

*Г. Гуденко, в. т. а. е. н. н. у.
О. М. М. у. р. е. д. о. р. т. н. н. у.
от доктора
6. VIII. 84*

МИНИСТЕРСТВО РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА СССР
ВСЕСОЮЗНЫЙ ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ МОРСКОГО
РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА И ОКЕАНОГРАФИИ (ВНИРО)

УДК 597.553.2:597-113:4:597-116

На правах рукописи

АГАПОВ Владимир Сергеевич

БИОЛОГИЯ ГОРЕБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA WALBAUM*
ИНТРОДУЦИРОВАННОЙ НА ЕВРОПЕЙСКИЙ СЕВЕР СССР

(Специальность 03.00.10 - Ихтиология)

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва, 1987 г.



Работа выполнена во Всесоюзном ордена Трудового Красного знамени научно-исследовательском институте морского рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО).

Научный руководитель — доктор биологических наук
А.Ф.КАРПЕВИЧ

Научный консультант — кандидат биологических наук
Н.Б.МАРКЕВИЧ

Официальные оппоненты — доктор биологических наук,
профессор М.И.ШАТУНОВСКИЙ
кандидат биологических наук
М.Я.КАЗАРНОВСКИЙ

Ведущая организация: Главрыбвод Минрыбхоза СССР.

Защита диссертации состоится " " _____ 1987 г.
на заседании специализированного совета Д 117.01.02 при Все-
союзном научно-исследовательском институте морского рыбного
хозяйства и океанографии (ВНИРО) по адресу: 107140, Москва,
В.Красносельская, 17.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ВНИРО.

Автореферат разослан " " _____ 1987 г.

Ученый секретарь
Специализированного совета
кандидат биологических наук

А.В.Астафьева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Определение путей и методов повышения биопродуктивности морей СССР является важной народнохозяйственной задачей. Особое значение этот вопрос имеет для регионов европейского севера СССР, где за последние десятилетия благодаря интенсивному рыболовству, бурному развитию промышленности, антропогенному воздействию на природу, изменению подвзвргались как биоценозы этого региона в целом, так и численность отдельных, наиболее ценных видов рыб, таких как благородный лосось (*Salmo salar* Linne) и кумжа (*S. trutta* Linne). В этой связи были предприняты попытки (1930-е годы) пополнения запасов ценных объектов промысла путем акклиматизации дальневосточных лососей в бассейн Белого моря. С 1956 г. в бассейны Баренцева и Белого морей были начаты интенсивные и крупномасштабные перевозки горбуши из различных районов Дальнего Востока, которые продолжаютс до настоящего времени.

Работы по интродукции горбуши на европейском севере явились по сути уникальным экспериментом в естественных условиях, и анализ ее результатов представляет важный практический интерес и имеет немаловажное теоретическое значение.

Целью настоящей работы является попытка на основе анализа собранного за 6 лет материала и обобщения литературных данных определить факторы, влияющие на жизненный цикл горбуши в целом и на отдельных его этапах, выявить причины, обусловившие изменения численности по отдельным линиям воспроизводства и таким образом оценить возможность натурализации горбуши на европейском севере.

В связи с поставленной целью сформулирован и решен ряд задач:



- обобщить имеющиеся литературные данные по акклиматизации горбуши;

- провести сравнительный анализ гидрологических условий на основных этапах жизненного цикла горбуши на европейском севере и нативном ареале;

- выявить факторы, определявшие процесс акклиматизации горбуши на европейском севере;

- оценить действие этих факторов на биологию горбуши;

- разработать рекомендации по направлению дальнейших работ с горбушей на европейском севере.

Научная новизна. Впервые подробно сопоставлены эколого-географические особенности размножения и развития горбуши в нативном и новом ареалах, в частности термический режим рек, а также термика в период морского нагула горбуши в Северной Атлантике и на севере Тихого океана. Оценена протяженность нерестового ареала горбуши на европейском севере по площади нерестилищ, определена их вместимость. Проведен сравнительный анализ во времени прохождения отдельных этапов жизненного цикла горбуши на европейском севере и нативном ареале. Выявлены отдельные факторы окружающей среды, определявшие на европейском севере распространение, выживание и биологические показатели горбуши двух линий воспроизводства на отдельных этапах ее жизненного цикла.

Практическая значимость. Материалы собственных исследований и проведенный анализ литературных данных позволили оценить ход процесса акклиматизации горбуши на европейском севере, выделить основные факторы, которые его определяли. Показанные зависимости могут служить основой для составления прогнозов выживания, календарных сроков прохождения отдельных эта-

пов и изменения биологических показателей горбуши в ареале вселения.

Результаты представленных исследований позволили дать хозяйственным организациям практические рекомендации по схеме проведения дальнейших работ с горбушей на европейском севере.

Апробация работы. Материалы диссертации были доложены на международном совещании по биологии тихоокеанских лососей (Южно-Сахалинск, 1978), Всесоюзной конференции "Итоги и перспективы акклиматизации рыб и беспозвоночных в водоемах СССР (Махачкала, 1980), а также на биологических секциях Ученого Совета и лабораторных коллоквиумах ВНИРО.

По материалам диссертации опубликовано 5 научных работ.

Объем и структура работы. Диссертация изложена на страницах машинописного текста и иллюстрирована 43 рисунками и II таблицами. Список используемой литературы содержит 222 наименования, в том числе 27 на иностранном языке. Структура автореферата соответствует содержанию диссертации.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава I. Особенности биологии горбуши в связи с ее акклиматизацией

По мнению ряда авторов, в условиях европейского севера полноцикловая акклиматизация горбуши в связи с особенностями ее биологии, принципиально невозможна (Бахитанский, 1974, 1980; Галкина, 1966; Гриценко, Бахитанский, 1975). По мнению других - на европейском севере как в морской, так и в речной период жизни горбуши есть все условия для осуществления полного жизненного цикла (Суркова, 1977; Сурков, 1980а; Смирнов, Камышная, 1980; Камышная, Смирнов, 1981; Персов и др., 1983).

Нами выделено 4 этапа работ по акклиматизации горбуши на европейском севере: I этап - 1956-1960 гг. - разработка методов перевозки икры с рыбоводных заводов Дальнего Востока на европейский север СССР; II этап - 1960-1966 гг. - совершенствование методов заводского воспроизводства, изучение биологии горбуши в условиях европейского севера; III этап - 1967-1968 гг. - проверка возможности существования местной популяции; IV этап - 1968-1982 гг. - изучение эффективности естественного воспроизводства.

Анализ большого литературного материала и собственных данных по исследованию особенностей биологии горбуши на европейском севере показал, что ее натурализация в ареале вселения шла по двум генеративно-изолированным линиям четных и нечетных лет с принципиальным различием в сроках созревания производителей. На протяжении всего периода акклиматизации в четные годы постоянно наблюдался поздний нерест, в нечетные годы - ранний. Разновременность созревания производителей этих двух линий, очевидно, была привнесена из естественного ареала. При позднем нересте горбуши в четные годы, в большинстве случаев отложенная икра не успевала достигнуть холодоустойчивой стадии развития ("пигментация глаз" - около 200 градусо-дней - до установления температуры воды $4,5^{\circ}\text{C}$) и вследствие этого погибала. Поэтому возвраты горбуши в четные годы обеспечивались выпуском заводской молоди.

При раннем нересте в нечетные годы отложенная икра развивалась в более благоприятных температурных условиях, но и в эти годы часть отложенной в более поздние сроки икры погибала. Воспроизводство горбуши нечетной линии шло, в основном, за счет естественного нереста.

На основании полученных материалов было предложено отказаться от перевозок с целью проверки возможности существования самовоспроизводящейся популяции горбуши этой линии в условиях европейского севера (Маркевич и др., 1978; Агапов, 1979; Дятлев, Маркевич, 1979; Агапов, Маркевич, 1980; Маркевич, 1980). Анализ проведенных исследований послужил основой для данной работы.

Глава II. Материал и методика

Исследования по биологии горбуши проводились на Терском берегу и на Умбском рыбодном заводе. Объем собранного и обработанного материала приведен в табл. I.

Таблица I

Объем собранного и обработанного материала

Материал	Всего
Исследовано рек	14
Выявлено и обследовано нерестовых участков	58
Проведено:	
- измерений температуры воды подруслового потока	247
- измерений скорости течения на нерестилищах	186
- анализов фракционного (механического) состава грунтов	21
Полный биологический анализ самок:	
- из морских уловов	1064
- во время захода в реки	333
Заложено икры на эксперименты	4402
Полный биологический анализ молоди:	
- из экспериментов	475
- во время естественного ската	4732

Для характеристики гидрологических условий на отдельных этапах жизненного цикла горбуши использованы данные Централь-

ной высотной гидрометеорологической обсерватории, Полярного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии (ПИНРО), "Атласа океанов" (ВМФ, 1974 г.), книги "Моря СССР" (Добровольский, Залогин, 1965) и собственные наблюдения.

При исследовании нерестилищ изучались гидрологический режим, характер грунтов, определены нерестовые площади.

Качество грунтов оценивалось методом механического анализа с помощью набора сит с ячейей от 5 до 0,01 см (Леванидов, 1968).

При анализе биологических показателей горбуши и ее нерестового хода были использованы уловы неводов рыболовецкого колхоза "Волна". Коэффициент возврата горбуши определяли в нечетные годы по соотношению числа выловленных особей дочернего и родительского поколений. При этом мы приняли, что общая численность возврата горбуши и число пропущенных производителей прямо пропорционально общему вылову горбуши в данный год. В связи с тем, что количество выпускаемой молоди с рыбоводных заводов в эти годы было значительно меньше численности молоди, скатившейся в естественных условиях, заводской выпуск не учитывался.

Возврат горбуши четных лет определялся, главным образом, выпусками молоди от завезенной с Дальнего Востока икры, поэтому коэффициент возврата оценивали по отношению численности выловленных производителей к количеству выпущенной молоди.

Для оценки выживания и развития икры горбуши в естественных условиях использовались аппараты Вибера, которые закапывались в грунт в русле реки.

Для учета скатывающейся молоди применялись прямоугольные ловушки 100x50 см конической формы из деля с ячейей 3,2 мм. Ло-

вушки устанавливались выше границы приливного подпора. Проверку проводили в 6, 12, 18 и 24 часа. Уловистость ловушек принята равной 50%, так как по нашим наблюдениям примерно в половине случаев скатывающаяся молодь выходила из зоны их облова.

Биологический анализ производителей и покатников горбуши проводился по общепринятой методике (Правадин, 1966).

Для оценки средних морфо-биологических показателей производителей за данный сезон пересчитывали среднестатистические данные за отдельные периоды хода на все количество выловленной горбуши. В работе анализируются в основном данные по самкам.

Чешую промеряли на микропроекторе (окуляр 10х, без использования объектива) в условных единицах. Рост за отдельные периоды жизни реконструирован по формуле Р.Ли (по Г.Н.Монастырскому, 1926). Размер, при котором закладывалась чешуя у молоди, принят равным 4,5 см (Азбелев, 1960а). Зону до закладки годового кольца считали соответствующей приросту в первый период нагула в море (размеры к концу первого периода (l_1), а от кольца до чешуи - приросту во втором периоде (l_2) (Лапин, 1971).

Для дополнительной характеристики морского периода жизни приведены данные по размерам рыб (l_0), полученным прямым расчленением по центральной пластине чешуи (от центра до первого склерита), отражающим, как мы полагаем "начальный" момент пребывания горбуши в море. Этот показатель не является истинным размером рыб, но вероятно, может служить критерием для оценки изменений действительных размеров рыб в этот период.

Дата нереста, после которой отложенная икра не успевала "набрать" необходимую сумму градусо-дней, названа нами датой окончания эффективного нереста. Количество градусо-дней от

среднего ежегодного начала нереста в нечетные годы (15 августа) до даты окончания эффективного нереста принимается за термические условия начальных этапов развития икры, а горбушу, отнерестившуюся до этой даты - эффективно нерестившейся.

Все результаты обработаны общепринятыми методами биостатистического анализа по Н.А.Плохинскому (1970) и В.Ю.Урбаху (1964).

Глава III. Сравнительные гидрологические условия в ареалах вселения и нативном

Реки Кольского полуострова по своим термическим характеристикам более однородны, чем реки естественного ареала азиатского побережья. Колебания термики Кольских рек, хотя и укладываются в пределы, наблюдаемые на Дальнем Востоке, но в периоды нереста, начального развития икры и ската температура воды ниже, чем в реках Камчатки, района основного воспроизводства горбуши, и близка к таковой в реке Анадырь - северной границе нерестового ареала этого вида. Необходимо отметить, что в реках Кольского полуострова происходит более резкое снижение температуры воды в осенний период, чем в реках Камчатки.

Температурные условия в северо-восточной части Атлантического океана отвечают требованиям биологии горбуши в морской период жизни (5-10°C - Бирман, 1967) как в прибрежье, так и в открытом море. Площадь зоны вероятного нагула не уступает таковой в естественном ареале.

Таким образом, термические условия на основных этапах жизненного цикла горбуши близки к условиям северной границы материнского ареала, где численность весьма незначительна.

Глава IV. Характеристика нерестилищ в ареале вселения

При обосновании акклиматизации горбуши наличие пригодных для нее нерестилищ не вызывало сомнения, хотя различия в гидрографии рек западного побережья Белого моря и нерестовых рек Камчатки и Сахалина очевидны.

В этой связи явилось важным обстоятельством определить емкость нерестилищ ареала вселения. По нашим данным площадь нерестилищ для всех рек Кольского полуострова составляет приблизительно 4 млн.м². Следовательно, теоретически при оптимальном заполнении нерестилищ во всех реках на них может нереститься от 0,4 до 0,8 млн. особей в южных реках Кольского полуострова и Карелии, а по всему Кольскому полуострову от 4 до 8 млн. особей. С учетом 50% изъятия промыслом численность стада составит от 0,8 до 1,6 млн. и от 8 до 16 млн. особей соответственно.

Важнейшим условием полноценного развития икры является качество нерестового субстрата. Наши исследования на нерестилищах различных рек Кольского полуострова показали, что грунт на нерестовых участках состоит из средних или мелких булыжников (скальных обломков) и валунов. Они мало отличаются от таковых на нерестилищах р.Хор, притока Усури, изученных В.Я. Леванидовым (1968). Фракции до 0,1 мм, способствующие заилению грунтов, составляют для рек Чалома и Югина гораздо меньшую долю (2,7 и 3,2% соответственно), чем в реке Ола - 14,3% (Чухахин, 1975) и сахалинских реках - 14,7% (Рухлов, 1969), но доля мелкого (0,1-0,5 см) и крупного (0,5-1,0 см) песка, несколько больше. Гидрологические условия в период нереста на нерестилищах в районе практически не отличаются от таковых в нерестовых горбушевых реках нативного ареала (температура во-

ды от 14-19°C до 5-6°C, глубины от 25-30 до 65-70 см, скорости течения от 0,15 до 0,40 м/с в межень).

Таким образом, имеющаяся площадь нерестилищ, гидрологические условия и качество грунтов в районе вселения не лимитировали увеличение численности стада горбуши, максимальная численность которого составила всего около 260 тыс. особей (1973).

Глава V. Биология горбуши на европейском севере

Нерестовый ход и сроки нереста. Проведенное нами сравнение показывает, что сроки массового хода в прибрежье на европейском севере наиболее близки к Западной Камчатке и северной части Охотского моря. По длительности хода в четные и нечетные годы районы европейского севера близки к северной части Охотского моря, восточной Камчатке и Приморью. Сроки нереста в реках Кольского полуострова не выходят за пределы, наблюдаемые в районах основного воспроизводства на Дальнем Востоке - Камчатке и Сахалине, но его продолжительность гораздо меньше.

Для Дальнего Востока принято считать, что сроки и динамика нерестового хода соответствуют срокам и динамике нереста горбуши в данном районе (Гриценко, 1981 и др.). На Кольском полуострове также наблюдалось соответствие динамики морских уловов рыбколхоза "Волна" динамике захода и нереста горбуши в реке Умба и других реках Терского берега Кольского полуострова. Средние сроки нереста сдвинуты по сравнению с морским ходом на 50-52 дня в нечетные годы и на 60 дней в четные и связаны со сроками морского хода.

Характерной чертой динамики морского хода и нереста горбуши на европейском севере является постоянное запаздывание их на 1,5-2 недели в четные годы. Кроме того, изменение сро-

ков хода отмечалось и по отдельным годам. Так в линии нечетных лет наиболее ранний ход наблюдался в 1971 г., а наиболее поздний в 1979 г. В линии четных лет наиболее ранний ход наблюдался в 1974 г., поздний в 1972 г.

Выявлено, что в линии нечетных лет, начиная с 1971 г., уменьшалось количество рыб второй половины хода. В 1977 г. это явление проявилось наиболее четко. Но в 1979 г., как и в 1971 г. ход горбуши вновь имел распределение, близкое к нормальному. В линии четных лет подобных изменений не обнаружено.

Таким образом, на европейском севере сроки нерестового хода, захода в реки и нереста не выходят за пределы, наблюдаемые в нативном ареале. В то же время существенной особенностью этого периода жизни горбуши на европейском севере являлось принципиальное различие в сроках нерестового хода и нереста в четные и нечетные годы.

Нерест. Нерест горбуши был отмечен во многих реках Кольского полуострова, Карелии, Архангельской области и Норвегии. Несмотря на обширность ареала, в каждый конкретный год воспроизводства сроки нереста в различных районах были близкими, что подтверждается многочисленными исследованиями (Азбелев, 1962; Азбелев, Яковенко, 1963; Мунтян, 1963; Мухомедияров, 1963; Камышная, 1965; Суркова, 1966, 1967; Дягилев и др., 1977; Дягилев, Маркевич, 1979; Дерез, Кожанов, 1980; Berg, 1961, 1977).

Известно, что в начале эмбрионального развития горбуши ее требования к теплу повышены, но в дальнейшем эмбрионы становятся менее чувствительными к пониженной температуре (Смирнов, 1963). Если в течение месяца после оплодотворения икра горбуши развивается при температуре воды $5,6^{\circ}\text{C}$, то в дальнейшем эмбриогенез проходит нормально при температуре $0,5^{\circ}\text{C}$ (Семьа, Витгевс,

1957). Развитие икры горбуши на предгастрюляционных стадиях и в период гастрюляции при температуре $4,5^{\circ}\text{C}$ сопровождалось гибелью и появлением уродств у эмбрионов. Развитие икры на этих стадиях при температуре $3,0^{\circ}\text{C}$ приводило к гибели 75% икры (Baillau, Evans, 1971). Следовательно, можно полагать, что икра горбуши нормально развивается, если до завершения гастрюляции температуры воды не ниже $4,5^{\circ}\text{C}$.

Проведенные экспериментальные работы по инкубации икры в заводских (Дягилев, Маркевич, 1979) и естественных (собственные данные) условиях показали, что количество градусо-дней от начальных стадий развития икры до снижения температуры воды от $4,5^{\circ}\text{C}$ может являться критерием при оценке выживания в эмбриональный период развития. При этом 195-200 градусо-дней от момента оплодотворения до установления температуры воды $4,5^{\circ}\text{C}$ являются минимальными значениями, при которых икра горбуши развивается нормально. Эти специфические требования к термическим условиям на ранних стадиях развития определили низкую эффективность естественного воспроизводства горбуши на европейском севере в четные годы при позднем нересте. Следовательно, возврат горбуши в четные годы определялись исключительно выпусками с рыбодных заводов дальневосточной молодежи. Более ранние (на 1,5-2 недели) сроки созревания и нереста горбуши в нечетные годы определяли возможность нормального развития икры, успешней достигнуть холодоустойчивых стадий до понижения температуры до $4,5^{\circ}\text{C}$. Сопоставление условий естественного нереста горбуши в нечетные годы с коэффициентом возврата показывает, что они зависели от термических условий нереста (рис.1). По нашему мнению, они являлись главным фактором, определявшим эффективность естественного воспроизводства горбуши на европейском севере.

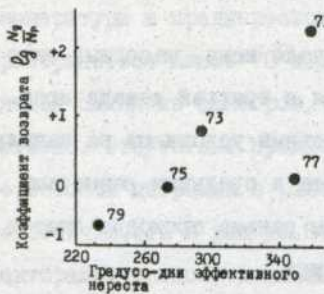


Рис. I. Зависимость коэффициентов возврата горбуши в нечетные годы от термических условий нереста и начальных этапов развития икры (количество градусо-дней) на Кольском полуострове

Цифрами - 75, 76 обозначены годы возврата

Таким образом, разница между выживанием четной и нечетной линии воспроизводства горбуши заключается в следующем: в результате нереста горбуши в четные годы отложенная икра, как правило, погибала. В нечетные годы часть рыб нерестилась в сроки, когда отложенная икра успевала достигнуть холодоустойчивых стадий до установления температуры воды $4,5^{\circ}\text{C}$. Лимитирующее влияние температуры привело к тому, что в нечетные годы постоянно погибала икра от поздно нерестящихся рыб. В результате произошел отбор рыб с ранними для европейского севера сроками нереста, который проходил в небольшом промежутке времени. В четные годы подобного влияния на динамику нереста горбуши не обнаружено.

Очевидно, что при сжатых сроках нереста в ограниченном ареале со сходной гидрологией рек любая аномалия может резко снизить эффективность естественного воспроизводства осеменца, ибо воспроизводящаяся популяция не имеет возможности "выбора" как с точки зрения сроков нереста, так и гидрологических условий. В частности, в 1979 г. таким фактором оказался необычайно высокий паводок, наблюдавшийся в период нереста и ранне-

го эмбриогенеза, что вызвало практически полную гибель горбуши этой линии воспроизводства.

Скат. Скат молоди начинался в начале июня, массовый скат проходил в середине июня, заканчивался в третьей декаде июня. Выявлена закономерность между термическими условиями на начальных этапах развития икры, сроками ската и средними размерами покатников: чем теплее была осень, тем раньше проходит скат и тем больших размеров достигают покатники.

Таким образом, при благоприятных условиях нереста наблюдался ранний скат крупной молоди. При неблагоприятной термике в период нереста (даже в случае раннего нереста) происходил более поздний скат мелкой молоди горбуши, что, очевидно, сказывалось и на ее выживании в море.

Морской период жизни. Горбуша на европейском севере нагуливается в Норвежском море (Азбелев, 1962; Яковенко, 1963; Смирнов, 1978; Камышная, 1979; Berg, 1977 и др.). Основная масса горбуши нерестится в реках Беломорского побережья Кольского полуострова и, очевидно, большинство покатной молоди начинает свою миграцию на нагул из этого района. В первый период морского нагула некоторое время молодь обитает в прибрежье, затем, вероятно, начинает мигрировать вдоль Терского берега на восток, так как в июле вода в Кандалякшском заливе прогревается и среднемесячная температура достигает $+15^{\circ}\text{C}$. С осенним похолоданием горбуша вынуждена выходить в Норвежское море, откуда в это время поступает более теплая вода и где в зимнее время сохраняется благоприятная для нагула температура. Расположение зоны благоприятной температуры позволило, видимо, горбуше в отдельные годы проходить в такие районы как Шотландия,

Шпицберген и на восток вплоть до Таймыра (1960, 1961, 1965, 1967, 1971 гг.). По нашему мнению, отсутствие предпочитаемой температуры в преднерестовый период не позволяет горбуше распространиться южнее 70° с.ш. побережья Норвегии. Это может являться одним из факторов, препятствующих ее акклиматизации в регионе. Отсутствие предпочитаемой температуры в период преднерестовой миграции в районе Балтийского моря и температурная неустойчивость в районе Ньюфаундленда также могли оказаться факторами, предопределившими неудачу акклиматизации горбуши в этих районах.

Таким образом, сезонные изменения гидрологического режима Северной Атлантики позволили горбуше большую часть времени пребывания в море находиться в зоне предпочитаемой температуры воды (5-10°C), а особенности сезонных изменений гидрологии определяли пути миграций и районы ее распространения.

В настоящее время можно вполне уверенно говорить о связи между временем захода производителей в реки и сроками ската молоди у лососей в пределах одного стада (Бирман, 1985). При этом горбуша проводит в море фиксированный отрезок времени. По нашим данным в ареале вселения он составляет около 390 дней, по литературным источникам в нативном ареале - около 283 дней. Это, в свою очередь, определяет наличие связи между термическими условиями в период нереста и сроками возврата производителей. Таким образом, термические условия начальных стадий развития икры в ареале вселения оказывали влияние не только на выживаемость горбуши при естественном воспроизводстве, сроки ската и качество покатников, но также и на сроки возврата производителей нечетной линии воспроизводства горбуши.

Глава VI. Особенности морфо-биологических характеристик горбуши на европейском севере

В ареале вселения в морской период жизни основное влияние на размерные показатели оказывают термические условия в "начальный" и первый периоды нагула. При ухудшении условий в "начальный" период пребывания в море возрастает доля крупной молоди, за счет элиминации мелких особей и, вероятно, первый склерит закладывается в этом случае позже. Влияние термического режима в этот период на выживание подтверждается наличием связи между ним и коэффициентами возврата горбуши четной линии, когда возвраты обеспечивались выпусками молоди с рыбоводных заводов и не были связаны с условиями естественного воспроизводства (рис.2).

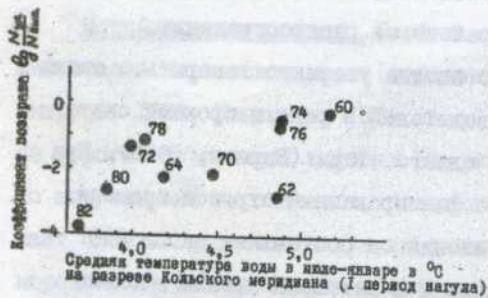


Рис.2. Зависимость коэффициента возврата горбуши в четные годы от температуры воды в первый период нагула в море на европейском севере. Цифрами - 75,76 обозначены годы возврата

Важную роль в формировании размеров в первом периоде нагула играет также время ската, т.е. период от момента выхода в море до осенне-зимнего похолодания. В дальнейшем, во втором периоде, рост и окончательные размеры особей зависят от размеров, достигнутых в первом периоде и от времени возврата, т.е. от периода нагула в зоне предпочитаемой температуры.

Таким образом, на формирование конечных размеров горбуши

в новом ареале основное влияние оказывало сочетание температурных условий и времени ската в первом периоде нагула, а затем длительность нагула во втором периоде.

В некоторые годы в ареале вселения может наблюдаться критическая температура (ниже $4,5^{\circ}\text{C}$ по Кольскому меридиану), при которой в первом периоде происходит не только алиминация мелких особей, но и значительное замедление роста горбуши. В этих случаях, во втором периоде, когда горбуша попадает в зону предпочитаемой температуры, наблюдается компенсационный рост (приросты второго периода превышают приросты первого периода), и, следовательно, возрастает значение приростов во втором периоде (рис.3).

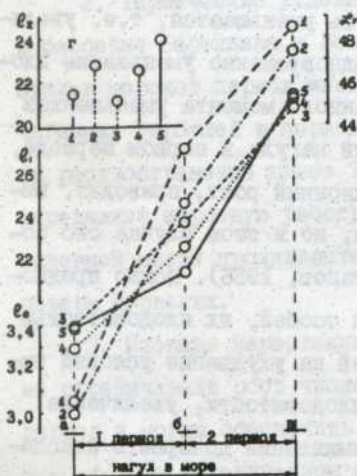


Рис.3. Средние размеры самок горбуши в отдельные периоды морского нагула (в см):

"начальные" размеры e_0 - а; размеры к концу I периода e_1 - б; конечные размеры - длина по Сметту r - в; приросты во 2-м периоде нагула e_2 - г, в 1975 (1), 1976 (2), 1977 (3), 1978 (4) и 1979 (5) годах

Анализ других биологических показателей (масса тела, плодовитость, абсолютная и относительная масса гонад, диаметр и масса ооцитов) показал, что их изменения связаны со временем хода и с конечными размерами особей. Так, к концу хода размеры самок увеличивались, в связи с этим увеличивались и все другие

биологические показатели. При этом значительное увеличение абсолютной и относительной массы гонад, диаметра и массы икры к концу хода объяснялось еще и тем, что в конце хода идут самки более подготовленные к нересту. Однако в целом у рыб из морских уловов в разные годы икра находилась на близкой стадии зрелости, что позволяет использовать полученные данные для сравнения биологических показателей самок отдельных поколений.

Это сравнение показало, что при благоприятных условиях нагула, определяемых в первую очередь высокой температурой воды в первом периоде, снижение массы тела у одноразмерных особей сопровождается увеличением плодовитости. При ухудшении условий нагула происходит перераспределение энергетических трат — масса тела увеличивается, но плодовитость уменьшается, т.е. увеличивается темп дегенерации ооцитов. Одновременно уменьшение плодовитости сопровождается до определенного момента уменьшением ооцитов. Дальнейшее ухудшение условий нагула в первом периоде, после которого наблюдается компенсационный рост, приводит, видимо, к увеличению темпа дегенерации, но в этом случае оно сопровождается увеличением ооцитов (Агапов, 1986). Можно предполагать, что такая связь между ростом особей, их плодовитостью и размерами ооцитов является реакцией на ухудшение условий нагула, так как несмотря на снижение плодовитости, увеличение размеров ооцитов повышает шансы на выживание дочернего поколения.

Таким образом, условия морского периода жизни горбуши, прежде всего первого периода, определяют не только линейный, но и генеративный рост особей. Однако этот фактор, определявший индивидуальную и популяционную плодовитость и энергетический запас эмбрионов (размеры ооцитов), в ареале вселения не

оказывает такого существенного влияния на процесс акклиматизации как гидрологические условия на первых этапах эмбриогенеза и начальном периоде пребывания молоди в море.

Выявленные закономерности жизненного цикла горбуши на европейском севере в связи с термическими условиями представлены на рис.4.

ВЫВОДЫ

1. Гидрологический режим рек основных районов воспроизводства горбуши на европейском севере наиболее близок по термике к реке Анадырь — северной границе ареала азиатской горбуши, прибрежные воды ареала вселения — к термике северной части Охотского моря.

2. Термические условия на севере Атлантического океана и в бассейне Баренцева и Белого морей отвечают требованиям горбуши в морской период жизни. Однако, температура воды, предпочитаемая горбушей в период нерестовой миграции, ограничивает ее распространение южнее 70° с.ш. по норвежскому побережью, что определяет широтную узость нерестового ареала и концентрацию основной массы производителей в реках Кольского полуострова и севера Норвегии.

3. Площадь нерестилищ и качество нерестового субстрата не ограничивали рост численности горбуши за рассматриваемый период и могли обеспечить нерест 4—8 млн. особей.

4. При ограниченном нерестовом ареале в реках с близким гидрологическим режимом основным фактором, определяющим выживание горбуши на европейском севере, является сочетание сроков нереста и термики на ранних этапах эмбриогенеза.

6. Для самовоспроизводящейся популяции горбуши нечетных лет термические условия начальных этапов эмбриогенеза опреде-

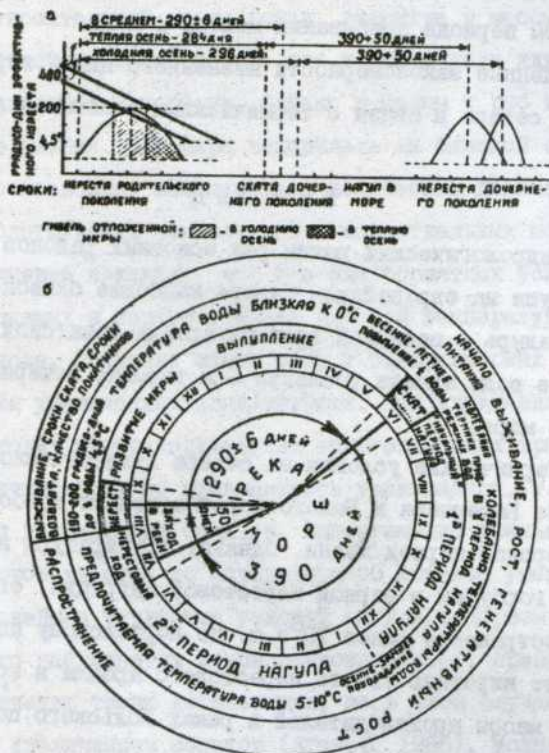


Рис. 4. Влияние термических условий на узловые этапы жизненного цикла горбуши (а) и на ее биологию в целом (б) на европейском севере

(а) с левой стороны - динамика откладки икры родительским поколением и количество градусо-дней в течение которого идет развитие икры в холодную и теплую осень, указано время, после которого отложенная икра погибает; с правой стороны - динамика откладки икры дочерних поколений от нереста в холодную и теплую осень; (б) в центре - основные периоды жизненного цикла горбуши, далее - месяцы, затем - основные этапы ее жизненного цикла, термические условия на отдельных этапах и параметры биологии горбуши, которые они определяют.

ляют сроки ската и качество покатников. В свою очередь, существование фиксированного (около 390 дней) периода нагула горбуши в море определяет зависимость сроков возврата дочернего поколения от термических условий нереста родительского поколения.

7. Основное влияние на выживание, рост и созревание горбуши в морской период жизни оказывают термические условия в первый период нагула, а также сроки выхода в море и время наступления осенне-зимнего похолодания.

8. Взаимосвязь жизненного цикла горбуши с термическими условиями на отдельных его этапах на европейском севере привела к отбору группы особей с узким периодом нереста. Существование подобной короткоциклической популяции в большой степени зависит от нестабильности условий воспроизводства. Любая аномалия в среде может стать причиной ее гибели. Такой аномалией на европейском севере оказался необычайно ранний осенний паводок в 1979 г., повлекший гибель отложенной икры, т.е. гибель популяции горбуши нечетных лет воспроизводства.

9. В настоящее время натурализация горбуши на европейском севере не произошло.

РЕКОМЕНДАЦИИ

1. Положительные результаты по акклиматизации горбуши на европейском севере можно ожидать в том случае, если в качестве донорского стада будут использованы производители, нерестящиеся в реке Анадырь - наиболее близкой по термике к рекам Кольского полуострова. Однако, требуется ясность в вопросе самостоятельности существования анадырской популяции.

2. После появления значительных возвратов производителей и их нереста в приемлемые для европейского севера сроки (август), следует прекратить перевозки икры данной линии, чтобы

сформировать самовоспроизводящуюся популяцию.

3. Более целесообразным и экономически выгодным является организация "пастбищного" рыбоводства горбуши на европейском севере, основанного на ежегодных завозах икры с Дальнего Востока. Непременным условием является отбор икры, которая должна находиться на стадии развития не менее 200-250 градусо-дней к последней десятидневке сентября - средние многолетние сроки установления температуры воды $4,5^{\circ}\text{C}$ в реках Кольского полуострова.

4. Качественный посадочный материал к благоприятным срокам ската на европейском севере (начало июня) на рыбоводных заводах можно получать также при контролируемом термическом режиме.

5. Объемы перевозок для обеспечения возвратов в приемлемом количестве должны в любом случае составлять не менее 30 млн. икринок ежегодно.

6. При "пастбищном" рыбоводстве и традиционном ведении промысла лососей на европейском севере, который позволяет около 50% производителей проходить на нерест, при благоприятных условиях естественного воспроизводства в периоды потепления Северной Атлантики, величина промыслового стада может составить от 4 до 8 млн. особей.

7. Для работ с горбушей на европейском севере наиболее пригоден Умбский рыбоводный завод. Завоз икры горбуши на Онежский рыбоводный завод в настоящее время производить не следует, так как при выпуске молоди в Онежский залив она вынуждена совершать наиболее длительные миграции к местам зимнего нагула при неблагоприятной температуре, не отвечающей ее требованиям.

По теме диссертации опубликованы следующие работы:

1. Формирование местных популяций горбуши на европейском севере СССР (по району южного побережья Кольского полуострова). Тезисы международного совещания, Южно-Сахалинск, Владивосток, 1978 г., с.16-18 (в соавторстве с Н.Б.Маркевичем и С.Е.Дятлиевым).

2. Естественное воспроизводство горбуши в некоторых реках Кольского полуострова. Тр. ВНИРО, 1979 г., т.СХХХУШ, с.73-81.

3. Биологические показатели самок акклиматизируемой горбуши (данные по Терскому берегу Кольского полуострова). Тезисы Всес. конф. Итоги и перспективы акклиматизации рыб и беспозвоночных в водоемах СССР, Махачкала, 1980, с.6-7 (в соавторстве с Н.Б.Маркевичем).

4. Формирование местной популяции горбуши на европейском севере СССР (по району южного побережья Кольского полуострова). Материалы первого международного совещания по биологии тихоокеанских лососей, М., 1980, с.19-31 (в соавторстве с Н.Б.Маркевичем, С.Е.Дятлиевым и М.А.Куниным).

5. Жизненный цикл горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.), акклиматизируемой на европейском севере СССР. "Вопросы ихтиологии", 1986, т.26, вып.5, с.779-794.

В. А. С. . . .

Л - 56047
Формат 60x80 1/16
Объем 1,5 п.л.

Подписано к печати 24.УІ.87г.
Тираж 100
Заказ № 247

Ротапринт ВНИРО
Москва, 107140, В.Красносельская, 17