартное значение $\alpha = 0.05$. Тренды возрастной изменчивости размерно-весовых характеристик описывали регрессионными моделями вида $y = ax^b$, где x – возрастная группа, y – длина или масса тела. Коэффициент a рассматривали в качестве точки старта процесса, значение коэффициента b – скорости роста, подбирали, используя итеративную процедуру подгонки под требование $a = \text{const}$.

Данные обрабатывали в среде MS Excel и R 3.3.1 с использованием базовых функций и функций пакета composition [11].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Наблюдения, выполненные с помощью эхолота, показали, что рыбы распределялись по акватории крайне неравномерно. В летний период они концентрировались у садков – плотность скоплений в июне–августе бывала столь велика, что наблюдалось так называемое явление «двойного дна», когда эхолот не мог идентифицировать каждую особь в отдельности. Обычно рыбы держались на мелководных участках, удаленных от садков на 0.1–0.2 км, и подходили к ним только ко времени кормления форели. С помощью видеокамеры наблюдали активное питание окуней остатками корма в течение часа по окончании кормления рыб в садках. Весной, после схода льда, больших скоплений не находили, а осенью, в сентябре–октябре, рыбы всегда уходили от садков независимо от того, продолжали или нет кормить форель.

Всего отловили 641 окуня возрастом от 2 до 15 лет (табл. 1). Результаты сравнения рыб младших возрастных групп (2+...7+) указывают на значимо большие размерные и весовые показатели и на их большую изменчивость около садков ($p < 0.035$). Исключение составляют лишь семилетние особи — доверительные интервалы сравниваемых показателей у них существенно перекрываются, значимость отличий p для средних арифметических превышает 0.055, для стандартных отклонений — 0.783. Крайняя неравномерность отловов рыб старших возрастных групп (8+...15+) не позволила сделать адекватных статистических заключений об отличиях размерно-весовых показателей, однако следует отметить, что особи с участка, удаленного от садков на 4.5 км, имели наименьшую длину и массу тела в соответствующих возрастных группах.

Результаты изучения регрессионных зависимостей указывают на большую скорость прироста длины и массы рыб около садков (табл. 2) — диапазоны распределения бутстрепированных значений коэффициентов b для сравниваемых участков водоема не перекрываются, обуславливая высокую значимость отличий в обоих случаях ($p < 0.001$). Установлено также, что в старшей возрастной группе увеличение длины и массы тела происходило быстрее, чем в младшей (табл. 3: $p < 0.025$).

Питание изучили у 183 особей. Наполнение желудков отличалось только по изменчивости — около садков стандартное отклонение было почти в 3 раза больше, чем на отдаленном участке акватории (табл. 4). У рыб, отловленных вдали от садков, основу пищевого комка составлял традиционный набор естественных кормов: зообентос представлен личинками и куколками комаров-звонцов (*Chironomidae*), личинками поденок (*Ephemeroptera*), стрекоз (*Odonata*) и ручейников (*Trichoptera*), водяными осликами (*Asellus aquaticus* (L.)) и различными моллюсками (*Mollusca*); зоопланктон — ракообразными (*Cladocera* и *Copepoda*). Гранула форелевого корма найдена в содержимом лишь одного желудка. В зоне форелевого хозяйства существенно падает доля зообентоса и возрастает роль форелевого корма. В отдельные периоды желудка были наполнены гранулами этого корма на 75–85%. Кроме того, здесь постоянно попадались крупные окуни с необычно высоким содержанием полостного жира — до 4–5 баллов жирности (по М.Л. Прозоровской), тогда как на удаленном от садков участка акватории этот показатель не превышал 2 баллов.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные данные о пространственном размещении рыб в Вохтозере согласуются с результатами исследований, выполненных на морских акваториях. Большие скопления наблюдали вокруг

рыбных ферм в северных морях — в Шотландии [12] и Норвегии [8, 13], в средиземноморских водах Испании [14], близ Канарских островов [15] и у побережья Австралии [5]. Основная причина привлекательности объектов аквакультуры состоит в доступности высококалорийных кормов. Так, при выращивании лосося теряется от 5 до 20% корма, который становится добычей местных рыб [16]. Плотоядные средиземноморские ставриды у ферм почти полностью переходят на питание гранулами потеряннного корма [17]. Считается [5], что рыбы, подбирая остатки корма, снижают его воздействие на донные отложения. Результаты моделирования поддерживают такую точку зрения, указывая на рост суммарной эффективности подобных систем и существенное влияние на местных рыб, которые, потребляя остатки искусственных кормов, становятся своеобразным буфером для экосистемы, предотвращая быструю деградацию среды [18].

Наличие выраженной сезонной динамики в размещении рыб, связанной с изменением их поведения [4, 6], также подтвердилось. В нашем случае отсутствие скоплений у садков в весенний период объясняется нерестом, а осенью — перемещением к местам зимовки. Плотные стаи, регистрируемые эхолотом как “второе дно”, появлялись в районе форелевого хозяйства в период летнего нагула. Такие скопления рыб для карельских озер не характерны — иногда особи сбиваются в стайки, но обычно держатся разрозненно [19]. По приблизительным оценкам, морские садки, размещенные на площади 1–4 га, могут концентрировать вокруг себя до 40 т рыбы, которая в обычных условиях была бы рассеяна на сотнях тысяч гектаров [14, 20].

Почти полное отсутствие форелевого корма в желудках окуней, выловленных на удаленном от хозяйства участке, указывает на то, что особи, оказавшиеся у садков, задерживаются здесь на длительное время. Более быстрые темпы роста рыб в районе форелевого хозяйства объясняются перестройкой их трофических связей — они употребляют меньше низкокалорийного зообентоса и больше высококалорийного форелевого корма. Вместе с тем существенных отличий от младших возрастных групп из водоемов без аквакультуры не обнаружено — доверительные интервалы оценок в большинстве случаев широко перекрываются. Например, рыбы к шестилетнему возрасту достигают длины в среднем 18.6–19.4 см и веса 106–126 г [21], а в ряде озер окуни в этом возрасте даже крупнее — до 28 см и 200 г [19].

Отмеченная в районе садков более высокая изменчивость длины и массы рыб указывает на неоднородный характер влияния нового источника питания. Судя по содержанию желудков, форелевый корм является дефицитным ресурсом — не

Таблица 1. Размерно-весовые показатели в возрастных группах рыб около садков и на удаленном участке акватории Вохтозера

| Возраст | Длина тела, см | | Масса тела, г | |
|------------------|------------------|------------------|------------------------|--------------------|
| | до 0.2 км | 4.5 км | до 0.2 км | 4.5 км |
| <i>n</i> | 393 | 248 | 393 | 248 |
| x_{\min} | 10.8 | 11.0 | 19.0 | 18.0 |
| x_{\max} | 45.5 | 24.0 | 1317.0 | 180.0 |
| 2+ <i>M</i> | 13.1 (12.6–13.7) | 11.5 (11.0–12.2) | 29.4 (27.1–31.7) | 24.0 (21.0–27.3) |
| 30/4 <i>S</i> | 1.5 (1.2–1.7) | 0.8 (0.1–0.9) | 6.7 (5.2–7.9) | 3.9 (1.0–4.7) |
| 3+ <i>M</i> | 14.0 (13.8–14.2) | 12.6 (12.5–12.7) | 42.4 (40.6–44.2) | 29.7 (28.8–30.6) |
| 83/92 <i>S</i> | 1.0 (0.8–1.2) | 0.5 (0.4–0.6) | 8.4 (7.2–9.4) | 4.4 (3.7–5.1) |
| 4+ <i>M</i> | 16.2 (15.9–16.5) | 15.6 (15.4–15.8) | 67.7 (64.8–70.6) | 54.4 (52.8–56.0) |
| 69/96 <i>S</i> | 1.4 (1.3–1.6) | 1.1 (1.0–1.2) | 12.5 (10.2–14.4) | 8.0 (6.9–9.0) |
| 5+ <i>M</i> | 17.8 (17.2–18.3) | 16.1 (15.6–16.4) | 91.0 (83.0–98.5) | 62.7 (57.6–68.0) |
| 40/35 <i>S</i> | 1.8 (1.5–2.0) | 1.2 (1.0–1.4) | 25.2 (21.1–28.3) | 16.0 (12.4–18.4) |
| 6+ <i>M</i> | 19.9 (19.4–20.4) | 18.3 (17.8–18.9) | 135.4 (124.8–147.7) | 97.8 (86.3–109.5) |
| 49/8 <i>S</i> | 1.8 (1.4–2.2) | 1.5 (0.6–1.8) | 40.6 (27.9–52.7) | 17.4 (10.6–19.5) |
| 7+ <i>M</i> | 20.0 (19.5–20.5) | 19.1 (18.2–20.1) | 135.3 (124.3–147.2) | 109.3 (92.4–128.1) |
| 38/10 <i>S</i> | 1.6 (1.1–2.0) | 1.7 (0.7–2.0) | 36.5 (25.8–45.3) | 30.4 (14.3–38.1) |
| 8+ <i>M</i> | 26.1 (25.2–27.1) | 22.5 | 220.8 (194.4–250.1) | 112.0 |
| 30/1 <i>S</i> | 2.6 (2.1–3.0) | | 77.3 (56.1–95.0) | |
| 9+ <i>M</i> | 29.0 (27.9–30.0) | 22.2 | 329.2 (294.9–117.5) | 110.0 |
| 24/1 <i>S</i> | 2.8 (2.0–3.4) | | 93.7 (64.3–204.7) | |
| 10+ <i>M</i> | 30.2 (27.3–33.2) | – | 374.8 (271.6–508.3) | – |
| 9/0 <i>S</i> | 4.7 (3.0–5.1) | | 188.5 (116.4–204.7) | |
| 11+ <i>M</i> | 33.3 (30.1–36.1) | 25.4 | 545.2 (389.2–705.2) | 180.0 |
| 6/1 <i>S</i> | 4.1 (1.8–5.0) | | 227.1 (55.0–255.8) | |
| 12+ <i>M</i> | 33.5 (32.0–35.0) | – | 451.0 (412.0–490.0) | |
| 2/0 <i>S</i> | 2.1 (0.0–2.1) | | 55.2 (0.0–55.2) | |
| 13+ <i>M</i> | 40.0 (38.5–42.6) | – | 820.4 (775.2–864.4) | |
| 5/0 <i>S</i> | 0.7 (0.3–0.9) | | 58.2 (22.0–74.2) | |
| 14+ <i>M</i> | 40.6 (38.5–42.6) | – | 896.5 (730.0–1063.0) | |
| 2/0 <i>S</i> | 2.9 (0–2.9) | | 235.5 (0.0–235.5) | |
| 15+ <i>M</i> | 42.1 (40.6–43.4) | – | 1142.5 (1069.2–1142.5) | |
| 6/0 <i>S</i> | 1.9 (0.7–2.5) | | 107.4 (36.8–139.1) | |

Примечание. *n* – общее число особей, объем выборок для каждой возрастной группы представлен дробью, где в числителе и знаменателе указано число особей, отловленных около садков (до 0.2 км) и на удаленном участке акватории (4.5 км) соответственно; x_{\min} и x_{\max} – наименьшее и наибольшее значения, *M* – среднее арифметическое, *S* – стандартное отклонение; доверительные интервалы оценок получены бутстреп-методом.

Таблица 2. Модели роста длины и веса рыбы в зависимости от возраста ($y = 7.5x^b$)

| Признак, <i>y</i> | Участок | <i>b</i> | $\lim b$ | <i>t</i> | df | <i>p</i> | R^2 |
|-------------------|-----------|----------|-----------|----------|-----|----------|-------|
| Длина тела, см | До 0.2 км | 0.59 | 0.58–0.60 | 177.1 | 392 | <0.001 | 0.853 |
| | 4.5 км | 0.50 | 0.49–0.51 | 153.6 | 247 | <0.001 | 0.773 |
| Масса тела, г | До 0.2 км | 1.76 | 1.72–1.79 | 245.3 | 392 | <0.001 | 0.852 |
| | 4.5 км | 1.32 | 1.33–1.40 | 160.0 | 247 | <0.001 | 0.769 |

Примечание. *x* – возраст особи; *b* – скорость роста; $\lim b$ – доверительные интервалы оценок, полученные бутстреп-методом; *t* – критерий Стьюдента; df – число степеней свободы; *p* – значимость отличий коэффициента от нуля; R^2 – коэффициент детерминации.

Таблица 3. Модели роста длины и веса рыбы вблизи садков (до 0.2 км) в младшей и старшей возрастных группах ($y = 7.5x^b$; обозначения см. в табл. 2)

| Признак, y | Возраст | b | $\lim b$ | t | df | p | R^2 |
|----------------|-----------|------|-----------|-------|-----|--------|-------|
| Длина тела, см | 2+ ...7+ | 0.54 | 0.53–0.55 | 145.7 | 308 | <0.001 | 0.669 |
| | 8+ ...15+ | 0.62 | 0.61–0.63 | 130.7 | 83 | <0.001 | 0.717 |
| Масса тела, г | 2+ ...7+ | 1.55 | 1.52–1.58 | 164.4 | 308 | <0.001 | 0.699 |
| | 8+ ...15+ | 1.79 | 1.75–1.82 | 136.9 | 83 | <0.001 | 0.770 |

Таблица 4. Пищевые связи окуня в Вохтозеро

| Показатели | Участки | | Значимость отличий, p |
|----------------------|-------------------------------|------------------|-------------------------|
| | до 0.2 км | 4.5 км | |
| Количество рыб, экз. | 126 | 57 | |
| | Индекс наполнения желудков, ‰ | | |
| M | 75.4 (52.2–101.2) | 49.6 (37.7–63.1) | 0.188 |
| S | 142.7(90.3–191.9) | 49.5 (33.1–63.5) | 0.002 |
| | Содержимое желудков P , % | | |
| Зоопланктон | 23.0 (15.9–30.9) | 28.1 (17.5–40.4) | 0.572 |
| Зообентос | 14.3 (8.7–20.6) | 76.4 (61.4–84.2) | <0.001 |
| Рыба | 29.36 (21.4–37.3) | 19.6 (10.5–29.8) | 0.208 |
| Форелевый корм | 13.49 (7.9–19.8) | 1.75 (0–5.3) | 0.014 |

Примечание. Доверительные интервалы показателей и оценки значимости отличий p получены бутстреп-методом, полужирным шрифтом указаны значимые отличия.

более 20% особей удается подбирать его гранулы. К семилетнему возрасту преимущество в скорости роста окуней, потребляющих форелевый корм, по-видимому, исчерпывается. Между тем рыбы старших возрастов в районе фермы значительно крупнее окуней из других водоемов, которые к 15-летнему возрасту в среднем вырастают только до 30 см и набирают до 500 г веса при максимумах 40 см и 1100 г соответственно [21]. Сведениями об особях с таким большим количеством полостного жира, какие были отловлены вблизи садков (4–5 баллов), мы не располагаем. Жирность окуней в карельских озерах обычно такая же, как на удаленном от садков участке акватории, она редко когда превышает 2 балла. Выявленное ускорение роста – явление необычное. Основная причина здесь кроется в доступности иного ресурса – мелкая рыба, скапливающаяся на небольшом участке в строго определенном режиме кормления форели время суток, становится для них легкой добычей. Изменение пространственно-временной организованности населения и поведения местных видов рыб, по-видимому, и обеспечивает быстрый рост крупных окуней.

Таким образом, результаты исследования полностью подтверждают нулевую гипотезу о существенном влиянии объекта аквакультуры на поведение и рост речного окуня. Аборигенные рыбы

утилизируют потерянный корм и тем самым способствуют самоочищению водоемов с форелевыми садками. Включение в рацион высококалорийного корма ведет к сдвигу трофических отношений и ускорению роста особей. В связи с появлением нового объекта питания меняется пищевое поведение окуней, происходит перестройка пространственно-временной организованности их популяции. Концентрация рыб на небольшом участке акватории обеспечивает окуней старших возрастов легкой добычей и тем самым ведет к необычно быстрому их росту.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Bostock J., McAndrew B., Richards R.* et al. Aquaculture: global status and trends // *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 2010. V. 365. P. 2897–2912. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0170>
2. *Стерлигова О.П., Ильмаст Н.В., Кучко Я.А.* и др. Состояние пресноводных водоемов Карелии с товарным выращиванием радужной форели в садках. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2018. 127 с.
3. *Рыжков Л.П., Дзюбук И.М.* Экологическая безопасность садкового рыбоводства. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2014. 98 с.
4. *Letourneur Y., Darnaude A., Salen-Picard C., Harmelin-Vivien M.* Spatial and temporal variations of fish assem-

- blages in a shallow Mediterranean soft-bottom area (Gulf of Fos, France) // *Oceanologica Acta*. 2001. V. 24. P. 273–285.
[https://doi.org/10.1016/S0399-1784\(01\)01146-X](https://doi.org/10.1016/S0399-1784(01)01146-X)
5. *Dempster T., Sanchez-Jerez P., Bayle-Sempere J.T., Kingsford M.* Extensive Aggregations of Wild Fish at Coastal Sea-Cage Fish Farms // *Hydrobiologia*. 2004. V. 525. P. 245–248.
<https://doi.org/10.1023/B:HYDR.0000038870.13985.0f>
 6. *Fernandez-Jover D., Sanchez-Jerez P., Bayle-Sempere J.T.* et al. Coastal fish farms are settlement points for juvenile fish // *Marine Environmental Research*. 2009. V. 68. P. 89–96.
<https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2009.04.006>
 7. *Bubic T.S., Grubisic L., Ticina V., Katavic I.* Temporal and spatial variability of pelagic wild fish assemblages around Atlantic bluefin tuna *Thunnus thynnus* farms in the eastern Adriatic Sea // *J. Fish Biology*. 2011. V. 78. P. 78–97.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02837.x>
 8. *Bjordal A., Skar A.B.* Tagging of saithe (*Pollachius virens* L.) at a Norwegian fish farm: preliminary results on migration. International Council for the Exploration of the Sea: Demersal Fish Committee, 1992/G. V. 35. 7 p.
 9. *Uglem I., Karlsen P., Sanchez-Jerez P., Saether B.J.* Impact of fish attracted to open-cage salmonids farms in Norway // *Agriculture Environmental Interactions*. 2014. V. 6. P. 91–103.
<https://doi.org/10.3354/aei00112>
 10. *Шутиков В.К., Розенберг Г.С.* Рандомизация и бутстреп: статистический анализ в биологии и экологии с использованием R. Тольятти: Кассандра, 2013. 314 с.
 11. *van den Boogaart K.G.* Package ‘composition’. Compositional Data Analysis. Ver. 1.40-2 [Электронный ресурс]. 2018. Режим доступа: <https://cran.r-project.org/web/packages/composition/composition.pdf>. Дата обновления: 21.04.2019.
 12. *Carss D.N.* Concentrations of wild and escaped fishes immediately adjacent to fish farm cages // *Aquaculture*. 1990. V. 90. P. 29–40.
 13. *Uglem I., Dempster T., Bjørn P.-A.* et al. High connectivity of salmon farms revealed by aggregation, residence and repeated migrations of wild fish among farms // *Marine Ecology Progress Series*. 2009. V. 384. P. 251–260.
<https://doi.org/10.3354/meps08001>
 14. *Dempster T., Sanchez-Jerez P., Bayle-Sempere J.T.* et al. Attraction of wild fish to sea-cage fish farms in the south-western Mediterranean Sea: spatial and short-term temporal variability // *Marine Ecology Progress Series*. 2002. V. 242. P. 237–252.
 15. *Tuya F., Sanchez-Jerez P., Dempster T.* et al. Changes in demersal wild fish aggregations beneath a sea-cage fish farm after the cessation of farming // *J. of Fish Biology*. 2006. V. 69. P. 682–697.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2006.01139.x>
 16. *Gowen R.J., Bradbury N.B.* The ecological impact of salmonid farming in coastal waters: a review // *Oceanography and Marine Biology: an annual review*. 1987. V. 25. P. 563–575.
 17. *Fernandez-Jover D., Lopez-Jimenez J.A., Sanchez-Jerez P.* et al. Changes in body condition and fatty acid composition of wild Mediterranean horse mackerel (*Trachurus mediterraneus*, Steindachner, 1868) associated with sea cage fish farms // *Marine Environmental Research*. 2007. V. 63. P. 1–18.
<https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2006.05.002>
 18. *Bayle-Sempere J.T., Arreguín-Sánchez F., Sanchez-Jerez P.* et al. Trophic structure and energy fluxes around a Mediterranean fish farm // *Ecological Modelling*. 2013. V. 248. P. 135–147.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2012.08.028>
 19. *Стерлигова О.П., Ильмаст Н.В., Савосин Д.С.* Круглоротые и рыбы пресных вод Карелии. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2016. 224 с.
 20. *Dempster T., Fernandez-Jover D., Sanchez-Jerez P.* et al. Vertical variability of wild fish assemblages around sea-cage fish farms: implications for management // *Marine Ecology Progress Series*. 2005. V. 304. P. 15–29.
 21. *Первозванский В.Я.* Рыбы водоемов района Костомукшского железнорудного месторождения (экология, воспроизводство, использование). Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1986. 216 с.