



ЗАВИСИМОСТЬ ЧИСЛЕННОСТИ ЛОСОСЕЙ ОТ ОСОБЕННОСТЕЙ ЭКОЛОГИИ РАЗМНОЖЕНИЯ И ОНТОГЕНЕЗА

Канд. биол. наук А.И. Смирнов – МГУ

Успехи тихоокеанского лососевого промысла определяют запасы трех из шести видов: горбуши, кеты и нерки (первая группа). Уловы рыб второй группы видов (кижуч, чавыча, сима) существенно ниже. Но, надо заметить, благодаря высокой пищевой ценности этих рыб их промысел вносит солидный вклад в экономику лососевого хозяйства.

Какие факторы определяют столь существенные различия промысловых запасов лососей? Обратимся к материалам сравнительного исследования биологии, экологии их размножения и адаптивных особенностей развития.

Лососям, напомним, свойственны единый тип морфогенеза и принадлежность к одной и той же экологической группе литофильных, закапывающих икру рыб. Входящие в нее виды обладают многими сходными чертами. Но в то же время многогранно проявляются и специализация, особенности самого различного характера, присущие всем исследованным видам в разные интервалы онтогенеза (Смирнов, 1975, 1991, и др.).

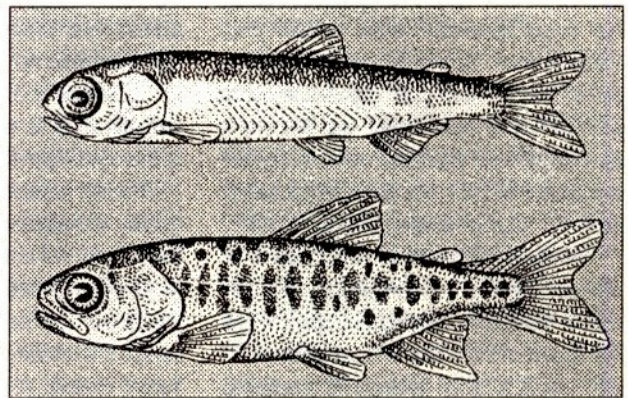
Экологическая специализация реализуется в выборе нерестилищ, масштабы которых сопряжены с численностью видов, популяций и потому требуют охраны. Наиболее распространены обширные речные нерестилища с грунтами, омываемыми подрусловыми водами. На них воспроизводятся особенно многочисленная горбуша и летняя амурская кета. В реках Камчатки и Корьякского нагорья, например, горбуша осваивала примерно 75 % всех нерестовых угодий, кета – около 20, тогда как кижуч – лишь 5, а чавыча – менее 1 % (Остроумов, 1975). Еще меньшие нерестовые площади, ареал и численность у сима. Нерестилища нерки располагаются в ре-

ках, ключах, лимнокренах, озерах, и везде омываются грунтовыми водами.

Рыб первой группы отличают стайный образ жизни и очень ранняя миграция молоди с нерестилищ в районы нагула. У мальков прогонистое тело, низкие непарные, довольно короткие парные плавники, рано формируется окраска, характерная для обитателей пелагиали. Слабую пятнистость тела маскируют отложения гуанина, а у молоди горбуши пятнистость вообще не выражена (см. рисунок). Пищевые спектры этих видов сравнительно узкие, трофические связи с пресными водами слабые. Бедные кормами горные, предгорные нерестовые водотоки не удовлетворяют пищевые потребности многочисленной стайной молоди, и она мигрирует в поисках богатых кормами акваторий. Горбуша и кета скатываются на этапе смешанного питания, размеры мальков небольшие. В приустьевых участках рек и морском побережье молодь начинает реализовывать потенцию быстрого роста, но в массе гибнет от хищников. Опека над ней в этот период позволяет значительно повысить эффективность рыбоводства.

Ранняя катадромная миграция представляет собой важнейшее условие жизнеобеспечения стайной молоди высокочисленных популяций. Это биологическое качество исключительно ценно для рыбоводства. Такие лососи наиболее пригодны для разведения. Их многочисленные производители успешно переводятся в текучее состо-

яние после непродолжительного выдерживания в экологически подходящих условиях, что позволяет собирать для инкубации многие миллионы икринок. Технология инкубации икры и выдерживания вылупившихся зародышей, личинок хорошо отработана. На подращивание молоди расходуются небольшое количество кормов. В питомниках молодь содержится короткое время, причем при высокой плотности посадки, которая не противоречит системе адаптации личинок и мальков, ведущих стайный образ жизни. Невелики и трудовые затраты. Все это упрощает, удешевляет разведение и позволяет придать лососеводству очень крупные масштабы, соизмеримые с обширными нагульными акваториями морей или океана, богатством их кормовых ресурсов. Огромные стада названных рыб существуют практически за счет морских кормовых ресурсов. Поэтому их разведение представляет собой экономически очень выгодные формы использования биологических (кормовых) ресурсов морей и океана и дополнительного получения большого количества ценной рыбы без привлечения ставшего очень дорогим добывающего флота.



Мальки, ведущие стайный (горбуша, сверху) и территориальный образ жизни (кижуч)

Экологически обоснованное интенсивное разведение лососей с коротким пресноводным циклом жизни в высшей степени продуктивно. Убедителен опыт соседней Японии. Японские рыбоводы довели выпуск молоди осенней кеты до 2 млрд экз. При ее разведении используются теплые или подогреваемые грунтовые и артезианские воды. Введенное кормление не только в пресной, но и в морской воде и выпуск крупных мальков при оптимальных температурных условиях и кормовых режимах резко сократили гибель в начале морского периода жизни. Промысловый возврат повысился до 3–4 %. Достигнуто пяти- и даже десятикратное (на о-ве Хонсю) увеличение уловов кеты пастбищного разведения. Крупная программа развития лососеводства, учитывающая японский опыт и сочетаемая с заботой о естественном воспроизводстве, за короткое время реализована на Аляске. В 1988 г. на инкубацию было заложено почти 1,4 млрд икринок. Промысловый возврат в 1989 г. достиг 25 млн экз., из которых 83 % составляла горбуша, 9 % – кета и 6 % – нерка (Кобаяси, 1988; Кляшторин, Смирнов, 1992).

Количественный вклад второй группы видов в общую добычу лососей, как отмечалось, значительно меньше. Онтогенез этих видов, как и представителей родов *Salmo* и *Parasalmo*, отличается длительным пресноводным циклом. Жизнь молоди в бедных кормами водостоках обеспечивается сложной системой адаптаций. Доминантное значение, на наш взгляд, имеют территориальное поведение, своеобразный способ добывания пищи и эврифагия. Выйдя из нерестовых бугров, молодь вскоре утрачивает тенденцию группироваться, расселяется по бассейну, занимает индивидуальные участки и агрессивно их охраняет. Между особями устанавливаются иерархические отношения. С занятых позиций мальки совершают броски за сносимыми потоком кормовыми объектами – как гидробионтами, так и попадающими в воду воздушными и наземными обитателями – и тут же возвращаются на избранное место. Из-за такого способа охоты пищевые спектры молоди оказываются чрезвычайно широкими. За счет эврифагии пестрятки и удовлетворяют свои пищевые потребности.

Описанный способ добывания пищи требует высокой маневренности, чему соответствует определенная конституция. Мальки высокотелы, имеют длинные парные и высокие непарные плавники, мощную хвостовую лопасть. Для мальков характерна яркая пятнистая окраска, несущая криптическую и сигнальную функции (см. рисунок). Отметим также присущие видам данной биологической группы нетипичные и повторное участие карликовых самцов в нересте. Сима, кижуч (как и нерка) в естественном ареале образовали жилые формы.

Длительная жизнь в пресной воде, территориальное поведение, иерархические взаимоотношения молоди и ряд других моментов осложняют биотехнику разведения. Выращивание такой молоди до поклатного состояния требует больших трудовых затрат, обилия полноценных кормов, обширных питомников для отдельного содержания особей разных размеров и возраста. В целях уменьшения выростных площадей используется высокая плотность посадки. Однако этот подход неадекватен системе естественных адаптаций и требованиям такой молоди к среде обитания. Дискомфортность из-за плотных посадок обостряет антагонистические отношения между мальками. Среди них выделяются более быстро растущие особи, которые угнетают мелких. Для ослабления противоречий применяется периодическая сортировка молоди по размерам. Но она не снимает причин дискомфорта, вызывающего у молоди развитие стресса. Чтобы улучшить результаты разведения объектов рассматриваемой биологической группы, нужны совершенствование биотехники и разработка методов предупреждения и коррекции последствий стресса (Лебедева, Восилена, Головкина, 1990; Лебедева, Головкина, 1993, и др.).

За период длительного пребывания в питомниках молодь привыкает к своеобразному термическому, световому, гидродинамическому, гидрохимическому режимам, искусственным кормам, условиям кормления и т.д. У нее вырабатываются искусственные рефлексы, затрудняющие жизнь в природной среде. В завершающий период пестряток важно содержать в условиях, приближающихся к природным,

добиваться выработки комплекса естественных рефлексов на природные раздражители, учитывать смену поведения смолтифицирующейся молоди (Мантейфель, 1980; Канидьев, 1984; Шустов, 1988, и др.).

Анализ географического распределения запасов лососей указывает на их четкую связь с видовым, расовым разнообразием экологии воспроизводства, онтогенеза и региональными особенностями природной среды. Об этом свидетельствуют многие факты.

Так, бывшие богатые амурские уловы обеспечивались запасами летней и осенней кеты и горбуши. Ранее количественно преобладала летняя кета. В Николаевском промысловом районе ее добывали почти вдвое больше осенней. Суровые малоснежные зимы 1913, 1914 гг. особенно сильно подорвали запасы летней кеты и горбуши, занимающих экологически сходные нерестилища, омываемые подрусловыми водами. Их режим сходен с режимом русловых вод, и потому такие нерестилища легче подвергаются промерзанию. Позже численность летней кеты периодически повышалась, однако промысел ее утратил эффективность. Восстановление запасов горбуши шло успешнее. Осенняя же кета, нерестилища которой омывают грунтовые воды с более стабильным термическим режимом, пострадала меньше, и в промысле стала преобладать именно эта форма.

На Камчатке наблюдается другая картина. Там кета представлена тремя или большим числом рас (Берг, 1948; Николаева, Овчинников, 1988). В формировании промысловых запасов основная роль принадлежит летней расе, но в отличие от летней амурской кеты она размножается на участках, омываемых грунтовыми водами. Такого рода нерестилища широко распространены в Камчатском регионе. Более стабильный экологический режим нерестилищ и расовое разнообразие обеспечивают устойчивость запасов камчатской кеты. В том же сейсмически активном районе, богатом термальными водами, производится подавляющая масса азиатских нерки и кижуча – видов, нерестилища которых омываются грунтовыми водами. С разнообразием их термического режима



связано становление популяций, размножающихся в разные сезоны.

Нерка тяготеет к северной части ареала рода, для размножения избирает речные бассейны, включающие озера и лимнокрены, обильный планктон которых обеспечивает нагул молоди в течение одно- или нескольких сезонов. В Азии основной район воспроизводства вида – водоемы Камчатки и Северного побережья Охотского моря. Крупные бассейны рек с большим количеством озер Тихоокеанского побережья Северной Америки благоприятствовали занятию обширного ареала и воспроизводству многочисленных популяций, обеспечивающих в несколько раз большие уловы, нежели на западе. Вид выделяется сложной структурой. Обособлены проходные генеративно-лимнофильная и генеративно-реофильная формы, представленные сезонными расами со сложной структурой (Смирнов, 1975; Коновалов, 1980). Широко распространена жилая нерка – кокани; ее наиболее крупной для Азии стадо, также сложно структурированное, обитает на Камчатке, в оз. Кроноцкое (Куренков, 1979). Разносторонние исследования нерки, воспроизводящейся в бассейне р. Паратунка, выявили сложные различия между популяциями речными и воспроизводящимися в озерах Дальнее и Ближнее: по срокам, местам и условиям нереста, брачному наряду, морфологии, плодовитости, хромосомному комплексу, длительности пресноводной жизни и пр. (Крогиус, Крохин, Меншуткин, 1969; Крогиус, 1983; Вецлер, Горшков, 1985). Срок жизни генеративно-реофильной нерки в пресной воде укорочен. Если молодь не заходит в кормные лимнокрены или озера, то мигрирует в море, имея небольшие размеры, и подвергается значительной элиминации, которая компенсируется более высокой плодовитостью.

Из второй биологической группы (эволюционной ветви) видов сима распространена только в Азии, многочисленнее она в бассейне Японского моря, у нас – в Приморском крае, где вид представлен двумя сезонными расами, различающимися по многим биологическим параметрам. Североприморская сима отличается крупными размерами, большей массой тела, высокой плодовитостью, сроками нереста, дру-

гими признаками (Семенченко, 1989).

Нерестовый ареал кижуча в Азии смещен к северу. Его промышленно используют в Северо-сахалинском и преимущественно Камчатском промысловых районах. Производители заходят в реки с конца июля до начала октября. Выделяются летняя и осенняя расы. Отмечены существенные различия между ними по основным биологическим показателям. Нерест осеннего кижуча длится с ноября по март. Он крупнее, отличается рядом морфологических признаков, более высокой плодовитостью, в его популяции больше особей старшего возраста. На востоке ареала уловы кижуча примерно вдвое выше, что связано с обширностью нерестового ареала и укороченным сроком жизни молоди южных популяций в реках (Ricker, 1972; Гриценко, 1973; Зорбиди, 1990).

Запасы азиатской чавычи, наиболее крупного и высокоценного тихоокеанского лосося, сосредоточены в Камчатском районе. Нерестовый ареал этой рыбы узок и разорван. Воспроизводится она в основном в р. Камчатка, но и в ней для размножения чавыча использует лишь пятую часть из многочисленных (около 100) притоков. Анадромная миграция весенняя, нерест летний. Молодь в реках проводит одну или две зимы. По ряду признаков выделяют раннюю и позднюю группировки. У особей последней ярче брачный наряд, нерестилища расположены на больших глубинах и быстром течении, выявлено отличие по некоторым морфометрическим показателям, числу пилорических придатков, составу пищи молоди (Вронский, 1983; Горшков и др., 1985). Запасы чавычи в Северной Америке многократно выше. Нерестовый ареал простирается от юга Калифорнии до мыса Бофорта. В р. Юкон чавыча заходит весной, нерестится летом, молодь в реке зимует. Эта раса напоминает камчатскую чавычу. Южнее, в крупных реках Фрейзер, Колумбия, Сакраменто и др., расовый состав обогащают рыбы, которые идут на нерест позже и размножаются осенью и зимой (ранее наблюдался и весенний нерест). В холодное время года воспроизводится на участках, омываемых водами, долго сохраняющими нерестовые температуры. Часть таких нерестилиц располагается недалеко от моря, и

занимающая их чавыча заходит в реки более зрелой. Онтогенез этих рыб отличается укороченным пресноводным циклом; большая часть молоди мигрирует в море сеголетками. Подобные формы ценны для разведения и акклиматизации. Экспериментально давно показана генетическая стойкость расовых признаков (Mason, 1965; Ricker, 1972; Смирнов, 1972, и др.). Слабая трофическая связь молоди с пресными водами благоприятствует воспроизводству многочисленных популяций. Разведению и селекции чавычи уделяется большое внимание (Donaldson, 1970; Hines, 1976).

Накопленные сведения указывают на богатство и большую стабильность запасов лососей в тех регионах, где воспроизводятся многие виды и популяции, различающиеся экологией размножения и спецификой системы онтогенетических адаптаций. Расширению ареалов, сроков размножения и стабилизации запасов способствовало освоение нерестилиц, омываемых грунтовыми водами. Однако водостоки бедны кормовыми ресурсами, что ограничивает масштабы воспроизводства лососей. В процессе эволюции это вызвало формирование разных систем адаптаций, и в частности развитие полигагии у видов, молодь которых определенное время ведет территориальный образ жизни (сима, чавыча, кижуч, а также виды родов *Salmo* и *Parasalmo*).

При стайном образе жизни молодь или переходит на питание планктоном озер и лимнокренов (нерка), или укорачивает пресноводный цикл жизни и почти полностью существует за счет морских кормовых ресурсов (кета, горбуша, некоторые популяции генеративно-реофильной нерки). В процессе микроэволюции аналогичный путь привел к формированию популяций с более ранней катадромной миграцией у чавычи и кижуча и обеспечил возможность создания наиболее многочисленных стад. Подобные объекты наиболее пригодны для разведения и экономичны. Наблюдения рыбодоводов за молодь в ранний период морской жизни позволит существенно увеличить промвозврат и создать возможность ведения лососеводства в гигантских масштабах.