

УДК 597.553.2.639.371.12

ЭФФЕКТИВНОСТЬ ИСКУССТВЕННОГО ВОСПРОИЗВОДСТВА АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ *SALMO SALAR* ПРИ ВЫПУСКЕ МОЛОДИ В РАЗНОМ ВОЗРАСТЕ НА ПРИМЕРЕ РЕКИ КОЛА (КОЛЬСКИЙ ПОЛУОСТРОВ)

© 2021 г. М. Ю. Алексеев¹ *, А. В. Зубченко¹

¹Полярный филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии – ПИНРО, Мурманск, Россия

*E-mail: mal@pinro.ru

Поступила в редакцию 16.01.2020 г.

После доработки 27.03.2020 г.

Принята к публикации 13.05.2020 г.

Представлены результаты сравнительного анализа эффективности искусственного воспроизводства атлантического лосося *Salmo salar* в р. Кола при выпуске молоди в 3-летнем (1980–2002 гг.) и годовалом (2003–2017 гг.) возрасте. После перехода рыбоводных заводов на выпуск годовиков качественные показатели анадромных лососей искусственного происхождения достоверно не изменились. Величина промыслового возврата от выпущенных годовиков стала несколько меньше, чем от трёхлеток, но сохраняется на удовлетворительно высоком уровне. Рекомендовано уменьшить объём выпуска во избежание переуплотнения молоди, равномерно распределять её по наиболее подходящим для адаптации выростным участкам, отбирать производителей в маточное стадо в соответствии с исторически сложившейся субпопуляционной структурой.

Ключевые слова: атлантический лосось *Salmo salar*, искусственное воспроизводство, годовики и трёхлетки, промысловый возврат, структура популяции, р. Кола.

DOI: 10.31857/S004287522101001X

Ихтиофауна р. Кола, протекающей по самой густонаселённой территории Мурманской области, испытывает значительное антропогенное воздействие (загрязнение среды обитания, высокий уровень незаконного лова). В первую очередь это касается наиболее ценного ресурса – атлантического лосося *Salmo salar*, численность которого уже более 80 лет поддерживается за счёт искусственного воспроизводства.

Программы по искусственному воспроизводству широко используются для восстановления сокращающихся популяций (Черницкий, Лоенко, 1990; Seddon et al., 2007; Kostow, 2009). В то же время, являясь достаточно эффективным инструментом поддержания запасов атлантического лосося, заводское разведение не лишено серьёзных недостатков. К ним, в первую очередь, относятся инбридинг, ослабленный естественный отбор и непреднамеренная доместикация. Это ведёт к сокращению генетического разнообразия популяций, накоплению новых вредных мутаций, низкой приспособленности заводских рыб к речным условиям после выпуска, и в результате – к снижению репродуктивного успеха (Алтухов, 2004;

Jonsson, Jonsson, 2006; Araki, Schmid, 2010; Christie et al., 2014; Jonsson et al., 2019).

У анадромных лососей р. Кола эти недостатки проявились в смещении сроков нерестовой миграции, уменьшении длины и массы рыб, снижении доли самок в нерестовом стаде и возрастании доли особей младших возрастов (Белоусов, 1978; Салмов, 1981; Вшивцев, 1990; Зубченко и др., 2003). У молоди атлантического лосося, выпускаемой в трёхлетнем возрасте (2+) в процессе доместикации в условиях рыбоводного завода, вырабатываются и закрепляются специфические отклонения в развитии, а также поведенческие реакции, существенно, а с определённого момента необратимо, отличающие её от диких сверстников (Алексеев и др., 2007; Орлов, 2007).

Для предупреждения и минимизации негативных тенденций потребовалось отслеживание тенденций в динамике количественных и качественных характеристик молоди и производителей атлантического лосося для внесения необходимых корректив в режим эксплуатации запаса, а также меры по его сохранению, включая биотехнику заводского воспроизводства (Зубченко и др., 2003;

Алексеев и др., 2007, 2017а). В отношении популяции лосося, населяющего р. Кола, исследования стали возможными благодаря мечению выпускаемой молоди и полному учёту анадромных мигрантов на рыбоучётном заграждении (РУЗ), ежегодно устанавливаемом на период нерестового хода. В начале XXI в. рыбоводным заводам было рекомендовано выпускать молодь атлантического лосося в возрасте годовика (1.). За прошедшее десятилетие на нерест вернулись анадромные мигранты нескольких генераций, выпущенных с заводов в годовалом возрасте, что позволяет сделать первые оценки последствий перехода на ранний выпуск.

Цель работы – сравнить эффективность искусственного воспроизводства атлантического лосося р. Кола при выпуске молоди в разном возрасте – трёхлеток и годовиков. Задачи исследования: обобщить многолетние промыслово-биологические данные, провести сравнительный анализ состава анадромных мигрантов естественного и заводского происхождения, оценить величины промыслового возврата.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использованы данные, собранные в 2003–2017 гг. на РУЗ, устанавливаемом на р. Кола приблизительно в 25 км от устья (рис. 1), и фоновые материалы ПИНРО за 1980–2002 гг. У производителей естественного и заводского происхождения измеряли массу и длину по Смитту (*FL*), определяли пол и возраст (Мартынов, 1987), отслеживали динамику нерестового хода. Сравнивали биологические характеристики мигрирующих на нерест лососей естественного и заводского происхождения в разные периоды: когда выпускали трёхлеток (1980–2002 гг.) и годовиков (2003–2017 гг.).

С учётом мозаичной возрастной структуры, присущей атлантическому лососю, для облегчения расчётов данные по численности нерестовых мигрантов каждой возрастной группы были размещены в матрице напротив года нереста их родителей. Сопоставляя многолетние данные по численности поколений, образующих маточное стадо, и произведённого ими потомства были получены соответствующие коэффициенты промыслового возврата применительно к естественной и искусственно выращенной частям популяции. Дополнительно на основе данных об объёме ежегодно выпускаемой рыбоводной продукции оценивали коэффициенты возврата от молоди.

Производителей атлантического лосося заводского происхождения идентифицировали по ампутированному жировому плавнику. Молодь, выпускаемую в возрасте 2+, метили полностью. С переходом на выпуск годовиков метили часть мо-

лоди: по информации, содержащейся в отчётах Мурманского филиала Главрыбвода, непомеченными остаётся ~40% молоди. При расчётах мы вносили соответствующие поправки.

Эффективность искусственного воспроизводства оценивали по двум основным показателям: количественному и качественному. Под первым обычно подразумевают долю лососей заводского происхождения в нерестовом стаде (Казаков, 1982). Дополнительно использовали следующие критерии: возврат от одного производителя, из числа отобранных в маточное стадо, возврат от одной самки, возврат от икры (суммарной абсолютной плодовитости использованных самок) и возврат от выпущенной рыбоводным заводом молоди. Качественные критерии характеризуют соотношение полов, сезонных рас, доли рыб разного морского и речного возраста, динамику нерестового хода. Все характеристики приведены в сравнении с аналогичными показателями лососей, полученных в результате естественного воспроизводства. Достоверность различий определяли по *t*-критерию Стьюдента для малых выборок при $p < 0.05$ (Лакин, 1968).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

При рассмотрении состояния нерестового стада атлантического лосося р. Кола уже неоднократно было отмечено, что у производителей заводского происхождения смещены сроки нерестовой миграции в сравнении с дикими лососями (Вшивцев, 1990; Зубченко и др., 2003). По нашим данным, пик нерестового хода лососей заводского происхождения в период выпуска их трёхлетками наблюдался в среднем примерно на две декады позже, чем у диких лососей (рис. 2а). Различия в динамике нерестового хода диких и заводских производителей сохраняются и при выпуске молоди в возрасте годовика, но графики, описывающие этот процесс, выглядят менее смещёнными (рис. 2б). И в первом, и во втором случаях анадромная миграция заводских лососей завершается раньше из-за отсутствия среди них рыб осенней биологической группы. В естественной части популяции осенние рыбы составляют небольшую долю, и их миграция продолжается до октября. Наиболее вероятной причиной запоздалого нерестового хода лососей заводского происхождения является несовершенство физиологических механизмов, обеспечивающих импринтинг, или запечатление в долговременной памяти молоди запаха, вида, звука и других отличительных особенностей родной реки. Это вынуждает затрачивать больше времени на выбор оптимального пути миграции. Замечено, что при искусственном воспроизводстве уровень стрейнга у лососёвых рыб возрастает (Салменкова, 2016).

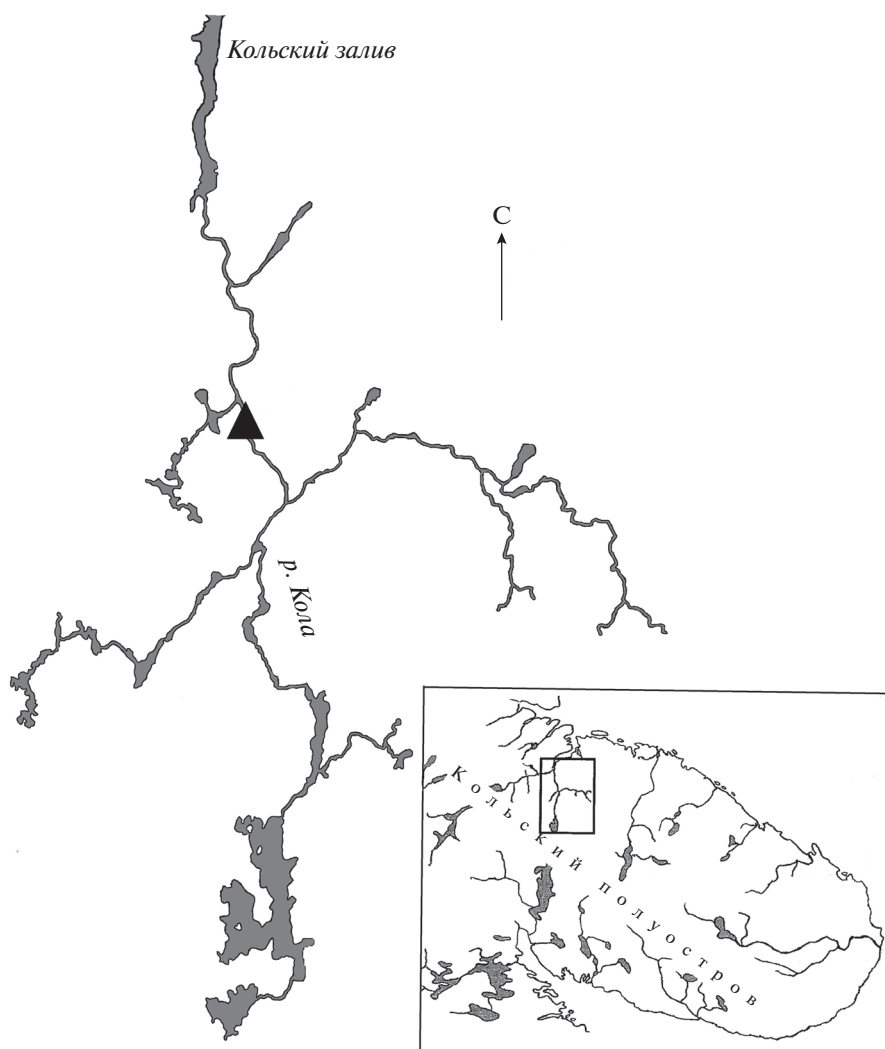


Рис. 1. Схема р. Кола и расположение рыбоучётного заграждения (▲).

Общий возраст атлантического лосося складывается из числа лет, проведённых в реке (обычно от 2 до 5 лет) и в море (1–4 года). По этой причине возрастная структура нерестового стада мозаична и состоит из множества различных возрастных комбинаций (групп), число которых может достигать 20 и более (с учётом повторно нерестующих особей). В первый период наблюдений таких комбинаций в естественной части популяции в среднем было 13 (при варьировании от 10 до 17), а в заводской – 8 (3–11); в течение второго периода – соответственно 11 (6–13) и 9 (6–11). Повторно нерестующих особей во всех случаях не учитывали в силу их редкой встречаемости.

При рассмотрении многолетней динамики возрастной структуры становится очевидной тенденция к уменьшению разнообразия возрастов в естественной части популяции, тогда как среди лососей заводского происхождения этот показа-

тель остаётся относительно стабильным (рис. 3). В этой связи есть все основания предполагать, что нивелирование разницы в разнообразии возрастных групп у диких и заводских рыб есть результат более чем 80-летних рыболовных работ на этой реке, что оказывает негативное влияние на генетическое разнообразие популяции. В естественной части нерестового стада преобладают рыбы в возрасте 2+1+, 2+2+, 3+1+, 3+2+, 3+3+, 4+1+, 4+2+ и 4+3+; реже встречаются возрастные комбинации 5+1+, 5+2+ и 3+4+. Повторно нерестующие особи и рыбы в возрасте 4+4+, 5+3+, 6+1+, 6+2+ регистрируются в улове редко и не каждый год. Среди нерестовых мигрантов искусственно воспроизводимой части популяции присутствуют рыбы тех же возрастов, что и среди диких рыб, но отдельные возрастные комбинации (например, 5+1+, 5+2+, 3+4+, 4+3+) год от года выпадают, а самые редкие не встречаются совсем.

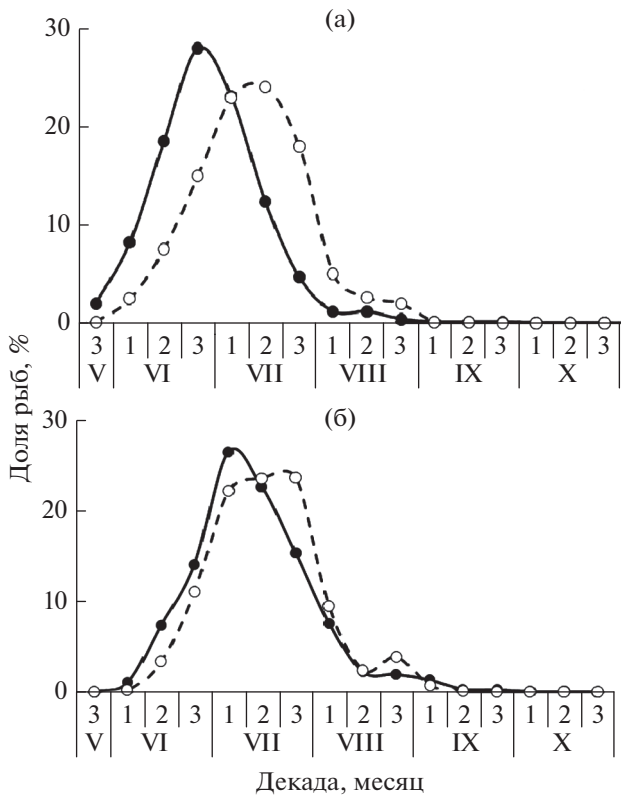


Рис. 2. Динамика нерестового хода атлантического лосося *Salmo salar* в р. Кола по средневзвешенным декадным данным: а – 1980–2002 гг., б – 2003–2017 гг.; (—●—) – дикие, (-○-) – заводского происхождения.

По сравнению с 1945–1950 гг. (Азбелев, 1960) к настоящему времени в р. Кола из воспроизводства совершенно выпали рыбы в возрасте 5SW (от английского “sea winter” – 5 лет морского нагула), ста-

ли редкостью рыбы в возрасте 4SW и заметно сократилась численность рыб 3SW. В 1945–1950 гг. доля тинды (1SW) в нерестовом стаде варьировала в пределах 19.3–39.9% (Азбелев, 1960); в 1969–1973 гг. она увеличилась до среднего уровня 52.4% (Бакштанский и др., 1980). В 1980–2002 гг. относительная численность тинды среди лососей естественного происхождения составляла 65%, а среди заводских – 76% (рис. 4а). При этом доля лососей возрастов 2SW и 3SW среди диких особей была больше, чем в искусственно воспроизводимой части популяции ($p < 0.05$), а производители в возрасте 4SW заводского происхождения встречались единично. В 2003–2017 гг. картина принципиально не изменилась (рис. 4б). Возрастная структура лососей естественного и заводского происхождения не претерпела значимых изменений ($p < 0.05$). В этот период в уловах не было заводских производителей в возрасте 4SW.

Ранее уже отмечалось (Зубченко и др., 2003), что дикие и заводские лососи различаются по длине и массе. С переводом рыболовных предприятий на выпуск годовиков ситуация не изменилась (табл. 1). Более того, и в естественной, и в воспроизводимой частях популяции наблюдается тенденция снижения показателей длины и массы рыб в большинстве возрастных групп.

Обычное соотношение полов в естественных, не подверженных негативному антропогенному воздействию популяциях атлантического лосося, близко к равному. В 1980–2002 гг. доля самок в нерестовом стаде лосося р. Кола только трижды приближалась к уровню 50% (рис. 5а) и в среднем была существенно больше ($p < 0.05$) среди диких особей – 35 (18–48) против 23 (9–38)% у рыб заводского происхождения. В 2003–2017 гг. доля самок в естественной части популяции дважды

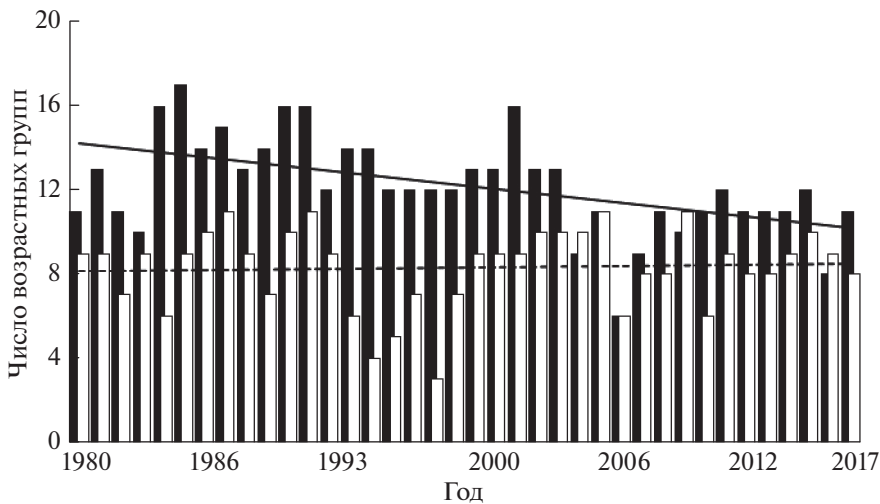


Рис. 3. Динамика числа возрастных групп в нерестовом стаде атлантического лосося *Salmo salar* естественного (■) и заводского (□) происхождения и их тренды (—) и (- -) в р. Кола, 1980–2017 гг.

превысила 50%, тогда как среди нерестовых мигрантов заводского происхождения только один раз (рис. 5б). В среднем этот показатель у диких рыб по-прежнему был выше ($p < 0.05$), чем у заводских — 36 (19–55) против 26 (7–56)%. Сопоставимые величины были получены ранее и для периода 1997–2001 гг. — соответственно 33.3 и 24.2% (Зубченко и др., 2003). Столь заметные различия, по-видимому, связаны с наблюдаемым процессом омоложения, поскольку преобладание в нерестовом стаде особей с одним морским годом нагула, представленных в основном самцами, вызывает снижение относительной численности самок в стаде в целом.

На основании анализа промыслово-биологических данных за более ранний период (1958–1977 гг.) Салмов (1981) выявил более чем двукратное достоверное снижение доли самок в нерестовом стаде, которое, по его мнению, обусловлено негативным воздействием заводского воспроизводства и промысла. Однако связывать негативные изменения основных популяционных характеристик только с деятельностью рыболовных предприятий, по нашему мнению, не совсем корректно, поскольку аналогичные тенденции наблюдаются и у диких лососей, населяющих географически близко расположенные реки Ура, Западная Лица (Алексеев, 2004) и Тулома (Самохвалов, 2015). Окончательное объяснение этому явлению до настоящего времени не найдено. В какой-то мере это связано с промыслом (Zubchenko et al., 1993) и браконьерством. Например, Алтухов (2004. С. 48) отмечает, что “в популяциях, испытывающих систематическое промысловое воздействие, количество мелких, рано созревающих самцов резко возрастает”. В то же время не всё так однозначно. Например, численность лососей 1SW в ряде баренцево-морских рек Кольского п-ова возросла после окончания в 1989 г. норвежского дрейфтерного промысла, базировавшегося в основном на лососях, ко-

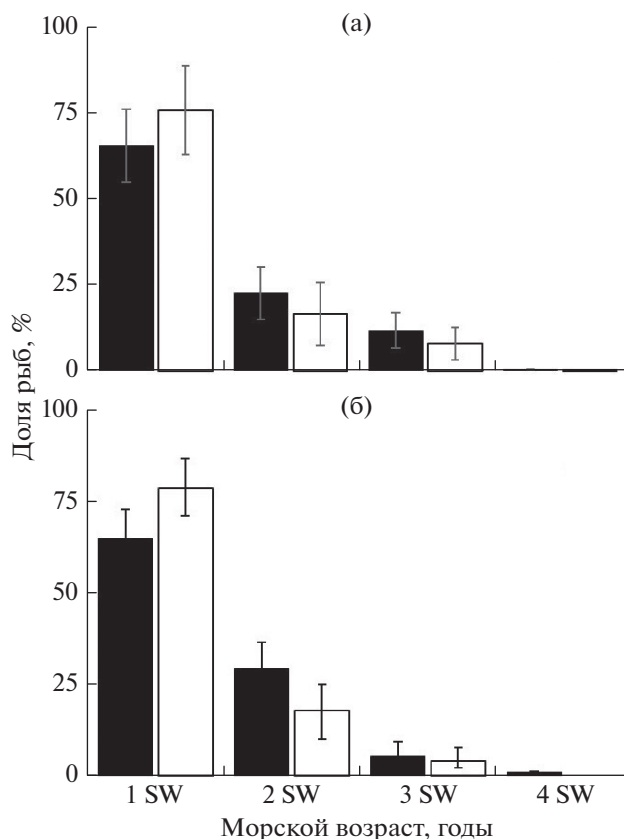


Рис. 4. Соотношение особей атлантического лосося *Salmo salar* естественного и заводского происхождения с разным возрастом морского нагула в нерестовом стаде р. Кола: а — 1980–2002 гг., б — 2003–2017 гг.; обозначения см. на рис. 3.

торые провели в морских водах более одного года (Jensen et al., 1999).

Тем не менее, рыболовные процедуры, не учитывающие особенности биологии лосося, спо-

Таблица 1. Длина и масса атлантического лосося *Salmo salar* естественного и заводского происхождения с разным возрастом морского нагула в нерестовом стаде р. Кола в период выпуска трёхлетней (1980–2002 гг.) и годовалой (2003–2017 гг.) молоди

| Морской возраст, годы | Дикие | | Заводские | |
|-----------------------|----------------|----------------|----------------|----------------|
| | Длина (FL), см | Масса, кг | Длина (FL), см | Масса, кг |
| 1SW | 59 ± 2 | 2.2 ± 0.2 | 57 ± 3 | 2.0 ± 0.2 |
| | 59 ± 2 | 2.4 ± 0.2 | 58 ± 2 | 2.2 ± 0.3 |
| 2SW | 81 ± 3 | 5.6 ± 0.6 | 79 ± 4 | 5.2 ± 0.5 |
| | 78 ± 6 | 5.6 ± 0.1 | 78 ± 1 | 5.6 ± 0.1 |
| 3SW | 94 ± 3 | 9.1 ± 0.6 | 92 ± 3 | 8.7 ± 0.4 |
| | 91 ± 9 | 8.8 ± 0.9 | 88 ± 2 | 8.3 ± 0.9 |
| 4SW | 106 ± 4 | 12.0 ± 1.0 | 100 ± 3 | 11.0 ± 0.7 |
| | 103 ± 2 | 12.0 ± 1.0 | — | — |

Примечание. Над чертой — 1980–2002 гг., под чертой — 2003–2017 гг.

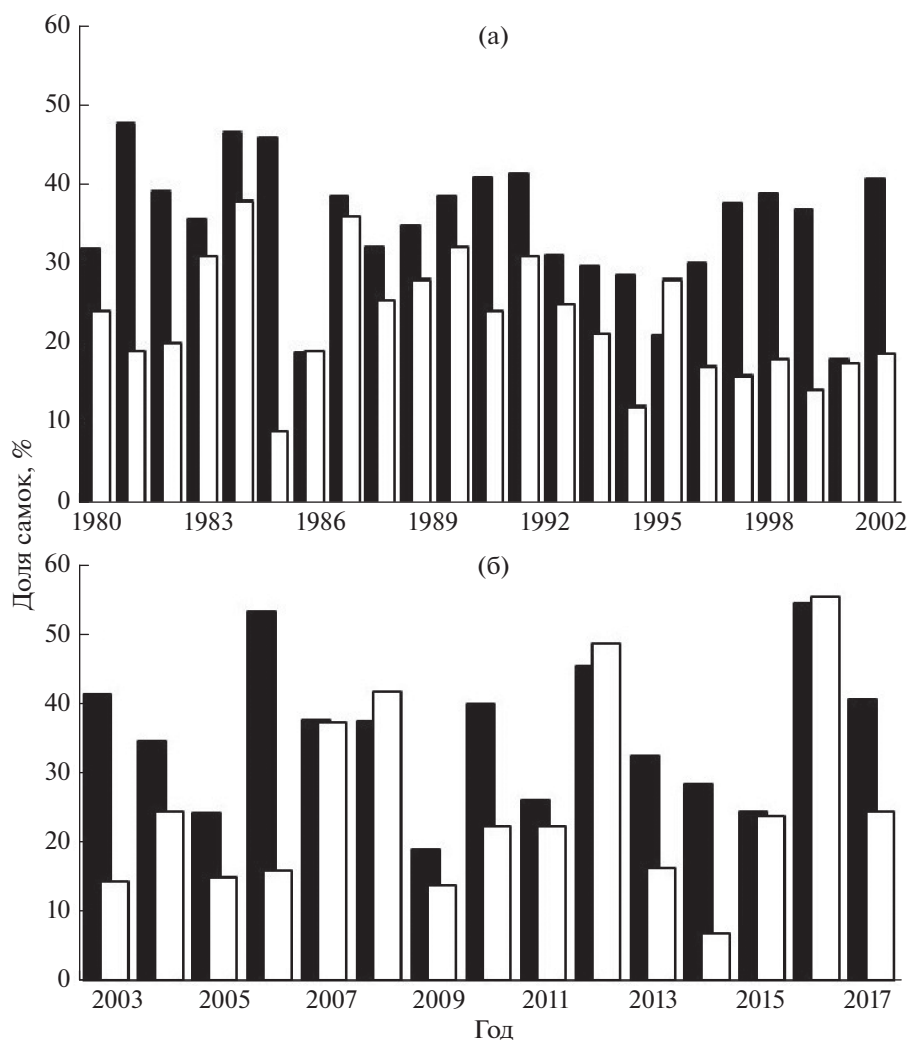


Рис. 5. Доля самок среди нерестовых мигрантов атлантического лосося *Salmo salar* естественного и заводского происхождения: а – 1980–2002 гг., б – 2003–2017 гг.; обозначения см. на рис. 3.

собны нарушить сложную наследственную структуру популяций (Никаноров и др., 1989; Алтухов, 2004; Jonsson, Jonsson, 2006; Fraser, 2008; Christie et al., 2014). Для отбора половых продуктов рыбодоводы отсаживают рыб без учёта возраста, размеров, экстерьера. Например, в 1990 г. для получения потомства были использованы производители шести возрастных групп, хотя в нерестовом стаде их насчитывалось 16 (Zubchenko, 1994). В 2000–2001 г. для взятия половых продуктов были использованы самки семи и самцы двух возрастных групп, тогда как в нерестовом стаде их было 16 (Зубченко и др., 2003). По мнению Алтухова (2004. С. 52), “эти процессы порождаются игнорированием в хозяйственной деятельности исторически сложившейся субпопуляционной структуры. Даже рыбодоводная практика, преследующая, казалось бы, благородную цель – искусственное воспроизводство биологических ресурсов, – мо-

жет приводить к нежелательным последствиям. ... Этот процесс инадаптивен и может привести к необратимой деградации популяций даже после прекращения соответствующего воздействия”.

Выводы Алтухова (2004) в полной мере касаются и показателей промыслового возврата (табл. 2). В популяции рыб, находящейся в состоянии динамического равновесия, многолетнее соотношение числа потомков одной генерации к числу родителей близко к единице. Такое соотношение соблюдается у естественной части популяции атлантического лосося р. Кола: в 1980–2002 гг. оно составило 1.1 (0.2–5.3). В отличие от этого в части популяции заводского происхождения от одного использованного производителя при выпуске трёхлеток возвращаются 9.5 (0.4–32.6) рыб, а при выпуске годовиков – 4.1 (1.4–8.0) рыб. От одной отнерестившейся самки при естественном воспроизводстве возвращаются в среднем 6.9 (0.9–26.5)

Таблица 2. Показатели промыслового возврата атлантического лосося *Salmo salar* естественного и заводского происхождения в р. Кола в период выпуска трёхлетней (1980–2002 гг.) и годовалой (2003–2017 гг.) молоди

| Показатель | Тип воспроизводства, период (годы) | | |
|--------------------------------|------------------------------------|---------------|-----------|
| | естественное 1980–2017 | искусственное | |
| | | 1980–2002 | 2003–2017 |
| Доля рыб в нерестовом стаде, % | 83.0–88.5 | 17.0 | 11.5 |
| Коэффициент возврата, %: | | | |
| – от маточного стада | 1.1 | 9.5 | 4.1 |
| – от 1 самки | 6.9 | 19.2 | 8.0 |
| – от числа молоди | 7–10 | 1.2 | 0.3 |

лососей, тогда как в части популяции, полученной в условиях заводского воспроизводства, этот показатель составил при выпуске трёхлетней молоди 19.2 (0.9–65.3), при выпуске годовиков – 8.0 (2.9–16.0).

Иная картина получается при сравнении коэффициентов возврата взрослых лососей от общего числа молоди (табл. 2). Принято считать, что выживаемость естественной молоди в период от ската до возврата производителей в реках бассейна Баренцева моря достигает 7–10% (Азбелев, 1958, 1968, 1970; Алексеев, 2004). Ежегодный возврат от выпускаемой рыбоводным заводом трёхлетней молоди составлял 1.2 (0.2–3.6)%, а доля рыб заводского происхождения в нерестовом стаде – 17.0 (1.1–51.4)%; при выпуске годовиков эти показатели составляли соответственно 0.3 (0.1–0.9) и 11.5 (3.5–24.6)%.

Наши данные по величине возврата согласуются с результатами ранее проведённых исследований. В частности, в 1965–1969 гг. доля лосося заводского происхождения в общем промысловом возврате в р. Кола составляла 35%, а коэффициент возврата от трёхлеток – 2.08% (Белоусов, 1978). Сопоставимые данные приводит и Вшивцев (1990) – 1.28 (0.44–1.98)%. Изменчивые условия среды в значительной степени модифицируют показатель выживаемости молоди, величина которого может год от года варьировать в широких пределах, даже на порядок. Причины такого разброса показателя выживаемости ещё предстоит установить.

Полученные данные свидетельствуют о том, что лососи заводского происхождения в той или иной степени отличаются от диких ровесников по ряду признаков, независимо от их возраста при выпуске. Это подтверждает выводы ряда исследователей о том, что даже одно поколение рыб, содержащееся в контролируемых условиях, может привести к существенной реакции на отбор по признакам, которые являются полезными в неволе, но очень вредными в период адаптации к жизни в дикой природе (Черницкий, Лоенко, 1990; Araki et al., 2007, 2008; Christie et al., 2012).

Различия между взрослыми лососями, происходящими от молоди, выпущенной годовиками и трёхлетками, не так существенны: не обнаружены значимые различия в соотношении самцов и самок в нерестовом стаде, показателях длины и массы, в возрастном составе. Число возрастных комбинаций среди анадромных мигрантов почти равно и находится на одинаково низком уровне. Таким образом, по-видимому, при выборе между одногодичным и двухгодичным циклом выращивания определяющую роль будут играть соображения экономического плана. Содержание молоди в условиях рыбоводного предприятия в течение двух лет требует значительных затрат на корма, в то время как физиологическое состояние молоди на втором году выращивания значительно ухудшается (Алексеев и др., 2007), а отход возрастает.

Поскольку в 2012–2016 гг. численность выпускаемых рыбоводными заводами годовиков лосося в р. Кола заметно превышает таковую трёхлеток в 1998–2002 гг. (в среднем 540 против 140 тыс. экз.), важным является оптимизация объёма выпуска молоди и тактика её распределения по выростным участкам. Процесс воспроизводства атлантического лосося лучше всего может быть описан кривой Рикера (Алексеев, 2004), которая отображает рекуррентную связь между каждым последующим и предшествующим состоянием популяции (Криксунов, Бобырев, 2007). В популяциях рикеровского типа межгодовые изменения численности рыб во многом определяются плотностным фактором. Анализ функции пополнения показал, что оптимальный объём выпуска молоди в р. Кола составляет 150–200 тыс. экз. (Алексеев и др., 2017б). Чем больше молоди сверх оптимума окажется на выростном участке, тем более острые формы будет принимать внутривидовая конкуренция. Наши опасения нежелательности переплотнения выростных участков заводской молоди косвенно подтверждаются результатами работ Черницкого и Лоенко (1990), которые при определении промыслового возврата атлантического лосося в р. Лувеньга обнаружили отрицательную корреляцию между величиной возврата и чис-

ленностью выпускаемой молоди. Тем временем рыболовные заводы в течение многих лет ежегодно перевыполняют план в 1.5–3.0 раза, что ставит вопрос о переориентации части мощностей на воспроизводство других видов или на восстановление запасов атлантического лосося в других реках. Рекомендуется уменьшить предельный объём выпуска в р. Кола до 150–200 тыс. годовиков в год с одновременным увеличением числа выростных участков, на которые их выпускают, включая верховья и притоки. Равномерное и небольшими партиями расселение молоди по большой площади снимет проблему переуплотнения.

Пожалуй, самой важной и до конца не решённой остаётся задача выработки у выращенной молоди необходимых для жизни в естественной среде поведенческих навыков. Ранее мы обращали внимание на заметные отклонения в территориальном и пищевом поведении выпущенной молоди атлантического лосося (Николаев, Алексеев, 2016; Николаев и др., 2017). Можно утверждать, что обнаруженные нарушения универсальны; например, изменение спектра питания и отсутствие оборонительных навыков у выращенной на рыболовных заводах молоди таких видов, как стерлядь *Acipenser ruthenus*, лещ *Abramis brama* и плотва *Rutilus rutilus* (Герасимов, Столбунов, 2007; Герасимов, Васюра, 2013; Смирнова, Герасимов, 2013). Несмотря на разработанные методики тренировки молоди, облегчающие её последующую адаптацию (Николаев и др., 2017), результаты лабораторных экспериментов до сих пор не внедрены в повседневную практику. Выходом из положения может стать корректировка условий выпуска посадочного материала, а именно – выбор наиболее подходящих участков для адаптации молоди, с помощью чего можно добиться увеличения выживаемости и промвозврата. По данным Николаева с соавторами (2017), наилучшее сочетание факторов обитания для успешной адаптации, обеспечивающее быстрое накопление вещества и энергии, – малая скорость течения, наличие укрытий и достаточное количество легкодоступного корма. Лучше всего этим требованиям соответствуют прибрежные участки порогов и перекатов со слабым течением и валунным грунтом, покрытым водной растительностью, которая служит как дополнительным укрытием, так и благоприятным субстратом для беспозвоночных, составляющих основу корма (Николаев и др., 2017).

ВЫВОДЫ

1. Искусственное воспроизводство атлантического лосося в р. Кола имеет давнюю историю и, судя по относительно стабильной численности его запаса в условиях постоянного и мощного антропогенного воздействия, в количественном ас-

пекте себя оправдало при выпуске как трёхлетками, так и в годовалом возрасте.

2. По целому ряду популяционных характеристик рыбы заводского происхождения достоверно отличаются от особей естественной части популяции. Выявленное смещение сроков нерестовой миграции, уменьшение размера рыб, снижение доли самок в нерестовом стаде, возрастание относительного числа лососей младших возрастов свидетельствуют о нарушении генетического разнообразия популяции атлантического лосося р. Кола, что со временем может привести к её полной деградации. Основная причина – несоблюдение принципов правильного отбора лососей в маточное стадо, предусматривающее соответствие с исторически сложившейся субпопуляционной структурой.

3. Переход на выпуск годовиков вместо трёхлеток, призванный в какой-то мере исправить нежелательные последствия длительного содержания молоди в заводских условиях, не привёл к положительному результату. Это указывает на то, что особенности развития, связанные с содержанием молоди в условиях рыболовного завода даже в течение одного года, являются основной причиной существенных различий анадромных лососей естественного и заводского происхождения.

4. В качестве практических мер предлагается уменьшение объёма выпуска до 150–200 тыс. экз. молоди ежегодно, выбор наиболее подходящих для адаптации молоди участков реки (перекаты со слабым течением и валунным грунтом, покрытым водной растительностью) и осуществление простых селекционных мероприятий.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Азбелев В.В. 1958. Некоторые данные по возврату семги от известного числа производителей // Науч.-тех. бюл. ПИНРО. № 2 (6). С. 63–65.
- Азбелев В.В. 1960. Материал по биологии семги Кольского полуострова и ее выживаемости // Тр. ПИНРО. Вып. XII. С. 5–70.
- Азбелев В.В. 1968. Численность и использование семги рек Кольского полуострова // Там же. Вып. XXIII. С. 513–526.
- Азбелев В.В. 1970. Опыт регулирования лова семги в водах Кольского полуострова // Тр. ВНИРО. Т. LXXI. С. 68–74.
- Алексеев М.Ю. 2004. Динамика популяций семги (*Salmo salar* L.) рек Кольского полуострова: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 24 с.
- Алексеев М.Ю., Донецков В.В., Зубченко А.В. 2007. Физиологическое состояние молоди семги *Salmo salar* (Salmonidae, Salmoniformes) от естественного нереста и выращенной в условиях рыболовного завода // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 3. С. 399–405.

- Алексеев М.Ю., Николаев А.М., Зубченко А.В. 2017а. Адаптация к естественным условиям искусственно выращенных годовиков семги *Salmo salar* (Salmonidae) // Там же. Т. 57. № 5. С. 599–606.
<https://doi.org/10.7868/S0042875217050010>
- Алексеев М.Ю., Зубченко А.В., Прусов С.В., Николаев А.М. 2017б. Вопросы экологической целесообразности при осуществлении компенсационных мероприятий в Мурманской области // Рыб. хоз-во. № 4. С. 28–32.
- Алтухов Ю.П. 2004. Динамика генофондов при антропогенных воздействиях // Вестн. ВОГиС. Т. 8. № 2. С. 40–59.
- Бахитанский Э.Л., Нестеров В.Д., Симуков Ю.А. 1980. О состоянии лососеводства в Мурманской и Архангельской областях // Лососевидные рыбы. Л.: Наука. С. 192–206.
- Белоусов А.Н. 1978. Влияние искусственного воспроизводства на динамику численности семги р. Кола // Рыб. хоз-во. № 4. С. 20–21.
- Вишивцев А.С. 1990. Эффективность работы Тайбольского рыболовного завода // Биология атлантического лосося на Европейском севере СССР. Сыктывкар: Изд-во Коми НЦ УРО АН СССР. С. 121–133.
- Герасимов Ю.В., Васюра О.Л. 2013. Рост и питание молоди стерляди *Acipenser ruthenus* L. (Acipenseridae) в пруду при различной длительности предварительного содержания в бассейнах // Биология внутр. вод. № 3. С. 64–72.
<https://doi.org/10.7868/S0320965213030078>
- Герасимов Ю.В., Столбунов И.А. 2007. Влияние условий среды разной обогащенности в раннем онтогенезе на пищевое и оборонительное поведение молоди леща *Abramis brama* (Cyprinidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 2. С. 253–261.
- Зубченко А.В., Долотов С.И., Крылова С.С., Лазарева Л.В. 2003. Лососевые реки Кольского полуострова. Река Кола. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 66 с.
- Казаков Р.В. 1982. Биологические основы разведения атлантического лосося. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 144 с.
- Криксунов Е.А., Бобырев А.Е. 2007. Эффекты регуляции во временной и пространственной динамике популяций рыб // Проблемы регуляции в биологических системах. Биофизические аспекты / Под ред. Рубина А.Б. М.; Ижевск: НИЦ “Регулярная и хаотическая динамика”; Институт компьютерных исследований. С. 453–471.
- Лакин Г.Ф. 1968. Биометрия. М.: Высш. шк., 288 с.
- Мартынов В.Г. 1987. Сбор и первичная обработка биологических материалов из промысловых уловов атлантического лосося. Сыктывкар: Изд-во Коми НЦ УРО АН СССР, 36 с.
- Никаноров С.И., Офицеров М.В., Витвицкая Л.В., Лоенко А.А. 1989. Неконтролируемый генетический отбор лососей // Рыб. хоз-во. № 1. С. 54–55.
- Николаев А.М., Алексеев М.Ю. 2016. Динамика питания годовиков семги (*Salmo salar* L.), выращенных в искусственных условиях, после выпуска в приток р. Кола // Вестн. МГТУ. Т. 19. № 1–2. С. 312–317.
<https://doi.org/10.21443/1560-9278-2016-1/2-312-317>
- Николаев А.М., Алексеев М.Ю., Самохвалов И.В. и др. 2017. Распределение, питание и рост искусственно выращенной молоди семги (*Salmo salar* L.) после выпуска в реки с различными абиотическими условиями // Там же. Т. 20. № 2. С. 434–444.
<https://doi.org/10.21443/1560-9278-2017-20-2-434-444>
- Орлов А.В. 2007. Формирование адаптивного поведения у молоди лососевых рыб при искусственном разведении: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок: ИБВВ РАН, 24 с.
- Салменкова Е.А. 2016. Механизмы хоминга лососёвых рыб // Успехи соврем. биол. Т. 136. № 6. С. 593–607.
- Салмов В.З. 1981. Значение естественного и искусственного воспроизводства для стада семги р. Кола // Тр. ПИНРО. Вып. 45. С. 94–111.
- Самохвалов И.В. 2015. Особенности воспроизводства атлантического лосося (*Salmo salar* L.) в условиях зарегулированного стока реки Тулома (Мурманская область): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск: ПетрГУ, 25 с.
- Смирнова Е.С., Герасимов Ю.В. 2013. Влияние условий среды на адаптивные возможности молоди плотвы *Rutilus rutilus* (L.) (Cyprinidae) в период раннего онтогенеза // Биология внутр. вод. № 2. С. 72–77.
<https://doi.org/10.7868/S0320965213020101>
- Черницкий А.Г., Лоенко А.А. 1990. Биология заводской молоди семги после выпуска в реку. Апатиты: Изд-во КНЦ АН СССР, 120 с.
- Araki H., Schmid C. 2010. Is hatchery stocking a help or harm? Evidence, limitations and future directions in ecological and genetic surveys // Aquaculture. V. 308. Suppl. 1. P. S2–S11.
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2010.05.036>
- Araki H., Cooper B., Blouin M.S. 2007. Genetic effects of captive breeding cause a rapid, cumulative fitness decline in the wild // Science. V. 318. P. 100–103.
<https://doi.org/10.1126/science.1145621>
- Araki H., Berejikian B.A., Ford M.J., Blouin M.S. 2008. Fitness of hatchery-reared salmonids in the wild // Evol. Appl. V. 1. № 2. P. 342–355.
<https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2008.00026.x>
- Christie M.R., Marine M.L., French R.A., Blouin M.S. 2012. Genetic adaptation to captivity can occur in a single generation // Proc Nat. Acad. Sci. V. 109. № 1. P. 238–242.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1111073109>
- Christie M.R., Ford M.J., Blouin M.S. 2014. On the reproductive success of early-generation hatchery fish in the wild // Evol. Appl. V. 7. № 8. P. 883–896.
<https://doi.org/10.1111/eva.12183>
- Fraser D.J. 2008. How well can captive breeding programs conserve biodiversity? A review of salmonids // Ibid. V. 1. № 4. P. 535–586.
<https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2008.00036.x>
- Jensen A.J., Zubchenko A.V., Heggberget T.G. et al. 1999. Cessation of the Norwegian drift net fishery: changes ob-

served in Norwegian and Russian populations of Atlantic salmon // ICES J. Mar. Sci. V. 56. № 1. P. 84–95.

Jonsson B., Jonsson N. 2006. Cultured Atlantic salmon in nature: a review of their ecology and interaction with wild fish // *Ibid.* V. 63. № 7. P. 1162–1181.

Jonsson B., Jonsson N., Jonsson V. 2019. Supportive breeders of Atlantic salmon *Salmo salar* have reduced fitness in nature // *Conserv. Sci. Practice.* V. 1. № 9. P. 1–7.

Kostow K.E. 2009. Factors that contribute to the ecological risks of salmon and steelhead hatchery programs and some mitigating strategies // *Rev. Fish Biol. Fish.* V. 19. P. 9–31. <https://doi.org/10.1007/s11160-008-9087-9>

Seddon P.J., Armstrong D.P., Maloney R.F. 2007. Developing the science of reintroduction biology // *Conserv. Biol.* V. 21. № 2. P. 303–312.

<https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00627.x>

Zubchenko A.V. 1994. Salmon rivers over the Kola Peninsula. Analysis of status and possible measures to manage the population structure of Atlantic Salmon in the Kola river // ICES CM 1994/M:25. Copenhagen: ICES Headquarters, 18 p.

Zubchenko A.V., Loenko A.A., Sharov A.F. 1993. Salmon rivers of the Kola Peninsula. Evaluation of the impact from the Norwegian drift net fishing on the status of Atlantic Salmon stocks in some Barents Sea rivers // ICES CM 1994/M:25. Copenhagen: ICES Headquarters, 18 p.