На правах рукописи

ОРЛОВ АЛЕКСАНДР ВАСИЛЬЕВИЧ

ФОРМИРОВАНИЕ АДАПТИВНОГО ПОВЕДЕНИЯ У МОЛОДИ ЛОСОСЕВЫХ РЫБ ПРИ ИСКУССТВЕННОМ РАЗВЕДЕНИИ

03 00 16 – экология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

003174431

Борок – 2007

Работа выполнена в Институте биологии внутренних вод им И Д Папанина РАН

Научный руководитель:
кандидат биологических наук Юрий Викторович Герасимов

Официальные оппоненты:
доктор биологических наук Владимир Николаевич Яковлев
доктор биологических наук Алексей Елпидифорович Веселов

Ведущая организация:
Ярославский государственный университет им П Г Демидова

Защита состоится «25 » октября 2007 г в 9^{30} часов на заседании диссертационного совета К 002 036 01 при Институте биологии внутренних вод им И Д Папанина РАН по адресу 152742, Ярославская обл , Некоузский р-н, пос Борок
Тел /факс (48547) 24042
С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института биологии внутренних вод им И Д Папанина РАН

Автореферат разослан «24» сентября 2007 г

Ученый секретарь диссертационного совета
канд биол наук Л Г Корнева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы Неуклонное сокращение запасов промысловых рыб со всей остротой поставило ряд вопросов, связанных с сохранением и увеличением численности их популяций Катастрофическое состояние ряда популяций вызвало огромный интерес к поддержанию и увеличению природных популяций за счет искусственного разведения

В настоящее время накоплен обширный материал о недостаточной способности массово выпускаемой искусственно выращенной молоди к адаптации в естественных условиях и высоком уровне генетического «засорения» естественных популяций подобными особями (Greene, 1952, Vincent, 1960, Flick, Webster, 1964, Moyle, 1969, Reisenbichler, McIntyre, 1977, Bachman, 1984, Никоноров, Витвицкая, 1993, Клочач, 2003)

Одна из причин сложившегося положения в сфере искусственного воспроизводства — неадекватный отбор, осуществляемый на рыбоводных заводах и затрагивающий те или иные наследственно детерминированные признаки Уклонение подобного отбора от естественного направления может приводить к появлению генетических различий между заводской молодью и молодью естественного происхождения (Allendorf, Phelps, 1980, Cross, King, 1983, Vuorinen, 1984, Vespoor, 1988, Fleming, Einum, 1997, Ryman, Stahl, 1980, Казаков, Ляшенко, 1987, Казаков, Титов, 1998, Crozier, 1998) В результате основной проблемой, несмотря на свою длительную историю, по-прежнему остается вопрос об эффективности искусственного воспроизводства рыб До сих пор до конца не ясно может ли выпуск искусственно полученной молоди рыб стать действенным инструментом восстановления рыбных запасов?

При этом одним из основных лимитирующих факторов выживания молоди становится недоразвитие адаптивного поведения, адекватного естественным условиям среды, в которую она выпускается

Цели и основные задачи исследования. Цель работы — изучение особенностей формирования адаптивного поведения у молоди семги (*Salmo salar*) при заводском выращивании и выяснение возможность получения в заводских условиях молоди, которая не уступала бы дикой в способности противостоять факторам естественной среды, лимитирующим ее численность

При этом решались следующие задачи

1 Провести собственные исследования и анализ данных других авторов по сравнению эффективности пищевого и оборонительного поведения заводской и дикой молоди лососевых в естественных условиях лососевых рек Кольского полуострова

2 Изучить в экспериментальных условиях различия в оборонительном, пищевом и агрессивном поведении заводской и дикой молоди лососевых

3 Сравнить в экспериментальных условиях поведение заводской молоди, содержавшейся на ранних стадиях онтогенеза в средах с различным уровнем сенсорной депривации

4 Установить роль уровня депривации среды в формировании адаптивного поведения у молоди лососевых рыб при их заводском содержании на ранних стадиях онтогенеза

5 Установить роль отбора особей с определенными признаками в формировании адаптивного поведения у молоди лососевых рыб при их заводском содержании на ранних стадиях онтогенеза

6 С использованием полученных результатов исследований провести анализ эффективности существующих методов воспроизводства и определить наиболее перспективные способы пополнения и восстановления диких популяций лососевых

Основные результаты и их научная новизна Обобщены и проанализированы многолетние литературные данные о современном состоянии проблемы качества молоди рыб, выращиваемой в искусственных условиях для целей воспроизводства

Впервые проведен исчерпывающий сравнительный анализ исследовательского, пищевого и оборонительного поведения заводской и дикой молоди семги в естественных условиях

Впервые были проведены комплексные исследования влияния экологически обедненной заводской среды на процесс формирования адаптивного поведения выращиваемой молоди семги

Впервые были проведены комплексные экспериментальные исследования по выяснению роли непреднамеренного отбора выращиваемой молоди семги на воздействие факторов искусственной заводской среды, приводящих к появлению генетически обусловленных поведенческих различий между выпускаемой молодью и молодью естественного происхождения

Впервые дана оценка степени обратимости последствий длительного воздействия экологически обедненной среды на адаптивные возможности заводской молоди и эффективности заводского метода выращивания молоди семги для целей воспроизводства

Практическая значимость. На основании полученных данных о неспособности стандартной молоди к полноценной адаптации в естественных условиях даются рекомендации по преодолению недостатков заводского метода разведения молоди

В частности, в качестве полумеры, т е для минимизации негативного влияния процесса доместикации и нежелательного отбора при заводском разведении молоди должны соблюдаться два основных условия 1) тренировка молоди на все возможные (или доступные) стимулы в течение всего периода подращивания начиная с момента выклева и 2) ранний выпуск, т е выпуск молоди в естественную среду до окончания формирования основных поведенческих навыков, когда еще достаточны потенциальные возможности адаптации к условиям естественного водоема

Основным выводом работы является то, что метод воспроизводства лососей с использованием смолтов, выращенных из икры в заводских условиях, исчерпал свои возможности Необходим переход к другим методом, позволяющим массово получать молодь с минимальным воздействием на нее искусственных факторов

Необходимо развивать и применять специально разработанные методы

1 — использующие полуестественные способы выращивания и дающие молодь, с характеристиками, максимально приближающимися к естественным

2 — не предусматривающие проведение каких-либо манипуляций с рыбой, а направленных только на охрану мигрирующих рыб и на поддержание, восстановление и охрану речных нерестовых и нагульных местообитаний лосося

Апробация работы. Результаты исследований, изложенные в диссертации, докладывались и обсуждались на III региональной конференции «Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря» (Кандалакша, 1987), на Всесоюзной конференции «Питание морских рыб и использование кормовой базы как элементы промыслового прогнозирования» (Мурманск, 1988), на международной конференции «Трофические связи в водных сообществах и экосистемах» (Борок, 2003), на Международной конференции по поведению рыб (Борок, 2005) и симпозиуме ICES/NASCO "Interactions between aquaculture and wild stocks of Atlantic salmon and other diadromous fish species Science and Management, Challenges and Solutions" (Bergen, Norway, 2005)

Основные положения, выносимые на защиту Несоответствие качества заводской молоди требованиям естественной среды является объективным фактором, связанным с особенностями заводских условий выращивания

Доместикация молоди в процессе длительного заводского содержания приводит к необратимости последствий воздействия экологически обедненной среды на адаптивные возможности заводской молоди

Метод воспроизводства лососей с использованием смолтов, выращенных из икры в заводских условиях, не соответствует современным требованиям, предъявляемым к работам по восстановлению естественных популяций

Публикации. Основные положения диссертации изложены в 10 печатных работах

Структура и объем диссертации. Диссертационная работа включает введение, 5 глав, заключение, список использованной литературы Работа изложена на 256 страницах машинописного текста и содержит 89 иллюстрации, 43 таблицы Список литературы включает 267 названий, в том числе 150 на иностранных языках

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Современное состояние вопроса о жизнестойкости молоди, выращиваемой в искусственных условиях для целей воспроизводства

В данной главе на литературном материале рассматриваются последствия выпуска заводской молоди в естественную среду Приводятся литературные данные о

различиях заводской и дикой молоди в выживаемости, пищевом поведении, в плавательной способности, в эффективности оборонительного поведения, уровне агрессивности, выраженности хоминга, эффективности репродуктивного поведения Приводятся литературные данные по влиянию на качество заводской молоди продолжительности заводского содержания Обсуждаются генетические последствия искусственного выращивания

Исходя из совокупности приведенных данных, можно заключить, что до сих пор остается неясным может ли выпуск молоди, полученной в заводских условиях, способствовать восстановлению естественных популяций без ухудшения их качества?

Глава 2. Материал и методы исследования

Исследования поведения дикой молоди семги в естественных условиях проводились в июне–июле 1986 г на реке Щугор, а дикой и заводской — в середине июля 1987 г на реке Лувеньга (Кольский п-ов), где в это же время скатывалась молодь, выпущенная с Кандалакшского рыбоводного завода в возрасте 2+ Отлов молоди для оценки динамики ее ската проводили путем установки рыбоучетного заграждения

Подводные наблюдения выполняли 4–6 раз в сутки через каждые 4 часа на разных участках р Лувеньга Идентификация молоди не вызывала затруднений Вся заводская рыба была помечена отрезанием жирового плавника, а также отличалась от дикой нарушениями чешуйного покрова, неровными и относительно небольшими плавниками, зачастую некрозом спинного плавника Суточная динамика дрифта беспозвоночных изучалась на 3 суточных станциях Сбор осуществляли дрифтерной ловушкой, представляющей собой деревянную рамку (20 х 60 см), обшитую мешком из газа № 23, экспозиция ловушки — 15 мин Всего собрано 36 проб дрифта

Проанализировано питание 209 экземпляров дикой и заводской молоди семги Интенсивность питания молоди оценивали по индексам наполнения желудочно-кишечных трактов, выраженных в продецимиллях При обработке материалов по питанию молоди семги использовали счетно-весовой метод

Для проведения экспериментов использовали сеголетков семги, полученных от одной пары производителей и содержавшихся с момента выклева в экспериментальных емкостях, отличающихся различным уровнем обогащенности среды Для этого у одной пары производителей была отобрана икра Выклев личинок произошел в начале апреля После рассасывания желточного мешка личинки группами по 100 экземпляров были помещены в три стандартных рыбоводных емкости размерами 4,27 м × 0,69 м × 0,52 м, объемом 1,53 $м^3$ и площадью дна 2,9 $м^2$, в которых были созданы условия для обеспечения различной степени обогащенности среды В емкости № 1 имитировали условия развития молоди лосося на естественных местообитаниях Дно было покрыто камнями различного размера С помощью насоса в аквариуме создавали течение, скорость которого по мере роста рыб увеличивали с 0,02 до 0,2 м/с В качестве корма на начальном этапе использовали живой планктон, а в дальней-

шем — *личинки хирономид* Кормовые организмы выпускали в струю, образуемую насосом Во время питания производилась имитация нападения хищника

В емкости № 2 субстрат на дне отсутствовал, с помощью насоса в аквариуме создавали течение Его скорость также увеличивалась по мере роста рыб с 0,02 м/с до 0,2 м/с В качестве корма использовали форелевый комбикорм, выпускаемый в струю от насоса. Размер кормовых частиц повышался по мере роста рыб

В емкости № 3 были созданы условия с минимальной степенью информационной насыщенности среды В аквариуме отсутствовали субстрат и течение В качестве корма также использовали форелевый комбикорм, размер частиц которого повышался по мере роста рыб В этом случае корм подавали сверху — на поверхность воды над серединой емкости

Кормление проводили дважды в сутки, задавая корм в избытке — 6–8 % от веса рыб в аквариуме Корм всегда вносили в одно и то же время суток (с 9 00 до 10 00 утром и с 14 00 до 15 00 днем) В аквариуме поддерживали постоянную температуру (в интервале 15 ± 0,5 °С) и световой режим 12 12 часов Экспериментальные аквариумы имели замкнутый цикл водоснабжения с механической и биологической очисткой и 10%-ной ежесуточной подменой воды В воде поддерживали постоянные уровни жесткости и pH

Время содержания молоди в указанных условиях — 150 дней (с середины апреля до середины сентября) Существенных различий в средних темпах весового и линейного роста между сравниваемыми группами молоди, которые могли сказаться на ее адаптивных возможностях, удалось избежать с помощью варьирования суточного количества корма Отход молоди за время подращивания был незначительным (личинки на стадии перехода к внешнему питанию — 17 %, молодь в процессе подращивания — от 9 до 19 %) Это дает основания полагать, что наблюдаемые различия в адаптивных возможностях особей обусловлены не отбором, а именно различиями в условиях подращивания на ранних стадиях онтогенеза

Эксперименты проводились в трех однотипных аквариумах из оргстекла размерами 3,0 × 0,4 × 0,25 м, емкостью 300 л, с площадью дна 1,2 м^2 Опыты с каждой группой рыб ставили в отдельных аквариумах, которые были оборудованы сходным образом Из каждой группы рыб в аквариум помещали по 5 особей Опыты проводили параллельно во всех аквариумах В эксперименте рыбам каждой группы предлагалось схватывать проплывающий корм (личинок хирономид *Chironomus riparius* со средней навеской 7,5 ± 0,11 мг) Личинок хирономид разводили в лабораторных условиях Корм подавали в струю от насоса Скорость потока постоянно поддерживали на уровне 0,2 м/с На дне аквариума на всю его ширину укладывали поперечины из оргстекла, имитирующие каменистый субстрат Высоту столба воды в аквариумах поддерживали на уровне 20 см

Продолжительность эксперимента с каждой группой молоди составляла 50 сут Ежедневно проводили по две повторности опытов Продолжительность каждой по-

вторности — 5 мин Опыт начинали с внесения в аквариум корма, который вручную подавался экспериментатором, скрытым от рыб ширмой Корм в отмеренном количестве выпускали в струю от насоса на протяжении 5 мин Регистрировались следующие параметры 1) величина рациона — количество пищи, съеденное рыбами за время эксперимента, 2) дистанция между особями при питании в потоке, 3) длина кормовых бросков, 4) проплываемое рыбой расстояние за время кормления, 5) латентное время — период между появлением корма в аквариуме и первым кормовым броском, 6) время отказа от пищи — время от последнего пищевого броска до окончания процесса подачи пищи в аквариум

Для изучения реакции молоди на хищника ее поведение исследовали в присутствии реального хищника — щуки (*Esox lucius*) Использовались те же емкости, только щуки не могли проникнуть в отсек с молодью из-за установленной решетки, в то время как молодь могла свободно переплывать из отсека в отсек Кормление производили только в отсеке с хищником, попаданию корма в другой отсек препятствовала решетка с капроновым ситом, т е молодь могла получать корм, только находясь в отсеке с хищником Одновременно в аквариумах, оборудованных сходным образом, с той же периодичностью кормления, но без хищников, содержались остальные представители исследуемых групп молоди Из их числа пополнялись выборки особей в экспериментальных аквариумах, когда те погибали в результате удачной охоты хищников

Для выяснения влияния течения на поведения исследуемых групп молоди лосося в вышеописанных экспериментальных установках скорость потока увеличивалась до 0,34 м/с (максимальное значение, возможное для использованной конструкции аквариума)

В сходных условиях проводились эксперименты по сравнению поведения диких и заводских особей Для проведения этих экспериментов были отобраны одноразмерные заводские и дикие особи на стадии пестрятки в возрасте 2+

Глава 3 Сравнительный анализ поведения заводской и дикой молоди семги в естественных условиях

Многочисленные факты свидетельствуют о том, что заводская молодь семги уступает дикой по ряду показателей, которые непосредственным образом влияют на ее выживаемость в естественных условиях

В первую очередь — это **распределение и поведение пестряток семги в реке** Изучение данного показателя с использованием акваланга показало, что все дикие особи вели одиночный образ жизни на индивидуальных охотничьих участках У заводских сеголетков после выпуска в естественный водоем были зарегистрированы два типа распределения с образованием скоплений и одиночное (территориальное) Сразу после выпуска заводские пестрятки держатся плотным скоплением в толще воды, ориентируясь головой против течения Территориальное поведение, адекватное поведению диких особей, формируется у заводских пестряток семги лишь через некоторое

время после их выпуска в реку, и молодь начинает вести одиночный или территориальный образ жизни. Однако распределение с повышенной плотностью и в дальнейшем характерно для скоплений заводской молоди (таблица 1).

Таблица 1 — Плотность расселения пестряток семги (экз./м2) в реках Кольского полуострова

Происхождение молоди	р. Кола (Смирнов и др., 1985)	р. Лувеньга, 1987 г. (собственные данные)
Дикая	0,05	0,08
Заводская	0,29	0,35

Причина этого явления, по-видимому, заключается в том, что у дикой молоди предпочтение участка зависит от значительно большего числа характеристик: уровня обеспеченности пищей; рельефа дна, обеспечивающего укрытия; скорости течения. У заводской молоди основным фактором, лимитирующим расселение, становится течение. Например, дикие смолты активно выбирают для обитания наиболее оптимальные по скорости потока участки реки с повышенной плотностью дрифта. Заводские особи, физически менее выносливые, используют любые участки, где они способны лишь противостоять сносу течением, независимо от ценности этих участков в плане наличия пищи.

В связи с этим связь между плотностями распределения молоди этих двух групп на одних и тех же участках была низкой: (r = 0,30; F = 1,88; p = 0,18, р. Лувеньга, по собственным данным) и (r = 0,15; F = 0,04; p = 0,85, реки Малая Кица и Кола, по материалам Ю.А. Смирнова с соавторами (1985)) (рисунок 1)

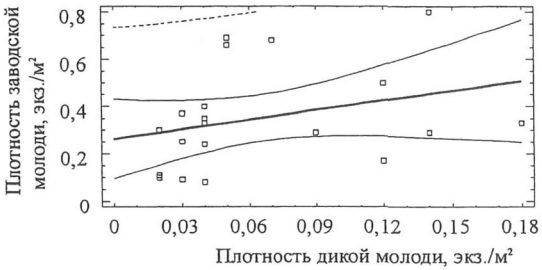


Рисунок 1 — Корреляция плотностей распределения диких и заводских особей семги на одних и тех же местообитаниях в р. Лувеньга (по собственным данным). Приведены линии регрессии, 99 и 95 %-ный (пунктирная линия) доверительные интервалы

Значительные различия отмечаются в поведение заводских и диких смолтов семги в период покатной миграции. Структура стай у дикой молоди отличалась бóльшим разнообразием: встречались группы с разной численностью особей и одиночные рыбы. Подобная структура стай у диких покатников связана с естественной динамикой перехода от одиночного территориального поведения, характерного для

пестряток, к покатному стереотипу поведения Заводские покатники преимущественно скатывались поодиночке или крупными группами более 20 экз При этом, в отличие от диких покатников, одиночные заводские рыбы на 30–40 % времени меньше проводили на кормовых участках, хуже ориентировались в потоке воды и чаще делали ложные пищевые броски, а на стрежне реки реже перемещались перпендикулярно направлению течения Скорость движения дикой молоди всегда была выше, несмотря на то, что в большинстве групп заводской молоди рыбы двигалась не только вниз по течению, но и головой вперед У дикой молоди лучше выражены как ориентировочная реакция, так и покатное миграционное поведение При этом дикие покатники выбирают для себя оптимальные по целому ряду условий (скорость, безопасность от хищников и т д) участки реки

Сравнение суточной динамики ската семги также показало наличие существенных различий между дикой и заводской молодью Дикая молодь обладает ярко выраженной суточной периодичностью ската, в то время как заводская молодь скатывалась на всем протяжении суток Такое поведение заводских покатников может объясняться их неспособностью длительно удерживаться на тех участках реки, где дикая молодь кормится, практически не меняя своего распределения под действием течения

В отличие от диких смолтов, у заводских особей скорость и динамика ската в первую очередь зависят от ее физических кондиций и скоростного режима потока на различных участках реки

Существенные различия наблюдаются также в пищевом поведении молоди естественного и искусственного происхождения. Необходимо сразу же отметить, что указанные количественные и качественные различия в питании заводских и диких пестряток характерны также для заводских и диких покатников

Сравнение содержимого желудочно-кишечных трактов диких и заводских пестряток показало, что заводские особи постепенно переходят на питание естественной пищей, хотя в первое время индекс наполнения у них значительно ниже, чем у диких (Sosiak et al , 1979, Бакштанский и др , 1982, Задорина, 1985, Сафонов и др , 1985, Hvidsten, 1994)

На момент исследования индекс наполнения у заводских особей был на 30 % ниже по сравнению с дикими рыбами Заводские пестрятки, у которых, в отличие от диких, отсутствуют необходимые навыки пищевого и оборонительного поведения, плохо ориентируются в потоке воды, хуже дифференцируют кормовые объекты в дрифте и совершают больше ошибочных пищевых бросков, схватывая несъедобные объекты По данным А Е Веселова и С М Калюжного (2001), у диких сеголетков подобная картина наблюдается на 7–12-й день после выхода из бугров Проведенные нами сравнительные исследования пищевой активности заводской и дикой молоди семги подтвердили вышесказанное Большое количество ошибочных пищевых бросков, совершаемых заводской молодью, приводит к тому, что помимо сравнительно

тесной и достоверной зависимости количества пищевых бросков от плотности кормового дрифта (только кормовые частицы, $r = 0{,}65$; $F = 10{,}4$; $p < 0{,}05$), у них также наблюдается сходная достоверная зависимость числа бросков от общей плотности дрифта (кормовые + некормовые частицы, $r = 0{,}52$; $F = 5{,}2$; $p < 0{,}05$) (рисунок 2).

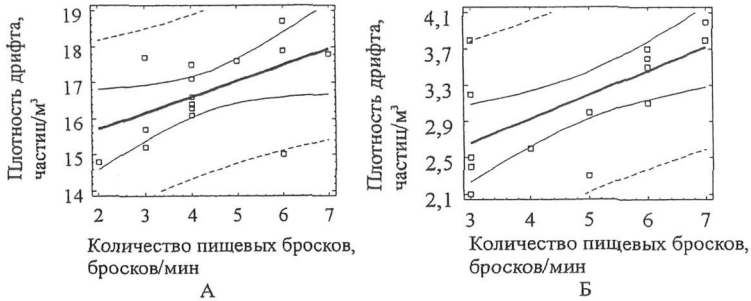


Рисунок 2 — Зависимость количества пищевых бросков у заводских пестряток от общей плотности дрифта (А) (кормовые + некормовые частицы) и кормового дрифта (Б) (только кормовые частицы). Приведены линии регрессии, 99 и 95 %-ный (пунктирная линия) доверительные интервалы

В отличие от заводских особей, у диких рыб количество пищевых бросков не зависит от общей плотности дрифта ($r = -0{,}18$; $F = 0{,}5$; $p = 0{,}49$) и в то же время отмечена гораздо более тесная, чем у заводских особей, положительная связь количества пищевых бросков с плотностью кормового дрифта ($r = 0{,}92$; $F = 80{,}8$; $p < 0{,}01$) (рисунок 3).

Рисунок 3 — Зависимость количества пищевых бросков у диких пестряток от общей плотности дрифта (А) (кормовые + некормовые частицы) и от плотности кормового дрифта (Б) (только кормовые частицы). Приведены линии регрессии, 99 и 95 %-ный (пунктирная линия) доверительные интервалы

Основу питания диких особей составляли преобладающие в дрифте личинки поденок, ручейников и хирономид, а у заводских пестряток — личинки ручейников с домиками, куколки и имаго различных насекомых, т.е., в отличие от диких особей,

заводские рыбы получали значительную часть своего рациона, собирая кормовые организмы со дна или с камней Кроме того, до 8 % веса всего пищевого комка у заводских рыб составляли песок, детрит и водоросли

Среднее количество организмов в желудке у заводских особей составило 10, а у диких особей 128, средний индекс наполнения у заводских рыб через 8 дней — 66 $^0/_{000}$, через 16 дней — 82 $^0/_{000}$, а у диких — 94 $^0/_{000}$ Средний индекс ($^0/_{000}$) одного организма в желудках заводских особей был равен соответственно 8,2, а у диких — 0,7, т е в спектре питания заводских особей присутствуют организмы, обладающие большим индивидуальным весом, в первую очередь, моллюски и ручейники с домиками

Следовательно, дикие покатники, как и дикие пестрятки, успешнее оптимизируют условия питания, выбирая участки с большей плотностью дрифта предпочитаемых размеров и с определенной скоростью потока, позволяющей им дольше задерживаться на избираемых участках

Определенные различия у заводской и дикой и молоди наблюдаются в оборонительном поведении. Численность речных хищников в р Лувеньга, где была выполнена основная часть полевых работ, крайне низка, поэтому нам не удалось провести собственные исследования оборонительного поведения дикой и заводской молоди семги в естественных условиях Однако для обоснования необходимости проведения специальных экспериментальных исследований по этой проблеме мы приводим имеющиеся в литературе данные

Проблема гибели от воздействия хищников — одна из ключевых проблем выживания молоди в естественных условиях (Росселанд, 1968, Бакштанский, Нестеров, 1976 б, Larsson, 1977, Бакштанский, Черницкий, 1983, Berg, Jorgensen, 1991) Низкую выживаемость заводской молоди по сравнению с дикой авторы объясняют спецификой искусственного выращивания лососей В условиях рыбоводного предприятия вследствие постоянного контакта рыб с людьми и отсутствия опасности со стороны хищников у молоди притупляется инстинкт самосохранения Кроме того, выращивание молоди при высоких плотностях посадки на ограниченной площади приводит к слабому развитию мышечных тканей, ожирению, гиподинамии и в итоге — к снижению плавательных способностей (Мовчан, Чеченков, 1979) В итоге, заводскую молодь выносит течением на плесы, озерные и подпороговые участки рек, служащие основными местами охоты щуки и крупного окуня Т е речь идет не только о низкой эффективности оборонительного поведения, в данном случае сказывается обширный комплекс факторов, являющихся следствием низкого уровня адаптации заводской молоди к обитанию в естественных условиях

Еще одним важным показателем, по которому можно судить о том, что выращенная рыбоводным заводом рыба в меньшей степени адаптирована к естественным условиям обитания, чем дикая, **является низкая плавательная способность молоди** (Bams, 1967, Щуров, Шустов, 1981, Бакштанский и др, 1981, 1987,

Bakstansky et al., 1979; Сафонов, 1981; Сафонов и др., 1985; Diskson, Mac Crimon, 1982; Rimmer et al., 1985; Legault, Lalencette, 1985; Slatick et al., 1988; Mayama, 1990; Brauner et al., 1994 и др.).

Наши исследования на р. Лувеньге показали, что распределение плотности дикой молоди в зависимости от скорости течения имеет форму выпуклой параболы. Вершина параболы соответствует скорости около 0,4 м/с. Именно на тех участках реки, где скорость потока изменяется в пределах от 0,25 до 0,55 м/с, распределяется до 90 % численности дикой молоди семги ($R^2 = 0,54$; $F = 7,9$; $p < 0,05$). Распределение плотности заводской молоди в зависимости от скорости течения имеет форму вогнутой ассиметричной параболы ($R^2 = 0,55$; $F = 8,1$; $p < 0,05$) (рисунок 4).

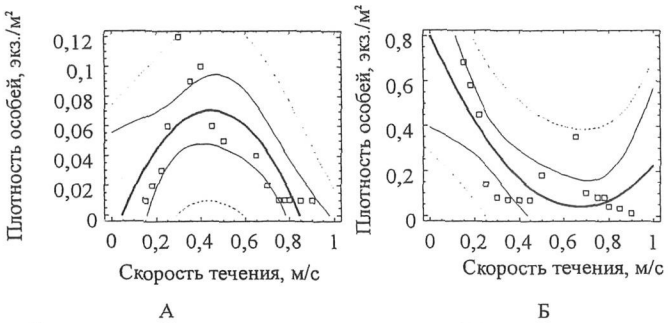


Рисунок 4 — Зависимость плотности распределения дикой (А) и заводской молоди (Б) семги от скорости течения. Приведены линии регрессии, 99 и 95 %-ный (пунктирная линия) доверительные интервалы

Минимум параболы приходится на те значения скорости, которые избирают в реке дикие особи. Наиболее высокая левая ветвь параболы располагается в диапазоне низких скоростей. Это означает, что заводские особи избирают меньшие, по сравнению с дикими, скорости течения. Низкие плотности в средней части диапазона скоростей, очевидно, связаны с вытеснением заводских особей дикими с предпочитаемых ими местообитаний. Крутизна правой части параболы в значительной степени зависит от структуры донного субстрата на исследуемых участках речного дна. Известно, что заводская молодь, обладающая меньшей выносливостью, использует в качестве защиты от сноса течением крупные камни и валуны. Нами были проведены сравнительные исследования распределения дикой и заводской молоди в зависимости от скорости течения на участках с различной структурой донного субстрата.

Исследования показали, что в диапазоне скоростей от 0,20 до 0,55 м/с плотность диких особей обнаруживает достоверную, но достаточно слабую зависимость от скорости течения на участках дна с мелкими и крупными камнями (таблица 2). У заводских особей на участках дна с крупными камнями зависимость плотности расселения от скорости течения отсутствовала, поскольку на этих участках крупные камни использовались ими для защиты от сноса.

На участках дна с мелкими камнями данная зависимость была высокой, указывая на низкую физическую выносливость заводской молоди, которая не способна осваивать участки с быстрым течением в отсутствие убежищ в виде крупных камней и валунов

Таблица 2 — Зависимость плотности распределения заводской и дикой молоди семги от скорости течения (в диапазоне скоростей 0,20–0,55 м/с) на участках с различной структурой донного субстрата в р Лувеньга

Структура донного субстрата	Заводские особи	Дикие особи
Более 50 % площади дна сложено крупными камнями, перепады высоты > 10 см	$r = 0{,}11$, $F = 0{,}03$, $p = 0{,}95$	$r = 0{,}42$, $F = 4{,}1$, $p < 0{,}05$
Более 50 % площади дна сложено мелкими камнями, перепады высоты < 10 см	$r = 0{,}91$, $F = 68$, $p < 0{,}001$	$r = 0{,}47$, $F = 5{,}7$, $p < 0{,}05$

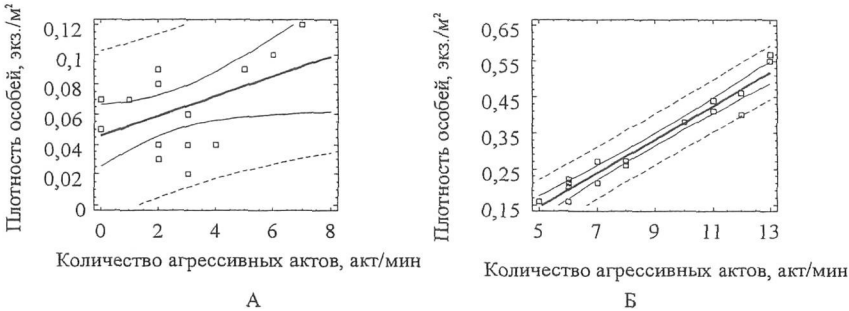
Для молоди лосося характерно выраженное территориальное поведение Каждая особь занимает определенную территорию, на которой питается и которую активно защищает от других рыб Многочисленными исследованиями показано, что по уровню агрессивности заводская молодь существенно превосходит дикую По мнению ряда авторов, повышенная агрессивность заводской молоди приводит к ее доминированию над дикой и вытеснению последней из предпочитаемых местообитаний (Allee, 1971, Wankowski, Thorpe, 1979, Сафонов и др , 1985, Rhodes, Quinn, 1998, Swain, Riddell, 1990, Brauner et al , 1994)

Проведенный нами сравнительный анализ показал, что для дикой молоди характерно более сбалансированное территориальное поведение при колебаниях факторов окружающей среды У диких особей, в отличие от заводских, существует достоверная, но слабая зависимость агрессивности от плотности распределения особей ($r = 0{,}51$, $F = 5{,}91$, $p < 0{,}05$) (рисунок 5)

Иными словами, в естественных условиях распределение диких рыб определенным образом оптимизируется и поэтому взаимная агрессия наблюдается у них достаточно редко, на это же указывает отсутствие у нее зависимость агрессивности от обилия дрифта и скорости течения ($r = -0{,}47$, $F = 4{,}17$, $p = 0{,}06$, $r = -0{,}12$, $F = 0{,}23$, $p = 0{,}64$) У заводских особей, в отличие от диких, наблюдается достоверная зависимость уровня агрессивности от плотности распределения особей ($r = 0{,}97$, $F = 252$, $p < 0{,}01$)

Повышенная плотность, обычная для местообитаний заводской молоди в речных условиях, способствует учащению взаимных контактов при бросках за кормом, что в свою очередь увеличивает частоту агрессивных актов Столь же сильна зависимость агрессивности заводских особей от обилия дрифта и скорости течения ($r = 0{,}95$, $F = 138$, $p < 0{,}01$, $r = -0{,}90$, $F = 65$, $p < 0{,}01$) Недостаток пищи, обусловленный трудностью выбора подходящих местообитаний, слабой физической подготовкой и неадаптированным пищевым поведением заводской молоди, очевидно, способствует

росту их агрессивности. В свою очередь высокая агрессивность приводит к неоправданным энергетическим затратам и более высокой заметности заводских особей для хищника.



А Б

Рисунок 5 — Зависимость количества агрессивных актов, демонстрируемых дикой (А) и заводской молодью (Б) семги от плотности особей. Приведены линии регрессии, 99 и 95 %-ный (пунктирная линия) доверительные интервалы

Обладая всеми вышеуказанными отличиями от дикой, способна ли заводская молодь к поведенческой адаптации в естественных условиях? Одновременно с констатацией несомненного факта отличия заводской молоди от дикой по ряду жизненно важных признаков многие авторы указывают на возможность адаптации заводских особей до уровня диких, которого они якобы достигают после определенного периода обитания в естественной среде (Митанс, 1970; Шустов и др., 1980; Ермолаев, 1982; Бакштанский, Нестеров, 1985; Задорина, 1985; Бугаев и др., 1987, Щуров, 1987).

Может ли считаться наблюдаемая адаптация заводской молоди адаптацией в полном смысле этого слова? Главные сомнения вызывает тот факт, что в начальный период пребывания заводской молоди в реке имеет место ее массовый отход (Костылев, Поляков, 1980; Бакштанский и др., 1981; Лоенко, 1985; Жуйкова, 1986; Карпенко, 1994; Cooney, Willette, 1994; Finstad, Jonsson, 2001; Poole et al., 2003; Кловач, 2003; Holst et al., 2003; Gargan et al., 2003; Middlemas et al., 2003; Montevecchi, Cairns, 2003). Иначе говоря, наблюдаемая адаптация может на самом деле быть результатом избирательного выживания только тех заводских особей, у которых морфологические и функциональные свойства наиболее адекватны требованиям среды обитания, остальные же особи (как выясняется, подавляющее большинство) погибают.

В результате складывается парадоксальная ситуация. Дикие особи в речной период жизни проходят отбор только на соответствие условиям естественной среды, а заводские особи последовательно подвергаются отбору в двух противоположных направлениях. На рыбоводных заводах в ходе подращивания молоди имеет место массовый отход (до 90 % и более от числа посаженных в выростные сооружения личинок). В таких условиях лимитирующие факторы заводской среды оказывают сильное

влияние на генетическую структуру заводской молоди через отбор, когда в результате избирательного выживания особей с определенными, адекватными заводской среде свойствами, происходит доместикация молоди Кроме того, на более поздних этапах заводского выращивания молоди может вмешиваться направленный искусственный отбор по темпу роста, что усугубляет негативную ситуацию

После выпуска выращенных рыб в естественную среду начинается обратный процесс Здесь гибнут главным образом доместицированные особи, и в результате остается промежуточный универсальный вариант, который способен выжить и в искусственных, и в естественных условиях. Парадоксальность ситуации состоит в том, что с генетической точки зрения, в процессе традиционного заводского воспроизводства потомство рыб искусственно пропускается через «бутылочное горлышко» отбора (bottleneck effect) В результате, многие заводские популяции проходных лососей характеризуются редукцией генетического разнообразия, по сравнению с естественно воспроизводящимися популяциями Это выражается, например, в снижении доли полиморфных локусов, количества аллелей на локус и среднего уровня гетерозиготности (Allendorf, Phelps, 1980, Ryman, Stahl, 1980, Cross, King, 1983, Vuorinen, 1984, Vespoor, 1988, Титов, 1992, Jonsson et al , 1996, Fleming, Einum, 1997, Fleming et al , 1997, Bisson et al , 2002)

Доля плохо обучающихся (доместицированных) особей будет возрастать при выпуске молоди старших возрастных групп (передержанной на заводе) Небольшой (сомнительный) выигрыш может состоять в лишь том, что более крупные смолты менее доступны массовым пресноводным хищникам

Глава 4. Последствия длительного содержания молоди семги в экологически обедненной среде

Исследования, проведенные на рыбах, подтвердили, что у них, как и у млекопитающих, при выращивании в условиях сенсорно обедненной среды, существенно снижается способность к обучению, а, следовательно, сужаются возможности к адаптации и выживанию в естественной среде (Sosiak et al , 1979, Касимов, 1980, Сбикин, Лепская, 1982, Витвицкая и др , 1985, Rimmer et al , 1985, Касимов и др , 1986, Никоноров и др , 1989, Никоноров, Витвицкая, 1993, Kellison et al , 2000, Finstad, Jonsson, 2001, Герасимов и др , 2003, Герасимов и др , 2004)

Особенности пищевого поведения молоди семги, выращенной в условиях имитации хищника, заключались в более низкой адаптации к условиям эксперимента, но при этом, показатели ее рациона и двигательная активность варьировали в меньшей степени, причем полностью отсутствовали признаки спонтанной двигательной активности

Молодь, содержавшаяся на течении в отсутствие хищника, имела более высокую скорость адаптации, однако сформированный навык пищевого поведения характеризовался более сильным варьированием величины рациона и поведенческих показателей и обладал высоким уровнем спонтанной двигательной активности В естест-

венной среде подобное поведение привело бы к более высокой доступности для хищника и к неоправданным дополнительным затратам энергии на сопротивление течению.

Молодь, которую выращивали в условиях с минимальной степенью информационной насыщенности среды, имела минимальную скорость адаптации. Низкие значения их рациона и поведение определялись быстрой утомляемостью особей и невозможностью удерживаться и маневрировать в потоке.

Следовательно, при длительном содержании молоди в бассейнах или прудах возникают проблемы с выработкой необходимых в естественной среде навыков. В результате в реки выпускаются особи с недостаточно сбалансированным пищевым и исследовательским поведением, что и является одной из причин их низкой выживаемости в естественных условиях.

Изучение особенностей оборонительного поведения молоди семги, выращенной при различных уровнях сенсорной депривации, проводились при ее содержании в условиях течения и имитации хищника. Сравнение поведения молоди проводилось в присутствии реального хищника — щуки (*Esox lucius*).

Эксперимент позволил выявить значительные различия в оборонительном поведении молоди из группы, содержавшейся в условиях течения и имитации хищника (А), и группы, выращенной только в условиях течения (Б). Особи из первой группы затрачивали минимальное количество времени в отсеке с хищником и только во время кормления, тогда как рыбы из второй группы периодически заходили в отсек к хищнику и 7 из 23 особей этой группы были съедены вне периода кормления (рисунок 6).

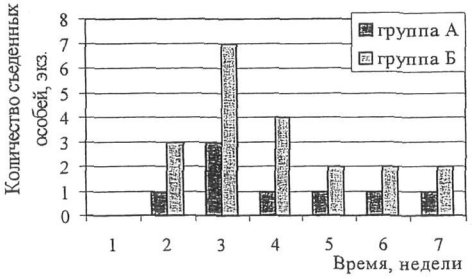


Рисунок 6 — Динамика потребления хищником молоди семги групп А и Б (экз./нед.) в течение семи недель эксперимента

Приведенные факты свидетельствуют о том, что особям, выращенным в условиях течения, присуще более рискованное пищевое поведение по сравнению с особями группы содержавшейся в условиях течения и имитации хищника. Присутствие хищника в процессе выращивания позволяет лососям в дальнейшем, лучше оптимизировали свое поведение, т.е. устанавливать необходимый баланс между риском

хищничества и удовлетворением пищевых потребностей Это подтверждается тем, что прирост массы у этих лососей за время эксперимента был вдвое ниже, но при этом их было в три раза меньше съедено хищником

По-видимому, наличие фактора, способствующего развитию оборонительного поведения, является важным условием, способствующим поддержанию рефлекса осторожности на определенном уровне, что благотворно сказывается на формировании у рыб комплекса поведенческих реакций, позволяющих им адекватно отвечать на различные средовые воздействия

Полученные результаты показывают, что моделирование натуральных стимулов при выращивании имеет большое значение для повышения выживаемости искусственно выращенных рыб в природных условиях Но, можем ли мы моделировать все факторы естественной среды, воздействие которых определяет выживаемость выращенных рыб в естественных условиях? При недоучете влияния этих факторов, искусственная среда, создаваемая для выращивании молоди, во многих отношениях все равно останется обедненной по сравнению с естественной Таким образом, сенсорная депривация достаточно жестко определяет потенциальный уровень адаптации, который может быть достигнут особями после выпуска в реки При этом уровень выживаемости представляет собой функцию уровня депривации в заводской среде и продолжительности подращивания молоди

Глава 5. Последствия отбора при длительном выращивании молоди семги в условиях рыбоводного завода

Поскольку в процессе подращивания молоди рыб имеет место массовый отход, экологические факторы могут оказывать влияние через отбор на генетическую структуру пополнения (Moyle, 1969, Бугров, 1982, Петренко, Тихенко, 1985, Doyle, Talbot, 1986, Никоноров, Витвицкая, 1993, Johnsson, 1993, Fleming et al , 1994, Fleming, Einum, 1997, Crozier, 1998, Masuda et al , 2003) Наличие существенной разницы в поведении между разными генетическими линиями рыб (Герасимов, Слынько, 1990, Герасимов, Слынько, 1991, Johnsson, Abrahams, 1991, Герасимов, 1997, Герасимов, Поддубный, 1999, Герасимов и др , 2005) может составлять основу для процессов целенаправленного и непреднамеренного отбора в условиях рыбоводных заводов

В качестве критерия при сравнении эффективности пищевого поведения диких и заводских двухлеток семги использовались поведенческие характеристики, демонстрируемые молодью обеих групп при добывании пищи в потоке воды

При проведении экспериментов было показано, что диким лососям свойственно более эффективное пищевое поведение, поскольку при сходных значениях рациона дикая молодь затрачивает на питание меньше времени, что связано с более высокой скорость потребления пищи Меньшие затраты времени на питание обусловлены наличием у молоди этой группы латентного периода между появлением пищи и выходом рыб в толщу воды для питания, а также более ранним отказом от пищи и уходом в укрытия Кроме того, дикие особи отличаются более низким уровнем двига-

тельной активности, что также способствует росту эффективности питания (таблица 3) При этом у них менее выражены элементы агрессивного поведения, которые весьма характерны для заводских особей

Таблица 3 — Показатели эффективности пищевого поведения заводской и дикой молоди

Группы молоди	Скорость потребления пищи, шт /с**	Количество двигательных актов на одну кормовую частицу***
Заводская	0,068 ± 0,011*	24,1 ± 9,8*
Дикая	0,103 ± 0,008*	11,5 ± 3,2*

* — различия достоверны (p < 0,001), ** — рацион/время питания, *** — двигательная активность/рацион

Питание заводской молоди постоянно прерывалось актами агрессии, которые сопровождаются взаимными выпадами и преследованием особей Кроме того, протяженные кормовые броски и непрерывная смена местоположения в аквариуме приводили к повышению двигательной активности, вызывая снижение эффективности пищевого поведения (таблица 3) Несмотря на отсутствие латентного периода, и случаев раннего отказа от корма у заводских рыб, значения рациона у них и у дикой молоди были весьма близки, что указывает на более низкую скорость потребления пищи заводскими особями

При повышенной скорости течения заводская молодь в большей степени изменяла свое поведение, чем дикая Основные отличия в пищевом поведении молоди в период адаптации проявлялись в таких показателях, как время начала питания и абсолютные значения рациона, которые были достигнуты представителями сравниваемых групп Так, особи дикие начали питаться на 3-й день, а заводские — только на 8-е сутки Максимальные значения рациона в ходе эксперимента были отмечены у диких особей — 15,3 шт /5 мин, тогда как у заводской молоди они не превышали 5,6 шт /5 мин Использование расчетного показателя — скорости питания — позволило установить, что интенсивность потребления корма у диких особей была достоверно выше, чем у заводской молоди Кроме того, дикие рыбы затрачивали меньше двигательных актов на потребление одной частицы корма (таблица 4)

Таблица 4 — Показатели эффективности пищевого поведения молоди семги в период адаптации и после его окончания

Группы молоди	Скорость потребления пищи, шт /с**	Количество двигательных актов на одну кормовую частицу***
Заводская	0,029 ± 0,009*	21,6 ± 7,3*
Дикая	0,070 ± 0,011*	11,2 ± 2,1*

* — различия достоверны (p < 0,001), ** — рацион/время питания, *** — двигательная активность/рацион

Таким образом, проведенные эксперименты показали различную реакцию дикой и заводской молоди лосося на повышение скорости течения Потребление корма заводской молодью было ограничено ее недостаточной способностью к питанию на течении Низкие значения рациона определялись их повышенной утомляемостью и невозможностью добывать кормовые объекты в потоке Для диких особей основным лимитирующим фактором становилась оборонительная реакции, которая начинала доминировать над пищевой по достижении определенного уровня насыщения

Дикая молодь демонстрировала более эффективное пищевое поведение, поскольку при более высоком уровне рациона дикие рыбы затрачивали на питание гораздо меньше времени, что определяло и значительную скорость потребления пищи Кроме того, они проявляли более низкую двигательную активность, что также способствовало повышению эффективности их питания

У заводской молоди, не способной долго противостоять потоку воды, постоянный снос течением обусловил повышение показателей двигательной активности При этом низкие значения рациона, наблюдаемые у искусственно выращенных особей (при практически тех же затратах времени на питание, что и у дикой молоди), указывают на более низкую скорость потребления пищи заводской молодью в условиях быстрого течения

Для оценки степени развития защитных реакций у заводской и дикой молоди лосося нами было проведено экспериментальное сравнение их пищедобывательного поведения в присутствии реального хищника — щуки (*Esox lucius*) Постановка экспериментов была такой же, как в вышеописанных опытах с хищником

В данном эксперименте различия в поведении дикой и заводской молоди были выражены гораздо сильнее, чем в предыдущем опыте В период кормления дикие лососи проводили значительно меньше времени в отсеке с хищником При этом они смогли существенно увеличить скорость потребления пищи, что позволило им добывать больше корма при минимальных затратах времени В процессе питания дикие особи держались в определенной части отсека с хищником — в непосредственной близости от разделительной решетки, совершая кормовые броски Схватив корм, они уходили в недоступный для хищника отсек В присутствии хищника у них достоверно уменьшились расстояние, проплываемое за время кормления, и длина кормовых бросков, что сделало их менее заметными для хищника и позволило свести к минимуму затраты энергии на питание

В отличие от диких особей, заводские лососи в присутствии хищника не только в значительно меньшей степени сократили общее время питания, но и регулярно посещали отсек с хищником вне времени кормления, о чем свидетельствует потеря девяти особей за ночной период (рисунок 7)

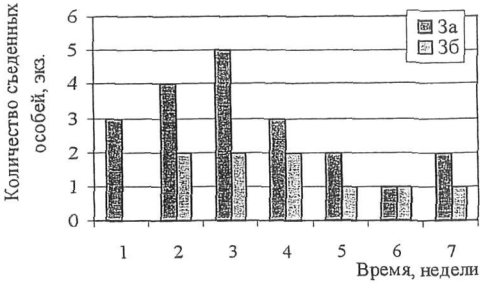


Рисунок 7 — Динамика потребления хищником заводской молоди (экз./неделю) в течение семи недель эксперимента. 3 а — потребления молоди в период кормления; 3 б — потребления молоди группы вне периода кормления

У заводской молоди сокращение продолжительности питания так же произошло за счет увеличения времени отказа от пищи, однако при этом не наблюдалось компенсаторного увеличения скорости питания. Это связано с использованием ею тактики, принципиально отличной от той, которой придерживались дикие рыбы. После некоторого латентного периода заводские особи заплывали в отсек с хищником и находились там до момента отказа от добывания пищи. Этот момент мог наступить раньше или позже в зависимости от поведения и местоположения хищника. Следовательно, величина рациона у заводских особей зависела только от времени нахождения в отсеке с хищником и не была связана с изменениями скорости потребления пищи.

Недостоверным оказалось также сокращение расстояния, проплываемого заводскими особями за время кормления, и длины их кормовых бросков. Отсутствие компенсаторного снижения временных трат за счет увеличения скорости питания, очевидно, привело к усилению поисковой активности заводских лососей и повышению частоты посещения отсека с хищником вне времени кормления. Значительная двигательная активность, снижение которой в присутствии хищника было недостоверным, делала этих особей более заметными для хищника, что и приводило к интенсивному потреблению их щукой (таблица 5), т.е. заводские особи были менее чувствительными к присутствию хищника и демонстрировали более рискованное пищевое поведение по сравнению с дикими особями. По всем признакам, дикие лососи успешнее оптимизировали свое поведение, достигая равновесия между риском хищничества и удовлетворением пищевых потребностей.

Благодаря рискованному характеру поведения заводских лососей их весовые приросты за время эксперимента оказались выше, чем у диких особей (таблица 7). В то же время, несбалансированность поведения заводских лососей в конечном итоге привела к тому, что их было съедено хищником намного больше, чем диких особей (рисунок 8).

Таблица 5 — Весовые приросты дикой и заводской молоди семги ($\overline{X} \pm$ SD) в присутствии хищника

Группы молоди	Длительность опыта, сут	Начальный вес рыб, г	Конечный вес рыб, г	Прирост, г
Заводская	50	19,9 ± 2,9	22,2 ± 3,1	2,3 ± 0,3
Дикая	50	17,8 ± 2,1	19,3 ± 2,3	1,5 ± 0,2

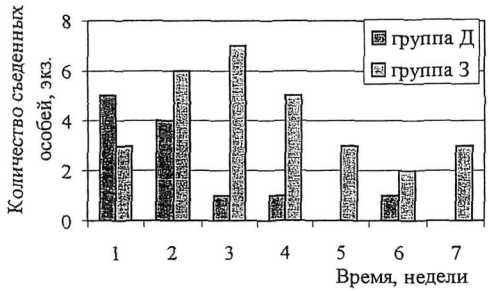


Рисунок 8 — Динамика потребления хищником дикой (Д) и заводской (З) молоди (экз./нед.) в течение семи недель эксперимента

Отмеченные в данной главе различия между дикими и заводскими особями безусловно являются генетически детерминированными признаками. Повышенная агрессивность заводских особей по сравнению с дикими обусловлена селекцией определенного генотипа (Moyle, 1969; Doyle, Talbot, 1986; Swain, Riddell, 1990). Кроме того, заводские лососи демонстрируют поведенческие признаки сходные с поведенческими признаками одной из генотипических форм леща, которая отличается высокой двигательной активностью (Герасимов, Слынько, 1990, 1991), слабой плавательной способностью и более высоким темпом роста (Герасимов, Поддубный, 1999), высокой частотой встречаемости аберрантных особей (Слынько, Герасимов, Гречанов, 1991) и предпочтением в эксперименте более высоких температур (Слынько, Голованов, Герасимов, 1992). Если судить по степени сходства признаков, то можно с полным основанием утверждать, что заводская среда приводит к направленному отбору именно особей с генетически обусловленной низкой реактивностью, высокой агрессивностью и подвижностью.

Сходные признаки наблюдаются и у животных других таксономических уровней, прошедших процесс доместикации. На существование подобной гомологичности указывал и Д.К. Беляев (1974). Данные его исследований подтверждают, что гомологичная изменчивость в отношении ряда признаков и функций, возникла в процессе отбора животных по характеру оборонительного поведения, т.е. в той эволюционной ситуации, которая, несомненно, была характерна для всех без исключения видов животных, вовлекаемых человеком в сферу доместикации.

Заключение

Проведенные нами полевые и лабораторные исследования в сочетании с анализом литературных источников показали наличие принципиальных и необратимых поведенческих различий между дикой и заводской молодью, которую выращивают в заводских условиях и выпускают в естественную среду с целью восстановления численности популяций лососевых Основная причина наблюдаемых различий — глубоко зашедший процесс доместикации, являющийся результатом длительного выращивания молоди в условиях сенсорной депривации (информационно-обедненной среды) и связанного с этим процесса отбора Как следствие, у молоди формируется неадекватное условиям естественной среды поведение и ухудшается способность к обучению сложным навыкам

Проведенный нами анализ имеющихся в литературе данных о том, что заводская молодь после определенного времени нахождения в естественных условиях полностью, или хотя бы в достаточной для выживания степени адаптируется к ним, продемонстрировал полную несостоятельность подобных заявлений

Из результатов наших экспериментов видно, что на воздействие хищника заводская молодь реагирует в меньшей степени и быстрее восстанавливает интенсивность потребления пищи до прежнего уровня, чем дикая молодь У последней, в сравнении с заводской молодью, значительно выше затраты времени на оборонительное поведение и ниже скорость восстановления исходного уровня интенсивности питания Иными словами, повышенная смертность искусственно выращенных особей при воздействии хищника — следствие отсутствия у них адекватного естественным условиям баланса между пищевым и оборонительным поведением Сюда же следует добавить и высокие уровни двигательной активности и агрессивности, которые демаскируют заводских рыб в естественных условиях

С нашей точки зрения, для смягчения сложившейся ситуации, т е для минимизации процесса доместикации при заводском разведении молоди должны соблюдаться два основных условия 1) тренировка молоди на всевозможные (или доступные) стимулы в течение периода подращивания, начиная с момента выклева и 2) ранний выпуск, т е выпуск молоди в естественную среду до окончания формирования основных поведенческих навыков, пока еще достаточно велики потенциальные возможности адаптации к условиям естественного водоема

По нашему глубокому убеждению, метод воспроизводства лососей с использованием смолтов, выращенных из икры в заводских условиях, исчерпал свои возможности Проведенная нами работа показала, что такие смолты из-за полного отсутствия (или крайне низкой) способности к адаптации в естественных условиях демонстрируют низкую выживаемость и пригодны только для получения продукции садковым способом Настало время перехода к другим методам, позволяющим массово получать молодь с минимальным воздействием на нее искусственных факторов

Данные тенденции наблюдаются и в мировой практике воспроизводства атлантических лососей - за период широкомасштабного проведения работ по воспроизводству популяций лосося произошел переход от практики зарыбления водоемов личинками и пестрятками к массовому выпуску смолтов, но затем усилилась тенденция возврата к прежней практике

Мы считаем, что в условиях России среди наиболее перспективных способов получения молоди для целей пополнения и восстановления диких популяций следует выделить следующие подходы

1 Обеспечение свободного прохода лососей на нерест В основе этого, наиболее экологичного, подхода лежат различные методы освобождения путей миграции лососей Применительно к российской действительности основное в данном вопросе место должна занять борьба с браконьерством Именно браконьеры создают непреодолимые для лососей барьеры из орудий лова

2 Перевозка взрослых лососей (воздушным путем, автотранспортом или по железной дороге) в ранее недоступные участки материнской речной системы или реколонизация других речных систем — наиболее естественный метод восстановления запасов лосося В России этот метод может использоваться для транспортировки производителей на особо охраняемые места нереста, чтобы исключить длительный миграционный путь рыб сквозь череду браконьерских орудий лова Для накопления производителей в целях транспортировки можно использовать «заградители-накопители» — отгороженные участки реки, закрытые с обеих сторон, где в течение определенного времени под охраной накапливаются подошедшие производители

3 Наиболее интересен, на наш взгляд, метод помещения икры, получаемой от зашедших в реку производителей, на естественные нерестилища, т е устройство искусственных гнезд

Выводы

1 Установлено наличие принципиальных и необратимых поведенческих различий между дикой и заводской молодью, выращиваемой для выпуска в естественную среду с целью восстановления численности популяций лососевых

2 Основной причиной различий является процесс доместикации, развивающийся в результате длительного выращивания молоди в условиях заводской среды (в условиях сенсорной депривации) и связанного с этим процесса отбора

3 Длительное развитие молоди в условиях сенсорной депривации приводит к ослаблению способности к обучению и ухудшению его качества, что замедляет или препятствуют процессу условнорефлекторного переключения при попадании заводской молоди в естественную среду В результате, большая часть заводской молоди выпускаемой на стадии смолтификации не способна полностью, или хотя бы в достаточной для выживания степени адаптироваться к естественным условиям, что, и определяет ее низкую степень выживаемости в природе

4 Отбор по тем или иным наследственно детерминированным признакам происходящий при длительном содержании молоди в выростных сооружениях рыбоводных заводов, приводит к более глубоким, чем при депривации, различиям заводской и дикой молоди, что является основной причиной устойчивого во времени неадекватного реагирования заводской молоди на естественные стимулы

5 Если при сенсорной депривации среды, в зависимости от продолжительности содержания, возможно частичное обучение выпускаемой молоди, то особи прошедшие отбор, вследствие генетической детерминации строго определенного типа поведения, вообще не способны на адекватную естественным условиям поведенческую реакцию

6 В отличие от диких, заводские особи последовательно подвергаются отбору в двух противоположных направлениях На ранних стадиях онтогенеза сильное влияние на ее генетическую структуру оказывают лимитирующие факторы заводской среды, когда выживают в основном особи с определенными, адекватными заводской среде свойствами После выпуска выращенных рыб в естественную среду начинается обратный процесс Здесь доместицированная молодь гибнет в первую очередь и в результате выживает некоторое количество особей, способных выжить и в искусственных, и в естественных условиях, т е с генетической точки зрения, в процессе традиционного заводского воспроизводства, молодь искусственно пропускается через «бутылочное горлышко» отбора

7 Результаты исследований показывают, что метод воспроизводства лососей с использованием смолтов, выращенных из икры в заводских условиях, исчерпал свои возможности Для частичного решения проблемы, т е для минимизации процесса доместикации при заводском разведении молоди должны соблюдаться два основных условия 1) тренировка молоди на все возможные (или доступные) стимулы в течение всего периода подращивания начиная с момента выклева и 2) ранний выпуск, т е выпуск молоди в естественную среду до окончания формирования основных поведенческих навыков

8 Для коренного решения проблемы связанной с низким качеством выпускаемой молоди необходимо переходить к другим методам, позволяющим массово получать потомство с минимальным воздействием на него искусственных факторов 1 — полуестественные способы выращивания, дающие молодь с характеристиками, максимально приближающимися к естественным и 2 — способы вообще не предусматривающие проведения каких-либо манипуляций с рыбой, а направленных только на поддержание, восстановления и охрану речных биотопов обитания лосося

Список основных работ, опубликованных по теме диссертации

1 Орлов А В Поведение молоди атлантического лосося в притоках реки Печоры Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря тезисы докладов III региональной конференции Кандалакша 1987 С 65

2 Сафонов Н В , Орлов А В , Серяпин С А , Белоусов А Н Выращивание молоди рыб с помощью устройства «Турнир» Рыбное хозяйство 1988 № 9 С 39–42

3 Чебанова В В , Орлов А В , Сафонов Н В Предварительные данные по питанию и пищевому поведению диких и заводских покатников семги в р Лувеньга Тезисы докладов Всесоюзной конференции «Питание морских рыб и использование кормовой базы как элементы промыслового прогнозирования» Мурманск 1988 С 23–24

4 Шубина В Н , Орлов А В Сравнение фильтрующей способности и уловистости ловушек при сборе проб дрифта донных беспосзвоночных Экология 1991 № 4, С 89–91

5 Герасимов Ю В , Столбунов И А , Орлов А В Влияние условий среды на ранних стадиях онтогенеза на формирование поведенческой реакции у молоди леща (*Abramis brama*, L) Тезисы международной конференции «Трофические связи в водных сообществах и экосистемах» Борок, 2003 С 20–21

6 Орлов А В Особенности пищевого поведения молоди заводской и дикой семги в реках Кольского полуострова Тезисы международной конференции «Трофические связи в водных сообществах и экосистемах» Борок, 2003 С 94–95

7 Орлов А В Особенности пищевого поведения молоди заводской и дикой семги в реках Кольского полуострова Поведение рыб Материалы докладов Международной конференции 1–4 ноября 2005 Борок 2005 С 397–403

8 Orlov A V , Y V Gerasimov and O M Lapshin The feeding behaviour features of cultured and wild salmon in Kola Peninsula rivers // Abstracts of ICES/NASCO Symposium "Interactions between aquaculture and wild stocks of Atlantic salmon and other diadromous fish species Science and Management, Challenges and Solutions" Bergen, Norway, 18–21 October 2005 P 33–34

9 Orlov A V , Gerasimov Yu V , Lapshin O M The feeding behaviour of cultured and wild Atlantic salmon, *Salmo salar* (L), in the Louvenga River, Kola Peninsula, Russia ICES Journal of Marine Science, 2006, 63 P 1297–1303

10 Орлов А В Сравнение распределения и поведения заводской и дикой молоди семги в реке Известия ТИНРО 2007 Т 149 С 162–172

Подп в печать 10.09.07 Объем 1,75 п л Тираж 90 экз Заказ 301
ВНИРО 107140, Москва В Красносельская, 17