

Таблица 1.3.1. Смена приоритетов при реформировании системы ЛРЗ на Дальнем Востоке по мере внедрения принципа сохранения биоразнообразия

Система ЛРЗ на Дальнем Востоке		
Современный период	Переходный период	Период перспективного планирования
Текущая цель	Среднесрочная цель	Долгосрочная цель
Прирост уловов и восстановление численности популяции путем наращивания мощности ЛРЗ без снижения качества выпускаемой молоди.	Ликвидация условий для деградации биоразнообразия лососевых без ущерба для экономической стороны деятельности ЛРЗ.	Поддержание численности промысловых стад лососевых на относительно высоком и устойчивом уровне при сокращении до минимума негативного воздействия заводских рыб на природные популяции лососей и сохранении их генетического разнообразия.

— коррекцию популяционной структуры лососей, изменившейся под влиянием разрушения среды обитания, депрессии численности или селективного разведения и промысла.

Важно осознавать, что на переходном этапе реформирования ЛРЗ мероприятия по сохранению биоразнообразия лососей при их искусственном воспроизводстве не должны накладывать критические ограничения на промысловые рыболовные заводы, назначение которых — устойчивое неистощительное ведение природопользования.

Окончательное решение о применении той или иной схемы искусственного воспроизводства тихоокеанских лососей в конкретном бассейне принимается с учетом разнообразных сочетаний целей и задач, зависящих от местных условий, специфических подходов и реальных возможностей.

1.4. Генетические и экологические последствия искусственного воспроизводства

При пастбищном разведении лосося находятся в искусственных условиях только относительно небольшой период — в начале и самом конце жизненного цикла. Как правило, это пришедшие на нерест производители, которые отлавливаются и выдерживаются в садках до полного созревания и взятия половых продуктов, далее это икра, личинки и молодь до выпуска в естественные водоемы. Выращенная на заводе молодь после выпуска в естественную среду сталкивается с обитающими там дикими лососями, и с этого момента единая жизненная стратегия и общее жизненное пространство вынуждают их тесно взаимодействовать и конкурировать между собой. Кроме того, часть заводских рыб

возвращается не на родной завод, а приходит для размножения на естественные нерестилища, где скрещивается с дикими лососями. Таким образом, при пастбищном рыбоводстве избежать экологического и генетического взаимовлияния заводских и диких рыб невозможно. Единственный путь — это изучение этого процесса и совершенствование биотехники, чтобы свести к минимуму возможные негативные последствия этих взаимоотношений.

Генетические факторы. Генетические факторы, влияющие на биоразнообразие лососей — это отбор, генетический дрейф, поток генов (стрейнг), межбассейновые перевозки, подбор производителей, мутационный процесс. Рассмотрим последовательно, сколь эти факторы важны при заводском воспроизводстве лососей.

Отбор производителей. Заводское воспроизводство может повлиять на генетический состав популяции через отбор производителей либо прямо — через селективируемый признак, либо косвенно — через корреляцию признаков: продуктивность, время созревания, сроки возврата производителей и пр.

В условиях рыбоводного завода направленно или неосознанно постоянно осуществляется отбор производителей, но этот процесс в корне отличается от естественного отбора в природе. Отбраковывая незрелых самок и самцов, не используя производителей в самом начале хода или, напротив, после завершения закладки икры, мы впускаем в процесс воспроизводства отбор против рано или поздно мигрировавших особей, против быстро или медленно созревающих рыб и т.д. Все это прямо или косвенно может изменить стадо через ряд поколений, приводя к более поздним возвратам, продукции худшего качества и пр. Поэтому важно иметь в виду отдаленные изменения, которые могут последовать за той или иной рыбоводной стратегией, и противодействовать им соответствующими рыбоводными мероприятиями. Какими — следует выяснять через детальное исследование конкретной ситуации на данном ЛРЗ. Такие же нежелательные последствия свойственны и внезаводским методам воспроизводства лососей.

Выживаемость на ранних этапах развития. Большая выживаемость от икринки до покатной молоди в заводских условиях — это другая сторона проблемы отбора. Смертность в нерестовых буграх может достигать 80-ти и более процентов, в то время как в цехах завода — около 5%. Означает ли это, что в заводских условиях выживают особи с «плохими» генами, т.е. такие, которые погибли бы в естественных условиях? Это непростой вопрос, поскольку на нерестилищах большая часть смертности икры и эмбрионов вызвана природными причинами — паводками, заиливанием, промерзанием — и не связана с наследственными факторами.

Завод, обеспечивая комфортные условия и уменьшая смертность в эмбрионально-личиночный период развития, несомненно, вносит положительный вклад в сохранение и увеличение численности данной популяции. Но при этом не исключено, что какая-то часть выживших в природе особей генетически более приспособлена к экстремальным условиям среды: нехватке кислорода или выходящим за пределы видового оптимума температурам, и такие указания есть. Например, В.С. Кирпичников (1977) показал, что полиморфизм по локусу фосфоглюкомутазы (фермент, широко распространенный в органах и тканях организмов, особенно много его в печени) у нерки вызван, вероятно, разной приспособленностью аллельных вариантов этого фермента

к температурным условиям на ранних стадиях развития. На природную дифференцированную смертность развивающихся эмбрионов при низких содержаниях растворенного кислорода косвенно указывает увеличение их смертности ниже 25–50% насыщения (при температуре 4–11 °C), которая быстро возрастает при дальнейшем снижении содержания кислорода (Кляшторин, 1982). Таким образом, факт широкой индивидуальной изменчивости отдельных икринок и личинок лососей по их кислородной и температурной чувствительности очевиден, однако неизвестно, сколь значительна генетическая составляющая такой приспособленности для распространенных у нас видов тихоокеанских лососей.

Генетический дрейф. Как популяционно-генетический фактор, генетический дрейф проявляется в популяциях малой репродуктивной (как говорят — эффективной) численности и существен, например, при заводском воспроизводстве стад русского осетра, беломорской семги или при разработке планов сохранения сахалинского тайменя, проходной микижи и других малочисленных популяций — когда число производителей исчисляется несколькими десятками. Небольшое число производителей не может «вместить» в свои геномы все генетическое разнообразие популяции, поэтому они передают в следующее поколение выборочный, а не весь набор генов, обедняя генетически следующее поколение. И хотя для каждого поколения это обеднение невелико, за многие поколения аккумулируются большие потери генетического разнообразия.

При эффективной численности N_e внутривидовое генетическое разнообразие уменьшается вследствие дрейфа в каждом поколении обратно пропорционально численности: $1/2N_e$. Дрейф также может быть существен в диких популяциях сахалинского тайменя, проходной микижи, когда идет сильный пресс браконьерства на крупных половозрелых особей, а популяция воспроизводится несколькими десятками рыб. Для тихоокеанских лососей, особенно таких массовых видов, как кета и горбуша, генетический дрейф пренебрежительно мал, поскольку на рыболовном заводе даже столь малой мощности, как 1 млн молоди, требуется более тысячи производителей, что обуславливает лишь небольшую потерю внутривидового разнообразия: $1/2N_e = 0,0005$. Даже при ста производителей и равном соотношении полов за одно поколение будет потеряно лишь 0,005 всего генного разнообразия. Таким образом, процессы генетического дрейфа в популяциях тихоокеанских лососей с большой численностью практически незначимы и не могут привести к потере генетической изменчивости в течение нескольких поколений, особенно если учесть стрейнг (расселение рыб), который даже при небольшой интенсивности способен поддерживать постоянный обмен генами между популяциями, восстанавливая возможную случайную потерю генетической изменчивости, вызванную генетическим дрейфом. Однако в длительном ряду поколений накопленный дрейф может оказаться существенным.

Стрейнг и поток генов. Поток генов у лососей — это привнесение части генофонда одной популяции в генофонд другой популяции через стрейнг производителей, т.е. когда некоторое количество особей заходит на нерест в неродные водоемы, или через межбассейновые перевозки оплодотворенной икры. Стрейнг — естественное свойство организмов. Это не нарушение

хominga, а важнейшее эволюционное приобретение лососей, которое позволяет им осваивать новые места обитания, а также возвращаться в места ранее разрушенные, но затем восстановленные. Действительно, представим, что осенью 2021 г. в некоей горбушевой реке браконьеры активно вырезают рыбу, затем проходят мощные тайфуны и паводки, происходит порыв нефтепровода на участке, проходящем через бассейн реки, а пришедшая зима оказывается малоснежной и холодной, так что нерестилища полностью промерзают, уничтожая остатки этого поколения горбуши. При отсутствии стрейнга из-за строгого двухлетнего жизненного цикла в 2023 г. горбуши в этой реке не было бы, и линия нечетных лет горбуши никогда бы здесь не восстановилась, в отличие, скажем, от кеты и других видов со сложной возрастной структурой. Так что, естественно, что из тихоокеанских лососей наиболее чувствительной к разрушению локальных группировок является горбуша как моновозрастной вид, и стрейнг позволяет ей адаптироваться на ареале в условиях локально меняющейся среды.

В настоящее время общепризнано, что горбуша образует ряд стад, связанных определенным комплексом рек (а не отдельными нерестовыми районами, так как инстинкт возврата в «родную» реку у горбуши наименее развит из-за непродолжительного периода пребывания в реках мальков). В то же время не исключено, что горбуша из крупных речных систем имеет статус локальных популяций, как и горбуша, выпускаемая рыбоводными заводами после периода ее подращивания в питомниках. Вероятно, если молодь горбуши задерживается в пресной воде на длительный срок, она приобретает способность к более высокому хомингу, в противоположность молоди, которая быстро скатывается в море, например, из коротких рек, каких на Сахалине и Южных Курилах большинство.

Так что естественно, что у горбуши стрейнг, как правило, выше, чем у кеты и других видов тихоокеанских лососей, из-за чего часть ее более активно расселяется по ближайшим рекам, а также внутри речного бассейна. Четверть века назад была обоснована теория «флуктуирующих стад горбуши» (Глубоковский, Животовский, 1986), предполагающая отсутствие четкой популяционно-генетической структуры у этого вида из-за более высокого по сравнению с другими видами стрейнга, особенно в азиатской части ареала, в регионах с короткими реками и сильным антропогенным воздействием. Постоянный стрейнг (допустим, на уровне 10%) уже следует считать достаточно значительным, чтобы обеспечить генетическую однородность горбуши для комплекса рек. Более высокий стрейнг и склонность к генетической однородности стад горбуши — это эволюционное свойство данного вида, и оно заставляет нас серьезно задуматься о стратегии разведения и промысла горбуши и возможных последствиях массовых внедрений заводской горбуши в дикие, а горбуши естественного воспроизводства — в заводские популяции.

Может ли многолетнее заводское воспроизводство горбуши значимо воздействовать на генофонд дикой рыбы? Возможно, что и нет, поскольку за долгие годы что заводская, что дикие популяции стали генетически близки из-за предшествовавших многих поколений генных потоков между ними. Однако воздействие рыбоводного завода отсутствует только в том случае, когда завод

воспроизводит весь генофонд данного стада, характерный для диких рыб. Но, как только разведение горбуши (как и других видов) становится селективным и какая-то часть стада начинает усиленно воспроизводиться в ущерб другой, действие рыбоводного завода начнет ощущаться вначале на заводском стаде, а затем (вследствие стрейнга) и на диких популяциях горбуши, вплоть до разрушения локальных генетических адаптаций, в зависимости от уровня и дальности стрейнга.

У всех видов лососей может усиливаться локальный стрейнг при увеличении численности заводского стада за счет освоения нерестилищ в притоках и соседних речках возвращающимися на нерест заводскими производителями (Zhivotovsky et al., 2011).

Межбассейновые и межпопуляционные перевозки. Созвучной предыдущему разделу о стрейнге является тема перевозок оплодотворенной икры (или самих рыб, что много реже) с одного рыбоводного завода или водоема на другой, что нередко делают при нехватке производителей на местах (Марковцев, 2010). Перевозки осуществляют в основном в двух целях: 1) интродукции и акклиматизации, т.е. зарыбления водоема отсутствующим там видом, о чем уже писалось выше; 2) рыбоводства, т.е. для выполнения плана ЛРЗ по закладке икры и поддержание разводимого стада на определенном уровне численности при нехватке производителей собственного стада и диких производителей из этой же реки. Эти перевозки являются, по сути дела, искусственно созданным стрейнгом, причем порой высокой интенсивности — до 50% и даже выше. В природе такая высокая степень стрейнга, вероятно, возможна только у горбуши, для всех остальных видов тихоокеанских лососей перевозки даже в пределах части видового ареала — это «навязанный стрейнг», входящий в противоречие с их высокой генетической дифференциацией и адаптацией к локальным условиям среды. Основной вопрос здесь таков: как и насколько межбассейновые перевозки влияют на биоразнообразие заводских и диких лососей? На рис. 1.4.1 показана схема перевозок оплодотворенной икры кеты между рыбоводными заводами о. Сахалин за период с 1960 по 2000 гг. Объемы перевозок были значительны — вплоть до 30–40% от объема заложенной на инкубацию икры; порой на один завод завозили икру из разных мест, даже в один год одновременно. Указанная на рисунке схема не содержит данных об интенсивности и длительности перевозок, однако анализ фактических объемов перевозимой икры в различные годы позволяет сделать заключение, что перевозки между ЛРЗ внутри указанных районов гораздо более масштабированные, чем межрайонные. Указанные заводские стада кеты Сахалина генетически сравнили между собой по микросателлитным ДНК-маркерам, которые являются селективно-нейтральными. Оказалось что стада из указанных на рисунке районов (южный и юго-восточный, северный, восточный, юго-западный Сахалин) обособлены друг от друга, что свидетельствует о генетическом своеобразии стад кеты каждого района. В то же время стада кеты в пределах каждого из этих районов генетически очень близки друг к другу, что может объясняться как общей историей близкорасположенных стад (и, возможно, более высоким уровнем естественного стрейнга по сравнению с отдаленными районами), так и многочисленными перевозками

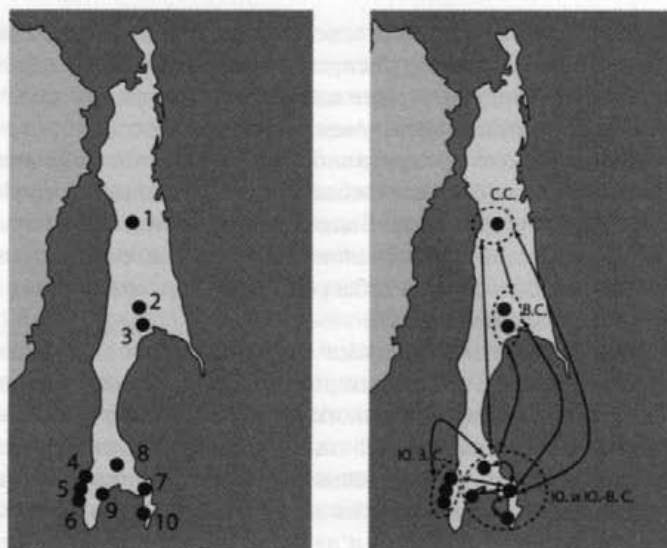


Рис. 1.4.1. Схема перевозок оплодотворенной икры кеты между ЛРЗ Сахалина за период 1960–2000 гг. (Шитова и др., 2009)

Районы: С.С. — северный Сахалин, В.С. — восточный Сахалин, Ю.-З.С. — юго-западный Сахалин, Ю. и Ю.-В.С. — южный и юго-восточный Сахалин.

ЛРЗ: 1 — Адо-Тымово, 2 — Победино, 3 — Буюкловский, 4 — Калининский, 5 — Сокольниковский, 6 — Ясноморский, 7 — Охотский, 8 — Сокол, 9 — Таранайский, 10 — Монетка. (На схеме не указаны заводы о. Итуруп (ЛРЗ Курильский и Рейдовый), откуда тоже неоднократно завозили икру на сахалинские ЛРЗ).

икры между ЛРЗ в пределах района (Шитова и др., 2009). Наиболее вероятно, что именно перевозки могли привести к генетической однородности стад разных рек и ЛРЗ внутри указанных районов Сахалина, поскольку даже близкорасположенные популяции кеты о. Итурупа (как дикие, так и заводские), между которыми перевозок практически не было, генетически хорошо отличаются друг от друга (Животовский и др., 2008). На этом основании можно предположить, что в те времена, когда перевозок между стадами кеты Сахалина еще не было, генетическая дифференциация кеты о. Сахалин была значительней, чем мы наблюдаем ее сейчас, после полувека интенсивных перевозок. Из теории популяционной генетики можно заключить, что нескольких десятков поколений, прошедших с начала интенсивных перевозок, было достаточно, чтобы обеспечить внутрирайонную генетическую однородность заводских популяций кеты по исследованным нейтральным генетическим маркерам. В то же время генетические особенности заводских популяций кеты разных районов Сахалина не успели за это время нивелироваться благодаря меньшей интенсивности перевозок между ЛРЗ разных районов острова.

Приведенные данные по селективно нейтральным ДНК-маркерам указывают на то, что эффекты от межбассейновых перевозок ощутимы: генетические компоненты от донорских стад сохраняются в стадах-реципиентах. Если

популяция лосося данного бассейна генетически гетерогенна (скажем, состоит из экологически разных форм, воспроизводится на разных нерестилищах), то многочисленная интродукция даже из близкой популяции может принести вред биоразнообразию популяции, уменьшить приспособленность к условиям среды и снизить общую продуктивность. Сокращение генетического разнообразия напрямую связано с межбассейновыми и межпопуляционными перевозками и их интенсивностью. Более целесообразно затратить некоторые средства и время и восстановить численность стада за счет местных популяций и полностью отказаться от межбассейновых перевозок икры тихоокеанских лососей для рыбоводных целей.

В то же время зарыбление водоема отсутствующим там видом тихоокеанских лососей в пределах его естественного ареала (реинтродукция), который исчез вследствие катастрофического перелома, вырубки лесов в бассейне реки, препятствий к размножению из-за естественных или техногенных катастроф, может иметь только положительный эффект — при условии, конечно, что происшедшие негативные события не повлияли на экологию бассейна в плане резкого уменьшения адаптации данного вида к изменившимся условиям. Общей рекомендацией может быть интродукция не из любого места, а из бассейна, близкого как по условиям воспроизводства, так и по генетической структуре популяций, конечно, при условии, что генетические исследования были проведены, когда вид там обитал, или по генетической близости к популяциям соседних водоемов. Аналогично положительный эффект может иметь создание ЛРЗ или любого типа внезаводского разведения в местах, где отсутствуют подходящие нерестилища и потому нет естественного воспроизводства рыбы, при условии, что выпуск чрезмерно большого количества молоди не ведет к негативным взаимодействиям с соседними природными популяциями.

Подбор производителей. При оплодотворении на рыбоводных предприятиях икра от нескольких зрелых самок обычно оплодотворяется спермой от нескольких случайно выбранных созревших самцов. Это коренным образом отличается от естественного отбора и подбора производителей на нерестилищах, где основная порция икры данной самки оплодотворяется одним, реже — двумя самцами, добившимся доминирующего статуса в конкуренции за эту самку с другими самцами. Влияет ли заводской процесс воспроизводства на биоразнообразие?

Главное, чем отличается заводское воспроизводство от естественного — это допуск к размножению всех производителей, независимо от их природных качеств, лишь бы только они созрели к определенному сроку. Иными словами, теоретически допустимо, что тот самец, спермой которого на заводе была оплодотворена икра от нескольких самок, на нерестилище никогда бы не добился репродуктивного успеха. Если его «неуспех» явился следствием генетически обусловленных плохих «бойцовских» качеств, то это значит, что в условиях завода эти качества будут переданы многочисленному заводскому потомству, чье качество может быть хуже. Эти заводские рыбы при размножении на нерестилищах могут оказаться более пассивными «бойцами», что приведет их к репродуктивному неуспеху.

Это, так называемый, половой отбор, который может не иметь никакого отношения к другим признакам «отбракованных» на нерестилище особей, в

том числе по выживаемости и качеству их потомства. Более того, если такие особи несут свои особые гены, то заводской процесс увеличивает внутривидовое биоразнообразие по сравнению с половым отбором на нерестилищах, но, правда, при этом снижается средняя приспособленность популяции, в которой накапливаются особи, не обладающие «бойцовскими» качествами.

Таким образом, снятие процесса естественного отбора и подбора производителей в условиях заводского разведения теоретически может привести к изменениям в заводском стаде. Однако конкретных практических рекомендаций по тихоокеанским лососям по устранению этого воздействия не имеется.

Мутационный процесс. Бытует мнение, что частота мутаций в заводских условиях выше, чем в природе, и что это приводит к деградации заводских популяций лососей, а сами они приносят эти мутации в дикие популяции при размножении на естественных нерестилищах. Несомненно, наличие в среде обитания значительных объемов физических или химических мутагенов может привести к увеличению темпов мутирования. Однако никаких данных об изменении скорости возникновения мутаций и их спектра в заводских стадах лососей нет.

В то же время на рыболовных заводах шансы «выжить» для особей с вредными мутациями выше, чем в дикой природе. То есть речь идет не о частоте возникновения мутаций, а о вероятности выживания особи, несущей вредную мутацию. Выживание особей, несущих вредные мутации, может быть связано не только с наличием комфортных условий (по кислороду, проточности, температуре), но и с лечением инфекционных болезней, когда заболевших особей буквально «вытягивают» со смертного одра. Имеет значение и профилактическая обработка молоди, которая сохраняет особей с пониженным иммунитетом к инфекционной болезни.

Экологические факторы. Экологические риски от деятельности ЛРЗ для диких лососей появляются в местах их совместного обитания с заводскими (Марковцев, 2010). На Дальнем Востоке практически все действующие ЛРЗ

Экологические риски для диких популяций при искусственном воспроизводстве тихоокеанских лососей могут быть малозаметными и не иметь существенных последствий, если численность заводских и диких рыб соизмеримы друг с другом, а их суммарная численность не превышает приемной емкости среды

оказывают влияние на дикие популяции, так как большинство из них располагаются в пределах естественных ареалов разводимых видов лососей и заводская молодежь выпускается в реки, где изначально обитают дикие лососи, что не может не сказываться на состоянии диких популяций.

Масштаб заводского разведения, численность популяции и экологическая емкость среды. В природных экосистемах внутривидовые и межвидовые эко-

логические взаимоотношения находятся в относительно равновесном состоянии, сбалансированном соответственно емкости среды, кормовой базы и других экологических факторов. Выпуск заводской рыбы в естественные водоемы искусственно увеличивает численность разводимых видов, что нарушает существующее равновесие, обостряет экологические взаимоотношения на всех уровнях, вносит дополнительные экологические риски для диких популяций. При этом степень экологических рисков зависит не только от абсолют-

ного количества заводской молоди, но и от емкости среды и соотношения численности заводских и диких рыб.

Соотношение численности заводских и диких рыб является важнейшим показателем при оценке рисков от искусственного воспроизводства (Kostow, 2008). Экологические взаимодействия между заводскими и дикими рыбами могут быть малозаметными и не иметь существенных последствий, если численность заводских рыб соизмерима с дикими, а их суммарная численность не превышает емкости среды. Но те же взаимодействия могут привести к значительным последствиям, если заводских рыб значительно больше диких и общее их количество превышает емкость среды.

Динамика численности. Кроме того, очень важно понимать и учитывать, что, развивая пастбищное рыбоводство и значительно увеличивая плотность рыбы в естественных экосистемах, мы тем самым вмешиваемся непосредственно в механизмы плотностной зависимости, которые регулируют численность диких популяций. В присутствии заводских рыб динамика диких популяций перестает регулироваться их собственной численностью и начинает зависеть от общей, более высокой, плотности совместно обитающих диких и заводских лососей. Емкость среды обитания накладывает ограничения на рост численности популяций. В природе существует обратная зависимость выживания молоди рыб от плотности популяции производителей (Coilín Minto et al., 2008). Как только размер популяции достигает предельного потенциала, плотностно-зависимая смертность ограничивает дальнейший рост ее численности. Отсюда можно предположить, что при искусственном воспроизводстве механизм саморегуляции диких популяций лососей ослабевает из-за того, что регулирующим станет суммарная плотность диких и заводских рыб. Создается ситуация, при которой численность заводских лососей поддерживается человеком, а диких, наоборот, тормозится плотностно-зависимой регуляцией, что создает условия для замещения дикой популяции заводской. Подобная ситуация выявлена при исследовании влияния заводского разведения на воспроизводство дикой популяции стальноголового лосося в реке Клакамас (Kostow, Zhou, 2006; Kostow, 2008).

Конкурентные отношения. Заводские лососи конкурируют с дикими на всех стадиях жизненного цикла, но наиболее остро конкурентные отношения и сопутствующие экологические риски проявляются в пресноводный речной период жизни лососей, когда жизненное пространство и ресурсы наиболее ограничены. Для тихоокеанских лососей, среди которых есть виды с различной продолжительностью пресноводного периода, заводское воспроизводство в большей степени сказывается на видах с длительным пресноводным периодом жизни: кижуче, чавыче, симе, нерке, стальноголовом лососе и, в меньшей степени, на горбуше и кете, молодь которых практически не задерживается в реках. Тем не менее конкурентные отношения могут быть существенными и для этих видов. Во время покатной миграции, особенно в протяженных реках, молодь горбуши и кеты активно питается, нуждается в укрытиях от хищников. Проведение массового выпуска заводской молоди во время ската дикой значительно обостряет конкуренцию, что сказывается на их выживаемости и в реке и в эстуарной зоне.

Хищничество. Выпуски молоди лососей с рыбоводных заводов могут привлекать хищников к местам концентрации заводской молоди со значительных территорий. Выедание выпускаемой молоди составляет обычно 10–15% и более. Легкой добычей заводских рыб делает их неадаптивное поведение: они неспособны быстро найти укрытие, поднимаются к поверхности, собираются и скатываются хаотичными группами. При этом может выедаться и находящаяся на этой территории среди заводских рыб дикая молодь лососей, но в значительно меньших количествах, так как она значительно более разнообразна в своем поведении (Kostow, 2004). Поэтому рыбоводы, пытаясь защитить выращенную молодь от выедания, перед выпуском проводят массовые отловы хищников. Такие отловы могут наносить урон диким лососям, зачастую попутно уничтожая крупную молодь кижуча, чавычи, симы, а также взрослых рыб редких видов, таких как сахалинский таймень и другие.

Продолжительность пресноводного периода жизни. Для видов с длительным пресноводным периодом важно учитывать временной фактор. Чем дольше после выпуска заводская рыба остается в пресной воде, тем больше возможности для взаимодействия с дикой рыбой и выше потенциал для экологического риска. Поэтому с рыбоводных заводов целесообразно выпускать уже готовую к скату молодь. В противном случае заводские лососи могут остаться в реке на достаточно длительный срок, до года и более, пока не достигнут стадии смолтификации. При этом, наряду с типичными экологическими рисками, связанными с конкурентными отношениями заводских и диких рыб, крупная заводская молодь, оставшаяся в реке, способна переходить в реке на хищное питание, и в таких случаях, как правило, жертвами в значительном количестве становится более мелкая молодь диких лососей младших возрастных групп. Выпуск пестряток, т.е. молоди, не готовой к скату, может также способствовать образованию у некоторых видов жилых карликовых форм, которые вообще не выходят в море, что характерно для симы и кижуча, и отмечено у стальноголовых лососей заводского происхождения (Evenson, Ewing, 1992). Поэтому важно, чтобы сроки выпуска заводских лососей были связаны с их физиологическим состоянием на различных стадиях развития и роста, а также с процессом смолтификации.

Морской период жизни. Во время морского периода жизни лососей основным лимитирующим фактором и источником экологических рисков является пищевая конкуренция. После выхода молоди лососей в эстуарную и прибрежную зоны, а затем в открытый океан, заводские и дикие лососи образуют смешанные стада и продолжают тесно контактировать и конкурировать между собой. Вероятно, экологические риски связаны с ограниченной приемной емкостью морского побережья в период максимальной плотности молоди лососей, но этот вопрос пока мало изучен. Современное состояние проблемы для открытой части Тихого океана трактуется также неоднозначно, по данным одних ученых, мы уже приблизились к предельной кормовой емкости, по данным других — еще далеко нет, и можно наращивать выпуск заводских лососей. По данным В. П. Шунтова и О. С. Темных (2008), открытые морские воды в настоящее время практически не лимитируют численность, темпы роста и размеры тихоокеанских лососей. Даже при экстремально высокой численности лососей пока не отмечено резкого увеличения смертности в морской

и океанический периоды их жизни. В то же время есть данные о том, что на фоне масштабного увеличения заводского воспроизводства лососей в северной части Тихого океана и возросшей их плотности в открытых водах последние десятилетия наблюдается снижение размеров тела некоторых видов лососей (Кловач, 2003; Helle, Hoffman, 1995; Bigler et al., 1996; Cooney, Brodeur, 1998). На складывающиеся напряженные трофические отношения в открытом море указывают факты зависимости темпа роста западно-камчатской кеты от численности совместно нагуливающих поколений кеты и горбуши (Хрусталева, Леман, 2007); причем, с точки зрения темпов роста, решающее значение имеет продолжительность их совместного морского нагула: поздносозревающая (4+) кета малочисленных поколений четных лет испытывает на себе давление обильных поколений горбуши трижды на протяжении жизни, тогда как кета многочисленных поколений — только дважды. Для бассейна р. Большая (Западная Камчатка) показано, что чередование обильных быстрорастущих и слабых медленнорастущих поколений у поздносозревающей кеты популяции р. Большая является своеобразным приспособлением для выживания

В малой популяции фактор случайности в поддержании численности может стать угрозой ее существованию в силу случайности природных процессов (сели, аномальные паводки). И чем меньше численность, тем выше риски от этих случайностей

данной популяции в условиях сосуществования с превосходящим по численности конкурентом — горбушей. Цикличность в динамике возрастного состава, связанная с колебаниями численности западнокамчатской кеты, наблюдаемая как в начале 1950-х годов (Семко, 1954), так и в середине 1990-х, свидетельствует о том, что численность горбуши является основ-

ным фактором, определяющим рост и динамику популяции кеты р. Большая. Перечисленные факты указывают на конкурентные отношения между кетой и горбушей, складывающиеся в открытом море.

В любом случае продуктивность океана не безгранична и чрезмерное наращивание выпуска заводских лососей странами региона рано или поздно может привести к тому, что общая численность лососей превысит потенциал кормовой емкости открытой части Тихого океана. При этом прежде всего пострадают именно дикие лососи, численность которых за счет естественных механизмов саморегуляции будет снижаться, а на численности заводских это не отразится, так как она поддерживается плановым заводским воспроизводством. Даже если ничего не изменится, и в этом случае дикие стада будут постепенно замещаться заводскими.

Промысел. Во время нерестовых миграций серьезные риски связаны еще и с тем, что рост уловов заводских рыб приводит к чрезмерному промысловому давлению на популяции диких лососей, что особенно опасно для малочисленных популяций. Например, пятикратное увеличение заводского разведения горбуши в заливе Принца Уильяма (штат Аляска) привело к существенно увеличению вылова этого вида, тогда как численность диких популяций в этом районе сократилась, вероятно, в ответ на непропорциональный промысел (Hilborn, Eggers, 2000). Массовый выпуск заводского кижуча в низовьях реки Колумбия привел к увеличению его вылова на 90%, в то же время дикие популяции кижуча оказались на грани исчезновения (Flagg et al., 1995).

Суммируя сказанное, можно заключить, что при искусственном воспроизводстве лососей граница между экологическими и генетическими процессами и эффектами в популяциях не всегда является четкой. Изменение экологической структуры популяции (возрастного состава, соотношения полов, сроков нереста и пространственного устройства) с неизбежностью приводит к популяционным генетическим преобразованиям, и, напротив, генетический сдвиг, вызванный, например, избирательным размножением какой-нибудь одной внутрипопуляционной группировки — к экологическим последствиям, проявляющимся через конкурентные отношения и вытеснение диких рыб.

В совокупности экологические и генетические риски от заводского воспроизводства могут коренным образом менять динамику диких популяций этих видов. Поэтому при проектировании, строительстве и эксплуатации ЛРЗ необходимо оценивать экологические риски для диких популяций всех видов лососей, включая и кету, и горбушу, суммарные выпуски которых в России составляет более 98% общего выпуска молоди (табл. 1.4.1). В основе влияния искусственного воспроизводства на природные популяции лососей, как положительного, так и отрицательного, лежат разнообразные причины, которые по механизму воздействия и экологическим и генетическим последствиям тесно взаимообусловлены и взаимосвязаны между собой (табл. 1.4.2).

По всей видимости, в большинстве случаев лососевые рыболовные заводы упрощают биологическое разнообразие, а оно — ключевой фактор выжи-

Таблица 1.4.1. Выпуск молоди тихоокеанских лососей российскими ЛРЗ, млн шт. (источник: NPAFC St Yrbook, 1993–2008)

Год	Нерка	Горбуша	Кета	Кижуч	Чавыча	Сима
1993	1	292	236	1	0	0
1994	3	246	207	3	0	0
1995	4	252	219	2	0	0
1996	2	311	305	8	1	0
1997	4	328	280	5	1	0
1998	7	324	282	3	0	0
1999	17	268	279	1	1	0
2000	5	338	326	1	0	0
2001	1	270	316	3	1	0
2002	10	349	307	2	0	2
2003	10	237	363	3	1	2
2004	8	296	363	12	1	6
2005	10	278	387	7	1	1
2006	5	324	336	2	1	3
2007	10	406	350	6	1	2
2008	10	401	508	5	1	2
%	1	48,3	49,8	0,6	0,1	0,2

вания. К основным причинам, приводящим к нежелательным последствиям, можно отнести:

- неудачное размещение ЛРЗ и нарушение пропорции рыбоводных усилий в отношении различных видов, локальных стад и их частей, отдельных популяций и внутривидовых группировок;
- не соответствующий популяционной структуре отбор производителей в целях искусственного воспроизводства;
- селективный отбор производителей (по размеру тела — мелкие или крупные, по срокам хода — ранние или поздние и т. п.);
- массовые, с превышением приемной емкости рек и побережья, выпуски заводской молоди;
- межбассейновые (межвидовые) перевозки икры и т. д.

Сказанное свидетельствует о том, что при искусственном разведении лососей необходимо учитывать генетические параметры стад в сочетании с экологическими требованиями, что позволит избежать негативных последствий неоптимального воспроизводства (Алтухов и др., 1997; Макоедов и др., 1994, 2009; Животовский, 2006 а). Многие из факторов, провоцирующих экологические и генетические риски, могут быть значительно ослаблены грамотной управленческой деятельностью, направленной на снижение уровня взаимодействия между заводскими и дикими рыбами.