

ПЕРСПЕКТИВЫ РЫБОХОЗЯЙСТВЕННОГО ОСВОЕНИЯ ОЗЕРА КРОНОЦКОЕ, ПОЛУОСТРОВ КАМЧАТКА

© 2019 г. Г.Н. Маркевич¹, Е.В. Есин^{1,2}, В.Н. Леман², К.В. Кузищин³, Е.А. Шевляков⁴

¹Кроноцкий государственный заповедник, Елизово, Камчатский край, 684000

²Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии,
Москва, 107140

³Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, 119991

⁴Камчатский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного
хозяйства и океанографии (КамчатНИРО), Петропавловск-Камчатский, 683000
E-mail: g-markevich@ya.ru

Поступила в редакцию 19.12.2017 г.

Рассмотрены рыбохозяйственные риски создания стада проходной нерки *Oncorhynchus nerka* в бассейне оз. Кроноцкое с учетом мирового опыта строительства рыбоходов и организации ската молоди через опасные порожистые участки. На основе имеющегося опыта строительства и эксплуатации лососевых рыбоходов рассчитаны примерные размерные параметры сооружения, отличные от предложенных в изначальных проектах ТИНРО, Ленгидропроект, Гидрорыбпроект, Гипрорыбпром. По своим масштабам сооружение не имеет аналогов в мире. Определен круг трудноразрешимых проблем реализации проекта, требующих дополнительных исследований. Сделан прогноз трансформации экосистемы озера, предполагающий деградацию уникальной эндемичной фауны после вселения анадромных лососей. Сформированы основные позиции возможного использования современной фауны озера без антропогенного вмешательства. **Ключевые слова:** лестничный рыбоход, гидростроительство, нерка *Oncorhynchus nerka*, гольцы *Salvelinus*, биоразнообразие, оз. Кроноцкое, Камчатка.

ВВЕДЕНИЕ

Нерка *Oncorhynchus nerka* — один из наиболее ценных видов тихоокеанских лососей. На территории России крупнейшие стада анадромной нерки воспроизводятся в глубоких холодноводных озерах Камчатки — Курильском и Азабачьем. Первые 1–3 года молодь этого вида обитает в нерестовых водоемах, потребляя зоопланктон, затем скатывается на нагул в море и вырастает до 3–5 кг. Крупнейшее пресноводное озеро Камчатского края — Кроноцкое — населено только жилой формой нерки (так называемой кокани), которая достигает массы тела 200–300 г. Вытекающая из озера р. Кроноцкая в верхнем течении образует непроходимые для анадромных рыб пороги (Викторовский, 1978; Куренков, 1979). Ихтиофауна озера

представлена исключительно жилыми рыбами, помимо кокани здесь обитают только несколько эндемичных форм гольца-мальмы *Salvelinus malma* (Викторовский, 1978; Маркевич и др., 2017а, б; Есин, Маркевич, 2017).

Отсутствие проходных рыб в огромном по меркам Дальнего Востока озерном бассейне предопределило пристальный интерес к этому объекту рыбохозяйственных организаций в плане создания на базе популяции кокани стада проходной нерки (Бугаев, 2001; Бугаев, Кириченко, 2008). Успешная реализация проекта стала бы серьезным успехом в увеличении численности этого ценного вида тихоокеанских лососей в Азии. По некоторым оценкам, оз. Кроноцкое могло бы производить до 100 млн смолтов нерки,

что должно было бы обеспечить ежегодный вылов до 20 тыс. т (Бугаев, Вахрин, 2001). Это позволило бы увеличить добычу нерки на Камчатке почти вдвое.

В 1950–1970-х гг. в бассейне были проведены масштабные работы, направленные на разработку проекта строительства рыбохода для пропуска в озеро проходной нерки. Различные варианты технико-экономического обоснования рыбохозяйственных мероприятий, подготовленные Камчатским отделением ТИНРО совместно с Гипрорыбпромом и Ленгидропроектом в 1953, 1972, 1979 и 1983 гг., предполагали подрыв непроходимых порогов, строительство рыбохода в обход порогов или комплексный план освоения бассейна со строительством каскада ГЭС и рыбохода через плотины.

В постсоветское время вопрос о создании проходного стада нерки в бассейне оз. Кроноцкое возникает вновь и вновь на разных административных уровнях и в кругах рыбопромышленников. Запросы на дообследование бассейна для выработки конкретного плана строительства рыбохода поступали в Министерство природных ресурсов от губернатора Камчатского края в 2005 г., в администрацию края от ассоциации рыбопромышленников — в 2015 г., в Федеральное агентство по рыболовству от губернатора Камчатского края — в 2018 г. Предложения по строительству рыбохода обычно апеллируют к положительному опыту создания стада нерки в оз. Фрейзер (о. Кодьяк) и воссоздания стада атлантического лосося *Salmo salar* в р. Тулома (Кольский п-ов). Озеро Фрейзер изначально было безрыбным из-за 15-метрового водопада на вытекающей реке. С 1951 г. были начаты работы по искусственному вселению в озеро проходной нерки для создания местного промысла в реке ниже водопада. После строительства двух рыбоходов длиной около 300 м в 1962 и 1979 гг. возвраты увеличились до 250 тыс. особей с максимумом 486 тыс. в 1985 г. (Kyle et al., 1988). С 1990-х гг. средний пропуск в озеро составляет 200 тыс. особей, а общая численность нерестового стада с учетом промыс-

лового изъятия достигает в отдельные годы 1 млн особей (Burger et al., 2000). На р. Тулома для преодоления производителями плотины Нижне-Туломской ГЭС был построен рыбоход длиной около 500 м с перепадом 20 м. Эффективность работы этого сооружения подтверждается ежегодным возвратом порядка 6,4 тыс. особей лосося (Павлов, Скоробогатов, 2014).

Природная ситуация в бассейне оз. Кроноцкое значительно отличается от описанных выше примеров. Перепад порогов здесь составляет больше 200 м. Потенциальные нерестилища проходной нерки заняты кокани, адаптация которой к локальным природным условиям бассейна проходила тысячи лет. Коммерчески успешные примеры создания проходного стада на базе жилой группировки в столь труднодоступном озере отсутствуют. В связи с этим цель данной работы состояла в анализе объективных рисков и сложностей, которые могут возникнуть при планировании строительства рыбохода. Кроме того, в работе дана оценка природоохранных рисков проекта. Эффекты подобных вмешательств в изолированные экосистемы хорошо прогнозируемы на основе мирового опыта.

ХАРАКТЕРИСТИКА ОЗ. КРОНОЦКОЕ И ЕГО ФАУНЫ

Примерно 14–40 тыс. лет назад на месте современного озера существовала узкая долина. По всей видимости, перед извержением вулкана Крашенинникова, в результате чего образовалось запрудное озеро (Braitseva et al., 1995), р. Палеокроноцкая характеризовалась значительными уклонами русла и порогами в среднем течении. Данный факт косвенно подтверждается отсутствием в современном озере колюшек семейства *Gasterosteidae*, для которых участки со скоростями течения более 1 м/с непроходимы (Taylor, McPhail, 1986). Предельные бросковые скорости для нерки и мальмы составляют 3,0–3,5 м/с (Brett, 1965; Metsker, 1970), соответственно, скорости

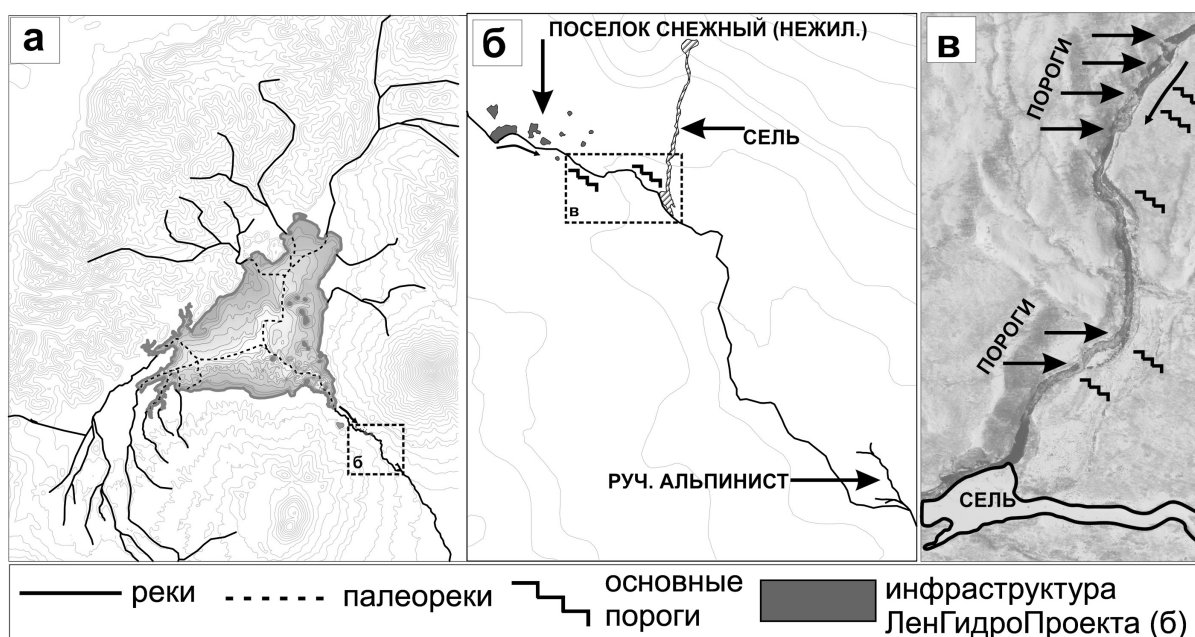
потока на некоторых участках р. Палеокроноцкая находились в диапазоне 1–3 м/с по всей ширине русла. Дискуссионным остается вопрос наличия озера площадью 9–15 км² на месте слияния рек Палеоунана и Палеолиственничная.

Примерно 12–14 тыс. лет назад в районе современного оз. Кроноцкое произошло крупное извержение вулкана Кроноцкая Сопка, лавовый поток перегородил долину реки и сформировал современную плотину. Наполнение нового озера, исходя из современного водного баланса с учетом коэффициента водообмена оз. Кроноцкое (Агарков и др., 1975; Аракельянц, Ткаченко, 2012), продолжалось в течение 10 лет. Значительных переформирований рельефа в последующие периоды не происходило, единственное локальное геологическое событие – возникновение маара Крокур 6,5 тыс. лет назад (Belousov, 2006).

Площадь современного озера составляет 248 км², средняя (максимальная) глубина – 58 (136) м (Аракельянц, Ткаченко, 2012). На озере есть девять небольших островов, в донном рельефе хорошо прослеживаются затопленные долины рек (рисунок,

а). В озеро впадают пять крупных притоков длиной от 7 до 35 км и более десяти небольших речек и ручьев. Современная р. Кроноцкая на участке долины, закрытом лавовым потоком, характеризуется перепадом высот с 352 до 136 м над уровнем моря, средний уклон составляет 27 м/км. Самые крупные пороги находятся на 6-м км реки и представляют собой четыре ступени суммарной длиной 300 м (рисунок, б, в); скорость течения на этом участке, согласно фоновым данным КамчатНИРО, достигает 6–7 м/с (Крохин, Куренков, 1956). Пороги практически непроходимы для рыб, за всю историю наблюдений в озере отмечено три случая поимки самцов кижуча *Oncorhynchus kisutch*. По-видимому, единичные заходы возможны в специфических гидрологических условиях: при частичном подтоплении ступеней в anomalно дождливые или снежные годы.

Эволюция эндемичной ихтиофауны продолжалась в изоляции быстрыми темпами с конца ледникового периода. Гольцы разделились в озере на семь форм (Викторовский, 1978; Маркевич и др., 2017а, б), на данный момент это самый разнообразный симпатрический комплекс лососевых в мире (Павлов



Бассейн оз. Кроноцкое: общий вид (а), участок долины в зоне потенциального строительства рыбного хозяйства (б), основные пороги и зона схода селея (снимок из космоса, в).

и др., 2017; Markevich et al., 2018). Кокани представлена двумя формами — планктофагами и бентофагами. Планктоноядная форма в процессе специализации значительно увеличила число жаберных тычинок, что позволило ей повысить эффективность питания планктонными ракообразными. Последние исследования генетической структуры популяции кокани показали, что формы репродуктивно изолированы (Стоклицкая и др., 2017). Мнение Куренкова (1979) о происхождении форм от ранней и поздней рас нерки генетическими методами не подтверждается. В частности, субизолят из реликтового озера в устье одного из притоков р. Унана по морфологии и числу жаберных тычинок можно отнести к бентофагам, но по генетическим маркерам он родственен планктофагам. Таким образом, две формы озерной нерки — это не результат специализации ранней и поздней рас, а типичное следствие процессов внутриозерной диверсификации (Стоклицкая и др., 2017).

Один из ключевых аргументов сторонников проектов рыбохозяйственного освоения оз. Кроноцкое формулируется как тезис об исторической несправедливости — катастрофе, которая привела к тому, что огромная популяция проходной нерки, населявшая ранее оз. Кроноцкое, деградировала после возникновения непреодолимого барьера. Данное мнение изложено в целом ряде статей и книг и формулируется его сторонниками как «Кроноцкий тупик» (см., например: Бугаев, 2001; Бугаев, Вахрин, 2001; Бугаев, Кириченко, 2008). При этом упускается, что озеро сформировалось именно в результате перегораживания р. Кроноцкая лавовым потоком. На месте современного

озера до извержения вулкана Крашенинникова была река с площадью водосбора примерно 3 тыс. км². Соседний крупный восточнокамчатский бассейн р. Жупанова (6,9 тыс. км²) обеспечивает максимальный возврат 55 тыс. экз. нерки. Река Палеокроноцкая отличалась большими уклонами русла и вряд ли могла поддерживать существование стада нерки даже пропорциональной численности. Современные нерестилища кокани занимают в притоках озера только среднее течение, их максимальную протяженность по данным многолетних наблюдений можно оценить примерно в 33 км. По данным КамчатНИРО и Куренкова (1979), нерестилища кокани в реках начинаются от нижнего течения и тянутся до самых истоков. Исследования, проведенные сотрудниками Кроноцкого заповедника, показали, что нерестилищ кокани в верхнем течении рек на участках с порожиисто-водопадными руслами нет. Такие участки не подходят для нереста нерки; проведенные исследования температурного режима и особенностей фильтрации вод (Пичугин, Маркевич, 2018) показали, что на них отсутствуют выходы грунтовых вод, необходимые для воспроизводства этого вида (Burgner, 1991; Eiler et al., 1992; Hall, Wissmar, 2004). Для сравнения: в р. Жупанова суммарная протяженность нерестилищ составляет 264–309 км (Остроумов, 1981). Таким образом, историческая численность нерки в бассейне р. Палеокроноцкая с учетом затопленных на данный момент участков вряд ли превышала 8–10 тыс. экз.

Сравнительная характеристика нерестовых площадей бассейнов озер Курильское, Азабачье и Кроноцкое приведена в таблице.

Площади основных нерестилищ нерки и кокани в озерах Камчатки, км² (по: Бугаев, 1995, Куренков, 1979; собственные данные)

Нерестилища	Озеро		
	Курильское	Азабачье	Кроноцкое
Озерные	1,50	0,17	0,65–2,1
Речные и ручьевые (в притоках)	0,26	0,28	0,10

Площадь речных нерестилищ в оз. Кроноцкое в 2,5–3,0 раза меньше, чем в двух других водоемах. Озерные нерестилища оз. Кроноцкое, судя по данным Куренкова (1979), в основном находятся на глубинах около 15 м. Площадь таких нерестилищ, по максимальным оценкам того же автора, составляет до 2 км², что больше площади всех известных озерных нерестилищ в озерах Курильское и Азабачье — 1,50 и 0,17 км² соответственно (Бугаев, 1995). По нашим наблюдениям, далеко не все потенциальные нерестовые площади оз. Кроноцкое в диапазоне глубин 10–30 м используются кокани. Суммарная площадь нерестилищ кокани в оз. Кроноцкое может быть оценена в 0,7 км². Данный вопрос требует дальнейших исследований.

ПРОБЛЕМЫ СТРОИТЕЛЬСТВА И ЭКСПЛУАТАЦИИ РЫБОХОДОВ

Для создания в бассейне оз. Кроноцкое стада проходной нерки необходимо сооружение эффективного рыбохода в обход системы порогов. В мире разработаны технологии строительства лестничных рыбоходов, обводных каналов с донным рельефом естественного типа, а также гидравлических подъемников и разных рыбопропускных конструкций в теле плотин или горных склонов. Кроме того, в некоторых случаях практикуют перевозку рыбы выше барьера транспортными средствами (Clay, 1995). Большинство решений в местных условиях и при имеющихся экономических ожиданиях заведомо нерезультативны. Рыбопропускные конструкции-коробы, как в каньоне на р. Фрейзер в Британской Колумбии (Hinch, Bratty, 2000), работают только на небольших перепадах, поэтому единственный реалистичный вариант — строительство рыбохода лестничного типа. Лестничные рыбоходы признаны наиболее эффективными для лососевых рыб (Noonan et al., 2012); их же применяют при строительстве обходов вокруг естественных препятствий — порогов и водопадов (Blackett, 1987; Jensen et al., 1986; Cowans et al., 1999; Laine et al., 2002; Павлов, Скоробогатов,

2014; Hemstrom et al., 2017). Конструктивно рыбоходы лестничного типа представляют собой сливы длиной 1–4 м с уклонами от 5 до 12,5%, разделенные заводями длиной до 3–4 м (Berg, 1973; Katoprodos, Williams, 2012).

Самый крупный лестничный рыбоход в мире был построен в обход Замской ГЭС (Китайский Тибет) в 2015 г., он имеет длину 3,5 км и перепад высот 67 м. Говорить об эффективности этого рыбохода пока сложно, сведения о пропуске рыб в научной литературе отсутствуют. Самый длинный лососевый рыбоход лестничного типа построен в Британской Колумбии на р. Клакамас (North Fork fish ladder, Clackamas), а с самым большим перепадом — на р. Колумбия в обход Бонневильской ГЭС. Первая конструкция имеет длину 2,75 км, вторая — перепад высот 21,5 м. Бонневильский рыбоход имеет уклон водосливов — 6,25% и заводи размером 4,9 x 9,1 м. В верхней части конструкции для обязательного отдыха рыбы размеры заводей увеличены до 11,6 x 12,8 м (Clay, 1995). Крупнейший российский рыбоход с перепадом 63 м был построен на Верхне-Тулумской ГЭС. Конструкция представляла собой два лестничных пролета, разделенных лифтом. К сожалению, из-за невозможности обеспечить скат молоди через плотину, рыбоход был закрыт в 1970 г.; за пять лет работы он показал эффективность не более 40% (Самохвалов, 2015).

Оптимальные параметры лососевых рыбоходов пытались подобрать на основе экспериментальных исследований. Было показано, что при уклонах 2,5–3,0% эффективность пропуска лососей в среднем составляет 75%, при уклонах 12% — около 50% (Monk et al., 1989; Noonan et al., 2012). По данным указанных авторов, часть ослабленных рыб после успешного прохождения рыбохода «сваливается» обратно по руслу. Для нерки этот показатель, в частности, составляет 6–12%. Следовательно, принципиально важно выводить рыбоходы на участки со спокойным течением, где рыба может отдыхать без больших энергетических затрат.

Судя по проектным данным, длина Кронуцкого рыбохода должна была составлять 7–8 км при перепаде 220–240 м (в зависимости от места выхода выше порогов). Это в три раза длиннее и в шесть раз выше крупнейших из возведенных в мире лестничных рыбоходов. Не очевидно, применим ли мировой опыт расчетов параметров конструкции рыбоходов длиной до 3,5 км для Кронуцкого рыбохода. Многие закономерности, рассчитанные эмпирическим путем, могут не подтверждаться на практике при сооружении в предлагаемом масштабе. Элементарные расчеты показывают, что рыбоход длиной 8 км при длине каждого слива 2 м и размере заводи 4 x 3 м должен иметь уклоны на каждой ступеньке 9%, что, согласно литературным данным, близко к максимальному эксплуатационному уклону для лососевых рыб. При уклонах 5% длина Кронуцкого рыбохода должна составлять не 8, а 12 км; а при параметрах, использованных при строительстве Бонневильского рыбохода, — 13,5 км. Отсутствие мирового опыта строительства сооружений такого масштаба значительно повышает вероятность конструкционной ошибки. Для отработки технических решений нужны дополнительные исследования.

Согласно фондовым данным Ленгидропроекта, орографически левобережная часть долины р. Кронуцкая является селеопасной как минимум на первых шести километрах. Ниже по течению исследований на селеопасность вообще не проводили. В отчете не приведены точные расчеты объемов твердого стока из-за отсутствия достаточно числа метеорологических данных и материалов о региональной селеактивности. Осенью 2013 г. по одному из русел временных водотоков в 6 км от истока сошел селя, достигший р. Кронуцкая. Объем селя был достаточным, чтобы временно перекрыть реку и переформировать участок русла длиной до 1 км (рисунок, б). Вынос селевых материалов по сухим руслам отмечался и ниже по течению. Таким образом, возводимый рыбоход окажется в зоне селеопасности, а сход

селя может привести к повреждению или полному разрушению отдельных участков конструкции.

В процессе дискуссии о строительстве рыбохода совершенно не затрагивался вопрос об организации строительной инфраструктуры. Между тем, возведение конструкции такого масштаба потребует огромного количества строительных материалов, выемки грунта и прокладки дорог, для чего потребуются завоз тяжелой техники. В современных условиях доставка тяжелых грузов в район невозможна. Ранее в среднем течении р. Кронуцкая был оборудован аэродром с грунтовым покрытием для малой авиации (в настоящее время полосы заросли, из инфраструктуры сохранился кордон «Аэродром»), однако для завоза тяжелой техники он не подходит. Отсутствие на побережье глубокой бухты ставит вопрос о строительстве автодороги, соединяющей район с действующей транспортной сетью. Такая дорога может пройти либо с севера через зону абсолютного заповедного режима Кронуцкого заповедника, либо с юга через основные туристические объекты того же заповедника. Любой из вариантов подразумевает снятие заповедного режима с территории.

ПРОБЛЕМА СКАТА МОЛОДИ

За время специализации кронуцкая кокани утратила инстинкт к покатной миграции из озера, что подтверждается отсутствием выраженного ската в истоке р. Кронуцкая, который пытались зарегистрировать в ходе предварительных исследований. За все время исследований ниже порогов выловили единственную особь нерки, на чешуе которой были запечатлены два первых года нагула в озере (Бугаев, 2011). Теоретически возможно создание стада проходной нерки путем скрещивания небольшого числа анадромных производителей с кокани и распространения по популяции в течение ряда поколений генетической предрасположенности к смолтификации и анадромии. Эксперименты по «превращению» кокани

в проходную форму нерки путем скрещивания с проходными производителями проводились в Америке и Японии с природными и искусственными популяциями. Было показано, что «реэволюция» кокани в проходную форму возможна. Однако чем старше популяция, тем меньше процент смолтификации и возврата производителей после морского нагула. Для популяций, изолированных в озерах 10 тыс. лет, возврат составил 0,004–0,120%, а в озерах с возрастом популяций около 100 лет — 0,57–3,98% (Urawa, Kaeriyama, 1999; Godbout et al., 2011). Для кроноцкой популяции возрастом 12–14 тыс. лет эффективность манипуляций по побуждению кокани к смолтификации будет ниже 0,1%.

Еще один аспект организации воспроизводства нерки в реке, перегороженной непреодолимым препятствием, — создание условий для эффективного ската молоди. Этот вопрос остается плохо изученным для рек с естественными преградами: водопадами, порогами, затяжными стремнинами. Опыт организации ската молоди приобретался при эксплуатации крупных каскадов ГЭС. Покатная молодь в отличие от производителей не стремится попасть в рыбоходы, а скатывается через турбины или спилвеи, т.е. водосливы в теле плотины (Shilt, 2007). При скоростях более 5 м/с в турбулентном потоке смертность молоди может достигать 65% из-за баротравм и отсроченного развития газопузырьковой болезни (Павлов, Пахоруков, 1983; Павлов и др., 1999). Для поиска способов минимализации рисков при прохождении турбин проводили многочисленные экспериментальные работы (Garrison et al., 2002; Brown et al., 2012) и математические расчеты (Richmond et al., 2014). Смертность смолтов лососей в современных турбинах удалось снизить, по разным данным, до 2–19% (Whitney et al., 1997; Bickford, Skalski, 2000). Суть конструктивных модификаций — создание турбин, снижающих риск возникновения баротравмы, в частности, за счет установки ламинаризирующих дефлекторов и подбора формы лопаток

(Muir et al., 2001). Миграция молоди через спилвеи считается более безопасной, в случаях применения правильных конструктивных решений смертность может быть ничтожно низкой: для некоторых плотин на р. Колумбия — менее 4%; в других случаях смертность может достигать 37% (Bell, Deleacy, 1972; Ruggles, Murray, 1983; Ferguson et al., 2004). Основная техническая задача, решаемая при конструкции пропускных спилвеев — ламинаризация потока за счет подбора углов слива и установки дефлекторов. Однако весь опыт получен для турбин и плотин, а не для естественных русел. Важным фактором смертности в водопадах и порогах может быть потеря чешуи в турбулентном потоке. Известно, что чешуя смолтов тихоокеанских лососей легко опадает. Потеря чешуи на 10% и более поверхности тела приводит к 50%-ной смертности после выхода в морские воды в течение 10 сут. (Bouck, Smith, 1979).

В соответствии с фондовыми данными Ленгидропроекта, скорости течения р. Кроноцкая уже в 0,1 км от истока составляют на стрежне около 1,8 м/с (Технический отчет ..., 1968), что значительно превышает предельные скорости плавания молоди нерки (Brett, Glass, 1973). Скорости потока ниже основных порогов, по тем же фондовым данным, составляют 2,4 м/с. Попадая в поток, молодь нерки не будет способна контролировать миграцию — скат будет осуществляться через систему порогов. Имеющиеся фондовые данные позволяют рассчитать число Рейнольдса (характеристика турбулентности потока) для 15-километрового участка реки сразу ниже основных порогов. Показатель составляет $3,4 \times 10^6$, что характеризует поток как чрезвычайно турбулентный. Следует ожидать, что в районе шестого километра реки, на участке с основными порогами и скоростями более 5 м/с, этот показатель будет еще выше. Хотя успешный скат отдельных экземпляров гольцов и кокани из озера в нижнее течение реки задокументирован (Куренков, 1983), высокая турбулентность,

очевидно, приводит к гибели основной части рыб во время ската.

Как было отмечено выше, вопрос смертности молоди при миграции через опасные природные препятствия в научной литературе обсуждается мало, он требует специальных исследований. Для снижения смертности молоди в порогах, вероятнее всего, по аналогии с крупными ГЭС, потребуется установка гидротехнических конструкций, ламинаризирующих поток в русле. Следует отметить, что проект строительства Кроноцкого каскада ГЭС предполагал установку силовых агрегатов непосредственно в русле реки. Подобная конструкция гидроузла в любом случае не позволяла бы организовать эффективный скат молоди из оз. Кроноцкое ввиду отсутствия спилвеев и высокого перепада давления в турбинах. В верхнем течении р. Колумбия часть плотин была демонтирована в процессе реализации программы по восстановлению стад лососей, так как реконструкция этого гидросооружения оказалась невозможна (Blumm, Erickson, 2012).

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ПОСЛЕДСТВИЯ СТРОИТЕЛЬСТВА

Кроноцкое озеро расположено на территории Кроноцкого государственного биосферного заповедника — объекта Всемирного наследия ЮНЕСКО. Строительство рыбохода приведет к значительным структурным перестройкам экосистемы (Лепская, Пильганчук, 2017). В озеро попадет чужеродная фауна, что сравнимо с вариантом так называемой мультиинтродукции в замкнутую экосистему. В первые же годы после строительства рыбохода в водоем, помимо нерки, проникнут проходная и жилая мальма, кижуч, вероятно, кета *Oncorhynchus keta* и кунджа *Salvelinus leucomaenis*. Таким образом, для организации работ требуется согласование Министерства природных ресурсов и вывод территории из состава заповедника.

Последствия вселения лососевых рыб в новые водоемы достаточно хорошо изуче-

ны: узкоэндемичные виды не выдерживают конкуренции за пищу и места нереста, страдают от паразитов видов-вселенцев, в результате гибридизации местной фауны со вселенцами происходит «размытие» видовой структуры, потеря уникальных генофондов. Интродукция тихоокеанских лососей в Южное полушарие вызвала глобальный кризис биоразнообразия близкой по экологии группы рыб семейства Galaxiidae. Пелагические виды галаксиевых почти полностью исчезли (Macchi et al., 1999; McDowall, 2006; Arismendi et al., 2009). Среди примеров локального масштаба необходимо упомянуть вселение хищного гольца-кристивомера *Salvelinus namaycush* в оз. Йеллоустоун, что привело к значительному снижению численности эндемичной планктоядной форели *Oncorhynchus clarki bouvieri* (Ruzycki et al., 2003; Tronstad et al., 2010). Падение численности форели вызвало перестройку трофических цепей, которая затронула даже наземные экосистемы — опустевшие нерестилища в небольших ручьях вынудили гризли перейти на другую пищу (Middleton et al., 2013). В Северной Америке выявлены множественные замещения местных эндемичных форелей рода *Oncorhynchus* видами-интродуцентами (Waters, 1983; Larson, Moore, 1985). В Феноскандии целый ряд популяций ручьевой кумжи *Salmo trutta* находится под угрозой исчезновения, не выдерживая пищевой конкуренции с интродуцированным американским гольцом *Salvelinus fontinalis* (Korsu et al., 2010). В ручьях горных районов Пиренеев ручьевая кумжа активно вытесняется вселенной радужной форелью *Oncorhynchus mykiss* (Blanchet et al., 2007). В притоках оз. Онтарио жилой атлантический лосось не способен вытеснить вселенную радужную форель со своих нерестилищ: форель раньше занимает все подходящие участки, а лосось в период размножения скапливается в устьях рек (Johnson, Wedge, 1999; Glas, 2010).

Уничтожение фауны эндемичных карпозубых рода *Orestias* в оз. Титикака было связано с отсутствием у местных видов резистентности к новым видам паразитов,

попавшим в экосистему вместе со вселенной кумжей (Rosenthal, 1976; Wurstbaugh, Tapia, 1988; Crowl et al., 1992). Гибель тихоокеанских лососей на северо-западе Америки происходит из-за распространения паразитов *Vibrio* sp. и *Gyrodactylus salaris*, которые попали в экосистемы вместе с атлантическим лососем и кумжей (Noakes et al., 2000). Вселение миноги *Petromyzon marinus* в Великие Американские озера нанесло значительный ущерб фауне гольцов, сигов *Coregonus* spp. и рогатковых *Cottus* spp., *Myoxocephalus* spp. (Mills et al., 1994; Crawford, 2001).

Вселенные лососи гибридизируются с местными видами, в результате чего на генетическом уровне изменяется адаптированность (Kueger, May, 1991; Van Kirk et al., 2010). В частности, в реках восточной части Ньюфаундленда частота скрещиваний между местным атлантическим лососем и интродуцированной кумжей возросла в несколько раз по сравнению с районами естественного сосуществования видов (Verspoor, 1988). В Японии отмечены случаи гибридизации весьма филогенетически удаленных представителей семейства лососевых — нативной кунджи и кумжи (Kitano et al., 2009).

Особую опасность для эндемичной фауны несут мультиинтродукции, проводящиеся, как правило, для повышения рыбопродуктивности водоемов. Хрестоматийный пример уничтожения фауны — бассейн Великих Американских озер, где обитало 153 вида рыб (Bailey, Smith, 1981). В ходе рыбохозяйственного развития в озера было преднамеренно и случайно вселено 27 видов (Ricciardi, 2006). В начале XX в. основным промысловым объектом во всех озерах были гольцы-кривомеры, представленные, по некоторым данным, семью—десятью формами (Thomson, 1883; Goodier, 1981). К концу века промыслово значимыми стали интродуцированные тихоокеанские и благородные лососи (Crawford, 2001). Кривомеры частично сохранились только в оз. Верхнее, а из семи—десяти форм в экосистеме осталось только четыре (Muir et al., 2016). Похожая экологическая катастрофа произошла в ар-

мянском оз. Севан. В начале XX в. фауна рыб озера была представлена, как и в оз. Кроноцкое, только эндемичными видами — четырьмя формами форелей *Salmo ischchan*, севанским усачом *Barbus goktschaicus* и севанской хромулёй *Varicorhinus capoetasevangi* (Фотунатов, 1927). Все три вида были промысловыми. После строительства каскада ГЭС и создания ирригационных каналов уровень оз. Севан значительно снизился, что привело к осушению части нерестилищ ишхана и эвтрофикации водоема. Ситуация была усугублена вселением сига *Coregonus lavaretus* и карася *Carassius auratus*. На данный момент все эндемичные виды рыб находятся на грани исчезновения (Экология ..., 2010). По разным данным, из четырех форм ишхана сохранилась одна или две, их дальнейшая судьба зависит только от искусственного воспроизводства на рыбоводных заводах (Экология ..., 2010; Bogdanowicz et al., 2017). Аналогичным образом в оз. Эйзенам (Дагестан, Чечня) были уничтожены две формы эндемичных эйзенамских форелей *Salmo trutta*. В результате мощного прессинга браконьерства, вселения голавля *Squaliuscephalus orientalis* и окуня *Perca fluviatilis* местная форель была полностью уничтожена (Каимов, 2015; Каимов, Акимов, 2015). В оз. Балхаш с 1930-х гг. было вселено 25 видов рыб. Нишу доминантного хищника занял судак *Sander lucioperca*, вытеснивший представителей аборигенной фауны почти целиком. Освободившиеся пищевые ниши были быстро заняты другими вселенцами (Стрельников и др., 2016).

В южных широтах наиболее известный пример последствий мультиинтродукций — уничтожение симпатрического пучка барбусов рода *Puntius* из оз. Ланао (Филиппины, о. Минданао). Озеро было населено 18 эндемичными видами, занимавшими все возможные трофические ниши (Herre, 1933; Myers, 1960). Такое разнообразие сформировалось в условиях изоляции — река, стекающая из озера, как и в случае с оз. Кроноцкое, была непроходима для речного комплекса видов. Для повышения рыбопродуктивности

в озеро было вселено семь чужеродных видов, что впоследствии привело к «схлопыванию» симпатрического пучка до двух эндемичных видов (Rosagaron, 2001; Ismail et al., 2014).

Мы предполагаем, что проходная мальма оз. Кроноцкое с промежуточной экологической нишей по отношению к эндемичным гольцам значительно усилит поток генов между разными формами. В конечном счете это приведет к деградации симпатрических форм, через 10–30 лет останется неспециализированная озерно-речная мальма и, возможно, ее глубоководная форма. Данному процессу также будет способствовать усиление конкуренции за пищевые ресурсы между молодью местных форм гольцов и тихоокеанских лососей. На сегодняшний день реки и ручьи бассейна заселены только молодью гольцов, озерная нерка скатывается в озеро сразу после выхода из гнезд. Гольцы же полностью осваивают все возможные пищевые ресурсы текущих вод, занимая ниши различных видов тихоокеанских лососей.

Возможность стабильного сосуществования независимых популяций проходной нерки и кокани в естественных условиях в оз. Кроноцкое исключена. Подобные комплексы возникают только на границах ареала, в частности в Британской Колумбии (Ricker, 1938; Nelson, 1968; Wood, Foote, 1990). Нерка и кокани при этом обычно формируют изолированные популяции за счет высокой ассортативности скрещивания и отбора против гибридов (Foote, Larkin, 1888; Wood, Foote, 1990, 1996). В северных широтах, в зоне экологического оптимума, нерка образует жилые формы только в изолированных озерах, недоступных для проходной формы (Остроумов, 1977; Куренков, 1979; Olsen et al., 2017). В открытых высококормных экосистемах, например в камчатских озерах Дальнее, Копылье, Медвежье, нерка формирует «остаточные» группировки, представленные на 95% жилыми самцами, нерестящимися вместе с проходными рыбами (Крогиус и др., 1987; Маркевич и др., 2011). В оз. Кроноцкое проходная нерка бу-

дет конкурировать с кокани за нерестилища. Если конкуренция будет успешной, следует ожидать гибридизации групп, «размытия» сложившейся популяционной структуры, роста доли несмолтифицирующихся потомков проходных рыб. Надежды на скорую трансформацию кокани в проходную нерку излишне оптимистичны.

КРОНОЦКОЕ ОЗЕРО КАК МОДЕЛЬНЫЙ ОБЪЕКТ НАУЧНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ

В случае вмешательства в экосистему оз. Кроноцкое в полном соответствии с имеющимся мировым опытом следует ожидать коллапса эндемичной фауны в течение 10–30 лет. Как и во всех описанных случаях, последствия вмешательства будут необратимы. В настоящее время фауна оз. Кроноцкое представляет собой очень важную в общемировом смысле модель для изучения механизмов экологической (симпатрической) эволюции и видообразования позвоночных животных. Тезисно уникальность экосистемы можно сформулировать следующим образом.

1. Фауна рыб озера представлена только двумя видами, причем оба они разделены на самостоятельные симпатрические группы. Озер со столь явными трендами экологической диверсификации у лососевых рыб немного, и именно они принципиальны для выявления механизмов эволюционных процессов.

2. В отличие от многих модельных экосистем оз. Кроноцкое никогда не подвергалось антропогенной трансформации. Численное соотношение групп рыб регулируется природными факторами, среда находится в сбалансированном естественном состоянии. В отличие от большинства модельных объектов, находящихся в урбанизированных районах, в оз. Кроноцкое наблюдается естественный ход эволюционных процессов, не маскированный внешним влиянием.

3. Функциональные адаптации у кроноцких гольцов и кокани явно выражены. Контрастные фенотипические различия по-

звolyют предполагать, что они подкреплены генетическим разнообразием, сформировавшимся под действием естественного отбора. Современные методы функциональной геномики позволят выявить конкретные генетические сети и регуляторные последовательности, приводящие к формированию адаптивных норм.

4. Характер диверсификации кроноцких гольцов не типичен как для лососевых, так и для рыб северных широт в целом из-за уникально высокого разнообразия возникших групп. Семь форм лососевых рыб ранее не были описаны ни в одном из водоемов мира. В оз. Кроноцкое реализуются все известные для рыб направления экологической эволюции (Есин, Маркевич, 2017), что свидетельствует о крайне сильном давлении отбора. Это дает возможность выявить конкретные факторы среды, запускающие и поддерживающие процессы внутриозерной диверсификации.

Таким образом, экосистема оз. Кроноцкое в своем естественном виде представляет интерес для разработки технологий управления внутриозерной специализацией рыб. Исследования механизмов диверсификации кроноцких рыб чрезвычайно важны в свете активного развития генной инженерии; в перспективе полученные данные дадут возможность разработать методы создания высокопродуктивных пород рыб путем направленного индуцирования видообразования и ускорения эволюции. Внедрение технологий, полученных на основе анализа геномных и экологических механизмов адаптации рыб, может способствовать созданию управляемого рыбоводства нового уровня. Переход к высокопродуктивному и экологически чистому аквахозяйству соответствует одному из ключевых пунктов «Стратегии научно-технологического развития Российской Федерации до 2035 г.» (Указ Президента Российской Федерации от 1 декабря 2016 г. № 642). В случае строительства рыбохода и инвазии в озеро чужеродных видов проведение таких работ станет невозможным.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Суммируя мировой опыт гидростроительства, можно констатировать, что проект сооружения Кроноцкого рыбохода имеет ряд существенных недоработок, гарантированных и непредсказуемых рисков как в экономическом, так и в природоохранном аспектах. В дискуссии, развернувшейся между природоохранными организациями, рыбохозяйственным ведомством и представителями рыбоводящей отрасли, не учитывается мировой опыт строительства рыбоходов и создания искусственных стад лососевых рыб.

Гидротехническое сооружение в долине р. Кроноцкая не имеет аналогов, соответственно, отсутствует и практический опыт эксплуатации таких сооружений. Совершенно не проработан вопрос принуждения рыб к заходу в рыбоход, для этого требуется разработка специальных систем электромагнитной концентрации рыбы. Возникающие вопросы требуют многолетних дорогостоящих исследований, в рамках современного проекта они определяют высокие экономические и технические риски. Организация ската молды через порожистый участок реки остается исключительно в теоретической плоскости. Часть рисков можно рассматривать как малопреодолимые, в частности, на данный момент не существует технологий установки дефлекторов в реках со скоростями течения 6–7 м/с. Невозможным видится снизить риски от возможного схода селей. Огромный конус Кроноцкой сопки является гигантской зоной аккумуляции твердого стока. Строительные работы в долине у подножия вулкана только увеличат вероятность схода селей.

В самом оптимистическом и крайне маловероятном варианте устойчивых возвратов нерки стоит ожидать не ранее чем через 50 лет (около 10 поколений) после ввода рыбохода в эксплуатацию. При этом оценить размер этих возвратов на данный момент невозможно. Существует высокая вероятность, что численность стада будет значительно ниже промышленного уровня в результате

низкой эффективности миграции через рыбоход и высокой смертности покатников. В пессимистичном варианте огромные денежные затраты вообще не принесут экономического результата.

Единственным четко определенным последствием строительства рыбохода можно признать деградацию эндемичной фауны. Пропуск анадромных рыб приведет к исчезновению большинства узкоареальных эндемиков, внесенных в Красную книгу Камчатского края. Проведение масштабных строительных работ на территории Кроноцкого заповедника также поставит под угрозу само существование особо охраняемой природной территории, находящейся в списке природного наследия ЮНЕСКО. Подобные последствия могут иметь широкий общественный резонанс как в нашей стране, так и за ее пределами.

По мнению авторов, основные усилия по развитию рыбохозяйственного комплекса Камчатского края стоит сконцентрировать на системных работах по трем ключевым направлениям, уже сформулированным в программе «Развитие рыбохозяйственного комплекса Камчатского края на 2014–2020 годы» (Постановление Правительства Камчатского края от 29 ноября 2013 г. № 533–П). Назрела необходимость воплотить идею по оптимизации методов управления и регулирования лососевого промысла при помощи плана управления рыболовства в ключевых промыслово значимых водных объектах. В основе плана — разработка дополнений к Правилам рыболовства и мер охраны водных биологических ресурсов и среды их обитания с учетом специфики конкретных бассейнов. В частности, таким путем можно добиться эффективной борьбы с браконьерством и оптимального заполнения нерестилиц.

Второе направление — развитие инфраструктуры спортивного и любительского рыболовства за пределами биосферного заповедника. Исходя из опыта Исландии, Канады, США, мероприятия по повышению массовости рыболовного туризма могут иметь огромную долгосрочную экономи-

ческую отдачу (Zwirn, Pinsky, 2005). Импульс развитию рекреационного рыболовства в России должен придать готовящийся Федеральный закон о любительском и спортивном рыболовстве. Заблаговременные работы по совершенствованию туристической инфраструктуры дадут краю конкурентные преимущества и приведут к резкому росту спроса на рыболовные туры.

Третье направление — развитие пастбищной аквакультуры на территории Камчатского края с привлечением частных инвестиций и с упором на создание стад ценных видов лососей (нерки, чавычи *Oncorhynchus tshawytscha*) на базе имеющихся малочисленных популяций. В качестве базовых рек целесообразно рассмотреть короткие, исторически малорыбные водные объекты (например, на юго-восточном побережье). Помимо строительства лососевых рыболовных заводов для Камчатского края уже разработаны, но пока не применяются, технологии внезаводского разведения при помощи нерестовых каналов и гравийных инкубаторов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агарков А. Ю., Дмитриева Л. Я., Догановский А. М. Некоторые черты гидрологии Кроноцкого озера на Камчатке // Изв. ВГО. 1975. Т. 107. № 4. С. 352–357.
- Аракельянц А. Д., Ткаченко О. В. Гидрологические характеристики Кроноцкого озера в начале XXI века // Вестн. МГУ. Сер. География. 2012. № 6. С. 77–83.
- Бугаев В. Ф. Азиатская нерка. М.: Колос, 1995. 462 с.
- Бугаев В. Ф. Кроноцкий тупик // Север. Пацифика. 2001. Т. 12. № 2. С. 105–110.
- Бугаев В. Ф. Азиатская нерка-2 (биологическая структура и динамика численности локальных стад в конце XX — начале XXI вв.). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2011. 380 с.
- Бугаев В. Ф., Вахрин С. И. Кроноцкий тупик // Тихоокеан. вестн. 2001. Вып. 10. С. 35.

- Бугаев В.Ф., Кириченко В.Е. Нагульно-нерестовые озера азиатской нерки (включая некоторые другие водоемы ареала). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2008. 280 с.
- Викторовский Р.М. Механизмы видообразования у гольцов Кроноцкого озера. М.: Наука, 1978. 110 с.
- Есин Е.В., Маркевич Г.Н. Гольцы рода *Salvelinus* азиатской части Северной Пацифики: происхождение, эволюция и современное разнообразие. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2017. 188 с.
- Каимов М.Г. Изменения видового состава ихтиофауны высокогорного озера Кезеной-Ам (Эйзенам) // Вестн. ЧГУ. 2015. № 17. С. 132–134.
- Каимов М.Г., Акимов А.М. Дополнение к видовому составу ихтиофауны высокогорного оз. Кезеной—Ам (Эйзенам) // Науч. исследования: от теории к практике. 2015. Т. 3. № 4 (5). С. 19–22.
- Крогиус Ф.В., Крохин Е.М., Меншуткин В.В. Тихоокеанский лосось (нерка) в экосистеме оз. Дальнего (Камчатка). Л.: Наука, 1987. 200 с.
- Крохин Е.М., Куренков И.И. Рыбохозяйственные исследования на Кроноцком озере в 1955 году // Фондовый отчет Камчатского отделения ТИНРО. 1956. 26 с.
- Куренков С.И. Популяционная структура кокани Кроноцкого озера: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 1979. 22 с.
- Куренков С.И. О буферной системе «проходная — пресноводная» форма нерки // Биологические проблемы Севера. Магадан: ИБПС АН СССР, 1983. С. 189–190.
- Лепская Е.В., Пильганчук О.А. Кокани Кроноцкого озера. Возможность и необходимость биоманипуляций // Матер. II регион. науч.-практ. конф. «Особо охраняемые природные территории Камчатского края: опыт работы, проблемы управления и перспективы развития». Петропавловск-Камчатский, 2017. С. 145–147.
- Маркевич Г.Н., Есин Е.В., Бусарова О.Ю. и др. Разнообразие носатых гольцов *Salvelinus malma* (Salmonidae) Кроноцкого озера (Камчатка) // Вопр. ихтиологии. 2017а. Т. 57. № 5. С. 521–533.
- Маркевич Г.Н., Есин Е.В., Салтыкова Е.А. и др. Новые эндемичные формы глубоководных гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae: Salmoniformes) из озера Кроноцкое, Камчатка // Биология моря. 2017б. Т. 43. № 3. С. 188–194.
- Маркевич Г.Н., Лепская Е.В., Исаев В.А. и др. Природные условия, микрофлора и фауна Верхнеавачинских озер (Камчатка) // Изв. ТИНРО. 2011. Т. 164. С. 312–329.
- Остроумов А.Г. Жилая нерка *Oncorhynchus nerka kenerlyi* (Suckley) в бассейне р. Воровской (западная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. 1977. Т. 17. № 5 (100). С. 941–943.
- Остроумов А.Г. Нерестовый фонд лососей рек юго-восточной Камчатки (от р. Горбуши до р. Авачи) // Арх. КамчатНИРО. 1981. № 4298. 81 с.
- Павлов Д.С., Пахорук А.М. Биологические основы защиты рыб от попадания в водозаборные сооружения. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1983. 264 с.
- Павлов Д.С., Скоробогатов М.А. Миграции рыб в зарегулированных реках. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2014. 413 с.
- Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В. Покатная миграция рыб через плотины ГЭС. М.: Наука, 1999. 255 с.
- Павлов С.Д., Сенчукова А.Л., Кузищин К.В. и др. Идентификация разных форм кроноцких гольцов и проходной мальмы (*Salvelinus malma*, Salmonidae) из реки Кроноцкая (Камчатка) по частотам микросателлитных (мст-) локусов // Матер. Междунар. конф. «Лососевые рыбы: биология, охрана и воспроизводство». Петрозаводск, 2017. С. 118–119.
- Пичугин М.Ю., Маркевич Г.Н. Особенности раннего онтогенеза белого гольца *Salvelinus malma* (Salmonidae) Кроноцкого озера // Вопр. ихтиологии. 2018. Т. 58. № 5. С. 589–598.

- Самохвалов И. В. Особенности воспроизводства атлантического лосося (*Salmo salar* L.) в условиях зарегулированного стока реки Тулома (Мурманская область): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Мурманск: ПИНРО, 2015. 24 с.
- Стоклицкая Д. С., Зеленина Д. А., Маркевич Г. Н. и др. Происхождение и структура популяции симпатрических форм жилой нерки кокани озера Кроноцкое, Камчатка // Матер. конф. «Генетика популяций: прогресс и перспективы». Звенигород, 2017. С. 34–35.
- Стрельников А. С., Терещенко В. Г., Стрельникова А. П. Анализ последствий массовой акклиматизации и саморасселения новых видов рыб и их влияние на аборигенную ихтиофауну в водоемах Балхашской зоогеографической провинции // Вестн. АГТУ. Сер. Рыб. хоз-во. 2016. № 3. С. 37–44.
- Технический отчет о гидрологических работах на р. Кроноцкая. Фондовый архив Ленгидропроекта. 1968. 77 с.
- Фортунатов М. А. Форели Севанского озера // Тр. Севан. озер. станции. 1927. Т. 1 (2). 135 с.
- Экология озера Севан в период повышения его уровня. Результаты исследования Российско-армянской биологической экспедиции по гидроэкологическому обследованию озера Севан (Армения) (2005–2009 гг.). М.: Наука; ДНЦ, 2010. 375 с.
- Arismendi I., Soto D., Penaluna B. et al. Aquaculture, non-native salmonid invasions and associated declines of native fishes in Northern Patagonian lakes // Freshwater Biol. 2009. V. 54. № 5. P. 1135–1147.
- Bailey R. M., Smith G. R. Origin and geography of the fish fauna of the Laurentian Great Lakes basin // Can. J. Fish. Aquatic Sci. 1981. V. 38. № 12. P. 1539–1561.
- Bell M. C., Delacy A. C. A compendium on the survival of fish passing through spillways and conduits. Report Fish. Eng. Res. Program. Portland: Army Corps of Eng., 1972. 67 с.
- Belousov A. B. Distribution and eruptive mechanism of maars in the Kamchatka Peninsula // Doklady Earth Sci. 2006. V. 406. № 1. P. 24–27.
- Berg M. Salmon ladders in northern Norway // Can. Fish. Mar. Serv. Transl. 1973. V. 2446. № 67. P. 2–52.
- Bickford S., Skalski J. R. Reanalysis and interpretation of 25 years of Snake–Columbia River juvenile salmonid survival studies // North Am. J. Fish Management. 2000. V. 20. P. 53–68.
- Blackett R. F. Development and performance of an Alaska steep pass fishway for sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Can. J. Fish. Aquatic Sci. 1987. V. 44. № 1. P. 66–76.
- Blanchet S., Loot G., Grenouillet G. et al. Competitive interactions between native and exotic salmonids: a combined field and laboratory demonstration // Ecol. Freshwater Fish. 2007. V. 16. № 2. P. 133–143.
- Blumm M. C., Erickson A. B. Dam removal in the Pacific Northwest: Lessons for the nation // Environ. Law. 2012. V. 42. № 4. P. 1043–1100.
- Bogdanowicz W., Rutkowski R., Gabrielyan T. et al. Fish introductions in the former Soviet Union: The Sevan trout (*Salmo ischchan*) – 80 years later // PloS One. 2017. V. 12. № 7. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0180605>.
- Bouck G. R., Smith S. D. Mortality of experimentally descaled smolts of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) in fresh and salt water // Trans. Amer. Fish. Soc. 1979. V. 108. P. 67–69.
- Braitseva O. A., Melekestsev I. V., Ponomareva V. V. et al. Ages of calderas, large explosive craters and active volcanoes in the Kuril–Kamchatka region, Russia // Bull. Volcanol. 1995. V. 57. № 6. P. 383–402.
- Brett J. R. The swimming energetics of salmon // Sci. American. 1965. V. 213. № 2. P. 80–87.
- Brett J. R., Glass N. R. Metabolic rates and critical swimming speeds of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in relation to size and temperature // J. Fish. Board Canada. 1973. V. 30. № 3. P. 379–387.

- Brown R.S., Ahmann M.L., Trumbo B. et al.* Fish—protection: cooperative research advances fish—friendly turbine design // *HydroRev.* 2012. V. 31. P. 1–6.
- Burger C.V., Scribner K.T., Spearman W.J. et al.* Genetic contribution of three introduced life history forms of sockeye salmon to colonization of Frazer Lake, Alaska // *Can. J. Fish. Aquatic Sci.* 2000. V. 57. № 10. P. 2096–2111.
- Burgner R.L.* Life history of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // *Pacific salmon life histories* / Eds. C. Groot, L. Margolis. Vancouver: UBC Press, 1991. P. 3–117.
- Clay C.H.* Design of fishways and other fish facilities. Boca Raton (Florida): Lewis, USA; CRC Press Publ., 1995. 248 p.
- Crawford S.S.* Salmonine introductions to the Laurentian Great Lakes: an historical review and evaluation of ecological effects // *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* 132. Ottawa: NRC Res. Press, 2001. 205 p.
- Crowl T.A., Townsend C.R., McIntosh A.R.* The impact of introduced brown and rainbow trout on native fish: the case of Australasia // *Rev. Fish Biol. Fisheries.* 1992. V. 2. № 3. P. 217–241.
- Eiler J.H., Nelson B.D., Bradshaw R.F.* Riverine spawning by sockeye salmon in the Taku River, Alaska and British Columbia // *Transact. Am. Fish. Soc.* 1992. V. 121. № 6. P. 701–708.
- Ferguson J.W., Matthews G.M., McComas R.L. et al.* Passage of adult and juvenile salmon through federal Columbia River power system dams // *NOAA Tech. Mem. NMFS—NWFSC.* 2004. V. 64. 203 p.
- Foote C.J., Larkin P.A.* The role of male choice in the assortative mating of anadromous and non—anadromous sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // *Behavior.* 1988. V. 106. № 1. P. 43–61.
- Garrison L.A., Fisher R.K., Sale M.J. et al.* Application of biological design criteria and computational fluid dynamics to investigate fish survival in Kaplan turbines. *HydroVision.* Kansas: HCI Publ., 2002. P. 1–11.
- Glass C.* An Evaluation of the Reintroduction of Atlantic Salmon to Lake Ontario and its Tributaries. Ontario, Canada: Waterloo, 2010. 91 p.
- Godbout L., Wood C.C., Withler R.E. et al.* Sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) return after an absence of nearly 90 years: a case of reversion to anadromy // *Can. J. Fish. Aquatic Sci.* 2011. V. 68. № 9. P. 1590–1602.
- Goodier J.L.* Native lake trout (*Salvelinus namaycush*) stocks in the Canadian waters of Lake Superior prior to 1955 // *Ibid.* 1981. V. 38. P. 1724–1737.
- Gowans A.R.D., Armstrong J.D., Priede I.G.* Movement of Atlantic salmon in relation to a hydroelectric dam and fish ladder // *Fish Biol.* 1999. V. 54. P. 713–726.
- Hall J.L., Wissmar R.C.* Habitat factors affecting sockeye salmon redd site selection in off—channel ponds of a river floodplain // *Trans. Am. Fish. Soc.* 2004. V. 133. № 6. P. 1480–1496.
- Hemstrom W., van de Wetering S., Banks M.* Fish ladder installation across a historic barrier asymmetrically increased conspecific introgressive hybridization between wild winter and summer run steelhead salmon in the Siletz River, Oregon // *Can. J. Fish. Aquatic Sci.* 2018. V. 75 (9). P. 1383–1392.
- Herre A.W.* The fishes of Lake Lanao: a problem in evolution // *Am. Naturalist.* 1933. V. 68. P. 154–162.
- Hinch S.G., Bratty J.* Effects of swim speed and activity pattern on success of adult sockeye salmon migration through an area of difficult passage // *Trans. Am. Fish. Soc.* 2000. V. 129. № 2. P. 598–606.
- Ismail G.B., Sampson D.B., Noakes L.G.* The status of Lake Lanao endemic cyprinids (*Puntius* species) and their conservation // *Environ Biol. Fishes.* 2014. V. 97. № 4. P. 425–434.
- Jensen A.J., Heggberget T.G., Johnsen B.O.* Upstream migration of adult Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in the River Vefsna, northern Norway // *J. Fish Biol.* 1986. V. 29. № 4. P. 459–465.

Johnson J.H., Wedge L.R. Inter-specific competition in tributaries: prospectus for restoring Atlantic salmon in Lake Ontario // Great Lakes Res. Rev. 1999. V. 4. № 2. P. 11–17.

Katopodis C., Williams J.G. The development of fish passage research in a historical context // Ecol. Engineering. 2012. V. 48. P. 8–18.

Kitano S., Hasegawa K., Maekawa K. Evidence for interspecific hybridization between native white-spotted charr *Salvelinus leucomaenis* and non-native brown trout *Salmo trutta* on Hokkaido Island, Japan // J. Fish Biol. 2009. V. 74. № 2. P. 467–473.

Korsu K., Huusko A., Muotka T. Invasion of north European streams by brook trout: hostile takeover or preadapted habitat niche segregation? // Biol. Invasions. 2010. V. 12. P. 1363–1375.

Krueger C.C., May B. Ecological and genetic effects of salmonid introductions in North America // Can. J. Fish. Aquatic Sci. 1991. V. 48. № S1. P. 66–77.

Kyle G.B., Koenings J.P., Barrett B.M. Density-dependent, trophic level responses to an introduced run of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) at Frazer Lake, Kodiak Island, Alaska // Ibid. 1988. V. 45. № 5. P. 856–867.

Laine A., Jokivirta T., Katopodis C. Atlantic salmon, *Salmo salar* L., and sea trout, *Salmo trutta* L., passage in a regulated northern river fishway efficiency, fish entrance and environmental factors // Fish. Management Ecol. 2002. V. 9. № 2. P. 65–77.

Larson G.L., Moore S.E. Encroachment of exotic rainbow trout into stream populations of native brook trout in the southern Appalachian Mountains // Trans. Am. Fish. Soc. 1985. V. 114. № 2. P. 195–203.

Macchi P., Macchi P.J., Cussac V.E. et al. Predation relationships between introduced salmonids and the native fish fauna in lakes and reservoirs in northern Patagonia // Ecol. Freshwater Fish. 1999. V. 8. № 4. P. 227–236.

Markevich G.N., Esin E.V., Anisimova L.A. Basic description and some notes on the evolution of seven sympatric morphs of Dolly Varden *Salvelinus malma* from the Lake Kronotskoe Basin // Ecol. Evolution. 2018. V. 8. № 5. P. 2554–2567.

McDowall R.M. Crying wolf, crying foul, or crying shame: alien salmonids and a biodiversity crisis in the southern cool-temperate galaxioid fishes? // Rev. Fish Biol. Fisheries. 2006. V. 16. № 3–4. P. 233–422.

Metsker H.E. Fish versus culverts: some considerations for resource managers. Engineering Techn. Report 7700–5. Ogden, Utah: USDA, Forest service, 1970. 312 p.

Middleton A.D., Morrison T.A., Fortin J.K. et al. Grizzly bear predation links the loss of native trout to the demography of migratory elk in Yellowstone // Proc. Royal Soc. London B. Biol. Sci. 2013. V. 280. № 1762. Doi 10.1098/rspb.2013.0870

Mills E.L., Leach J.H., Carlton J.T. et al. Exotic species and the integrity of the Great Lakes // BioSci. 1994. V. 44. № 10. P. 666–676.

Monk B., Weaver D., Thompson C. et al. Effects of flow and weir design on the passage behavior of American shad and salmonids in an experimental fish ladder // North Am. J. Fish. Management. 1989. V. 9. № 1. P. 60–67.

Muir A.M., Hansen M.J., Bronste C.R. et al. If Arctic charr *Salvelinus alpinus* is “the most diverse vertebrate”, what is the Lake charr *Salvelinus namaycush*? // Fish Fisheries. 2016. V. 17. № 4. P. 1194–1207.

Muir W.D., Smith S.G., Williams J.G. et al. Survival of juvenile salmonids passing through bypass systems, turbines, and spillways with and without flow deflectors at Snake River dams // North Am. J. Fish. Management. 2001. V. 21. № 1. P. 135–146.

Myers G.S. The endemic fish fauna of Lake Lanao, and the evolution of higher taxonomic categories // Evolution. 1960. V. 14. P. 323–333.

- Nelson J.S.* Distribution and nomenclature of North American kokanee, *Oncorhynchus nerka* // J. Fish. Board Canada. 1968. V. 25. № 2. P. 409–414.
- Noakes D.J., Beamish R.J., Kent M.L.* On the decline of Pacific salmon and speculative links to salmon farming in British Columbia // Aquaculture. 2000. V 183. P. 363–386.
- Noonan M.J., Grant J.W.A., Jackson C.D.* A quantitative assessment of fish passage efficiency // Fish Fisheries. 2012. V. 13. № 4. P. 450–464.
- Olsen J.B., Wenburg J.K., Pavey S.A. et al.* The Time of origin and genetic diversity of three isolated kokanee populations in Southwest Alaska // Trans. Am. Fish. Soc. 2017. V. 146. № 6. P. 1212–1222.
- Ricciardi A.* Patterns of invasion in the Laurentian Great Lakes in relation to changes in vector activity // Diversity Distributions. 2006. V. 12. № 4. P. 425–433.
- Richmond M.C., Serkowski J.A., Ebner L.L. et al.* Quantifying barotrauma risk to juvenile fish during hydro–turbine passage // Fish. Res. 2014. V. 154. P. 152–164.
- Ricker W.E.* «Residual» and kokanee salmon in Cultus lake // J. Fish. Board Canada. 1938. V. 4. № 3. P. 192–218.
- Rosagaron R.P.* Lake Lanao: Its past and present status. Marawi City: College of Fisheries: Mindanao State Univeristy, 2001. 187 p.
- Rosenthal H.* Implications of transplantations to aquaculture and ecosystems // FAO Tech. Conference on Aquaculture. Kyoto, Japan, 1976. P. 127–136.
- Ruggles C.P., Murray D.G.* A review of fish response to spillways // Can. Tech. Report Fish. Aquatic Sci. 1983. № 1172. 78 p.
- Ruzycski J.R., Beauchamp D.A., Yule D.L.* Effects of introduced lake trout on native cutthroat trout in Yellowstone Lake // Ecol. Application. 2003. № 13. P. 23–37.
- Schilt C.R.* Developing fish passage and protection at hydropower dams // Applied Animal Behavior Sci. 2007. V. 104. № 3. P. 295–325.
- Taylor E.B., McPhail J.D.* Prolonged and burst swimming in anadromous and freshwater three–spine stickleback, *Gasterosteus aculeatus* // Can. J. Zool. 1986. V. 64. № 2. P. 416–420.
- Thomson J.* A trout trip to St. Ignace Island. Fishing with the fly: sketches by lovers of the art with illustrations of standard flies. Manchester: C.F. Orvis, 1883. 299 p.
- Tronstad L.M., Hall R.O., Jr., Koel T.M. et al.* Introduced lake trout produced a four–level trophic cascade in Yellowstone Lake // Trans. Am. Fish. Soc. 2010. V. 139. № 5. P. 1536–1550.
- Urawa S., Kaeriyama M.* Temporary residence of precocious sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in the ocean // Bull. Nat. Salmon Res. Center. 1999. V. 2. P. 9–13.
- Van Kirk R.W., Battle L., Schradler W.C.* Modelling competition and hybridization between native cutthroat trout and nonnative rainbow and hybrid trout // J. Biol. Dynamics. 2010. V. 4. № 2. P. 158–175.
- Verspoor E.* Widespread hybridization between native Atlantic salmon, *Salmo salar*, and introduced brown trout, *S. trutta*, in eastern Newfoundland // J. Fish Biol. 1988. V. 32. № 3. P. 327–334.
- Waters T.F.* Replacement of brook trout by brown trout over 15 years in a Minnesota stream: production and abundance // Trans. Am. Fish. Soc. 1983. V. 112. № 2A. P. 137–146.
- Whitney R.R., Calvin L.D., Erho M.W. et al.* Downstream passage for salmon at hydroelectric projects in the Columbia River Basin: development, installation, and evaluation // Tech. Report. Independent Sci. Group. 1997. V. 97 (15). P. 6–9.
- Wood C.C., Foote C.J.* Genetic differences in the early development and growth of sympatric sockeye salmon and kokanee (*Oncorhynchus nerka*), and their hybrids // Can. J. Fish. Aquatic Sci. 1990. V. 47. № 11. P. 2250–2260.
- Wood C.C., Foote C.J.* Evidence for sympatric genetic divergence of anadromous

and nonanadromous morphs of sockeye salmon *thyophthirius multifiliis* // Trans. Am. Fish. (Oncorhynchus nerka) // Evolution. 1996. Soc. 1988. V. 117. № 2. P. 213–217.
 V. 50. № 3. P. 1265–1279. Zwirn M.M., Pinsky G.R. Angling
 Wurstbaugh W.A., Tapia R.A. Mass ecotourism: Issues, guidelines and experience
 mortality of fishes in lake Titicaca (Peru–Bo- from Kamchatka // J. Ecotourism. 2005.
 livia) associated with the protozoan parasite Ich- V. 4. № 1. C. 16–31.

FISHERY DEVELOPMENT PROSPECTS IN THE LAKE KRONOTSKOE BASIN, KAMCHATKA PENINSULA

© 2019 y. G.N. Markevich¹, E.V. Esin^{1,2}, V.N. Leman², K.V. Kuzishin³, E.A. Shevliakov⁴

¹Kronotsky National Reserve, Elisovo, Kamchatka territory, 684000

²Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Moscow, 107140

³Lomonosov Moscow State University, 119991

⁴Kamchatka Branch of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography,
Petropavlovsk-Kamchatsky, 683000

Worldwide experience of fish ladders construction as well as juveniles' downstream migration through dangerous river sections is discussed in respect for artificial *Oncorhynchus nerka* stock creation for Lake Kronotskoe basin. Basic dimensional parameters of fish ladder were estimated for the Lake Kronotskoe basin according to the recent experience in salmonid ladder building and operation. The assessed parameters are distant to previously proposed ones by TINRO, LenHydroProject, HyproPromRiba. No similar scaled project were realized anywhere in the World. The wide ranges of the complicate issues which are doubt to realize in the current project are determined consequently rising a necessity of the long-term investigations. Ecosystem transformation predictions define the degradation of unique fish fauna after the anadromous Pacific Salmon introduction. The basic ground for the contemporary endemic fauna usage without the anthropogenic impact is suggested in conclusion.

Keywords: fish ladder, hydro-engineering, sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, charrs, *Salvelinus*, biodiversity, Kamchatka.