

Ю. Н. Городилов

О ПРОБЛЕМЕ ИНТРОДУКЦИИ ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ В МОРЯ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

История вопроса. Тихоокеанские лососи рода *Oncorhynchus*, особенно горбуша и кета, известные как моноциклические виды с коротким пресноводным периодом, характеризуются очень высокой численностью популяций. Именно поэтому казалась заманчивой идея попытаться интродуцировать эти виды в водоемы, входящие в систему Атлантики, в которых популяции собственных лососевых рыб гораздо малочисленнее. Реализовать эту идею пытались еще в 30-х годах XX в. как на Американском континенте [22], так и на Евразийском, т. е. в пределах территории Российской Федерации [12]. Однако наиболее масштабные работы по интродукции тихоокеанских лососей в моря европейской части России были начаты в бывшем Советском Союзе со второй половины XX в.

Первоначально на северные заводы Мурманской области, занимавшиеся воспроизводством атлантического лосося (семги), завозили икру горбуши и кеты. Первые несколько лет результат с точки зрения получения нерестового возврата был практически нулевым. Однако в 1960 г. был отмечен достаточно массовый возврат горбуши в реки Белого моря: по разным данным, тогда было учтено от 70 [12] до 300 тыс. [3] взрослых рыб. Что касается кеты, то о возврате этого вида рыб ни в каких источниках не упоминается; видимо он отсутствовал. Предполагалось, что кета с ее статусом более «теплолюбивого» вида не смогла приспособиться к этим условиям. Версия о таком статусе кеты, видимо, обязана биологическому обоснованию, составленному М. С. Лазаревым [12]. То, что было названо в этой работе *биологическим обоснованием для проведения работ по акклиматизации тихоокеанских лососей в бассейне Белого и Баренцева морей*, состояло в констатации известного факта о предпочтении горбушей для нерестовых миграций рек Дальнего Востока с более холодным режимом в зимний период. В то же время кета обычно выбирает реки, в которых температура на 1,5–2,0 и более градусов выше благодаря большому количеству в этих реках выходов грунтовых вод. Отсюда был сделан вывод о кете как более теплолюбивом виде по сравнению с горбушей, по крайней мере на период раннего онтогенеза. По сути дела, на этом базировалось все содержание биологического обоснования, смысл которого заключался в том, что для акклиматизационных работ в Белом море выбор должен быть сделан в пользу горбуши. Вопрос о лабораторном моделировании на возможность адаптации расселяемых объектов к условиям новых для них водоемов даже не ставился.

Довольно массовый возврат горбуши на нерест в 1960 г. как будто бы подтвердил статус горбуши как вида более приспособленного, чем кета, по своей биологии к холодным режимам Белого моря. В последующие годы в Беломорье было решено сосредоточиться только на горбуше, а работы с кетой переориентировать на Каспийское море, исходя из того, что этот водоем расположен в более теплой зоне и в основном в пределах Советского Союза.

Проблемами интродукции кеты в Каспийское море занимались преимущественно местные национальные кадры, не имевшие опыта работы с лососевыми рыбами. Однако вложения в эти работы были не менее масштабными, чем по вселению горбуши в

Белое море. Так, согласно данным Ф. Н. Рухлова [19], за 20 лет (1958–1978) только из Сахалинской области было вывезено для целей акклиматизации 280 млн штук икры горбуши (на северные заводы) и 260 млн штук икры кеты (в основном на Каспий). На упомянутый 1978 г. на Каспии даже мизерных возвратов взрослых рыб не наблюдалось. Тем не менее, в 1979 г. в устье р. Самур (на границе Дагестана и Азербайджана) был построен Приморский акклиматизационный завод, специально предназначенный для работ с кетой. Он функционировал на привозной икре вплоть до распада СССР, экономической системы, но собственного стада кеты создать так и не удалось.

Практически то же самое происходило с работами по интродукции горбуши на Белом море. После успеха в 1960 г. казалось, что они имеют очень хорошую перспективу и будут экономически оправданными. Благоприятствовало и то, что здесь располагалась сеть близкопрофильных лососевых заводов, а для исследований по эксперименту были привлечены многочисленные научные и рыбохозяйственные учреждения Москвы, Ленинграда, Петрозаводска, Мурманска, Архангельска. Однако последующие годы приносили все больше разочарований: связаны они были с отсутствием стабильного возврата, который чаще всего был практически нулевым. Становилась все более очевидной слабая научная проработанность самой идеи. Со временем многие исследователи пришли к мнению, что главная причина неудач — в несоответствии температурных режимов Дальнего Востока и Беломорья [1, 2, 13, 16]. Согласно наблюдениям этих авторов, задержка нерестовой миграции и созревания или быстрое снижение температуры воды в период нереста и раннего эмбрионального развития могли вызвать массовую гибель икры, а в некоторых случаях пресечь развитие всей генерации. Как указывают Г. М. Персов и др. [17], для того, чтобы зародыши выжили до конца инкубации, икра должна развиваться при температуре 4–5 °С до стадии «пигментации глазных бокалов зародышей». По мнению некоторых авторов, фактор несоответствия температур для ранних стадий эмбриогенеза горбуши в условиях рек Белого моря представляет непреодолимое препятствие для естественного воспроизводства горбуши в этих реках [15, 18].

Несмотря на эти пессимистические выводы работы по интродуцированию горбуши в бассейн Белого моря не прекращаются до сих пор. Правда, завозы икры с Дальнего Востока после 1985 г. прекратились. Считается, что именно из икры последнего 1985 г. завоза развилась наконец натурализовавшаяся в Белом море популяция горбуши, которая стабильно обеспечивает возврат по нечетным годам. Возможно, этот успех связан с глобальным потеплением последних десятилетий. В то же время популяция четных лет отсутствует, и надежды на ее натурализацию в Белом море остаются незначительными, поскольку есть данные, что горбуша четных лет созревает на Дальнем Востоке в среднем на 2,5–3 недели позднее, чем горбуша нечетных лет [10, 15].

О толерантности зародышей горбуши и кеты к низкой температуре. Выводы о несоответствии режимов температуры в беломорских реках условиям нормального развития икры горбуши были получены в результате полевых наблюдений и исследований, т. е. в достаточной мере косвенно. Возникал вопрос о необходимости проведения специальных лабораторных работ, в которых можно было бы смоделировать различные режимы температуры, чтобы прояснить, насколько соответствуют эти выводы действительности. Автором этой статьи были проведены обширные исследования по выявлению уровней температурной толерантности зародышей горбуши и кеты на разных стадиях эмбрионального развития. Для этой цели были использованы специальные лабораторные инкубаторы, предназначенные для работы именно с лососевыми рыбами [21]. Большинство опытов по инкубации проводили в режимах постоянной температу-

ры для икры горбуши в диапазоне от 2,9 до 15,1 °С (всего 8 разных режимов) и для икры кеты в диапазоне от 1,6 до 13,5 °С (9 режимов). Кроме того, для выявления стадий, чувствительных к холоду, часть опытов по инкубации икры была проведена при переменных температурах. Основные их результаты были опубликованы недавно [6] и сводятся к следующим положениям: 1) период развития зародышей горбуши от оплодотворения и до начала развития активного кровообращения (стадия 45–50 пар сомитов) оказывается наиболее чувствительным к низкой температуре: для того, чтобы зародыши могли нормально развиваться на ранних стадиях, температура инкубации в этот период должна быть для горбуши не ниже 6–7 °С, а для кеты достаточно 4–5 °С; 2) с началом развития системы кровообращения зародыши обоих видов становятся окончательно резистентными ко всем низким положительным температурам вплоть до 0 °С; 3) верхний порог толерантности к температуре оказался у горбуши выше, чем у кеты: уровень 50%-ной выживаемости обеспечивался при температуре 15,1 °С у горбуши и примерно при 12 °С у кеты.

В силу выше рассмотренных представлений о большей теплолюбивости кеты по сравнению с горбушей в период раннего онтогенеза, положенных в основу биологического обоснования и сыгравших свою роль при выборе соответствующих водоемов для интродукции этих видов, полученный результат оказался совершенно неожиданным. Оказывается, кета более холодоустойчива, чем горбуша, в течение периода, который, по мнению большинства исследователей, является самым «узким местом», осложнявшим процесс интродукции горбуши в Белое море. Если это так, то именно кета, а не горбуша имела больше шансов пройти успешно самый проблемный период, который создавал наибольшие сложности для успешной интродукции тихоокеанских лососей в Белое море. Следовательно, в далеких 50-х годах прошлого века был совершен просчет в выборе объектов, что, возможно, предопределило неудачу работ как на Каспии, так и на Белом море.

Сравнение запасов желточного питания у зародышей горбуши и кеты. Каждый вид существует в конкретной природной среде, где он приспособился ко всему комплексу экологических факторов. Для зон умеренного и холодного климата большое значение имеет сезонная цикличность, к которой также адаптировались существующие здесь виды. Своеобразие рыб семейства лососевых состоит в том, что они приспособились к нересту осенью или в начале зимы, поэтому их развитие проходит в течение нескольких месяцев в самое холодное время года за счет накопленных в яйцеклетке в процессе оогенеза продуктов питания, сосредоточенных в структуре, называемой желточным мешком. За счет этих запасов автономное развитие должно продолжаться 6–8 месяцев до того времени, когда весенний прогрев воды позволит сформировавшейся молодежи начать добывать корм собственными силами. У молодежи горбуши и кеты переход на самостоятельное существование начинается обычно только в море, куда они должны успеть скатиться; море же должно к этому времени прогреться хотя бы до 4–5 °С. Очевидно, что большие запасы желточного материала гарантируют больше шансов на выживание, особенно если инкубация сопровождается аномальными для данного вида климатическими явлениями. Они могут быть связаны либо с чрезмерно теплой и затяжной осенью, когда развитие зародыша может продвигаться слишком быстро с соответствующим значительным расходом желтка, и (или) задержкой весеннего потепления. Такие аномалии могут быть катастрофичными для численности вида даже в его естественном ареале. Тем более надо учитывать это обстоятельство при искусственном освоении новых ареалов.

Хорошо известно, что икра кеты крупнее икры горбуши и по размеру, и по весу

[20]. В ходе уже упомянутого исследования [6] удалось установить, что кета может развиваться автономно за счет запасов желтка на 15–20% времени дольше, чем горбуша. Если выразить продолжительность развития в относительных единицах τ_s (она соответствует времени образования одной пары сомитов в период осевой сегментации зародышей; подробнее об этой единице см. [4,5]), то у кеты хватает желточного питания на период, соответствующий 700 τ_s , тогда как у горбуши — всего на 600 τ_s . С учетом того, что скорость развития зародышей горбуши и кеты одинакова [7], очевидно, что кета обладает большим запасом эндогенного питания. Оказалось, что за счет только желточного питания (без подкормки) горбуша может вырасти в длину максимум до 30–31 мм, а кета — до 38–40 мм, достигая более крупного веса. Зная значения τ_s для разных температур и то, что излишек желтка в икринках кеты обеспечивает добавочное (по сравнению с горбушей) время развития, соответствующее в относительном выражении 100 τ_s , можно рассчитать, сколько дополнительных суток календарного времени при этих температурах могут просуществовать личинки кеты автономно (таблица).

Дополнительное количество суток автономного развития кеты, обеспечиваемых излишними (в сравнении с горбушей) запасами желточного питания, эквивалентными 100 τ_s , при разных температурах инкубации

Температура, °C	Значение τ_s , мин	Количество суток
6,0	370	26
5,0	440	30
4,0	530	37
3,0	643	45
2,0	787	55
1,0	972	67

Как можно видеть из данных таблицы, излишек запасов желтка позволяет личинкам кеты автономно существовать дополнительные сроки в пределах от одного до двух месяцев в диапазоне температур от 6 до 1 °C. Такой излишек для условий затяжного холодного сезона в европейском Заполярье, безусловно обеспечил бы существенные преимущества кете, если бы именно этот вид, а не горбуша, был выбран объектом для интродукции в бассейн Белого моря. Для того чтобы показать, насколько существенным является данное обстоятельство, стоит лишь сравнить сроки выпуска личинок горбуши в море: на Сахалине это происходит в основном в течение мая [11], тогда как на заводах Мурманской области выпуск чаще всего производили лишь во второй половине июня [10].

Особенности биологии и структура популяций горбуши и кеты. Среди других видов рыб семейства лососевых горбуша выделяется рядом уникальных свойств: коротким — всего два года — жизненным циклом; отсутствием жилых форм; наиболее быстрым и синхронным темпом гаметогенеза [17]; быстрыми и необратимыми цитофизиологическими перестройками организма при смене морской воды на пресную [14]. В пресной воде у горбуши проходит лишь инкубация, и уже в личиночном состоянии горбуша смолтифицирует [9] и скатывается в море. Морской период длится лишь немногим более года, после чего горбуша совершает возвратную миграцию для нереста в реки, где в двухлетнем возрасте завершает свой жизненный цикл.

На фоне удивительной пластичности и разнообразия онтогенетических программ, характерных для других видов лососевых рыб, жесткая инвариантная запрограммированность онтогенеза горбуши указывает на то, что эволюция горбуши шла по пути

обеспечения крайней специализации этого вида. Строгая установка программ жизненного цикла на период в два года, по-видимому, является причиной резкого укорочения отдельных его этапов и ускорения процессов развития, роста и полового созревания. Как в реке, так и в море вся популяция горбуши является одновозрастной. Благодаря ограничению срока жизни двумя годами у горбуши возник удивительный природный феномен: популяции четных и нечетных лет, нерестующие в одних и тех же реках, оказываются совершенно изолированными и существуют как две отдельные нескрещивающиеся формы. Эта изолированность привела к тому, что у горбуши четных и нечетных лет возник даже хромосомный полиморфизм [8].

Среди других видов рода *Oncorhynchus* горбуша имеет больше всего сходных черт с кетой. Эти два вида занимают практически один и тот же ареал, наиболее близко сосуществуя, часто заходят в одни и те же реки и нерестуют на одних и тех же нерестилищах [20]. Кета также скатывается в море в личиночном возрасте, хотя может задерживаться в реке на летние месяцы. У кеты, как и у горбуши, отсутствуют жилые формы. Однако возрастная структура в море является не столь однородной, как у горбуши: кета может вернуться на нерест в возрасте от 2 до 8 лет, с преобладанием 3-5-летнего возраста созревания [20]. Следовательно, уровень специализации кеты не является настолько жестким, как у горбуши. Это обстоятельство также надо учитывать, поскольку хорошо известно правило: способность адаптироваться к меняющимся условиям и осваивать новые ареалы напрямую связаны с пластичностью биологических видов, в то время как специализированность их, напротив, снижает эту способность.

Весь изложенный выше материал позволяет, очевидно, сделать вывод о том, что горбуша в Беломорском бассейне, по крайней мере в пресноводном периоде своего жизненного цикла, существует на пределе своих адаптационных возможностей. Еще одним слабым местом этого вида в процессе освоения данного бассейна оказывается одновозрастной состав ее популяций. Достаточно всего одной аномально холодной осени, чтобы пресечь существование всей популяции. Видимо, развитие событий по такому сценарию в предыдущие годы происходило неоднократно, о чем можно судить по отсутствию нерестовых возвратов. Если бы в свое время вместо горбуши для интродукции в Белое море выбор был бы сделан в пользу кеты, то этого бы не произошло в силу наличия больших резервов для адаптации кеты к условиям этого региона и значительной степени дифференцированности рыб данного вида по возрасту созревания.

Заключение. Без малого полвека рыбохозяйственные органы бывшего СССР, а теперь и России, проводили крупномасштабный эксперимент с целью заселить тихоокеанских лососей в морские акватории европейской части России — горбушу в Белое и Баренцево моря, а кету — в Каспийское. Несмотря на огромные затраты эксперимент не увенчался успехом: в Каспии усилия по натурализации кеты дали практически нулевой результат, а в северных морях (преимущественно в Белом море) только с середины 80-х годов удалось получить самостоятельную популяцию горбуши, но только нечетных лет и крайне нестабильную по численности. Цель данной публикации состояла в том, чтобы обсудить причины неудач этого затянувшегося эксперимента.

Основной причиной этих неудач следует признать стратегический просчет в выборе объектов интродукции, который стал следствием так называемого «биологического обоснования», предшествовавшего эксперименту и составленного в 1955 г. М. С. Лазаревым [12], базировавшегося лишь на наблюдении о нерестовом поведении горбуши и кеты в реках Дальнего Востока. Никаких специальных лабораторных исследований, в которых можно было бы смоделировать те или иные режимы и условия, чтобы сделать более адекватный подбор объектов, предварительно не было проведено.

Оправданием может служить отсутствие в то время соответствующего оборудования для проведения такой работы. Уже гораздо позднее с помощью специально созданных для инкубации лососевых рыб аппаратов [21] мы смоделировали разнообразные режимы температур и доказали, что не горбуша, а кета обладает большим уровнем холодоустойчивости в наиболее уязвимый для них в реках Белого моря период [6]. Также получает объяснение феномен о предпочтении горбушей в своем природном ареале рек с более холодным режимом в зимний период. Такое поведение горбуши можно объяснить лимитированным содержанием желточного питания, которого должно хватить на 6–8 месяцев зародышам и личинкам горбуши от оплодотворения до ската в море. Кета, у которой автономный период должен укладываться в те же сроки, но которая имеет запас желтка на 15–20% больше, чем горбуша, может позволить себе заходить в реки с более теплым режимом. Очевидно, что кета с ее более высокой холодоустойчивостью и с большим запасом эндогенного питания, была бы более адекватным объектом для интродукции в Белое море, где из-за холодных климатических условий период автономного существования может увеличиваться в среднем на один месяц. В пользу кеты также говорит более гибкая программа жизненного цикла, которая позволяет генерации кеты дифференцироваться по возрасту, в отличие от горбуши, которая живет всего два года.

Статья рекомендована проф. Л. Н. Серавиным.

Summary

Y. N. Gorodilov. On the problem of introduction of Pacific salmon into the seas of European Russia.

Experiment on the introduction of Pacific salmon — pink (*Oncorhynchus gorbuscha*) into the White sea basin and chum (*O. keta*) into the Caspian sea began nearly half a century ago. Choosing this strategy has proceeded from the unjustified prerequisite that pink salmon is more resistant to low temperature than chum one. In Caspian Sea no positive results were reached, and by late 1980s work was stopped. In White Sea a self-maintaining population of pink arised, but of odd years only; moreover, the size of it is very unstable the causes of this failure are analyzed. Chum salmon could be more successfully adapted to severe climate of White Sea region than pink since: 1) is more tolerant to the low temperature; 2) has excess (about 15–20%) reserve of yolk feeding that provides additive 1–2 months of autonomic larval existing; 3) has less hard program of life cycle.

Литература

1. Азбелев В. В., Гришук И. Н., Суркова Е. И., Сурков С. С., Яковенко А. А. Результаты естественного нереста горбуши в реках Кольского полуострова в 1961 г. // Научно-техн. бюл. ПИНРО, 1962. № 4 (22). С. 24–25.
2. Азбелев В. В., Яковенко А. А. Материалы по акклиматизации горбуши в бассейнах Белого и Баренцева морей // Труды ПИНРО, 1963. Вып. XV. С. 7–26.
3. Галкина Л. А. Интродукция лососей рода *Oncorhynchus* в Баренцево и Белое моря // Воспроизводство и акклиматизация лососевых в Баренцевом и Белом морях: Труды ММБИ. 1966. Вып. 12 (16). С. 192–202.
4. Городилов Ю. Н. Сравнительный анализ динамики раннего онтогенеза лососей рода *Salmo* // Вопр. ихтиол. 1988. Т. 28, № 2. С. 230–241.
5. Городилов Ю. Н. Зародышевое и личиночное развитие атлантического лосося // Атлантический лосось / Под ред. Р. В. Казакова. СПб., 1998. С. 140–158.
6. Городилов Ю. Н. К вопросу о стратегии работ по интродукции тихоокеанских лососей в морях европейской части России // Вопр. рыболовства. 2001. Т. 2, № 4. С. 604–618.
7. Городилов Ю. Н., Мельникова Е. Л. Сравнение процесса раннего онтогенеза между видами атлантических (род *Salmo*) и тихоокеанских (род *Oncorhynchus*) лососей // Труды междунар. конф. «Атлантический лосось (биология, охрана и воспроизводство)». Петрозаводск, 2003. С. 123–135.
8. Горшкова Г. В., Горшков С. А. Хромосомный полиморфизм горбуши четных и нечетных лет // Докл. АН СССР. 1983. Т. 273, № 4. С. 1023–1024.
9. Зуева К. Д. Наличие процесса смолтификации у горбуши — *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) при отсутствии стадии «рагг» // Вопр. ихтиол. 1963. Т. 5, № 2.
10. Камышина М. С. Воспроизводство горбуши в районах акклиматизации // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных: Биология и воспроизводство лососевых рыб. 1979. Т. 10. С. 61–107.
11. Канидьева А. Н. О разведении лососей в Мурманской области // Акклиматизация дальневосточных лососей в бассейнах Баренцева и Белого морей: Труды ММБИ. 1965.

Вып. 9 (13). С. 47–61. 12. *Князев А. К., Лазарев М. С.* Акклиматизация горбуши в бассейнах Баренцева и Белого морей // Сборник работ по акклиматизации. М., 1961. С. 37–43. 13. *Кудерский Л. А., Бахштанский Э. Л., Леонтович Д. П., Петренко Л. А.* Работы по акклиматизации дальневосточных лососей в бассейнах Баренцева и Белого морей // Труды Карельского отделения ГосНИОРХ. 1967. Т. 5. № 2. С. 39–69. 14. *Максимович А. А.* Гормональная регуляция углеводного обмена у тихоокеанских лососей. Л., 1990. 15. *Маркевич Н. Б., Дягилев С. Е., Агапов В. С.* Формирование местных популяций горбуши на европейском севере СССР (по району южного побережья Кольского полуострова). Биология лососевых // Тез. докл. междунар. совещ. Южно-Сахалинск; Владивосток, 1978. С. 16–18. 16. *Мучтян С. П.* Результаты естественного размножения горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) на Кольском полуострове // Вопр. ихтиол. 1963. Т. 3, № 4. С. 675–687. 17. *Персов Г. М.* Ранний период гаметогенеза у проходных лососей // Воспроизводство и акклиматизация лососевых в Баренцевом и Белом морях: Труды ММБИ. 1966. Вып. 12(16). С. 7–44. 18. *Персов Г. М., Федоров К. Е., Сакун О. Ф., Чистова М. Н.* Биологические основы, биотехника и надежность процесса акклиматизации дальневосточной горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) (Salmonidae) на европейском севере СССР // Вопр. ихтиол. 1983. Т. 23, № 4. С. 622–628. 19. *Рухлов Ф. Н.* Особенности сбора икры тихоокеанских лососей на сахалинских рыбоводных заводах // Биологические основы развития лососевого хозяйства в водоемах СССР. М., 1983. С. 172–184. 20. *Смирнов А. И.* Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. Изд-во Моск. гос. ун-та., 1975. 21. *Gorodilov Y. N.* Description of the early ontogeny of the Atlantic salmon, *Salmo salar*, with a novel system of interval (state) identification // Envir. Biol. Fish. 1996. Vol. 47. P. 109–127. 22. *Huntsman A. G., Dymond J. R.* Pacific salmon not established in Atlantic waters // Science. 1940. Vol. 91, N 2367.

Статья поступила в редакцию 14 июня 2003 г.