

ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО ПО РЫБОЛОВСТВУ
ФГБНУ «ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ
ИНСТИТУТ РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА И ОКЕАНОГРАФИИ»

На правах рукописи



**Углова
Татьяна Юрьевна**

**БИОЛОГИЯ, СТРУКТУРА НЕРЕСТОВЫХ ПОДХОДОВ И ПРОМЫСЕЛ
ГОРБУШИ (*ONCORHYNCHUS GORBUSCHA*) О. ИТУРУП (ЮЖНЫЕ
КУРИЛЬСКИЕ ОСТРОВА)**

03.02.06 - ихтиология

ДИССЕРТАЦИЯ
на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук
Н.В. Кловач

Москва – 2020 г.

Оглавление

	ВВЕДЕНИЕ.....	3
Глава 1	ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	8
1.1.	Краткое описание района исследований.....	8
1.2.	Горбуша южных Курильских островов.....	13
1.3.	Факторы, оказывающие влияние на формирование патологий семенников у горбуши.....	23
Глава 2.	МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ.....	35
2.1.	Сроки и места проведения работ.....	35
2.2.	Методическое и технологическое обеспечение исследования.....	36
Глава 3.	ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ СТРУКТУРА ПОДХОДОВ ГОРБУШИ О. ИТУРУП.....	40
Глава 4.	ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА СОСТОЯНИЕ ЗАПАСОВ ГОРБУШИ.....	56
Глава 5.	ДИНАМИКА БИОЛОГИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК ГОРБУШИ О. ИТУРУП (ЮЖНЫЕ КУРИЛЬСКИЕ ОСТРОВА) В ПЕРИОД НЕРЕСТОВОГО ХОДА.....	78
5.1.	Биологическая характеристика производителей горбуши о. Итуруп.....	78
5.2.	Биологическая характеристика производителей заводской горбуши о. Итуруп.....	91
5.3.	Плодовитость самок горбуши о. Итуруп.....	101
5.4.	Биологическая характеристика горбуши, воспроизводящейся в реках о. Итуруп.....	106
Глава 6.	ДИНАМИКА ВСТРЕЧАЕМОСТИ ФЕНОДЕВИАНТОВ У.. САМЦОВ ГОРБУШИ О. ИТУРУП.....	111
Глава 7.	ПРОМЫСЕЛ ГОРБУШИ О. ИТУРУП.....	119
	ВЫВОДЫ.....	124

	ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ.....	125
	СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ.....	126

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность работы.

Тихоокеанские лососи являются важнейшим объектом промысла на Дальнем Востоке. Их значение в общих уловах водных биологических ресурсов по бассейну велико, благодаря своей высокой пищевой и товарной ценности они играют важную роль в экономике Дальнего Востока, а в отдельных районах: на Камчатке, Сахалине и южных Курильских островах лососевое рыболовство, искусственное воспроизводство и переработка лососей являются основой экономики и занятости населения.

Тихоокеанские лососи в настоящее время являются одной из наиболее изученных групп рыб, многие вопросы их биологии, представляют интерес в связи с хозяйственным использованием, хотя и при этом остаются полностью нерешенными. В число которых, на сегодняшний день входят вопросы, связанные с влиянием различных факторов на динамику численности, закономерностями воспроизводства, долгопериодными изменениями биологических показателей, влияния различных видов промысла на структуру популяции, методы прогнозирования численности; а также проблемы, связанные с искусственным разведением и многие другие. Самым многочисленным видом тихоокеанских лососей и в Азии, и в Северной Америке является горбуша (*Oncorhynchus gorbuscha*). Её биологии, динамике численности, популяционной структуре, искусственному воспроизводству посвящено немало работ (Иванков, 1966, 1967; Гриценко, 1981, 1987; 2012; Каев, 1981, 1983, 1986, 1996, 2001, 2003; Ефанов, Чупахин, 1982; Каев, Чупахин, 1986, 1993, 2003; Бирман, 1985; Глубоковский, 1995; Брыков, 1999; Heard, 1991; Карпенко 1998). Однако и сегодня у ученых нет единого мнения о факторах, определяющих численность поколений горбуши. Зачастую не ясно, отчего резко от года к году варьирует численность возвратов поколений в

целом и сезонных внутривидовых группировок в том числе. А потому нет четких представлений о сроках подходов и перспективах промысла.

Одним из крупных районов воспроизводства тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* являются южные Курильские острова, где на относительно небольшой площади воспроизводится подчас весьма значительное количество горбуши и кеты, позволяющее в отдельные годы добывать до 40 тыс. тонн. Безусловно, в этом районе велика и растет от года к году роль заводского воспроизводства. Основным местом воспроизводства тихоокеанских лососей на южных Курильских островах является о. Итуруп. Его прибрежные воды являются уникальным по продуктивности регионом Мирового океана, районом оптимума воспроизводства горбуши (Gritsenko, Klovach, 1998).

Численность лососей на островах Итуруп и Кунашир, как и в других районах воспроизводства, подвержена большим колебаниям. Меняются от года к году сроки нерестовой миграции, её продолжительность и численность сезонных форм.

В свете изложенного, **целью** данной работы является выявление роли различных факторов в формировании запасов горбуши о. Итуруп и разработка биологических основ рациональной эксплуатации её запасов.

Для выполнения этой цели были поставлены следующие **задачи**:

- 1) Исследовать сезонную и межгодовую динамику нерестовых подходов горбуши острова Итуруп.
- 2) Выявить факторы, влияющие на формирование численности поколений горбуши о. Итуруп и её сезонных форм.
- 3) Дать биологическую характеристику производителей горбуши природных и заводских стад о. Итуруп.
- 4) Описать патологию семенников горбуши и выявить ее сезонную динамику в разных районах воспроизводства о. Итуруп.

Научная новизна.

Впервые проанализированы и обобщены литературные и собственные данные по влиянию абиотических и биотических факторов на формирование запасов горбуши о. Итуруп.

Впервые проведен сравнительный анализ биологических параметров горбуши естественного и заводского происхождения о. Итуруп.

Впервые выявлена связь температуры поверхности моря в период после ската и во время нерестовой миграции горбуши с её запасами и сроками нерестовых подходов.

Впервые описана патология семенников горбуши о. Итуруп, показана динамика встречаемости фенотипов и описаны факторы, оказывающие влияние на формирование патологий семенников.

Практическое значение работы. Результаты исследования могут быть положены в основу организации рационального промысла горбуши южных Курильских островов, учитывающего временную подразделенность её подходов.

Материалы, изложенные в работе, могут быть использованы в учебном процессе по дисциплинам: «Биология», «Гистология», «Рыбоводство», «Ихтиология», «Ихтиопатология».

Апробация работы. Основные результаты исследований по теме диссертации были представлены на коллоквиумах лаборатории (2010-2018), на заседании ученого совета «ВНИРО» (2014), на первой научной школе молодых ученых и специалистов по рыбному хозяйству и экологии «Актуальные вопросы рационального использования водных биологических ресурсов» (Звенигород, 2013); 2-й международной научной конференции «Воспроизводство естественных популяций ценных видов рыб» (Санкт - Петербург, 2013); Второй научной школе молодых ученых и специалистов по рыбному хозяйству и экологии (Звенигород, 2015); на Международной научной конференции посвященной 100 - летию ГОСНИОРХА. Рыбохозяйственные

водоемы России Фундаментальные и прикладные исследования (Санкт - Петербург, 2015); V научно-практической конференции молодых ученых с международным участием «Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса» (Москва, 2017); 60-й Всероссийской научной конференции МФТИ (Москва - Долгопрудный - Жуковский МФТИ 2017); Третьей научной школе молодых ученых и специалистов по рыбному хозяйству и экологии, посвященной 140-летию со дня рождения К.М. Дерюгина «Перспективы рыболовства и аквакультуры в современном мире» (Звенигород, 2018); VI международный морской Балтийский форум «Водные биоресурсы, аквакультура и экология водоемов» (Калининград, 2018).

Положение, выносимое на защиту:

Определяющим фактором в формировании запасов горбуши о. Итуруп являются температурные условия в период после ската молоди в море и во время подхода производителей к районам воспроизводства.

Личный вклад состоит в непосредственном участии в экспедиционных работах в период 2010-2015 гг. и получении исходных данных, обработке и интерпретации полученных результатов, подготовке публикаций по выполненной работе.

Публикации. По теме диссертационной работы опубликовано 11 работ, из которых 4 в журналах, рекомендованных ВАК.

Структура и объем диссертации. Диссертационная работа изложена на 152 страницах машинописного текста и содержит 29 рисунков, 9 фотографий и 25 таблиц. Список литературы включает 220 источников, из них 48 на иностранных языках. Работа состоит из Введения, 7 глав, Выводов, Практических рекомендаций и Списка использованной литературы.

Благодарности. Считаю своим долгом принести огромную благодарность научному руководителю д.б.н. Наталии Владимировне Кловач за помощь и ценные рекомендации в подготовке работы и формировании научного мировоззрения автора. Хочу выразить благодарность коллегам: к.б.н.

А.М. Хрустальной, к.б.н. М.А. Седовой, В.А. Лепской, В.А. Царевой, А.В. Гриценко за ценные советы и рекомендации в процессе написания работы. Я признательна сотрудникам ВНИРО Г.С. Зеленихиной, С.Ю. Кордичевой, А.Н. Ельникову, А.К. Хамзиной, Т.Г. Точиной, Д.А. Широкову за помощь в сборе научного материала в экспедиционных условиях и сотрудникам ЗАО «Гидросторй»: Д.В. Суродину, и В.И. Князеву, С.В. Князеву, С.И. Борзову за представленную возможность сбора материала для настоящего исследования. Особо хочу поблагодарить д.б.н. М.К. Глубоковского за внимание, проявленное к моей работе, ценные замечания и советы, а также д.б.н. Е.В. Микодину и к.б.н. Е.В. Есина за участие в обсуждении работы и бесценные советы.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Краткое описание района исследований

Курильская островная дуга – уникальное природное явление. Она протянулась от полуострова Камчатка до о. Хоккайдо. Океаническая обстановка вокруг гряды крайне сложна и лабильна. С востока она омывается водами Тихого океана, с водами которого через глубокие Курильские проливы осуществляется водообмен. Заход тихоокеанских вод (Курило-Камчатского течения, идущего с северо-востока вдоль тихоокеанского побережья Курил) происходит преимущественно через северные проливы, а выход в океан охотоморских вод – через южные. Несколько специфический, отличный от большей части акватории, режим наблюдается в южной части моря, где все определяется взаимодействием холодных охотоморских вод с теплым течением Цусимской ветви Куроисио (течением Сои).

Охотское море, расположенное в умеренных широтах, является самым холодным из дальневосточных морей, и мало отличается от арктических морей. В период с октября по апрель море находится под влиянием устойчивого Сибирского антициклона и дополняющего его Ленско-Колымского ядра холода, взаимодействующих с Алеутской барической депрессией (Шунтов, 2001; Лапин, Кивва, 2013). Это обуславливает преобладание в этот период ветров северной четверти, сильнейшее выхолаживание большей части моря, особенно северной и северно-западной шельфовой части, воды которой, охлаждаясь до температуры $-1,8\text{ }^{\circ}\text{C}$, стекают с шельфа и формируют в Охотском море мощный холодный промежуточный слой. Над большей частью моря формируется Охотский антициклон, обуславливающий преобладание прохладной погоды со слабыми ветрами, частыми туманами, существенно замедляющими прогрев водной толщи (Шунтов, 2001; Рыбы Курильских островов, 2012; Лапин, Кивва, 2013).

Курильские острова занимают площадь в 12000 км² и состоят из 5 крупных и 18 мелких островов. Острова расположены на горной дуге, корни которой с одной стороны лежат в восточной Камчатке, с другой – на восточном Иессо и северном Хонсю. Таким образом, Курильские острова представляют как бы устои разрушенного моста, концы которого покоятся на Камчатке и в северной Японии (Гольдфарб, 2014) (рис. 1.1.1).

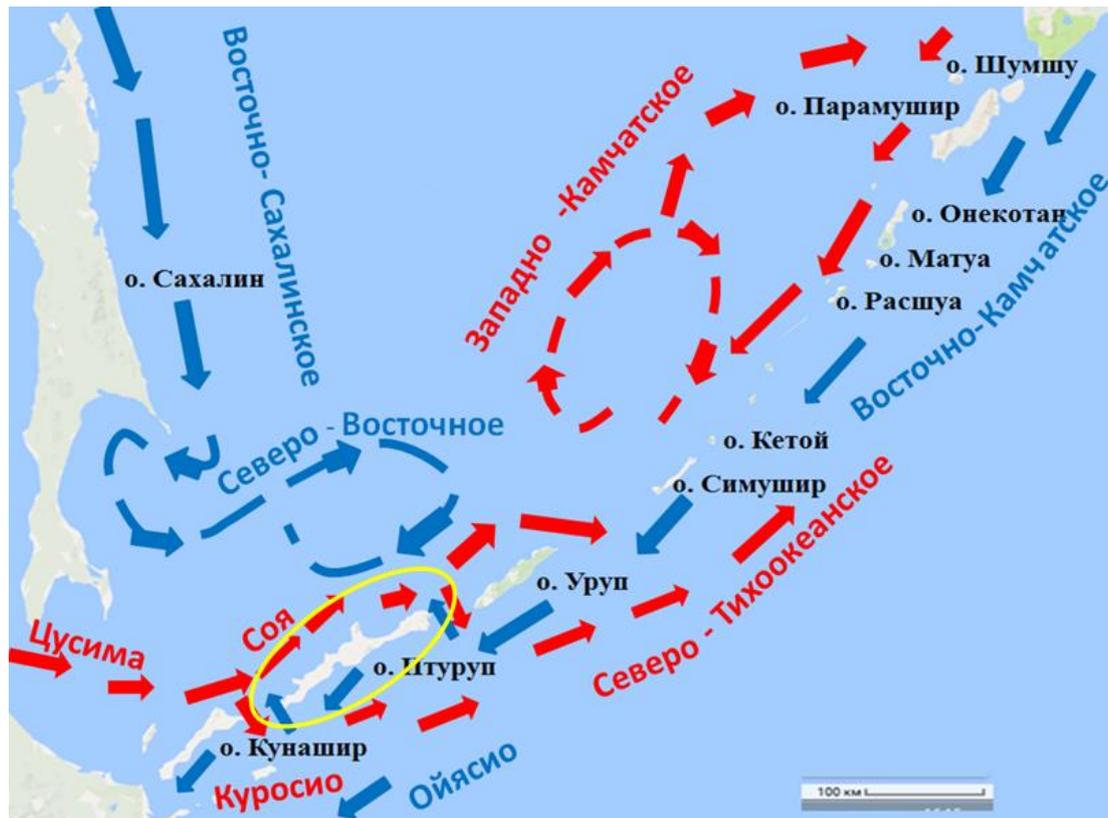


Рисунок 1.1.1. Карта Курильской островной дуги с указанием основных течений

Большая меридиональная протяженность Курильской гряды и связанные с ней климатические изменения среды обитания не могут не накладывать отпечаток на особенности фауны островов, условия её воспроизводства и промышленного использования. Вулканическая активность, сейсмические возмущения, океанические течения и муссонные движения воздушных потоков – все это создает беспокойный климат. Зимы на островах Курильской гряды обычно сухие и холодные, лето – холодное и сырое. Густые туманы в течение нескольких минут уносятся ураганными ветрами, пронизывающими проливы. Температурные колебания склонны к резким перепадам. В разных частях

Курильской гряды различен и климат. В то время как самые северные острова по своим климатическим условиям приближаются к полярным районам, самые южные лежат едва ли не в субтропическом районе. Парадоксально, но северные берега (охотская часть) о. Кунашир и о. Итуруп обычно обладают более мягким климатом, нежели южная (тихоокеанская) часть, поскольку омываются теплым течением Соя. Лето на Южных Курилах самое долгое на Дальнем Востоке (оно длится от 24 - 28 недель). С декабря по апрель охотские берега подвергаются нашествию огромных масс плавучего льда. Климат в целом можно отнести к морскому. Через пролив Лаперуза в Охотское море заходят воды теплого течения, а с океанской стороны Курилы омывает холодное течение.

Большая Курильская гряда включает в себя 3 группы островов приблизительно равновеликие по широтной протяженности: южная, состоящая из крупных и средних островов (Кунашир – 1550 км², Итуруп – 6725 км², Шикотан – 182 км²), мелких и очень мелких, площадь каждого из которых менее 100 км² (острова Полонского, Осколки, Зеленый, Демина, Анучина и др.). На Южных Курилах, омываемых теплым течением, теплое по сравнению с остальными частями архипелага, лето. Средние Курилы составляют мелкие и очень мелкие океанические острова, девять из которых площадью не более 100 км² каждый (Райкоке, Матуа, Расшуа, Кетой, Броутана и др.) и только о. Симушир по площади равен 328 км². Крупным можно считать о. Уруп. Его площадь составляет 1500 км². Средние Курилы можно охарактеризовать как район с влажной, облачной, ветреной и туманной погодой. Северные Курилы, включают мелкие и очень мелкие, преимущественно океанические острова. Шесть из них площадью не более 100 км² каждый (Атласова, Анциферова, Маканруши, Харимкотан, Экарма, Чиринкотан), еще три не превышают 500 км² (Шумшу, Шиашкотан, Онекотан). Только о. Парамушир по площади немного превышает 2 тыс. км². Климат Северных Курил находится под влиянием холодного Охотского моря (суровая снежная зима и влажное прохладное лето) (Гольдфарб, 2014).

Гидрологический режим прибрежных морских вод южных Курильских островов определяется взаимодействием целого ряда разнообразных водных масс (Каев, Ромасенко, 2017). Курильские острова разделены между собой проливами. Все они соединяют Охотское море и Тихий океан. Пролив Екатерины находится между островами Кунашир и Итуруп. Это один из наиболее крупных проливов Курильской гряды. Длина его около 15 км. Ширина 22,2 км, глубина 82-437 м. С февраля по март пролив забит плавучими льдами, приносимыми с северной части Охотского моря. Пролив Фриза (Де Фриза) в Тихом океане, отделяет остров Уруп от острова Итуруп. Это также крупный пролив Курильской гряды. Длина его около 30 км. Минимальная ширина – 40 км. Максимальная глубина – свыше 1300 м. В проливе выделяется порог глубиной около 500 м. В пролив впадает вода одного из высочайших водопадов России водопад Ильи Муромца. (Гольдфарб, 2014). Антициклоническое вращение воды вокруг острова формирует зону с высокими концентрациями кислорода и биогенных солей, что в свою очередь обеспечивает развитие высокопродуктивного района (Каев, Ромасенко, 2017). Образованию высокопродуктивной зоны способствуют также непосредственное действие апвеллингов, стримеров и вихрей, которые создают базу для формирования первичной продукции (Каев, Ромасенко, 2017). Благоприятные условия для нагула молоди лососей у охотоморского побережья о. Итуруп обеспечивают несколько массовых видов планктонов. В отличие от о. Итуруп, в прибрежных водах о. Кунашир условия для нагула молоди складываются хуже из-за значительного влияния теплого течения Соя, обуславливающего формирование большого количества видов планктонов с низким относительным обилием и пониженной по сравнению с «северными» видами калорийностью (Каев, Ромасенко, 2017). Благодаря своему географическому расположению о. Итуруп считается зоной экологического оптимума для развития мальков горбуши во время ската и последующего их

нагула до откочевки и преднерестового нагула (Gritsenko, Klovach, 1998; Ведищева, 2004; Ванюшин и др., 2015; Каев, Ромасенко, 2017).

На Курильских островах расположено 3997 рек. К особенностям островных рек можно отнести то, что основное питание они получают из грунта. Литологический состав пород Курильских островов, сформированный современным вулканизмом, обуславливает глубокую циркуляцию подземных вод и интенсивный их выход в ложе рек и озер. По этой причине, величина грунтового питания для рек Курильских островов составляет для среднего по водности года около 50% годового объема, в то время как для большинства рек о. Сахалин эта величина колеблется от 20 до 30% (Ресурсы..., 1964; Гриценко, 2012).

На острове Итуруп основными можно назвать реки Куйбышевка (длина 28 км, площадь бассейна 165 км², берет начало в центральной части острова), р. Курилка (длина 22 км, площадь бассейна 156 км², берет начало с хребта Грозный), р. Славная (длина 23 км, площадь бассейна 145 км², вытекает из оз. Славное), р. Рейдовая (длина 18 км, площадь бассейна 138 км², берет начало с хребта Грозный).

На островах насчитывается 1099 озер общей площадью 114 км². Встречаются лагунные. Дельтовые и пойменные озера. Очень редко завальные водоемы. К особой группе можно отнести вулканические озера. На острове Итуруп крупными считаются: оз. Красивое (5,7 км²); оз. Благодатное (4,0 км²); оз. Доброе (2,7 км²); оз. Славное (2,7 км²).

О. Итуруп – наиболее крупный остров архипелага вулканического происхождения вытянут с северо-востока на юго-запад на 200 км. Ширина его составляет от 6,5 до 30 км, площадь – 3200 км², наивысшая точка на острове 1634 м.

Водные биологические ресурсы южных Курильских островов изучены достаточно полно по сравнению со средними и северными Курильскими островами (Гриценко и др., 2000; Рыбы Курильских островов, 2012). Помимо

тихоокеанских лососей в водах, омывающих южные Курильские острова добывают минтай, треску, палтусов, морских окуней, сайру, камбал, терпугов, миктофид, морского ежа, кальмаров, кукумарию (Саускан, 1996).

Виды, не играющие серьезного промыслового значения на островах: сахалинский таймень – *Parahucho perryi*, гольцы *p. Salvelinus*, миноги *p. Lethenteron*, малоротые корюшки *p. Hypomesus*, бычки-подкаменщики сем. Cottidae и бычки сем. Gobiidae, трех и девятииглые колюшки *p. Gasterosteus* и *p. Pungitius*, дальневосточные красноперки *p. Tribolidon* и другие практически не изучены, а имеющиеся данные весьма противоречивы (Сидоров, 2005).

На южных Курильских островах существует естественное воспроизводство 4 - х видов тихоокеанских лососей: горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, кеты *O. keta*, нерки *O. nerka* и чавычи *O. tshawytscha*. Промысловыми видами являются горбуша и кета, как естественного происхождения, так и разводимые на лососевых рыбоводных заводах о. Итуруп. Нерка вылавливается в небольших количествах, причем часть нерки является «транзитной», воспроизводящейся в других регионах Дальнего Востока. В уловах также единично встречается сима и кижуч, мигрирующие в районы воспроизводства и, очень редко – чавыча.

В 1911 г промысел тихоокеанских лососей в районе южных Курильских островов начали японские рыбаки. Они активно осваивали прибрежные воды островов Кунашира, Шикотана и Итурупа. Основу промысла составляла горбуша, меньшие уловы приходились на кету. Помимо этого, в водах Южных Курил японцы активно добывали треску, сельдь, крабов, водоросли (ламинария) (Казарновский, 1987).

1.2. Горбуша южных Курильских островов

Горбуше свойственны значительные годовые колебания размеров тела. В урожайные годы она часто бывает мельче, чем в не урожайные. Различия в размерах производителей горбуши четных и нечетных лет, а также в

зависимости от сроков подходов впервые была отмечена Кагановским (1949). В большинстве районов воспроизводства самцы горбуши крупнее самок. Однако у летней горбуши Южных Курил самцы мельче самок, а у осенней самки и самцы размерами не различаются (Иванков, Шершнева, 1968). Меньшие размеры самцов в данном случае объясняются, по мнению Иванкова тем, что самцы, имеющие более выраженный в сравнении с самками брачный наряд (в том числе и «горб»), менее приспособлены к нересту в мелководных реках и ручьях острова. При проведении наблюдений на нерестилищах часто можно видеть, как в период постройки самкой горбуши нерестового гнезда у находящегося рядом самца «горб», а иногда и даже вся верхняя половина тела находится над водой. Эти самцы в подобных условиях чрезвычайно неповоротливы, часто ложатся на бок и явно уступают своим более мелким соперникам. Самки же, поскольку высота тела у них даже в период нереста меньше, чем у самцов, успешно участвуют в нересте. Таким образом, и на нерестилищах в данном случае идет отбор мелких тугорослых особей (Иванков, 1985).

Единого мнения относительно изменения размеров горбуши от начала к концу хода нет. Так: Кагановский (1949) отмечал, что изменение размеров горбуши на протяжении одного сезона заключается в некотором увеличении длины и веса самцов и самок от начала к концу сезона. Семко (1954) отмечал, что от начала к разгару хода горбуши размеры производителей уменьшаются, а во второй половине хода вновь увеличиваются. Иванков (1967 б) отмечал неоднородность нерестовых популяций горбуши разных районов ареала. В среднем за несколько лет, лососи раннего хода были меньше по размерам горбуши позднего хода. Поздняя южно-курильская горбуша по размерам сходна с поздней нерестующей горбушей британской Колумбии (54,4 см). Наоборот, ранняя, южно-курильская горбуша имеет близкие размеры с популяциями горбуши, нерест которой происходит в более ранние сроки в других районах воспроизводства: (Материковое побережье Охотского моря,

Камчатка, Приморье, западный Сахалин), т.е. с популяциями типичного летнего хода (42,0 - 49,3 см) (Иванков, 1967 а). Каев и Чупахин (2003) также описывали изменения биологических показателей рыб в течение нерестового хода. При анализе собранных ими данных видна сравнительно хорошая согласованность изменения длины, массы тела рыб и плодовитости самок, проявляющаяся в общей тенденции сначала уменьшения значений, а затем их роста, при этом во всех случаях для периодов их высоких значений характерна большая межгодовая изменчивость.

Горбуша позднего срока хода обычно крупнее, что связано с различиями в скорости и в продолжительности периода роста в течение второго года жизни у ранних и поздних мигрантов (Каев, Ромасенко, 2001; Каев, Чупахин, 2003). Несмотря на постепенное увеличение размеров самок в течение хода, в начале его у самок обычно несколько большая плодовитость.

Сведения о биологических показателях горбуши южных Курильских островов и причинах их изменений в течение нерестового хода и в различные годы можно обнаружить в ряде, посвященных ей работ. Как правило, размеры тела, абсолютная плодовитость и соотношение полов у горбуши коррелируют с численностью приходящих на нерест рыб. У поколений нечетных лет изменения количественных и качественных показателей относительно средней величины носит более стабильный характер, чем у поколений четных лет. В исследованиях Ефанова и Чупахина (1982) предпринята попытка связать биологические показатели горбуши южных Курильских островов с колебаниями численности и выяснить влияние биологических показателей на эффективность воспроизводства. В конце 1960 - х и в 1970 - ые годы произошли существенные изменения численности горбуши. Поколения четных и нечетных лет стали почти равно урожайными. Это привело к изменению биологических показателей. Так, соотношение полов сдвинулось в сторону увеличения числа самок. Также было обнаружено, что у горбуши высокоурожайных поколений размеры тела, абсолютная плодовитость и

упитанность ниже, чем у низкоурожайных поколений (Кагановский, 1949; Ефанов, Чупахин, 1982; Иванков, 1984). Тем не менее, несмотря на то, что уловы горбуши в четные и нечетные годы были приблизительно одинаковыми, в нечетные годы средняя длина, плодовитость и упитанность были выше, чем в четные. Также в нечетные годы доля самцов в возврате была несколько больше, чем самок. При этом, соотношение полов у молоди горбуши южных Курильских островов, скатывающейся из рек и нагуливающейся у берегов островов, составляло 1:1. (Иванков, 1984; Heard, 1991). Ефанов и Чупахин (1982) отмечали, что для южно-курильской горбуши в целом характерно постоянное доминирование самцов в нерестовых скоплениях, однако у высокоурожайных поколений относительное количество самок больше, чем у поколений низкой и средней численности.

Преднерестовые скопления горбуши основных районов воспроизводства формируются за сотни миль от берегов и имеют определенную биологическую структуру (Шубин, Коваленко, 2000), в частности, как и при миграции в реки наблюдается доминирование самцов среди ранних мигрантов (Каев, Чупахин, 2002).

По мере нерестовой миграции меняется соотношение полов и размеров тела самцов и самок. Как правило, для первых подходов горбуши характерно заметное преобладание доли самцов на фоне характерной для нерестовой миграции лососей тенденции плавного и постепенного снижения их доли от начала к концу хода. Со временем доля последних уменьшается, а количество самок, наоборот, увеличивается (Ефанов, Чупахин, 1982).

В ряде районов воспроизводства горбуши наблюдается несколько подходов производителей на протяжении нерестового хода. Реальность отдельных подходов горбуши подтверждается тем обстоятельством, что они существуют и хорошо различаются ещё в море далеко от берегов, что ещё в море они обладают структурой свойственной нерестовому ходу в реках

(закономерное изменение доли самцов и размеров рыб от начала к концу хода) (Шубин, Коваленко, 2000).

Природа этих подходов разными авторами оценивается по-разному. Так, В. Н. Иванков (1986), впервые описавший этот феномен, считает такие подходы сезонными расами. О. Ф. Гриценко (1981) объясняет это явление частичным перекрытием нерестовых ареалов двух локальных популяций, различающихся сроками нерестового хода и нереста.

На основании многолетних исследований было показано, что горбуша на азиатском побережье подразделяется на три группы популяций: япономорскую, охотоморскую и западно - берингоморскую, названные по районам (морским бассейнам) размножения.

Следующим уровнем являются устойчивые региональные комплексы, совпадающие во многом с промыслово - статистическим районированием: Сахалинский, Материкового побережья Охотского моря, Западно-Камчатский, Восточно-Камчатский, Южно-Курильский, Амурский, Приморский. Между ними существует изоляция расстоянием. Горбуша этих комплексов различается динамикой численности, условиями воспроизводства, биологическими характеристиками и генетическими показателями и разнообразием влияния различных факторов на численность подходов в зависимости от районов нереста.

И, наконец, на нижнем уровне находится горбуша отдельных рек или групп рек. Так, особенностью популяционной структуры сахалинской горбуши является мозаичность расположения нерестовых ареалов популяций низшего иерархического уровня, при которой в ареал популяции воспроизводящейся во множестве малых рек, вклинивается ареал популяции большой реки.

В северной части материкового побережья Охотского моря выделяются четыре группы популяций связанные с гидрологическими формами, обладающими уникальными физико - химическими характеристиками и, различающимися качественным составом планктонных сообществ: тауйская,

ольская, ямская и гижигинская. Группы популяций, в силу различий условий существования, характеризуются специфической динамикой численности, биологическими показателями, структурой чешуи, морфологией и темпом роста. В пределах этих групп популяций существуют популяции, приуроченные к отдельным речным бассейнам. Камчатская горбуша образует обособленные региональные комплексы, характеризующиеся достоверным уровнем генетического своеобразия, которые можно выделять в смешанных уловах. Это позволило выделить рыбопромысловые районы, более или менее соответствующие популяционным комплексам, а также установить, что в крупных реках воспроизводятся самостоятельные популяции, а в Карагинском районе, где реки не велики, одна популяция воспроизводится во множестве рек (Гриценко и др., 1987).

Горбуша о. Итуруп принадлежит, по мнению Гриценко (1981), к охотоморской популяции и представлена двумя локальными группами, относящимися к охотоморской летней и охотоморской осенней горбуше (популяции второго ранга). В местах перекрытия ареалов межпопуляционная скрещиваемость ограничена пространственно-временной изоляцией, так как представители разных групп нерестятся в разные сроки и используют для нереста разные участки рек. Две группы горбуши ведут себя по отношению друг к другу в местах перекрытия ареалов как сезонные расы. В морской период жизни представители двух групп нагуливаются в разных районах океана (Гриценко и др., 1987).

К Курильской гряде горбуша подходит с юга широким фронтом, протяженностью 600 - 700 миль, и появляется почти одновременно у северных и южных Курильских проливов. Горбуша одновременно мигрирует через северные и южные Курильские проливы и распространена по всей акватории, а в урожайные годы и к востоку от Курильской гряды. Через пролив Екатерины горбуша в большом количестве не идет, что подтверждается безуспешными попытками дрейфтерного лова в этом районе. В то же время, В. М. Чупахин

(1973) отмечает, что в заливе Куйбышевский около западной оконечности о. Итуруп горбуша подходит именно со стороны пролива Екатерины - с запада и мигрирует вдоль берега на северо-восток. Отмечено, что именно в р. Куйбышевка горбуша представлена преимущественно ранней формой.

Первые промысловые уловы горбуши в водах о. Итуруп в течение ряда лет отмечались в начале июля, а последние – в начале октября. Рунный ход охотоморской осенней горбуши на Южных Курилах и острове Хоккайдо отмечен в сентябре (Гриценко и др., 1987). Столь продолжительная по времени миграция горбуши в сравнительно короткие реки связана, по мнению Иванкова (1967 б) с ходом на нерест особей двух сезонных рас летней и осенней, по мнению О.Ф. Гриценко (1981) – подходами производителей разных локальных популяций.

Для выяснения статуса сезонных форм необходим молекулярно-генетический анализ, а до его проведения, на наш взгляд корректнее называть горбушу разных сроков хода сезонными формами.

Ранняя и поздняя сезонные формы горбуши, также называемые «летней» и «осенней», часто нерестятся в одних и тех же районах побережья, и даже одних и тех же реках. Так, на восточном побережье о. Сахалин воспроизводится как летняя горбуша, мигрирующая для нереста в верховья и верхние притоки крупных рек (Поронай, Найба, Лютога и др.), так и осенняя, преимущественно нерестящаяся в основном русле небольших сахалинских водотоков или в притоках первого порядка. Между сроками хода сезонных форм горбуши, при их невысокой численности, могут наблюдаться паузы протяженностью до двух - трех недель. В море представители этих темпоральных группировок имеют соответствующие различия в показателях зрелости гонад и удаленности основных скоплений от побережья (Шубин, Коваленко, 2000; Радченко и др., 2010).

Летняя горбуша, нерестящаяся в верховьях рек на мелководных участках мельче по размерам, чем осенняя горбуша нерестящейся в низовьях реки на

более глубоководных участках (Иванков и др., 1971). Подобное отмечал Берг (1948): нерка, нерестящаяся в ключах (мелководные нерестилища) мельче и высота тела у неё ниже, чем у одновозрастных рыб из оз. Курильского, откладывающих икру на глубоководных нерестилищах. Таким образом, условия размножения являются определяющими в формировании определенного экотипа лососей.

При смене сезонных группировок (форм) отмечается временное увеличение в уловах доли самцов на фоне характерной для нерестовой миграции лососей тенденции плавного и постепенного снижения их доли от начала к концу хода (Каев, 2003).

Горбуша в реках острова Итуруп нерестится в основном с сентября до начала ноября. Для размножения основная масса горбуши избирает русла рек, протоки, ручьи, характеризующиеся определенным составом грунта, скоростью течения и другими показателями. Температура воды во время нереста колеблется от 6,2 до 13,8 °С, насыщение воды кислородом 38 - 98%, рН 6,7 - 7,2, в местах с более быстрым течением скорость которого на нерестилищах составляет от 24 до 102 см/с, в среднем 48 см/с. на перекатах, где дно имеет галечно - гравийный грунт со значительной примесью песка, с преобладанием фракций размером 4 - 8 см, местами встречающихся булыжников с примесью леса и ила в незначительных количествах. Самки выбирают места, где преобладают глубины от 20 - 50 см, реже 100 - 150 см, роют хвостом две – три ямы глубиной около 30 сантиметров, в эти гнезда откладывают икру, засыпают ее грунтом, образуя один нерестовый бугор площадью 1,2 - 2,0 квадратных метра. Соотношение полов (самцы: самки) в нерестовом стаде составляет 1,5 : 1,0. Расчистку грунта, копание ям и устройство бугров рыбы ведут круглые сутки. Индивидуальная плодовитость самок изменяется от 800 до 2400 икринок. Выметывание икры приурочено к сумеречному и ночному времени. В годы мощных подходов она, как правило, ниже, чем у малочисленных поколений, что связано с соответствующей разницей в размерах рыб. При этом

отмечается также перекопка ранее устроенных гнезд. Горбуша выметывает икру 2 - 3 порциями. Самцы участвуют в нересте с несколькими самками, причем около одной, готовой к метанию икры, собирается несколько самцов. Некоторое время бугор охраняется, а затем обессиленные рыбы сносятся течением и погибают. Нерест продолжается от 1 - 3 до 8 дней. В пасмурную дождливую погоду бугры сооружаются быстрее. Оптимальной плотностью заполнения нерестилищ горбуши следует считать 207 производителей на 100 м² нерестовой площади. За период эмбрионально – личиночного развития гибнет в среднем 11 % икры. На степень выживаемости южно-курильской горбуши в речной период жизни промерзание нерестилищ не оказывает летального действия, как на амурскую или охотскую горбуши, поскольку зимы на Южных Курилах мягкие и снежные, реки зимой не покрываются льдом и нерестилища не промерзают (Чупахин, 1975; Смирнов, 1975; Heard, 1991; Lichatowich, 2001).

Развивающаяся икра горбуши омывается водой, находящейся в непрерывном обмене с русловым потоком. В зависимости от климатических условий районов нереста и сроков икрометания продолжительность развития варьирует в широких пределах. На Камчатке 110 - 130 дней, в южных реках о. Сахалин икра, отложенная в начале нереста, инкубируется 1,5 - 2 месяца, при нересте в середине сентября – 3 месяца, после которых до выхода из грунта проходит еще 5 месяцев. После гибели родителей из икринок появляются мальки, остающиеся в бугре до весны. Горбуша выходит из гнезд при длине 28 - 32 мм. С апреля до начала июля, в зависимости от района обитания, они скатываются в море, достигнув длины 3 - 3,5 сантиметра. Миграция в море может начаться вслед за выходом из грунта или после нескольких дней пребывания в районе нерестилищ. Молодь ведет стайный образ жизни (Смирнов, 1975).

На Южных Курилах сезонные колебания интенсивности ската определяются в основном колебаниями уровня рек (Чупахин, 1975; Гриценко и др., 1987).

В массе горбуша скатывается при относительно высоком уровне воды. Однако, при аномально высоких паводках, сопровождающихся резкими колебаниями уровня, происходит преждевременный скат личинок с еще не рассосавшимся желточным мешком. Гибель таких личинок, несомненно, очень значительна (Чупахин, 1973). Подобные явления в южных районах ареала горбуши (о. Сахалин, южные Курильские острова) нередки. Этому способствует размыв дна речного русла и вынесение из гнезд в речной поток личинок, не подготовленных к скату, которые становятся добычей хищных рыб – гольцов, кунджи, симы. Скат личинок с большим остатком желтка может быть также популяционной особенностью горбуши Южных Курил (Гриценко и др., 1987).

Горбуша адаптируется к морской воде быстрее, чем другие виды лососей. Так, скатившись в апреле из рек, горбуша сразу уходит за прибрежную рифовую гряду, в районы с высокой соленостью, тогда как основная масса кеты до августа задерживается в прибрежных опресненных мелководьях (Бирман, 2004).

Однако и горбуша, выйдя за пределы опресняемой реками зоны, в воды с океанической или близкой к ней солёностью, медленно отходит от берегов. Во многих районах она задерживается недалеко от места впадения рек, из которых скатилась, почти до зимы. Наиболее продолжительно пребывание молоди горбуши в юго-западной, наиболее теплой, части Охотского моря, прогреваемой течением Соя. В ноябре в этом районе сохраняются еще поверхностные температуры 4 - 8 °С. У входа в южные Курильские проливы (Буссоль, Фриза) скопления молоди встречаются даже в декабре, а выйдя в океан, они задерживаются в непосредственной близости от этих проливов до конца декабря (Бирман, 2004).

1.3. Факторы, оказывающие влияние на формирование патологий семенников у горбуши

Первые наблюдения аномалий гонад производителей тихоокеанских лососей были проведены в 1998 г. при изучении морфофизиологического состояния производителей кеты, используемых на лососевых рыболовных заводах Дальнего Востока. В 1998 г. у самцов кеты впервые были отмечены разнообразные и многочисленные отклонения (или аномалии) в строении половых желез, позже были описаны фенотипические отклонения и у самцов горбуши (Mikodina et al., 1999, 2000; Микодина и др., 2000; Смирнов и др., 2011 Gritsenko et al., 2000; Микодина и др., 2002; Пукова, 2002 а; Микодина, 2015; Углова и др. 2017 б). Половые железы таких самцов отличались от описанного Кулаевым (1994, 1998) нормального строения семенников циприноидного типа, к которому относятся и гонады самцов тихоокеанских лососей. При этом была показана возможность оценки состояния половой системы горбуши и кеты и перспектив их размножения на основе использования в качестве биоиндикатора фенотипические отклонения семенников (Микодина и др., 2002).

Развитие, строение и функционирование репродуктивной системы рыб является одним из важных показателей состояния организма и популяции в различных условиях обитания. Одним из показателей влияния среды обитания могут быть нарушения в строении органов, в том числе, репродуктивных. Так биотестирование водной среды в водоемах Норило - Пясинской водной системы с помощью рыб как тест – объектов показало, что превышение пределов адаптационных возможностей у рыб приводит к неспецифическим реакциям, таким как нарушение гомеостаза, и как следствие деградации органов и систем в различной степени. В ходе исследований водоемов с высоким уровнем загрязнения было показано, что поражение систем в организме рыб достигало 100%, в том числе и репродуктивной. Оценка патологоанатомического состояния внутренних органов и доли фенотипических отклонений выявила тесную связь между загрязнением водоема и степенью повреждения

организма рыб (Савваитова и др., 1995; Есин, 2017). Возрастание доли сиговых рыб с патологиями гонад (фенодевиантами) было обнаружено и при нефтяном загрязнении Ладожского озера и бассейна р. Печоры (Госькова, и др., 2015).

При исследовании радужной форели *Oncorhynchus mykiss* в неадекватных абиотических условиях также были зарегистрированы случаи появления фенодевиантов у производителей (Павлов и др., 2010). Исследования радужной форели в условиях высокогорья Вьетнама показали наличие у большинства двухлеток деформированных гонад, что связывают с неблагоприятными факторами внешней среды, под влиянием которых в теле производителей происходит интенсивное ожирение полости тела и внутренних органов, приводящее к сдавливанию и деформации гонад. При этом часть генеративной ткани подвергается резорбции (Микодина, и др., 2000; Микодина и др., 2005; Микодина и др., 2013; Микодина, 2015; Пукова и др., 2002; Павлов и др., 2010; Смирнов и др., 2011). Это свидетельствует о нарушении иммунологических и биохимических механизмов гомеостаза и может приводить не только к снижению резистентности к заболеваниям, но и к увеличению смертности (Моисеенко, Лукин, 1999; Валедская, 2005; Пронина и др., 2015). Ещё одним примером является обнаружение фенодевиантов у стерляди *Acipenser ruthenus*, в Кармановском рыбхозе, возникших в процессе зоотехнических мероприятий, а также, возможно, в связи с авитаминозом или нарушением минерального обмена (Подушка, Коновалов, 2003). По мнению Савваитовой (1995) существует связь на популяционном уровне между загрязнением водоёма и жизнеспособностью рыб, выявленная на основе анализа морфологии гонад и доли девиантных особей. При увеличении доли особей с патологиями гонад (фенодевиантами) можно также говорить о выходе этих рыб за пределы адаптивных возможностей и, как результат, нарушении гомеостаза.

Описанные аномалии в строении гонад тихоокеанских лососей могут быть связаны не только с загрязнением среды обитания, поскольку рыбы с

патологиями воспроизводительной системы ловились и вдали от побережий в период преднерестовых миграций в 200-мильной экономической зоне России.

На наш взгляд, высокую частоту встречаемости отклонений в строении гонад самцов тихоокеанских лососей российского Дальнего Востока вряд ли можно рассматривать в связи с загрязнением среды обитания. Кроме заводских особей, отмечена встречаемость патологий и у лососей, воспроизводящихся в чистых реках естественным путем, и у самцов, пойманных вдали от побережья в период морских преднерестовых миграций (Микодина, Пукова, 2002).

У любого организма существует диапазон толерантности и оптимума условий для нормального развития, выход, за пределы которого сопровождается дестабилизацией онтогенетических процессов (Никольский, 1974). Температура среды – главный фактор оказывающий влияние на развитие пойкилотермного организма (Павлов и др., 2010). Для горбуши оптимальный диапазон температуры составляет в прибрежных районах во время нерестовой миграции 8,0 - 12,5 °С (Карпенко, 1998). Для скатившейся молоди 4 °С становятся термическим порогом ниже которого (3,5 - 3,7 °С) молодь голодает (Бирман, 1985; Иванков, 1984). Взрослые особи стараются избегать районов моря, где температурный порог ниже 3,5 °С (Бирман, 1985; Иванков, 1984). А при температуре 19 °С и выше снижается способность производителей подниматься вверх по течению (Jeffries et. all., 2014; Saito et. all., 2016).

На воспроизводительную систему, также как и на весь организм в целом, температурный фактор оказывает непосредственное влияние и при определенных условиях изменение температуры может спровоцировать патологическое развитие репродуктивной системы. Так установлено что при культивировании радужной форели в условиях, выходящих по ряду параметров за пределы толерантных диапазонов, гонады развиваются с нарушениями (Павлов и др., 2010). В литературе встречаются данные о влиянии условий воспроизводства на процесс раннего гаметогенеза и возможных последствиях этого у горбуши. Отмечается, что развитие гонад ускоряется при более высокой

температуре инкубации икры и выдерживания личинок. А при снижении температуры до критического порога – замедляется (Зеленников, Федоров, 2005). Также температура воды является важнейшим фактором, оказывающим существенное влияние на физиологические процессы рыб в периоды, предшествующие созреванию и овуляции икры (Моисеева и др., 2014). Высокая температура, фотопериод, солёность воды, концентрация в воде кислорода и величина рН – эти и другие факторы, влияют на формирование воспроизводительной системы у лососёвых рыб. Выход за пределы толерантного диапазона может приводить к асинхронности в развитии половых клеток, изменению продолжительности тех или иных фаз оогенеза в нетипичных для лососёвых рыб условиях развития (Pankhurst et al., 1996; Pornsoping et al., 2007; Павлов и др., 2010).

Тихоокеанские лососи в своем жизненном цикле проходят ряд последовательных, существенно различающихся периодов: эмбриональный, пресноводный, морской, преднерестовый и нерестовый (Dittman, Quinn, 1996; Ардашев, Подлесных, 2005). В каждом периоде наблюдаются особенности структурно - функционального состояния нейроэндокринной, водно-солевой, метаболической, иммунной и воспроизводительной систем. В организме происходят изменения, которые обеспечивают формирование генерации половых продуктов и их созревание. Организм в период воспроизводства, как и при стрессе, перестраивается по принципу адаптационного синдрома по Селье (1960) перераспределяется энергия ионного гомеостаза (Ардашев, Подлесных, 2005; Микряков, Мартемьянов, 2015). Анадромные рыбы в течение онтогенеза неоднократно меняют среду обитания. Пресноводный период жизни сменяется обитанием в солоновато-водной среде эстуариев (7 - 32 ‰), в прибрежных водах морей. Во время нагула рыба переходит в воду Тихого океана с солёностью 34,5 ‰. При анадромной миграции смена среды происходит в обратном направлении: из солёных океанских вод рыбы через опреснённые прибрежные участки и эстуарии мигрируют в пресные воды рек для

размножения. Как правило, при переходе из одной среды в другую меняется и температура воды. Воздействие различных факторов и их сочетаний определяет изменение гормонального фона. У тихоокеанских лососей изменение температуры и солёности в процессе осенней (к местам зимнего обитания) и весенне-летней (преднерестовой) миграциях предполагают сезонные и межгодовые различия в их проявлениях. Во время миграции к побережью температура океанской среды меняется с 2 - 3 °С до 14 - 15 °С.

При этом, несомненно, изменения происходят и во внутренних системах организма, тканях, мышцах и органах.

Для горбуши дополнительным мощным видовым фактором развития становится экстремально быстрое половое созревание (в среднем не более трёх месяцев от ранней III до V стадии зрелости). Изменения условий внутренней и внешней среды организма также являются факторами, приводящими к возможности образования патологии. Так в процессе полового созревания у горбуши несколько раз происходит смена гормонального фона: во время дифференцировки пола, в периоды формирования ооцитов и фонда половых клеток, и перед выметом половых продуктов. Дважды в жизненном цикле изменяется солёность среды обитания, сопровождающаяся изменением её температуры. Организм горбуши испытывает стресс как во время ската из рек в океан, так и нерестовой миграции при переходе из морской воды в пресную, связанный с изменением осморегуляции. Эти переходы сопровождаются кроме изменений температуры воды также содержанием в среде разной концентрации макро- и микроэлементов, в т.ч. азотистых веществ и фосфатов, накопления свободной углекислоты, разностью рН, растворённого в воде кислорода (Смирнов, 1975). Помимо вышеизложенного, ещё одной причиной появления нарушений в строении гонад у лососей может быть особенность становления пола у горбуши, которое происходит в два этапа. На первом этапе у всех зародышей формируются яичники (протогиния). В период массового вылупления гонады горбуши не различаются, все они являются яичниками и

содержат как гонии, так и ооциты периода ранней профазы мейоза, преимущественно в состоянии зиготены. После вылупления у части личинок происходит передифференцировка яичников в семенники. И только в возрасте двух месяцев после вылупления, перед выходом личинок из гнезд, по генотипическому состоянию гонад можно определить пол особи (Зеленников, Федоров, 2005; Федоров, Зеленников, 2009). Исследования репродуктивной системы молоди лососей показали, что в речной период оогенеза, в период эстуарного и начального морского нагула происходит нормальное развитие семенников и яичников без патологических изменений (Пукова, 2002 б). В это время гистоморфология половых клеток не имеет патологических отклонений и признаков резорбции в гонадах не обнаруживается. Описание половых желёз и клеток соответствует норме. Наличие аномалий и в прибрежный период жизни также не зафиксированы (Микодина и др., 2004).

Основные изменения в организме наблюдаются, как правило, в стадии завершения морского нагула и преднерестовой миграции (Пукова, 2002 а, б). Исследования показывают, что на формирование пола рыб влияют многие параметры: возраст, стресс родителей, изменение концентрации аминокислотного состава тканей организма, при изменении рН воды, разница в амплитуде температуры воды при инкубации икры (Schaik et al., 1983; Rabin, 1985; Чебанов, 1997). При реверсии пола у молоди лососёвых рыб гормональные перестройки организма могут провоцировать возникновение и образование деформаций половых желёз рыб (Павлов и др., 2010). Так было показано, что в условиях высокогорья Вьетнама у молоди радужной форели отмечаются, деструкция части половых клеток, что, по мнению авторов исследования, может быть следствием как высокой температуры воды, угнетающе действующей на физиологическое состояние рыб, так и индукция инверсии пола, проводимой авторами эксперимента (Павлов и др., 2010).

Тихоокеанские лососи погибают после единственного в своей жизни нереста. В общей биологии это явление названо апоптозом – генетически

запрограммированной смертностью, выражающейся в морфофункциональной деградации. Перед нерестом облик лососей рода *Oncorhynchus* существенно изменяется, это называют брачным нарядом, особенно сильно выраженным у самцов. У только входящих в реку взрослых рыб, ещё не имеющих признаков брачных изменений, зубов на челюстях нет, но в соединительной ткани по краям рта имеются неприкрепленные к челюсти, едва прорезавшиеся зубы. В реке тело рыб сплющивается с боков, у самцов на спине развивается большой килеобразный вырост – горб. Челюсти удлинняются и изгибаются, образуя у самцов настоящий крючковатый «клюв». На челюстях, костях неба и даже на языке появляются сильные изогнутые зубы. Кожа значительно утолщается, на ней проявляются тёмные пятна неправильной формы, очерченные изломанным и размытым тёмным контуром: на спине, боках и голове. Во время нереста голова и плавники становятся почти чёрными, тело коричневатым, а брюхо белым, чешуя почти не заметна, серебристая окраска исчезает. Между лучами спинного и хвостового плавника располагаются почти чёрные овальные пятна. У самок форма головы и тела изменяется слабо, спина становится темнее, чем у самцов, а брюшко остается светлым (Смирнов, 1975; Mikulin et al., 2003; Рыбы Курильских островов, 2012).

Незадолго до нереста наблюдается повышение активности гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной системы. Эндокринная регуляция физиологических процессов имеет большое значение на разных этапах жизнедеятельности, в особенности связанных с репродуктивным периодом (Ардашев, Подлесных, 2005). Также велико влияние каротиноидов в приспособлении лососей, связанных с процессами размножения и развития, а также в формировании брачного наряда (Смирнов, 1975). В кровотоке происходит выброс нейрогормонов. Гормоны гипофиза с током крови достигают интерреналовую железу и стимулируют выброс в кровь различных кортикостероидов (Munro, Pitcher, 1983), в том числе и кортизола (Idler, Truscott, 1972). Повышение уровня кортикостероидов в крови у лососей до

максимальных значений происходит на нерестилищах по причинам изменения солености среды, стресса от миграции, непосредственного полового созревания и голодания (Mc.Bride, 1986). Кортикостероиды осуществляют переход на катаболический путь обмена (Ванюшин, 2001) за счет ускорения глюконеогенеза – процесса образования глюкозы из не углеводных источников, в том числе белка. Перед нерестом в крови повышается содержание глюкозы, которая также расходуется на энергетические нужды организма. В преднерестовый период наблюдается резкое снижение количества депонированного жира в теле и различных органах и тканях, что свидетельствует об увеличении доли липолиза в энергетическом обмене (Смирнов, 1975; Ардашев, Подлесных, 2005; Микряков, Мартемьянов, 2015).

Вместе с активностью нейросекреторной системы повышается активность и симпатической нервной системы, и в крови возрастает концентрация катехоламинов. Которые в свою очередь увеличивают скорость поглощения кислорода через жабры за счет увеличения дыхания, жаберного тока крови, диффузионной емкости жабр и транспортной емкости крови, поскольку перед нерестом увеличивается потребление кислорода организмом и тканями (Смирнов, 1975; Ванюшин, 2001; Скулачев, 2014; Микряков, Мартемьянов, 2015). Происходит активизация ферментов участвующих в цикле Кребса. Также интенсифицируется генеративный обмен, резко возрастает расход запасных энергетических веществ. Концентрация холестерина, глобулинов, липопротеинов, ионов Mg^{2+} , фосфолипидов, аргинина, гистидина, содержание воды в тканях, кортизона и кортизола в крови нарастает. Если содержание многих органических веществ, в тканях рыб снижается, то в половых продуктах напротив, повышается. (Ванюшин, 2001; Ардашев, Подлесных, 2005; Микряков, Мартемьянов, 2015). Очевидно, что большая доля накопленного в море запаса жиров расходуется на развитие половых продуктов (Бирман, 2004). Цвет мяса изменяется с красного до бледно - розового за счет снижения содержания в нем каротиноидного пигмента астаксантина по причине его

мобилизации в коже и половых продуктах. Причем уменьшение количества пигмента при переходе рыбы из неполовозрелого в нерестовое состояние составляет от 23 до 41% (Слуцкая и др., 1996; Холоша, 1998; Пустовалова, 2007). С усилением признаков брачного наряда увеличивается показатель гидратации белков мяса. У горбуши без признаков нерестовых изменений в мясе он равен 3,19. На II - III стадии показатель возрастает до 3,72, а на IV стадии на одну весовую часть белков приходится 4,0 - 4,2 весовых частей воды (Пустовалова, 2007).

В период нереста происходит выметывание половых продуктов, требующее огромных энергетических затрат (Микулин и др., 2003; Скулачев, 2014).

Качественные характеристики мышечной ткани рыб претерпевают значительные изменения, связанные с потерей биогенных веществ (Бирман, 2004; Пустовалова, 2007). В обменные процессы включаются структурные фракции липидов и белков. Падают показатели холестерина, альбумина, гликогена, глобулина, процессы диссимиляции преобладают над ассимиляцией.

После нерестовый период у моноциклических рыб, таких как горбуша, является конечным в жизненном цикле. Производители сильно истощены, падают показатели гемоглобина, коллоидной устойчивости, осмотического давления сыворотки крови, содержание жира в тканях становится минимальным, а воды нарастает (Мартемьянов, 2004). Количество воды в тканях у горбуши на стадии – серебрянки - 0 (нулевой) составляет 71,6 %, на IV стадии доля воды возрастает до 76,5% (Пустовалова, 2007). Снижается функция нейроэндокринной системы (Микряков, Мартемьянов, 2015). Жизнедеятельность организма обеспечивается за счет энергетических запасов, отложенных в виде жира во время нагула в море в мышечной ткани и подкожно жировом слое (Melnikov et. all, 2017).

Первые «гонцы» горбуши появляются в реках о. Итуруп в конце июня – в середине июля. Интенсивный ход происходит в течение месяца и наблюдается

с середины августа до середины сентября. Уже находясь в заливах вблизи рек нереста, рыбы продолжают питаться (Иванков, 1968; Чупахин, 1975; Шунтов, 1994; Каев, 2003; Бирман, 2004; Гриценко, 2012).

В реках южного Сахалина и о. Итуруп горбуша нерестится с сентября по начало ноября (Чупахин, 1975; Каев, 2003). В мелких (коротких) реках рыбы начинают нереститься уже вскоре после захода в реку. Это отмечено для южно-курильских, южно-сахалинских (особенно по юго-западному Сахалину) рек, а также рек островов Хоккайдо, Хонсю и Британской Колумбии (Гриценко, 2012).

Как в прибрежной зоне, так и в сотнях миль в открытом океане во время нерестового хода у лососей встречаются особи и с низкими и высокими коэффициентами зрелости (КЗ), хотя общая тенденция увеличения среднего КЗ к берегам очевидна (Шунтов, 1994; Шунтов, Темных, 2011).

В начальный период нерестовых изменений рыба расходует в первую очередь липиды печени и мышц и после этого использованные резервы заменяются водой и начинается расход мышечных белков (Холоша, 1998). Горбуша за время нерестовой миграции теряет 17- 32% массы тела.

Часть внутренних органов атрофируется. Так кишечник у горбуши, теряет в массе 80 - 85%, поджелудочная железа вообще не обнаруживается визуально (Микулин и др., 2003). В печени обнаруживаются некротические явления, кровоизлияния, отеки (Post, 1987; Sindermann, 1990; Ferguson, 1995; Карасева, 2003; Гаврюсева, 2006).

Вследствие сильного истощения, вызванного нерестом, рыбы погибают (Микряков, Мартемьянов, 2015; Бердышев, 1968; Ванюшин, Бердышев, 1977; Ванюшин, 2001). Это происходит на фоне резкого увеличения содержания кортикостероидных гормонов (Смирнов, 1975; Ванюшин, 2001) и резкого деметилирования ДНК (Бердышев, 1968) практически во всех тканях гибнущей рыбы. Несомненно, в запуске феноптоза исключительная роль принадлежит половым гормонам. опыты показали, что если у нерки удалены гонады, то

такая рыба не погибает, и продолжительность ее жизни увеличивается в несколько раз (Robertson, Wexler, 1962 цит. Ванюшин, 2001). Таким образом, запрограммированная смерть организма закодирована в геноме гибнущего существа и представляет собой цепь биохимических событий, вызывающих в конечном итоге его самоуничтожение (Скулачев, 2014).

Несомненно, деградируют и внутренние органы и ткани, однако вряд ли те, назначение которых обеспечить единственный в жизни нерест.

Кроме гормональной перестройки организма, которая, несомненно, ведет к огромным как внутренним изменениям, так и изменению внешнего облика, влияние температуры окружающей среды одним из факторов является наличие достаточного количества пищи. В литературе описаны случаи, когда нехватка пищи и голодание кокани (жилой формы озерной нерки п-ова Камчатка) при большой скученности также приводила у самок к образованию различных патологий таких как: черные включения в гонадах, разрушение и резорбция половых клеток и различные уродства, которые в свою очередь влекут за собой нарушение репродуктивной функции (Лепская и др., 2017).

Еще одной из причин возникновения патологий и снижения репродуктивной функции воспроизводительной системы могут быть различные заболевания.

Нематоды семейства *Anisakidae* в личиночной стадии встречаются у тихоокеанских лососей, поражая преимущественно печень, мышцы, гонады (Гаевская, Ковалева, 1975).

Для половозрелых тихоокеанских лососей патогенным паразитом является нематода *Philonema oncorhynchi* паразитирующая также в гонадах, кишечнике и полости тела. Продукты жизнедеятельности нематоды приводят к слипанию внутренних органов.

Среди лососевых рыб у кижуча самые высокие средние показатели экстенсивности заражения 31,71% и интенсивности заражения 3,58 экз. У горбуши и чавычи показатели идентичные по экстенсивности и интенсивности

заражения и составляют по 20 % и 2,0 экз. экстенсивное заражение у кеты – 15 %, а интенсивность –1,90 экз. Голец по показателям зараженности занимает 5 место –13,33%; 1,5 экз. Показатели зараженности кунджи составляют 10 %; 1,0 экз. Самые низкие показатели экстенсивного заражения у нерки – 4,4% и интенсивное заражение – 0,71 экз. (Карманова, 1998).

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1. Сроки и места проведения работ

Материал для настоящего исследования был собран в 2008 - 2015 годах экспедициями ВНИРО. С 2010 по 2015 гг. автор принимала непосредственное участие в экспедиционных исследованиях.

В 2008 - 2010 годах были проведены ресурсные исследования с целью изучения подходов лососей в районе северного побережья о. Итуруп и оценки целесообразности организации там промысла.

Исследования показали, что промысел горбуши у северного побережья о. Итуруп эффективен и с 2011 г. он открыт в этом районе.

В период с августа по сентябрь 2010 года материал собирали на базе рыбцеха п. Рейдово, а так же Большом автономном траулере морозильнике (БАТМ) «Пиленга» и Большом морозильном рыболовном траулере (БМРТ) «Альтаир». Лов осуществляли рыболовецкие бригады ЗАО «Курильский Рыбак» с помощью ставных неводов у северного побережья о. Итуруп на участке от мыса Фриза до мыса Тепта (рис. 2.1.1).



Рисунок 2.1.1. Район работ в период в 2008 - 2010 гг.

В 2012 году исследования были продолжены с расширением географии района.

В 2013 - 2015 г. проводили наблюдения за преднерестовыми скоплениями горбуши в районе северного побережья о. Итуруп от м. Тепта до м. Фриза, непосредственно в устьях рек охотского побережья острова – Курилки, Рейдовой, а также и на забойках ЛРЗ «Курильский» и ЛРЗ «Рейдовое».

С 2011 по 2015 гг. материал собирали на базе рыбоперерабатывающего цеха п. Рейдово, рыбоперерабатывающего цеха Ясное, ЛРЗ «Курильский», расположенного на р. Курилка, впадающей в зал. Курильский Охотского моря; ЛРЗ «Рейдовое», расположенной на р. Рейдовой, впадающей зал. Простор Охотского моря, а также на реках Славная, Рыбацкая, Аргунь, Оля, где расположены естественные нерестилища горбуши (рис. 2.1.2).



Рисунок 2.1.2. Районы проведения исследований в 2010 по 2015 гг.

2.2. Методическое и технологическое обеспечение исследования

Работы проводили на базе ЗАО «Курильский рыбак» с использованием промышленных квот предприятия.

Переборки неводов осуществляли каждый день по мере заполнения ловушек рыбой и по погодным условиям. Во время массового хода рыбы,

переборки неводов осуществляли практически ежедневно по мере накопления рыбы в ловушке. При переборке неводов проводили визуальную оценку величины улова. Пойманную рыбу сдавали на транспортное судно «Санг Харбор», которым рыба доставлялась в охлажденном состоянии в течение 3 - 4 часа в п. Рейдово. По прибытию транспортного судна в порт рыба с помощью гидронасосов подавалась непосредственно в рыбоперерабатывающий цех. В рыбцехах каждый улов сортировали по видам с определением массовой доли каждого вида в улове. На биологический анализ из каждого улова отбирали случайные пробы горбуши. Общий биологический анализ рыб осуществлялся по общепринятым методикам (Правдин, 1966). Биологический анализ включал: измерения длины по Смитту (АС) (расстояние от вершины рыла до конца средних лучей хвостового плавника) и зоологической длины АД (от вершины рыла до конца чешуйного покрова) с точностью до 1 см, взвешивали (общая масса и масса порки) на электронных весах марки Tefal с точностью до 5 г, материал платформы / чаши: пластик, тарокомпенсация, автоматическое выключение. Массу гонад измеряли с помощью электронных весов марки tangent с точностью до 0,1 г. Стадию зрелости определяли по 6-ти бальной шкале, наполнение желудка – по 4-бальной шкале. Учитывали рыб с разными аномалиями гонад (Микодина, Пукова, 2002).

Лов горбуши во время всего периода исследований осуществлялся береговыми ставными неводами со следующими конструктивными характеристиками. Длина центрального крыла невода составляла 140 м. Диаметр центрального троса – 18 мм. Высота крыла изменялась в соответствии с рельефом дна от минимальной у берега до максимальной около ловушки. Крыло ставного невода набиралось из секций длиной 40 м с шагом ячеи от 80 до 120 мм. Вдоль верхней части крыла находилась «ловушка» в виде бордюра одинаковой высоты (2 м «в жгуте») с шагом ячеи 20 - 30 мм.

В конце крыла располагалась ловушка с подъемными дорогами (110*21*8 м). В ловушке использовались дели 187 текс *9 - 60 мм, 187 текс *6 - 30 мм, 187

текс* 6 - 20 мм. Садки в основном были изготовлены из дели 187 текс *6 - 30 мм, отдельные элементы из дели 187 текс*12 - 20 мм. Для предотвращения обьячеивания рыбы в местах наиболее вероятного контакта рыбы с сетным волокном использовалась мелкочейная дель.

Крыло невода начиналось на расстоянии 15 м от берега. Невода располагались друг от друга на расстоянии от 4 до 8 км.

Вылов рыбы из устьев рек осуществляли бригады ЛРЗ «Курильский» и ЛРЗ «Рейдовое». Биологический анализ проводили непосредственно в цехе ЛРЗ.

Аномалии гонад (фенодевианты) определяли визуально согласно «Методическим рекомендациям по изучению фенодевиантов семенников у дальневосточных лососей» (Микодина, Пукова, 2002).

Для подтверждения визуального определения стадии зрелости семенников горбуши приготавливали гистологические препараты с сериями сагитальных срезов толщиной 4-6 микрон. Приготовление гистологических препаратов осуществляли по рекомендациям Е.В. Микодиной с соавторами (2009) на автоматизированном гистологическом оборудовании. Пробы обезвоживали путем их проведения через спирты возрастающей концентрации с помощью автомата для гистологической обработки тканей карусельного типа STR - 120. Заливку в парафин обезвоженных проб осуществляли на заливочной станции ЕС-350. Срезы для гистологического исследования изготавливали на салазочном микротоме «Microm HM 440E». Окраску осуществляли квасцовым гематоксилином по Эрлиху с окраской эозином. Фотографии готовых гистологических препаратов сделаны с помощью компьютерной системы анализа изображений Optimas с автоматической видеокамерой Leica DC при увеличении окуляра 10× и объективов 20, 40×. Всего было проведено 21555 биологических анализов и проведено 5100 исследований семенников на фенодевианты.

Объем собранного и обработанного материала представлен в таблице 2.2.1.

Таблица 2.2.1. – Районы сбора материала и количество проведенных биоанализов горбуши, экз.

Район промысла	Год							
	2008г.	2009г.	2010г.	2011г.	2012г.	2013г.	2014г.	2015 г.
Северное побережье острова Итуруп	950	1300	749	650	601	500	650	902
Курильский залив	-	600	800	100	550	900	650	800
залив Простор	-	-	618	83	900	1100	550	850
р. Курилка	550	450	675	700	700	841	200	-
р. Рейдовая	-	296	370	477	341	760	200	-
р. Рыбацкая	-	-	50	-	-	-	-	-
р. Оля	-	-	50	-	-	-	-	-
р. Аргунь	-	-	50	-	-	-	-	-
р. Славная	-	-	42	-	-	-	-	-

Статистическую обработку данных производили при помощи компьютерной программы Microsoft Office Excel.

ГЛАВА 3. ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ СТРУКТУРА ПОДХОДОВ ГОРБУШИ О. ИТУРУП

Величина промысловых уловов тихоокеанских лососей остается одной из наиболее распространенных характеристик состояния запасов. Более того, для крупных географических регионов эта характеристика остается едва ли не единственной получаемой методом прямого учета, в то время как при получении других, в различной степени используются экстраполяционные подходы (Henderson, Graham, 1998; Hiror, 1998; Kope, Wainwright, 1998; Radchenko, 1998; Радченко, 2006).

Основные закономерности динамики численности горбуши также установлены на основе анализа промысловой статистики. Поколения четных и нечетных лет представляют собой темпорально изолированные популяции и, как правило, существенно различаются уровнем численности нерестового стада и потомства. Модели динамики уловов горбуши очень часто дают сбои, вызванные резкими отклонениями фактических величин от ожидаемых. В отдельных случаях происходят явления «смены доминант», как правило, начинающиеся с резкого падения численности доминирующей популяции ниже среднего уровня численности популяции смежных лет (Радченко, 2006).

Хорошо известно, что урожайность поколений и величина промыслового запаса горбуши, как и других видов проходных лососей, определяется выживанием (смертностью) на трех основных этапах жизненного цикла, происходящих последовательно в пресных водах, в прибрежных морских водах и на нагульных акваториях в открытых водах дальневосточных морей и субарктической Пацифики. Каждый из этапов может существенно отразиться на итоговой численности лососей и, в конечном счете, на величине их нерестовых подходов (Шунтов, Темных, 2010).

Первостепенное значение для оценки статуса популяций и их динамики имеет оценка состояния нерестового фонда лососей. Географические и гидробиологические условия на нерестилищах и различные антропогенные

факторы, являются тем значимым фоном, от состояния которого зависит эффективность естественного воспроизводства лососей. Но главным количественным показателем на пресноводном этапе, в качестве первого ориентира успешности предстоящего размножения, являются количество пришедших на нерест производителей (заполнение нерестилищ). Важную информацию об эффективности воспроизводства лососей дают количественные оценки ската молоди из пресных вод в море (Шунтов, Темных, 2010). В прибрежных водах смертность скатившейся из рек молоди очень велика. При этом у неурожайных поколений она обычно ниже, чем у урожайных (Карпенко, 1998). Так, смертность многочисленного поколения горбуши 1987 г. в проливе Литке была самой высокой именно в ранний морской период жизни – 94,4 % от численности скатившейся молоди, когда молодь нагуливалась в прибрежье. Наоборот, у поколения 1991 г., рано мигрировавшего в пролив Литке, более высокой смертность оказалась в оставшийся период морской жизни – 90,3 % от численности молоди, мигрировавшей в открытое море (Карпенко, 1998). Согласно результатам исследований В.И. Карпенко, проводившихся в Карагинском заливе Берингова моря в 1980-1990-е годы, в первые 40-45 суток смертность молоди горбуши изменялась от 53,1 до 94,4 %, а в оставшийся период морского нагула – от 55,4 до 95,8 %. В целом за морской период жизни смертность горбуша варьировала в пределах – от 83,6 до 98,7 % от численности покатников. Сходные данные по показателям смертности получал R. Parker (1968) для трех поколений горбуши р. Бела Кула. Она составляла в первые 40 дней 59 - 77 % от исходного количества покатников, а в оставшиеся 410 дней – 78 - 95 % от численности молоди мигрировавшей в открытое море. Выживаемость заводской горбуши зависит от времени выпуска в море: ранний выпуск приводит к более высокой смертности молоди – 99,83 %, по сравнению с поздним – 98,54% (Toylor, 1980, цит. по Карпенко, 1998).

Существенная смертность лососей в зимне-весеннее время и во время летних миграций происходит, по-видимому, в основном из-за хищников,

паразитов и различных болезней, в том числе и вирусной этиологии (Шунтов, Темных, 2010).

Динамика численности горбуши, воспроизводящейся на южных Курильских островах, имеет свои особенности. В частности, динамика уловов в четные и нечетные годы различается значительно меньше, чем в других регионах Дальнего Востока.

Связано это с исключительно высокой продуктивностью прибрежных вод о. Итуруп, обуславливающих благоприятные условия раннего морского нагула, которые позволяют отнести регион Южных Курил к зоне экологического оптимума воспроизводства горбуши (Верхунов, 1997; Gritsenko, Klovach, 1998). На динамику запасов южно - курильской горбуши оказывают влияние факторы глобального характера, определяющие в целом уровень запасов лососей на Дальнем Востоке и действующие на поколения обеих линий воспроизводства.

Длительные эпохи высоких и низких уловов тихоокеанских лососей определяются глобальными и региональными изменениями климата (Кляшторин, Любушин, 2005). Эти изменения способствуют росту численности одних видов и падению других. Так, в период низкой численности лососей (1970 - первая половина 1980-х гг.) очень высока была численность сардины-иваси, обеспечивающая российский вылов до 1 млн. тонн. Сардина-иваси, скумбрия и сайра многократно превосходят по численности и являются пищевыми конкурентами молоди лососей. Поэтому в периоды высокой численности этих планктонофагов численность лососей находится на низком уровне. С падением численности иваси и скумбрии в конце 1980-х – начале 1990 гг. стала расти численность лососей. Так, на восточном Сахалине в 1981 - 1990 гг. вылавливали в среднем по 15,7 тыс. тонн горбуши, в 1991 - 2000 гг. – по 43,0 тыс. тонн, а в 2001 - 2010 гг. – по 83 тыс. тонн. На Итурупе вылов в эти же периоды составлял соответственно 14,6; 23,6 и 29,5 тыс. тонн. Максимальные уловы на восточном побережье Сахалина были в 2009 - 2012 гг., на Итурупе – в 2006 и 2007 гг., после чего они начали снижаться.

Уже с конца 2000-х годов климатологи отмечают начавшиеся климатические сдвиги и прогнозируют на этой основе к 2020-2025 гг. снижение запасов тихоокеанских лососей и, прежде всего, горбуши южных стад.

В пользу определяющего влияния общих для южных районов воспроизводства азиатской горбуши факторов на динамику ее запасов свидетельствуют схожие тренды ее уловов в этих районах (рис. 3.1).

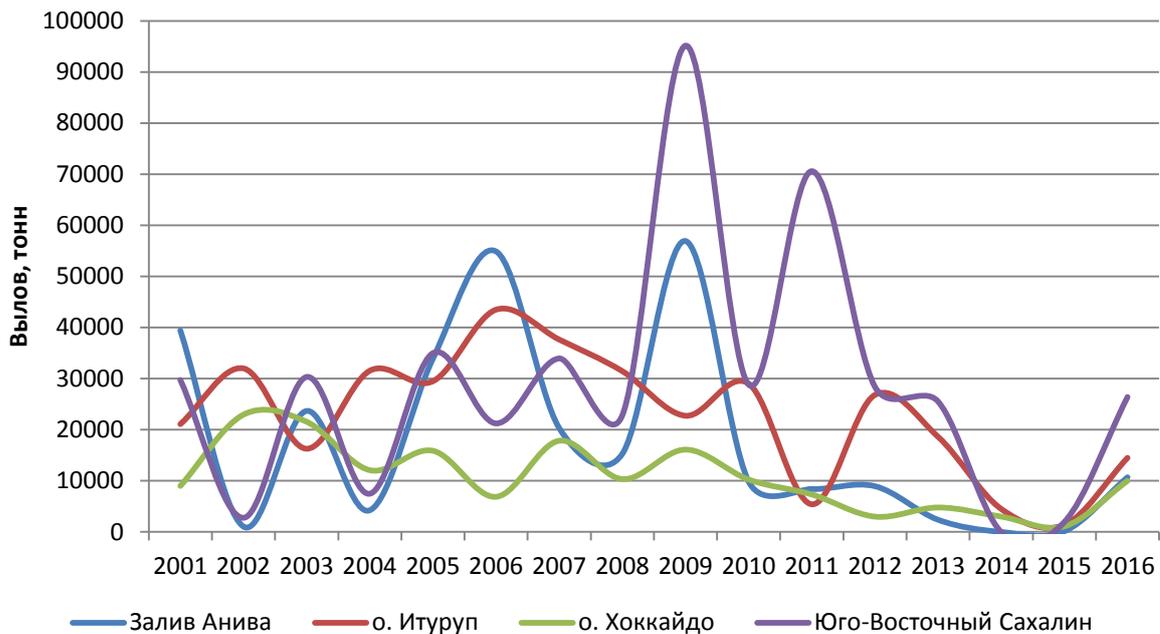


Рисунок 3.1. Уловы горбуши в различных районах южной части азиатского ареала воспроизводства в 2001 - 2016 гг.

Одновременно с этим, исследования ТИНРО-Центра позволили установить увеличение интенсивности воспроизводства скумбрии и сардины-иваси в 2005 г. Прогноз роста запасов сардины и скумбрии был подтвержден исследованиями ТИНРО-Центра 2014 - 2015 гг. По результатам съемок проведенных специалистами ТИНРО-Центра, проходивших в эпилагали Южно - Курильского района и открытых водах СЗТО в июле - августе 2015 г. было учтено 18,8 млрд. экз. скумбрии японской; 8,4 млрд. экз. скумбрии австралийской и 15,9 млрд. экз. сардины - иваси. Именно в этих районах и происходит нагул горбуши Сахалино - Курильского региона. Но до зимнего периода 2013 г. большой пищевой конкуренции для горбуши в местах ее нагула отмечено не было. В 2013 г на одну особь горбуши приходилось до 40

экземпляров «южных мигрантов», имеющих сходный спектр питания. Можно предположить, что основная смертность горбуши южного Сахалина и Южных Курил произошла именно в период зимовки. Дополнительным аргументом в пользу воздействия природных климатических факторов на выживаемость горбуши в океане является низкая выживаемость как природной, так и заводской горбуши, выпущенной с ЛРЗ Сахалина и Итурупа в 2014 г. в количестве около 310 млн. экз. Ожидавшийся возврат от заводской молодежи только на о. Итуруп должен был составить согласно прогнозу более 8 тыс. тонн, а на южном Сахалине – более 23 тыс. тонн. Фактический вылов горбуши на юге восточного побережья Сахалина в 2015 г. составил около 11 тыс. тонн, на о. Итуруп – около 1 тыс. тонн (URL: <http://www.rybazdes.ru/node/8203>; <http://tsuren.ru/news/рейсовый-отчет-нис-тинро/>).

Вслед за изменением климато-океанологических условий изменилась и сезонная динамика подходов (уловов) горбуши на южных Курильских островах. В период с 1960-х по 1990-е годы основу подходов составляла горбуша раннего срока хода (летняя форма). Основной её нерестовый ход проходил в июле – первой половине августа. В последующие годы наиболее массовые подходы отмечались позднее – с середины августа по конец сентября (поздняя горбуша) (Шунтов, Темных, 2008). В 2006 - 2009 гг. вновь в уловах преобладала горбуша раннего срока хода. В 2010 году мы отмечали две волны подходов горбуши. Подходы летней формы были не ярко выражены и плавно, без перерывов происходила смена осенней формы. Пик вылова пришелся на вторую декаду августа, а сроки нерестовой миграции летней и осенней форм были сжатыми (рис. 3.2, табл. 3.1).

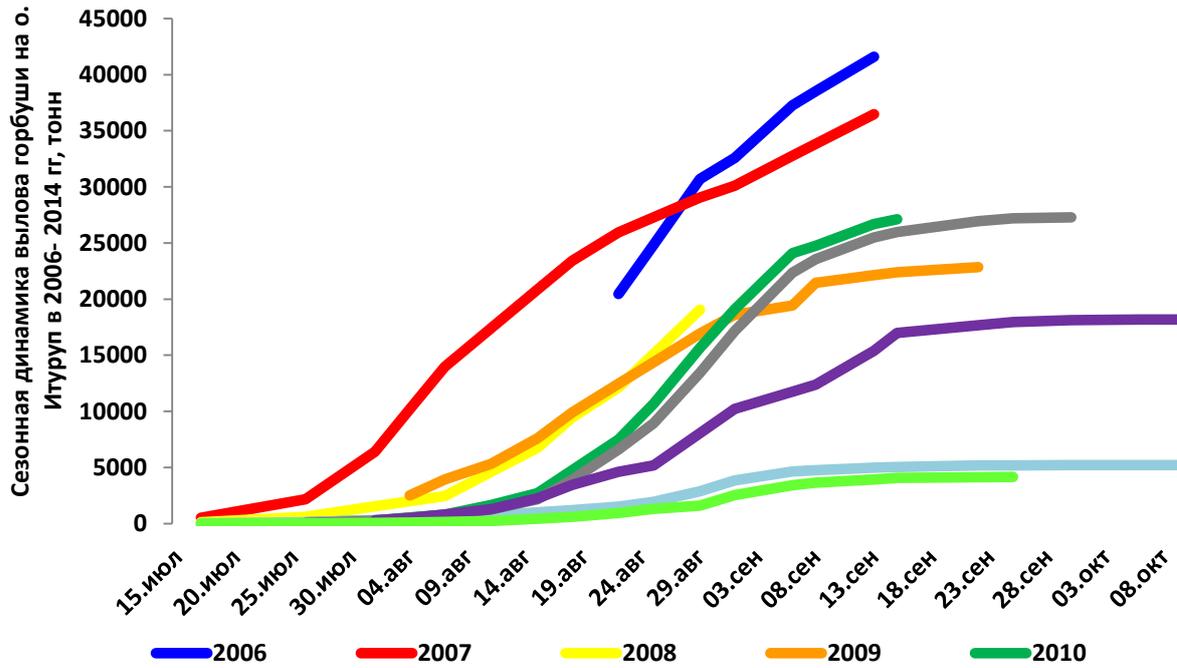


Рисунок 3.2. Сезонная динамика вылова горбуши о. Итуруп в 2006-2014 гг.

Таблица 3.1. – Динамика общего вылова горбуши ЗАО «Курильский рыбак» в 2009-2015 гг.

Дата	ВЫЛОВ, т						
01.08.2009	1500	15.08.2009	6026	01.09.2009	12295	15.09.2009	16282
01.08.2010	247	15.08.2010	1978	01.09.2010	20628	12.09.2010	19922
01.08.2011	262	14.08.2011	950	01.09.2011	2700	14.09.2011	5000
01.08.2012	172	15.08.2012	2010	01.09.2012	13351	15.09.2012	19779
01.08.2013	213.29	15.08.2013	2077.38	01.09.2013	8096	15.09.2013	13021
01.08.2014	46.76	15.08.2014	358.715	01.09.2014	2226.395	15.09.2014	2829.92
01.08.2015	62.725	15.08.2015	414.385	01.09.2015	665.415	15.09.2015	665.415

В годы высоко-численных подходов – 2006 - 2010 гг. промысел у о. Итуруп начинался во второй декаде июля, максимальные уловы достигались в августе и к середине сентября промысел горбуши заканчивался. В последующие годы основные подходы горбуши к побережью о. Итуруп от года к году смещались на более поздние сроки. Если в 2009 и 2010 гг. первые

подходы и уловы горбуши отмечались в середине июля, а массовые подходы – в середине августа, то в 2011 г. пик вылова горбуши пришелся на третью декаду августа. В 2012 и 2014 гг. массовый подход производителей наблюдался в последних числах августа – первых числах сентября, а в 2013 г. рунный ход горбуши наблюдался только во второй декаде сентября. Горбуша ранней формы в 2013 г. характеризовалась крайне низкой численностью. Ее доля от общего вылова вида в 2013 году составила около 4 %.

Основной вылов пришелся на позднюю форму горбуши, а по срокам на последнюю декаду августа и первую декаду сентября. Для сравнения, в 2011 г вылов ранней горбуши в заливе Простор составлял 33 % от общего вылова. В 2014 г. отмечалось чрезвычайно позднее начало массовых подходов горбуши. Массовый ход пришелся, на 3 декаду августа. Доля летней формы горбуши в подходах в 2014 г. были в 7 раз меньше, чем в подходах четной генерации 2012 года. В остальных районах картина была схожая (рис. 3.3).

Интенсивный промысел тихоокеанских лососей существует уже больше ста лет. При этом нигде и никогда при эксплуатации ресурсов этих рыб не учитывалась их внутрипопуляционная организация (Шунтов, Темных, 2010).

Тихоокеанские лососи являются весьма пластичными рыбами в экологическом и эволюционном смысле. Они быстро адаптируются при переходе из пресной среды в морскую и наоборот, «преобразуются» из проходных форм в жилые и, наоборот; в течение коротких отрезков времени образуют сезонные формы и т.д. (Шунтов, Темных, 2010). Связь динамики доли той или иной формы в общих подходах с климатическими условиями реально существует и должна учитываться при прогнозировании сроков подходов к району воспроизводства и промысла.

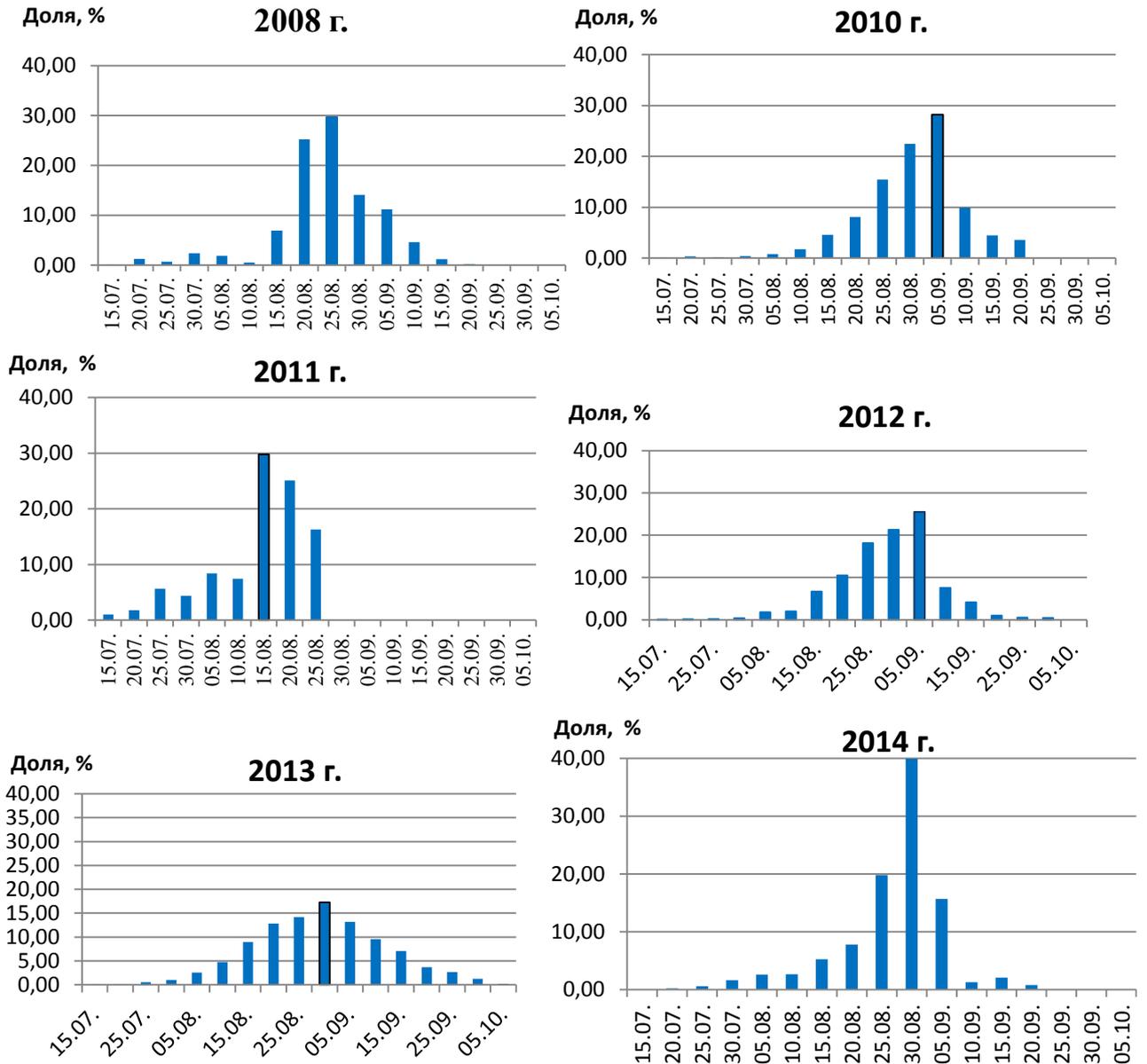


Рисунок 3.3. Доля вылова горбуши на о. Итуруп за пятидневку от общего вылова за сезон, %

Основными районами воспроизводства горбуши на о. Итуруп являются заливы западного побережья острова – Простор и Курильский, а также северное побережье острова от м. Фриза до м. Тепта. На охотоморском побережье воспроизводится природная горбуша. Здесь же расположены заводы, занимающиеся ее искусственным воспроизводством. На северном побережье острова есть только естественное воспроизводства горбуши. Численность горбуши в реках тихоокеанского побережья о. Итуруп невелика и промыслового значения не имеет.

Преднерестовые скопления горбуши основных районов воспроизводства формируются за сотни миль от берегов. Полученные данные позволяют предположить, что горбуша о. Итуруп подходит к охотоморскому побережью двумя путями: с южной стороны острова рыба заходит через пролив Екатерины, а с северной части заход в реки охотоморского побережья осуществляется через пролив Фриза (рис. 3.4). В 2011 по 2015 гг. появление первых гонцов у берегов острова в Курильском заливе было отмечено в первых числах июля, и только через неделю горбуша начинала появляться в уловах в заливе Простор, у северного побережья горбуша появлялась только в конце июля (Углова, Точилина, 2013; Углова, 2015). Помимо наших наблюдений (Углова, 2019) об этом свидетельствуют данные, о пойманных особях, с маркированными на заводах отолитами (Акиничева, 2001, 2011, 2012). Отолитное мечение молоди тихоокеанских лососей применяется с различными целями всеми странами Северо-Тихоокеанского бассейна в рамках Комиссии по анадромным рыбам северной части Тихого океана (НПАФК). Основная цель – практическая, а именно выяснение эффективности заводского разведения конкретного ЛРЗ на основе установления коэффициента возврата по меткам, характерным для данного завода. Другими целями маркирования отолитов являются: изучение путей миграций лососей в океане, в прибрежных водах, оценка стрейнга у разных видов. Метки, формируются в микроструктуре отолита за счет кратковременного изменения температурного режима инкубации (термомечение) или кратковременного осушения икры (сухой метод мечения) и сохраняются на протяжении всей жизни особи. Теоретически на любом этапе жизненного цикла по типу метки можно установить происхождение маркированной рыбы.

Каждая страна и завод имеют свои уникальные метки, которые размещены в базе данных Комиссии по анадромным рыбам северной части Тихого океана: www.npafc.org. Маркирование носит плановый характер.

Отчеты о проведенном маркировании в прошедшем году и планирование на текущий год публикуются в документах НПАФК.

В начале лета первые особи с маркированными отолитами появлялись в зал. Курильский и лишь несколько позже в зал. Простор. В середине лета основная масса горбуши подходила к охотоморскому побережью с севера (рис. 3.4), то есть сначала горбуша оказывалась в уловах в зал. Простор, некоторое время спустя – в зал. Курильский.

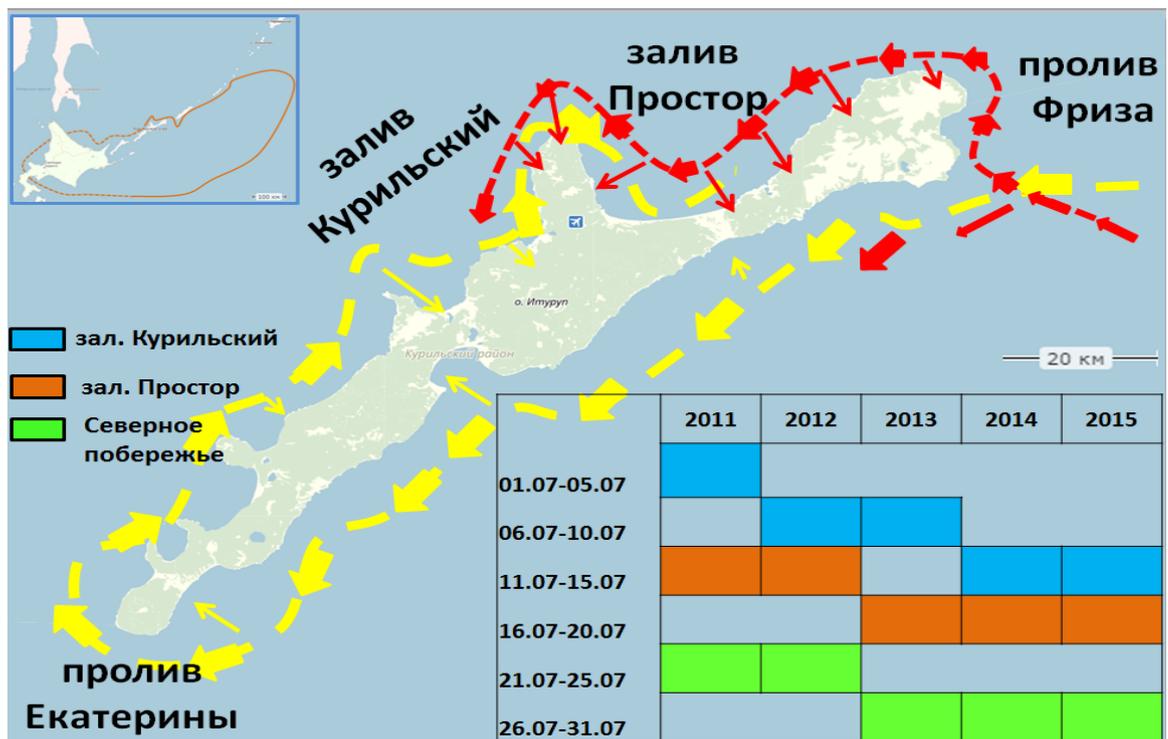


Рисунок 3.4. Календарь подхода производителей горбуши к заливам
*красная стрелка – северный путь миграции, желтая стрелка – южный путь миграции

Вопрос о статусе сезонных форм горбуши поднимался уже давно. Однако до сих пор у ученых нет единого мнения по этому вопросу мнения о том, чем являются летняя и осенняя группа подходов производителей – формой или расой (Иванков, 1967 а, б; Гриценко, 1981, 1990; Глубоковский, Животовский, 1986; Марченко, 1999; Дорофеева и др., 2005; Каев, 2012 а). При этом исследователи полагали, что время нерестового хода наследуются генетически (Берг 1948; Ricker, 1962; Иванков 1967 б; Дорофеева и др., 2005). И потому нельзя превратить одну форму в другую (Иванков, 1967 а).

Кроме того горбуша разных сроков хода выбирает для нереста средние и верхние участки нерестовых рек, в то время как осенняя нерестится преимущественно в низовьях (Иванков, 1967 б; Каев, Ромасенко, 2013; Марченко, 1999). Деление вида на сезонные формы (расы) следует рассматривать как приспособление вида к более полному освоению нерестовых площадей. А экологическая обособленность привела к установлению генетически различных биологических признаков: размерно-массовых показателей, темпа роста, плодовитости, степени зрелости гонад (Каев, Ромасенко, 2013; 2017).

Существует две основные точки зрения о статусе сезонных форм горбуши:

1. В.Н. Иванков (1967 а, б) рассматривал летнюю и осеннюю охотоморскую горбушу как сезонные расы. Иванков в своих работах приводит различия между летней и осенней расами заключающиеся в: разнице времени хода производителей, месте нереста, размерный показателях, зрелости гонад и местах распространения. Ход производителей летней расы начинается во второй декаде июня и продолжается до середины августа, а осенняя раса начинает подходить к побережью с середины августа и миграция горбуши длится до конца октября. Нерест у летней расы проходит в верхних и средних участках реки, в то время как, осенняя раса, выбирает низовья и притоки, впадающие в предустьевые части. По размерам горбуша осенней расы крупнее летней и абсолютная плодовитость также выше у осенней расы. Но летняя раса имеет более зрелые гонады к концу нерестового хода по сравнению с представителями осенней расы. Миграция летней формы проходит в направлении с юга острова Итуруп к северной части, а осенняя раса создает противоток и движется с севера на юг. Помимо Итурупа летняя раса распространена у побережья Восточного Сахалина, от Чукотки до Приморья, на Западном Сахалине, Северо-Западной и Юго-Восточной частей Аляски, Южно-Курильских островах. Осенняя раса распространена у берегов Британской

Колумбии, о. Хоккайдо, Южно-Курильских островах, Юго-Восточной Аляски. (Иванков, 1967, 1991; Иванков и др., 1996).

2. О.Ф. Гриценко полагал, что южно-курильская горбуша раннего и позднего сроков хода являются локальными популяциями 2-ого ранга, которые в местах перекрывания ареала ведут себя по отношению друг к другу как сезонные расы и имеют различия в динамике численности, условиях воспроизводства, биологических характеристиках (Гриценко, 1981, 1990, 2012).

Исследования ученых пока не выявили различий по генетическим признакам у горбуши не только из разных рек, но и из различных регионов. Исключение составляет горбуша южных Курильских островов, отличающаяся по генетическим маркерам от всех иных российских стад вида (Зеленина, и др., 2017). Тем более нет пока ясности в вопросе о статусе сезонных форм горбуши. По-видимому, не найдены еще молекулярно-генетические маркеры, позволяющие дифференцировать сезонные расы горбуши. В то же время по совокупности морфологических признаков, времени хода, местам, расположения нерестилищ и другим признакам можно выделить у горбуши трёхуровневую популяционную структуру: поколения четных и нечетных лет, ранне- и поздне-нерестящиеся группировки (летняя и осенняя расы) и отдельные нерестовые сообщества (изоляты), приуроченные непосредственно к конкретным местам нереста (Гриценко, 1981; Иванов, 2001).

Ввиду неопределенности статуса сезонных форм горбуши мы называем горбушу разных сроков хода сезонными формами.

Во время проведения наших исследований было также отмечено две волны подходов производителей с разными сроками хода горбуши. Смену сезонных форм мы определяли по изменению в соотношения полов, ГСИ самок и размерно-массовых показателей рыб в уловах.

В 2008 - 2011 гг. в течение нерестовой миграции горбуши можно было проследить разнонаправленное изменение соотношения полов (доли самцов) в уловах, свидетельствовавшее о смене мигрирующих группировок. В начале

нерестовых подходов шло закономерное снижение доли самцов и возрастание доли самок, в конце августа увеличивалась доля самцов, и они вновь, как и в начале нерестового хода, преобладали в уловах. В дальнейшем снова наблюдалось увеличение доли самок (рис. 3.5).

Начиная с 2012 г. и во все последующие годы наблюдений в течение нерестовой миграции горбуши доля самцов в уловах последовательно снижалась (рис. 3.6).

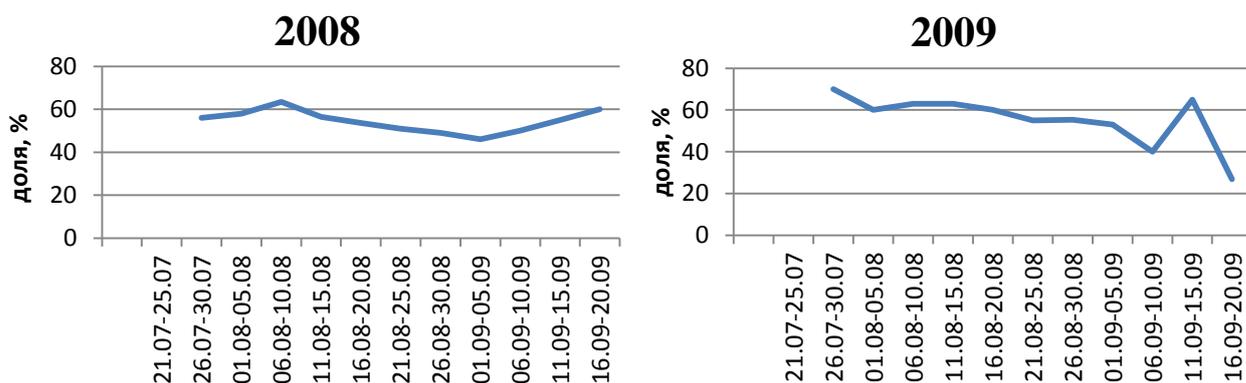


Рисунок 3.5. Изменение динамики доли самцов горбуши в течение нерестового хода в 2008-2009 гг., %

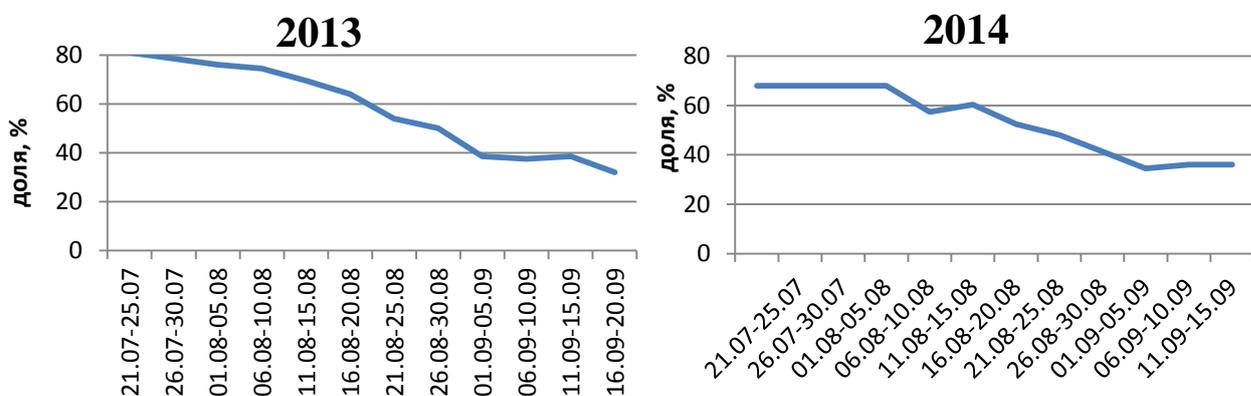


Рисунок 3.6. Изменение динамики доли самцов горбуши в течение нерестового хода в 2013-2014 гг., %

В 2008 - 2011 г. можно было выделить две группы мигрирующих на нерест производителей горбуши, достоверно различающиеся по размерно-массовым показателям (табл. 3.2 и 3.3).

Таблица 3.2. – Сравнение массы и длины самцов горбуши, разных сроков подходов в 2008 - 2011 гг. (при $p = 0,5$)

		Масса самцов, г							
год	2008		2009		2010		2011		
Форма	ранняя	поздняя	ранняя	поздняя	ранняя	поздняя	ранняя	поздняя	
n	141	98	219	83	109	95	95	138	
M	1413	1707	1374	1820	1410	1586	1207	1435	
$\pm m$	24.5	36.3	18.4	32.5	35.2	31.5	35.5	29.4	
σ	291.2	359.3	272.8	295.7	368	307	0.35	0.35	
V %	20.6	21.0	19.7	16.25	26.1	19.4	28.7	24.1	
t_{st}	6.7 (t табл.1.984)		11.7 (t табл.1.984)		3.73 (t табл.1.984)		4.95 (t табл.1.987)		
		Длина самцов, см							
год	2008		2009		2010		2011		
Форма	ранняя	поздняя	ранняя	поздняя	ранняя	поздняя	ранняя	поздняя	
n	141	98	219	83	109	95	95	138	
M	48.8	51.8	48.2	51.7	47.5	50.4	46.9	51.7	
$\pm m$	0.3	0.9	0.2	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	
σ	3.1	9.1	2.81	2.43	3.6	3.0	3.4	3.8	
V %	6.4	17.6	5.83	4.7	34.4	5.9	7.2	7.7	
t_{st}	3.05 (t табл.1.984)		10.5 (t табл.1.984)		6.2 (t табл.1.984)		4.16 (t табл.1.987)		

Таблица 3.3. – Сравнение массы и длины самок горбуши разных сроков хода в 2008 - 2011 гг. (при $p = 0,5$)

		Масса самок, г							
год	2008		2009		2010		2011		
форма	ранняя	поздняя	ранняя	поздняя	ранняя	поздняя	ранняя	поздняя	
n	110	102	129	67	91	104	88	162	
M	1321	1568	1400	1700	1420	1493	1173	1347	
$\pm m$	17.6	21.8	16.2	26.0	24.6	20.0	32.3	19	
σ	184	220	0.18	0.21	235	195.7	0.3	0.2	
V %	13.9	14.1	13.3	1.6	16.5	13.1	25.8	18.0	
t_{st}	8.8 (t табл.1.975)		9.5 (t табл.1.984)		2.34 (t табл.1.984)		9.12 (t табл.1.977)		
		Длина самок, см							
год	2008		2009		2010		2011		
форма	ранняя	поздняя	ранняя	поздняя	ранняя	поздняя	ранняя	поздняя	
n	110	102	129	67	91	104	88	162	
M	47.3	50.2	48.0	50.0	47.7	49.8	46.1	47.8	
$\pm m$	0.2	0.2	0.15	0.2	0.25	0.2	0.4	0.2	
σ	1.92	2.0	1.7	1.5	2.4	1.9	3.4	2.7	
V %	4.1	4.0	3.6	3.0	5.1	3.8	7.3	5.7	
t_{st}	10.54 (t табл.1.972)		8.4 (t табл.1.984)		6.5 (t табл.1.984)		3.93 (t табл.1.984)		

Различия в ГСИ самок у ранних и поздних подходов были достоверными (табл. 3.4.).

Таблица 3.4. – Сравнение ГСИ самок горбуши разных сроков подходов в 2008 - 2011 гг. (при $p = 0,5$)

		ГСИ самок							
год	2008		2009		2010		2011		
форма	ранняя	поздняя	ранняя	поздняя	ранняя	поздняя	ранняя	поздняя	
n	110	102	129	67	91	104	88	162	
M	8.3	7.5	9.0	13.6	8.6	12.8	8.5	14.6	
$\pm m$	0.17	0.17	0.15	0.3	0.38	0.2	0.4	0.4	
σ	1.76	1.7	1.74	2.3	3.7	2.2	3.6	4.8	
V %	21.2	22.2	19.2	16.7	42.7	17.0	41.6	33.1	
t_{st}	3.49 (t табл. 1.972)		14.1 (t табл. 1.997)		14.9 (t табл. 1.984)		13.9 (t табл. 1.975)		

По этим признакам горбуша разных сроков нерестового хода четко дифференцировалась в 2008 г. Так доля ранней (летней) формы в уловах достигала 33 %. Далее от года к году она уменьшалась. В 2011 г доля ранней формы составила в уловах 12,5 %, а, в последующие годы с 2012 по 2015 гг. не превышала 5% (рис. 3.7.).



Рисунок 3.7. Соотношение уловов ранней и поздней формы горбуши у о. Итуруп в 2008-2015 гг., %

ГЛАВА 4. ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА СОСТОЯНИЕ ЗАПАСОВ ГОРБУШИ

Выживаемость горбуши на протяжении всех этапов жизненного цикла зависит от целого комплекса факторов, обуславливающих циклические колебания численности животных. Тихоокеанские лососи в процессе формирования организма проходят ряд последовательных, существенно различающихся по влиянию на выживаемость периодов: нерестовый, эмбриональный, пресноводный и морской (Ардашев, Подлесных, 2005). При этом отдельные факторы накладываются друг на друга, увеличивая или уменьшая выживаемость лососей на разных этапах жизненного цикла. Такая многофакторность влияет на формирование итоговой численности. От скатившихся в морское побережье мальков горбуши на следующий год возвращается в среднем от 2 до 5 %. Основная гибель происходит в раннем морском периоде жизни (Шунтов, 1994).

В эмбриональный период на выживаемость икры и эмбрионов влияет: скорость потока (омываемость икры, снабжение её кислородом и вымывание метаболитов). В осенне-зимние месяцы (время развития эмбрионов) очень важное значение имеет водность рек. Немаловажным является количество отложенной икры, которое обуславливает плотность и скученность икры, что в свою очередь увеличивает потребление эмбрионами кислорода в условиях снижения омываемости. А гибель эмбрионов приводит к развитию в гнезде паразитического грибка сапролегнии (*Saprolegnia*) (Паренский, 2003).

Например, в Магадане наблюдаются резкие колебания температуры воды в период инкубации икры (на примере кижуча) с 8,5 – 9,0 до 1,0 – 2,0 °С что приводит к задержке развития и существенному увеличению смертности эмбрионов и личинок, достигающей 35%. Повышенная гибель зародышей возникает и при колебаниях температур более, чем на 3,0 °С, причем вне зависимости от видовой принадлежности лососей. Чем быстрее происходит

снижение температуры воды, тем выше показатель смертности у зародышей. В ходе наблюдений за развитием кеты, горбуши и нерки в эмбриональный, личиночный и мальковый периоды установлено, что с повышением температуры воды сокращается время вылупления эмбрионов, ускоряется процесс резорбции желтка и повышается удельная скорость роста. У кеты при температуре воды 8,6 °С вылупление наступает через 6 суток, а при ее снижении до 2,1 °С – растягивается до 24 суток. Горбуша отличается от кеты и нерки наибольшей продолжительностью резорбции желтка – до 196 суток (при температуре воды 3,5 °С), тогда как у кеты при значительно меньшей температуре воды (1,3 °С) она составляет 185 суток (Хованская, Рябуха, 2006).

В р. Амур гибель значительного количества эмбрионов горбуши отмечена во время зимнего падения уровня воды что, в свою очередь, приводит к промерзанию нерестилищ (Гриценко и др., 1987).

В зависимости от климатических условий в районах нереста и сроков икрометания продолжительность развития эмбрионов варьирует в широких пределах (Смирнов, 1975).

На Сахалине многие реки содержат хорошо аэрированные воды, которые достаточно многоводные зимой, а большой снежный покров защищает от промерзания. И инкубация икры, при раннем нересте, может длиться всего 30 дней, а при позднем затягиваться до 110 - 120 дней (Смирнов, 1975; Гриценко и др., 1987).

В северной части Сахалина успешное выживание эмбрионов обеспечено относительно постоянным уровнем воды в реках и летом и зимой. Паводки в этой части острова достаточно слабые. Температура в августе на нерестилищах в среднем составляет 12 - 16 °С. Зимой обильные снегопады и стабильный уровень воды обеспечивает защиту гнезд от промерзания. Выживаемость горбуши в нерестовых буграх составляет 68 - 82 % (Гриценко и др., 1987).

В зал. Терпения были отмечены факты влияния плохого качества нерестилищ на эффективность размножения и отрицательное воздействие

лесосплава. Также описаны случаи в литературе, когда в июне месяце к берегам зал. Терпения прибывало льды, выносимые Сахалинским течением из северной части Охотского моря. Молодь горбуши погибала от охлаждения ($0,4\text{ }^{\circ}\text{C}$) и сдавливания её льдами (Гриценко и др., 1987). Гриценко (2002) также упоминал о случаях аномальных условий нереста в этом регионе, когда аномально низкий уровень и малый расход воды при высокой численности производителей приводил к понижению уровня кислорода и повышению концентрации продуктов метаболизма в период развития эмбрионов. Вследствие чего, трупы производителей не уносились течением, а разлагались в местах нереста. Инкубация икры при этом начиналась при повышенных температурах и продолжалась при резком похолодании. Промерзание нерестилищ отмечалось выше среднемноголетней. Все вышеописанные факторы приводили к снижению численности дочернего поколения (Гриценко, 2002).

Отрицательное влияние на выживаемость потомства оказывает снижение количества осадков в зимние месяцы. Очевидно, распределение осадков на протяжении года, понижение или повышение уровня рек сказывается на эффективности воспроизводства (Канидьев, 1973).

Падение уровня воды или уменьшение стока вскоре после нереста или в зимние месяцы, вызванные обсыханием и промерзанием нерестовых бугров. Весенне-летняя температура влияет на выживаемость молоди. Количество осадков или высота снежного покрова, температура воздуха в течение всего года все это оказывает непосредственное влияние на урожайность поколений у горбуши (Канидьев, 1973).

На продуктивность нереста и ската не зависимо от района нереста большое влияние оказывают локальные гидрометеорологические факторы через изменения гидрологического режима рек (Канидьев, 1973) такие как температура, солёность, ветровое волнение, ледяной покров, водность рек (Котенев и др., 2015).

В пресноводный период также на выживаемость молоди влияет выедание её хищниками (Паренский, 2003; Шунтов, 1994).

Самый благоприятный период для ската тихоокеанских лососей в Магаданской области начинается со второй декады июня после прохождения паводка. Температура воды в реке достигает 5 - 6 °С (на мелководье – более 10 °С), в море – более 10 °С (Хованская, 2006).

Южные Курильские острова считаются зоной оптимума для воспроизводства тихоокеанских лососей. Температура воды во время ската, как правило, колеблется в пределах от 6,8 до 11,2 °С. Доля погибшей икры в гнездах составляет 6,2 - 26,1 % (Рыбы Курильских островов, 2012).

Покатная миграция у южно-курильской горбуши происходит в мае-июне (Иванков, 1984). Температура воды в мае является наиболее критичной, определяющей численность подходов горбуши на следующий год. От температуры в морском прибрежье в мае зависит время начала вегетации и кормовые условия для скатившейся молоди (Ванюшин и др., 2015). Мальки горбуши после ската из рек начинают активно питаться, именно в этот период, от температурного фактора зависит очень многое. Неблагоприятная температура сказывается опосредованно через задержку развития зоопланктона и приводит к недостатку корма и является основной причиной гибели молоди. В этой связи важнейшим негативным фактором может стать температурный порог, который для молоди горбуши составляет 4 °С. При температуре поверхности моря ниже 3,5 - 3,7 °С молодь перестает питаться. После нескольких дней голоданий отмечается 25 - 56 % погибшей молоди. Так же отмечено что после голодания молодь хуже растет и становится менее жизнеспособной (Иванков, 1984; Бирман, 1985).

В эстуарный и ранний морской период жизни гибель горбуши может составлять 90% и более (Иванков 1984; Шунтов, 1994; Карпенко, 1998;

Beamish, Bouillon, 1993; Углова и др., 2014). Именно поэтому в ранний морской период жизни происходит формирование численности поколения.

В раннем морском периоде жизни после ската из рек горбуша переходит на активное внешнее питание, в результате чего происходит её интенсивный рост (Каев, 2015). Обеспеченность ее доступной пищей и выедание хищниками одни из важнейших факторов обеспечивающие формирование численности поколения (Иванков, 1984; Андриевская, Пискунова, 1990; Чупахин, Каев, 1980; Шунтов, 1994). Видовой состав зоопланктона в эстуариях рек определяется главным образом водным обменом с прилегающей частью моря. Основным видом зоопланктона в эстуариях североамериканского побережья, Японии и Южных Курил являются кумовые (*Cumacea*), мелкие копеподы (*Copepoda*); а в эстуариях рек Юго-Западного Сахалина и Приморья – гарпактициды (*Harpacticoida*), мелкие каляниды (*Pseudocalanus spp.*) и молодь мизид (*Mysidacea*) (Карпенко, 1998).

У островов Сахалин, Итуруп и Хоккайдо основными кормовыми объектами для горбуши являются каляниды (*Calanoida*), на мелководьях гарпактициды, бокоплавцы (*Gammaridae*), мизиды, полихеты (*Polychaeta*), и воздушные насекомые (Чебанова и др., 2015). В период осеннего нагула на шельфе Прикамчатских вод в пище молоди всех видов лососей доминирует молодь зоопланктеров океанического комплекса, молодь пелагических рыб: терпуга (*Pleurogrammus monopterygius*); минтая (*Theragra chalcogramma*); песчанки (*Ammodytes*). Также пищей для молоди лососей служат личинки придонных ракообразных в основном зоеа (*Zoea*) и массовых видов крабов, ойкоплеуры (*Coecaria*) и крылоногие моллюски (*Pteropoda*). По мере откочевки от берегов Камчатки молодь лососей начинает питаться пелагическими планктонными ракообразными – преимущественно копеподами, гиериридами (*Thecasera pacifica*) и эвфаузидами (*Euphausiidae*), что связано с увеличением их общей биомассы в глубоководных районах (Коваль, 2007). Изменение в структуре вод, а также разный состав и плотность кормовых организмов

обуславливает распределение, поведение и скорость адаптации молоди лососей к жизни в прибрежных морских водах (Карпенко, 1998). На шельфе у Курильских островов горбуша может полностью переключиться на питание личинками и молодь различных рыб и личинок донных беспозвоночных, в первую очередь крабов. В глубоководных районах важное значение в питании имеют: кальмары их личинки и молодь рыб, и мелкие виды рыб типа миктофид и серебрянки (Шунтов, 1994). Воздействие на продукцию лососей биологического окружения в морской период жизни не менее ощутимо, чем влияние физических факторов среды. Молодь горбуши является обычным кормовым объектом для массовых видов хищников океанской пелагии – как рыб, так и морских млекопитающих (Иванков, 1984; Радченко, 2001). В эстуариях отдельных рек хищные рыбы выедают от 0,32 до 61,5 % (Карпенко, 1987) по данным Гриценко с соавторами (1987) доля потерь от хищников во время ската в мелководных реках колеблется в пределах 7,7- 51,6 % от всех скатившейся молоди горбуши. В солоноватых водах побережья Северной Японии молодь горбуши становится жертвой для крупночешуйной красноперки (*Tribolodon hakonensis*) и южного одноперого терпуга (*Pleurogrammus azonus*). У юго-Западного Сахалина молодь горбуши является добычей для неполовозрелой кунджи (*Salvelinus leucomaenis*), наваги (*Eleginus gracilis*) и бычков (*Gobiidae*). В заливах Северо-Восточного Сахалина основным хищником является тихоокеанская корюшка (*Osmerus dentex*). В лимане р. Амур молодь лососей входит в рацион амурского сига (*Coregonus ussuriensis*), тихоокеанской корюшки, ленка (*Brachymystax*) и амурской миноги (*Lethenteron camtschaticum*). В лимане рек Западной Камчатки молодь выедают кунджа, тихоокеанская корюшка, микижа (*Parasalmo mykiss*), звездчатая камбала (*Platichthys stellatus*) и мальма (*Salvelinus malma*) (Карпенко, 1998).

Важными факторами среды, определяющие условия нагула молоди, интенсивности обменных процессов и поведения являются гидрологические и физико-химические свойства воды (температура, соленость, pH и т.д.), а также

наличие мелководных участков и бухт и ветровые потоки (Чупахин, Каев, 1980). Иванков и Каев, изучая горбушу южных Курильских островов, отмечали, что положительные температурные аномалии в период нагула в первое лето жизни положительно влияют на характер роста рыб (Иванков, 1984; Каев, 1985; Каев, 2015). К югу от о. Итуруп в прибрежье о. Хоккайдо, напротив, повышение температуры прибрежных вод, возможно, является лимитирующим фактором и негативно сказывается на формировании численности поколений горбуши. В связи с повышениями температуры воды в прибрежье о. Хоккайдо и Хонсю, а также с возможным изменением климатических условий наблюдается миграция низко калорийных южных планктеров, что привело к снижению обеспеченности молоди пищей и является лимитирующим фактором, негативно сказывающимся на формировании численности горбуши в этом районе.

По наблюдениям М. Nagata у острова Хоккайдо повышение температуры воды в ранний морской период жизни приводит к необходимости преждевременной откочевки молоди из прибрежных вод, что сказывается на её выживаемости и, в конечном счете, приводит к снижению возвратов горбуши к местам нереста (Nagata et al., 2016).

В то же время в южной части Охотского моря с увеличением прогрева воды наблюдается активное развитие зоопланктона: нектона и макрозоопланктона (Шунтов, 2001; Каев, 2015), являющегося основной кормовой базой, в которой преобладают гиперииды, эвфаузииды и копеподы (Найденко и др., 2008). В этот период прослеживается нарастание темпа формирования склеритов у молоди, что приводит к удлинению период нагула молоди и задержки ее от побережья (Каев, 2015).

В зависимости от гидрологических условий и района нагула различается, и скорость перехода молоди из моря в открытый океан (Шунтов, 1994). Начало миграции молоди в открытый океан происходит при достижении молодью длины 6 - 7 см. Это связано с физиологической перестройкой организма. При

достижении длины в 6 - 7 см происходит снижение темпов роста молоди. У молоди горбуши по мере ее роста температурный диапазон ее обитания сдвигается в сторону более низких значений (в октябре - декабре) сеголетки горбуши тяготеют к водам с поверхностной температурой 4 - 9 °С (Шунтов,1994).

В океанический период обеспеченность активно растущей рыбы кормовыми объектами является важным фактором, обуславливающим выживаемость, так как при плохих условиях питания снижается темп роста, происходит замедление созревания. Показатель успешности нагула определяется ростом рыбы (Чупахин и др., 1980; Андриевская и др., 1990; Каев, 2015). Горбуша в океане питается всеми доступными по горизонтам обитания и размерам набором кормовых организмов из планктона и нектона. При этом предпочтение отдается эвфаузидам (*Euphausiacea*), копеподам (*Copepoda*), сагиттам (*Sagitta*), гипериидам (*Hyperiidia*) и птероподам (*Pteropoda*).

Негативное воздействие на формирование численности поколений оказывает выедание хищниками. На лососей в открытых водах нападают кинжалозуб (*Anatopterus pharaoh*), аллепизавр (*Alepisaurus borealis*), имеющие, в океанских водах, довольно высокую численность (Шунтов,1994), сельдевая акула (*Lamna ditropis*). Суточный рацион хищников, таких как: сельдевая акула, алепизавр составляет 2 % от их массы. При этом 50 % рациона при полугодовой продолжительности нагула составляют лососи (Радченко, 2001). Также лососей потребляют крупные пелагические кальмары, хищные птицы и морские млекопитающие. По данным Радченко (2007) в течение зимовки гибель горбуши по различным причинам достигает 75,3 % – от количества молоди, откочевавшей из прибрежья.

В период преднерестовой миграции темп абсолютной смертности горбуши снижается, а относительной, выраженной в процентах, существенно

возрастает (Радченко, 2007). В океане в год нерестовой миграции только сельдевая акула выедает от 12 до 25% мигрирующих лососей (Nagasawa, 1998). В течение двух летних месяцев с июня по август гибель производителей горбуши составляет порядка 46 % от численности рыб, начавшей преднерестовую миграцию (Радченко, 2007). Для горбуши Охотского моря критическим является время преднерестовой миграции, когда концентрация рыб возрастает перед прохождением проливов между островами Курильской гряды. Именно в прикурильских водах Тихого океана концентрируются хищники, атакующие тихоокеанских лососей – кинжалозуб, алепизавр, колючая (*Squalus acanthias*), сельдевая, полярная (*Somniosus pacificus*) акулы (Мельников, 1997; Радченко, 2001, 2007). Взрослая горбуша встречается в желудках бычка керчака (*Myoxocephalus joak*), черного палтуса (*Reinhardtius hippoglossoides*). Гибель горбуши от хищников составляет не менее 50 % от численности поколений после выхода взрослых особей за пределы шельфа и до прихода на нерестилища (Радченко, 2001, 2007). Зараженность рыбы гельминтами или бактериями рода *Aliivibrio salmonicida* (Углова и др., 2017 а; Баженов и др., 2017) или инфекционными заболеваниями также сказывается на численности подходов, поскольку при массовом заражении наблюдается значительная гибель рыб (Карманова, 1998).

В нерестовый период большую роль играет качество грунта и скорость течения. Огромный ареал горбуши включает реки с разным гидрологическим и гидрохимическим режимом, и рыба приспособилась развиваться в разных, в том числе и жестких условиях. (Смирнов, 1975).

Ареал нерестовых площадей на Дальнем Востоке у горбуши огромен. Велика и продолжительность миграции, если рассматривать сроки в целом на Дальнем Востоке. Раньше всего в конце мая - июне горбуша подходит к побережью юго-западного Сахалина и южному Приморью (япономорская горбуша). В июле начинается нерестовый ход горбуши Чукотки и северо -

востока Камчатки. К третьей декаде июля основные подходы смещаются в разные районы бассейна Охотского моря. На материковом побережье Охотского моря подходы горбуши проходят в период с середины июля до середины августа, на западном побережье Камчатки, как правило, с конца июля до начала сентября. На северо-восточном Сахалине – с конца июля до конца августа, на юго - восточном Сахалине – с середины августа до середины сентября, в бассейне Амура – в июле - августе. Завершается сезон подходов горбуши на южных Курильских островах. При этом в тех районах, где воспроизводятся две сезонные формы, подходы горбуши наиболее продолжительны (восточный Сахалин, южные Курильские острова).

Нерестовый ход горбуши начинается, когда температура воды достигает 7 - 9 °С. Поскольку происходит это в разных районах в разное время, в разное время проходит и нерестовый ход горбуши. Так подходы горбуши к устьям рек материкового побережья Охотского моря происходят только после выноса льда из залива во второй декаде июля (Канзепарова, 2011).

Во время нерестового периода и в течение периода инкубации икры практически все факторы среды влияют на выживание нового поколения. Определяющими в это время являются температура, кислород и различные вредные составляющие вод, которые могут иметь природное или антропогенное происхождение (Карпенко, 2013).

На Сахалине в период нереста горбуши колебания температуры воды составляют диапазон от 7 до 19 °С. Однако при температуре воды уже в 17 °С снижается активность производителей, брачные игры и расчистка грунта прекращаются. Самцы перестают выделять молоки, а самки не дозревают. Различия в численности горбуши, заходящей на нерест в разные районы Сахалина, определяются абиотическими условиями размножения и экологической локальностью группировок (Канидьеv, 1973).

Уровень и пределы колебаний численности сахалинской горбуши в конечном итоге определяется объемом воспроизводства, который

характеризуется величиной нерестовой площади и плотностью заполнения нерестилищ (Канидьев, 1973). Поскольку каждый нерестовый водоем обладает определенным фондом нерестовых площадей, ему должно соответствовать и определенное количество производителей (Ардашев и др., 2005).

Плотность заполнения нерестилищ влияет на количество будущей молоди. При высокой плотности коэффициент ската будет ниже оптимума, поскольку высокой плотности происходит перекапывание бугров, что влечет за собой гибель уже отложенной икры. При переизбытке производителей рыбы, пришедшей позже приходится использовать для нереста малопригодные для этого места (мелководные, обсыхающие в зимнюю межень, заиленные с очень мелким или очень крупным грунтом) что также приводит к гибели эмбрионов. А у производителей увеличивается риск травмироваться и физически ослабнуть пробираясь к малопригодным для нереста местам (Канидьев, 1973).

Исследования периода нереста лососей в физиологических и этологических аспектах показали важность фактора плотности заполнения нерестилищ и размерно - возрастного состава производителей в формировании численности дочерних генераций. Установлено, что обострение внутривидовых отношений при дефиците нерестовых площадей приводит к социальному стрессу особей, который сопровождается изменением интенсивности обмена и снижению количества одновременно нерестующих пар, а так же повышенной смертности производителей и недовыметом половых продуктов (Чебанов, 1991; Ардашев, Подлесных, 2005; Радченко, 2001; Каев, Чупахин, 2003).

При чрезмерных подходах производителей к нерестилищам подходит больше производителей, чем может отнереститься на имеющихся нерестовых площадях. В этих случаях происходит перекапывание нерестилищ, гибель значительной части отложенной икры. Кроме того, при перекапывании нерестилищ происходит разрушение уже существующих бугров и нерестилища полностью не очищаются от биогенных остатков, остаются уплотнённые

участки грунта, препятствующие подрусловому потоку и равномерному его распределению по нерестилищу (Канидьев, 1973).

Внутри Сахалино - Курильского региона традиционно выделяют промысловые районы, в которых ведущую роль в промысле горбуши играли Восточное побережье Сахалина и Южные курильские острова: в 1991 г. в этих районах было добыто 85% от всего улова горбуши в бассейне Охотского моря (Радченко, 2001). Рекордное увеличение численности горбуши в 1990-х гг. сопровождалось возвратом крупных рыб благодаря повышенному тепловому фону в океане (Каев, Чупахин, 2003; Каев и др., 2006; Котенев и др., 2015). Среди которых выявлена наиболее тесная связь между трендами динамики горбуши четных и нечетных лет зал. Анива, Юго-Восточного побережья о. Сахалин и о. Итуруп (Радченко, 2006).

В Северной части Сахалина ход горбуши происходит со второй половины июля и до конца августа, начала сентября (Смирнов, 1975). По времени нерест горбуши совпадает с летней меженью, что в дальнейшем предохраняет бугры от промерзания, так как при зимнем падении уровня воды, подавляющее большинство бугров остается под водой (Гриценко 1987). Ученые отмечали, что при обмелении реки во время нерестовой миграции в засушливые лета проход горбуши на нерестилища затрудняется. И недостаток воды может стать причиной массовой донерестовой гибели до 15 - 20 % производителей. В то же время и сезон обильных дождей не приносит ничего хорошего. Исследователи отмечали, что, когда в период нереста горбуши количество осадков превышало норму, это приводило к затоплению пойм, и горбуша нерестилась на малопригодных для этого участках, покрываемых водой только во время паводка. После того как уровень в реках приходил в норму, 30 % нерестовых бугров оказывались на суше (Канидьев, 1973; Ардашев, Подлесных, 2005).

В южных реках Сахалина икра, отложенная в начальный период нереста, инкубируется 1,5 - 2,0 месяца, при нересте в середине сентября – около 3-х

месяцев, что связано с различными температурными условиями инкубации (Смирнов, 1975).

К рекам о. Сахалин горбуша подходит из разных районов нагула, что и отражается на сроках подходов. В юго-западной части острова ход начинается в середине июня и продолжается до конца августа. В крупных сахалинских реках рыбе приходится преодолевать расстояние до нерестилищ до 300 км (Смирнов, 1975).

Наличие устойчивых и синхронных у разных стад тенденций в изменениях численности, биологических показателей рыб, сроков их возврата указывает на определяющую роль долгопериодных циклических процессов в формировании численности поколений горбуши в различных районах ареала (Каев и др., 2006).

Южные Курильские острова являются зоной экологического оптимума воспроизводства горбуши (Gritsenko, Klovach, 1998), поскольку на о. Итуруп велико разнообразие условий для воспроизводства лососей, а прибрежные воды благоприятны для нагула молодежи и взрослых рыб (Иванков, 1967 б). Нерестовый ход горбуши в реки южных Курильских островов растянутый. Ход ранней формы начинается в конце июня, а поздней формы заканчивается в октябре. Реки Итурупа короткие и путь до нерестилищ составляет всего пару километров от устья. На Курильских островах нерест горбуши наблюдается осенью при температуре 5 - 6 °С. (Смирнов, 1975) и совпадает с периодом повышения водности рек. Скорость течения рек находится в пределах 0,24 - 1,02 м/с, глубины составляют 12 - 65 см. Благоприятным условием для развития эмбрионов и нереста является фракционный состав грунта (Рыбы Курильских островов, 2012).

Условно все факторы, регулирующие численность и биомассу горбуши можно разделить на два больших пласта: биотические и абиотические. Есть факторы, влияющие на выживаемость только в какой-то конкретный период жизни. Так например, на о. Итуруп в 2010 г. экстремальные паводки привели к

гибели большей части отложенной икры горбуши и как следствие в 2011 г возврат этого поколения был низким (Каев А.М. 2012). А есть факторы, которые оказывают определяющее влияние на выживаемость рыб на всем протяжении жизненного цикла, например – температура (Канидьев, 1973; Иванков, 1984; Коновалов, 1985; Каев, 1985, 2003, 2005, 2012 б, 2015; Андриевская, 1990; Шунтов, 1994; Радченко и др., 1997; Радченко, 2001, 2007; Паренский, 2003; Старовойтов, 2003; Каев и др., 2012) (рис. 4.1).



Рисунок 4.1. Схема. Основные факторы, регулирующие численность горбуши (* естественная смертность, % от численности)

Периодическая изменчивость активности Солнца определена в качестве одного из важнейших физико-космических факторов планетарного масштаба, определяющих динамику численности лососей (Радченко и др., 1997; Радченко, 2006).

Динамика уловов многих видов рыб в северной Пацифике свидетельствует о ритмах изменений их численности, сопряженных в основном

с 40 - 60 – летним Земным циклом и полувековым циклом таких климатических показателей как индексы атмосферной циркуляции и алеутского максимума, скорости вращения Земли, приводящих к изменению параметров среды и перестройкам в биоте (Каев и др., 2003). На жизненный цикл тихоокеанских лососей и в частности горбуши очень сильно сказываются изменения условий воспроизводства под влиянием климатических факторов в связи с гелиофизическими процессами. Увеличение уловов происходит на фоне крупномасштабных перестроек в биоценозе северной части Тихого океана под действием глобальных климатообразующих факторов (Шунтов и др., 1997; Каев, 2005; Радченко, 2001, 2006).

Климато - океанологические условия в 2012 - 2015 гг. стали переходными к новому климатическому режиму в пределах СЗТО. Этот переходный период для всей Северной Пацифики начался в 2008/09 гг. Данные об арктической стратосфере показывают, что в зимы 2008/09, 2009/10, 2011/12, 2012/13 гг. она имела возмущённое состояние с высокими температурами и, как следствие, менее интенсивным полярным вихрем. В результате усилилось вторжение холодных арктических воздушных масс в умеренные широты, зональный перенос сменился северным меридиональным. Как известно, в зимы 2008/09 и 2009/10 гг. наблюдалось резкое похолодание в СВТО, наряду с одновременным потеплением в СЗТО. Суровые зимы 2011/12 и 2012/13 гг. оказали большое негативное воздействие на запасы горбуши в СЗТО. В 2012-2013 гг. пространственная структура зимнего барического поля над СЗТО существенно изменилась. Это сопровождалось усилением выноса холодных арктических воздушных масс на акватории западной части Берингова моря и Охотского моря. В результате зимой здесь шло интенсивное формирование отрицательных АТПО (с абсолютными значениями до 1,0 - 1,2 °С и выше), которые сохранялись в мае и в первой декаде июня (Хен и др., 2014; Варгин, Медведева, 2015 цит. по Котенев и др. 2015; Котенев и др., 2015).

Как правило, в переходные периоды резко возрастает амплитуда колебаний локальных и крупномасштабных факторов, создавая неблагоприятные условия на всех критических стадиях жизни горбуши. Установлено, что для выживания молоди лососей западной и восточной Камчатки, северо-восточного и юго-восточного Сахалина и зал. Анива оптимальный диапазон температур в период нагула молоди в прибрежных районах составляет 8,0 - 12,5 °С (Карпенко, 1998). При синхронном формировании благоприятных условий на всех этапах жизненного цикла (пресноводном, прибрежном, морском и океаническом) увеличивается выживаемость лососей и, в первую очередь горбуши, как самого короткоциклового вида, практически мгновенно реагирующего на изменения климато-океанологических условий. В такие периоды резко растут её уловы. Так в 1990-91 и 2005-2012 гг., когда синхронность достигла максимума, были получены рекордные уловы лососей на Дальнем Востоке, превысившие 0,5 млн. тонн. В период резкого потепления вод на всех стадиях жизни горбуши в море и океане в 2005-2012 гг. и особенно в прибрежной зоне были получены рекордные уловы горбуши во всех районах кроме южных Курильских островов, где осенью 2010 г., как уже отмечено выше, прошли экстремальные паводки, вымывшие практически всю икру из гнезд (Каев, 2012). От условий нагула в ранний морской период жизни зависит не только выживаемость молоди в течение раннего морского нагула, но и масса сеголетков горбуши, с которой она уходит на зимовку. Показано, что от массы молоди существенно зависит её выживаемость в течение зимы (Beamish, Bouillon, 1993).

При потеплении в океане, но при похолодании морских вод (1950-е – 1960-е гг.) уловы горбуши резко снижаются, поскольку её численность в значительной мере определяется эстуарно - прибрежной стадией жизненного цикла (Карпенко, 1998; Котенев и др., 2015).

Довольно часто динамику численности рыб объясняют влиянием солнечной активности. При этом наивысшая численность горбуши была

отмечена в периоды максимума солнечной активности. Солнечная активность оказывает влияние на ряд процессов, протекающих в океане. Так под влиянием солнечной активности происходят флюктуации течения Куроисио, которые, как и солнечная активность имеют 10 - 11 летние циклы. Активизация Куроисио вызывает появление периодов потепления или похолодания в зависимости от районов (Иванков, 1984; Каев, 2005; Радченко, 2006, 2008). Солнечные циклы совпадают с циклическими экстремумами теплосодержания (энтальпии), которые составляют во временном промежутке 22 года (Радченко, 2008). Также каждый из четырех 22 – летних удвоенных солнечных циклов содержит в себе полный цикл изменения тренда динамики вылова. Был установлен тренд динамики вылова для горбуши четных лет, который явно выражен в 22 летнем цикле. Что касается популяций нечетных лет, то они характеризуются двумя сближенными максимумами, которые соответствуют циклам продолжительностью 18 и 22 года. А общепринятые периоды смены климато-океанологических эпох наблюдались в 1950, 1976 и 1989 гг. (Радченко, 2006). Уловы горбуши в бассейне Охотского моря находились на весьма высоком уровне с начала 1990-х гг. (Радченко, 2001).

Тесная корреляция установлена между теплосодержанием верхнего слоя Мирового океана и уловами горбуши на побережье Дальнего Востока (Radchenko et. all. 2007), а также численностью молоди горбуши (Радченко, 2008). Повышенная энтальпия наблюдалась в период с 1968-1983 гг., а высокие уловы горбуши на Дальнем Востоке приходились на 2005-2007 гг. Снижение вылова в 2008 г. совпало с заметным уменьшением энтальпии - похолоданием Мирового океана в 700- метровом слое и началом нового цикла (Радченко, 2008).

Активность Солнца, может оказать воздействие на популяцию тихоокеанских лососей и через изменение температуры воды в местах нагула и через формирование биомассы каждого из массовых видов кормовых организмов, а также через численность рыбоядных хищников. Также влияет на

изменения климатических условий земной поверхности в результате динамики температуры и содержания озона в нижних и средних слоях атмосферы, ледовый покров и изменчивость других океанологических условий и климатических параметров (Радченко, 2006).

Максимальные уловы горбуши на южных Курильских островах были в 2006 и 2007 гг. Они составляли около 46 тыс. тонн. После 2007 г. началось снижение запасов и уловов горбуши южных Курильских островов. Анализ температурных условий в зоне зимовки горбуши Южных Курил позволил выявить особенности влияния климатических факторов на уловы производителей южно-курильской горбуши. На протяжении 15 лет с 2001 по 2015 гг. наблюдалось заметное потепление в зоне зимовки южно-курильской горбуши в марте. Нами была выявлена квазисинхронная изменчивость между распределением среднемесячных значений ТПО (температуры поверхности океана) и уловами горбуши в те же годы у Южных Курил (Ванюшин и др., 2015). Сравнительный анализ условий зимовки горбуши и её последующих выловов показывает следующее.

В период 2001-2008 гг. тренды хода среднемесячных температур в реперной зоне зимовки горбуши в марте и значений её последующих уловов имеют ярко выраженную прямую зависимость. В период 2009-2015 гг. эта зависимость становится обратной, т. е. меняет свой знак.

В период 2001 - 2015 гг. наблюдался положительный волнообразный тренд роста значений аномалий ТПО в марте. Между уловами горбуши и динамикой среднемесячных значений ТПО в реперной зоне зимовки горбуши в марте 2001-2013 гг. наблюдаются противоположные зависимости. А в 2014-2015 гг. происходит синхронное падение уловов горбуши.

В период 2007 - 2008 гг. произошло инвертирование выявленных зависимостей между уловами горбуши и мартовскими значениями ТПО в обоих регионах, что, по-видимому, связано с реакцией горбуши на происходящие изменения климатических условий в рассматриваемый период времени.

Полученные данные дают основание выделить границы последнего временного цикла, когда влияние температурных условий на молодь горбуши южных Курильских островов в ранний период жизни после ската (май, залив Простор) и в ранний морской период нагула в прибрежных островных водах (июль) находится в однородном климатическом тренде, т. е. начиная с 2008 г.

Результаты выполненного сравнительного анализа среднемесячных значений температуры в заливе Простор для мая 2008 - 2014 гг., характеризующих условия обитания молоди горбуши после ската в начальный период жизни в море, и её последующих уловов в 2009 - 2015 гг.

Материалы сравнительного анализа показывают, что температурные условия в заливе Простор в период 2008 - 2014 гг. в целом были неблагоприятны для развития молоди горбуши после ската в самый ранний период жизни в морском прибрежье. В 2010, 2013 и 2014 гг. средние майские температуры в заливе Простор были ниже температурного «порога» для нормального воспроизводства горбуши – 3,5 °С. Более низкие значения температуры в этот период жизненного цикла горбуши приводят к значительному снижению её численности (Иванков, 1984), что было, вероятно, одним из главных факторов, оказавших отрицательное воздействие на уловы горбуши в 2011, 2014 и 2015 гг. (Ванюшин и др., 2015). Покатная миграция молоди и выпуск ее с лососевых рыбозаводов происходят со второй половины мая до конца второй декады июня. В первый период после ската молодь держится у берега, а к концу июня она отходит с мелководий и до начала августа держится в открытой части заливов (Чупахин и др., 2003). Согласно нашим данным в 2010 - 2013 гг. в мае температура воды в заливах была ниже среднемноголетней. Особенно большая отрицательная аномалия в мае имела место в 2013 г., когда поверхностная температура воды в заливах была на 1,0 - 1,5 °С ниже, чем в предыдущие годы (Лапин, Кивва, 2013).

В дальнейшем за счёт быстрого весеннего прогрева средняя температура воды в июне 2013 г. была на уровне или выше среднемноголетней. Так, в 2013 г. она составила в заливе Простор + 8,4 °С, а в заливе Курильский + 9,0 °С.

Отрицательные аномалии среднемесячной ТПО в заливе Курильский в июне были в 2010 (- 0,92 °С) и в 2012 гг. (- 0,96 °С). В заливе Простор в июне 2010 г. также наблюдалась отрицательная аномалия ТПО. Она составила - 1,35 °С. Низкая температура поверхностных вод в заливах о. Итуруп в мае, а в 2010 г. еще и в июне, возможно, стали причиной низкой численности (уловов) горбуши в последующие годы. Как было отмечено выше, подходы производителей горбуши к побережью о. Итуруп начинаются, как правило, в середине июля и продолжаются до конца сентября. При этом существуют два выраженных хода горбуши: ранний, который продолжается обычно со второй декады июля до начала – середины августа и поздний – с начала – середины августа до середины – конца октября (Иванков и др., 1996).

В период наших исследований с 2009 по 2015 гг. сроки нерестового хода смещались на все более поздние сроки, а уловы горбуши ранней сезонной нормы последовательно сокращались. Можно предположить, что одной из причин низкой численности ранней формы горбуши в последние годы была низкая температура воды в прибрежье о. Итуруп в период после ската молоди, обусловленная этим поздняя вегетация кормового планктона и, как следствие, высокая смертность молоди ранней формы горбуши. Температурные, а значит, и кормовые условия в период нагула молоди поздней формы горбуши в заливах были более благоприятными ввиду прогрева воды и развития кормовой базы, что положительно сказалось на ее выживаемости и уловах на следующий год (рис. 4.2).

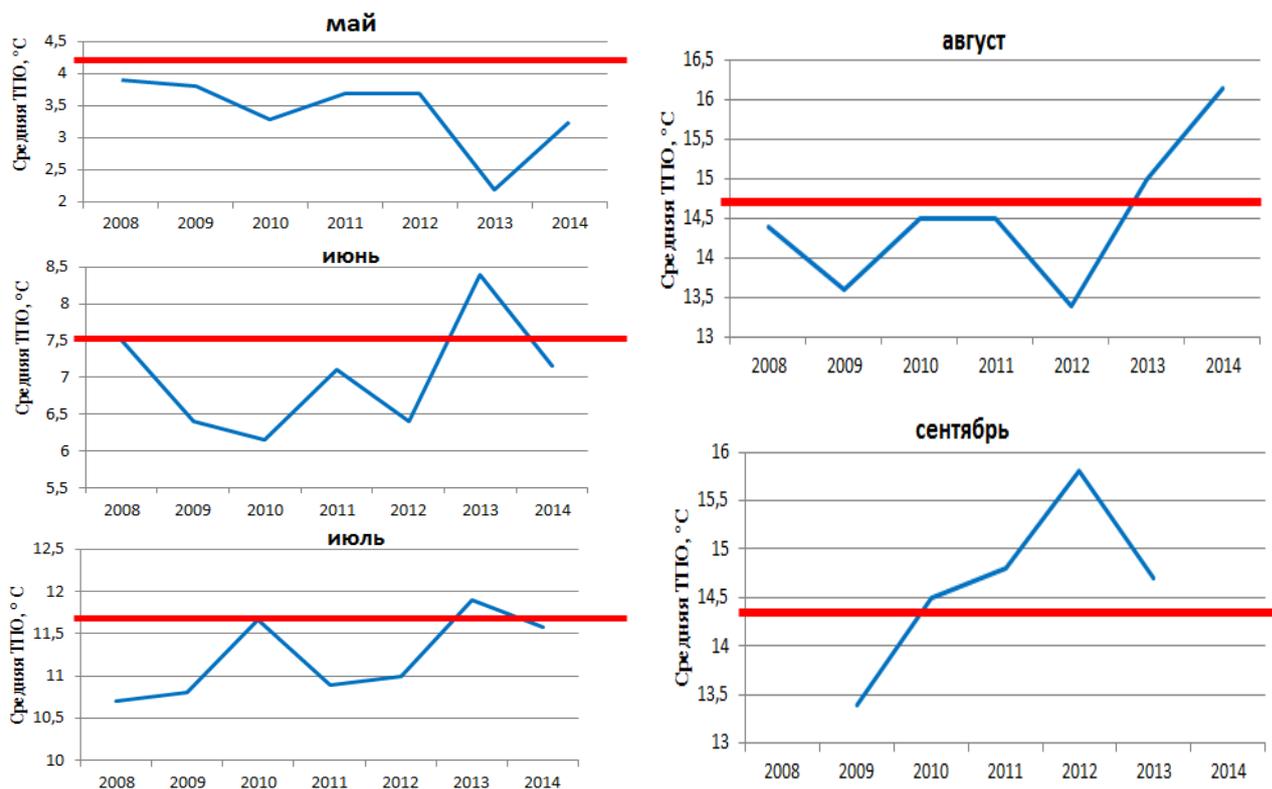


Рисунок 4.2. Среднемесячные аномалии ТПО в зал. Простор в 2008-2014 гг. в сравнении со среднемноголетней ТПО в мае - сентябре в 1971-2000 гг.

В пользу нашего предположения свидетельствуют результаты исследований японских ученых, выявивших связь численности возвратов горбуши к охотоморскому побережью о. Хоккайдо за период 1976 – 2014 гг. с температурой поверхности моря в период раннего морского нагула молоди и во время подходов производителей к берегам на следующий год (Saito et. all., 2016).

Анализ аномалий ТПО за период 1976 - 2014 гг. показал, что, начиная с 2010 г. среднегодовая ТПО на юге Охотского моря была выше, чем в предыдущий период. При этом в апреле-мае аномалии ТПО стали отрицательными, а в июне - сентябре – положительными по сравнению со среднемноголетними значениями. Изучение архивных меток у горбуши показало, что в последние годы температура в августе – сентябре в водах охотоморского побережья Хоккайдо составляла 18 – 20 С и приблизилась к верхней границе толерантности, что обусловило повышенную донерестовую смертность рыб. Это повышение среднегодовой ТПО совпало по времени с

миграцией в океан поколения 2009 г. С этого поколения началось снижение численности возвратов горбуши о. Хоккайдо (Saito et al., 2016). На о. Итуруп в заливах Простор и Курильский в 2011 - 2014 гг. динамика ТПО в течение мая - августа была сходная, а именно весной в мае - июне имели место отрицательные аномалии ТПО, а летом – в июле - августе – положительные, составлявшие в отдельные годы более + 2,5 °С (Лапин, Кивва, 2013; Ванюшин и др., 2015; Кловач и др., 2017).

При больших положительных аномалиях ТПО в прибрежных районах моря в период нерестовой миграции, горбуша может использовать глубинные участки моря, избегая повышенной температуры, что повышает вероятность захода горбуши не в родную реку и отражается на численности уловов в разных районах (Saito et. all., 2016). Столь значительный стрейнг был обнаружен при анализе возвратов меченых особей горбуши. Было показано, что от 44,7 до 99,5 % меченых особей вернулись не в свою родную реку (Fujiwara, 2011). Многие ученые в своих исследованиях упоминают о не высоком хоминге горбуши (Гриценко, 2012; Бугаев, 2015). А при исследовании популяционной структуры рассматривают «модель флуктуирующих стад», согласно которой границы и количество самовоспроизводящихся стад горбуши не являются константами, а подвержены периодическим изменениям во времени (Глубоковский, 1995).

ГЛАВА 5. ДИНАМИКА БИОЛОГИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК ГОРБУШИ О. ИТУРУП (ЮЖНЫЕ КУРИЛЬСКИЕ ОСТРОВА) В ПЕРИОД НЕРЕСТОВОГО ХОДА

5.1. Биологическая характеристика производителей горбуши о. Итуруп

Южно-курильская горбуша характеризуется крупными размерами. Она выделяется среди горбуши других популяций короткой головой, низким телом, плавники её (спиной и анальный) меньше отнесены назад, чем у горбуши других районов. Голова характеризуется наименее короткими челюстями. У южно-курильской горбуши отмечено наибольшее количество жаберных тычинок и наименьшее количество пилорических придатков (Иванков, 1967 б). Обычно половой диморфизм у горбуши выражается в преобладании размеров самцов над самками (Кагановский, 1949; Никольский, 1974). На южных Курильских островах, наоборот, самки крупнее самцов. Характерной особенностью южно - курильской горбуши является также резкое возрастание размеров рыб от начала к концу хода (Иванков, 1967 б).

Главным образом на побережьях заливов Простор и Курильский, расположены крупнейшие лососевые рыболовные заводы острова, в том числе, воспроизводящие горбушу и в данных заливах расположены два основных рыбоперерабатывающих завода. На северном побережье острова Итуруп расположены реки, где воспроизводится на естественных нерестилищах горбуша. Искусственного воспроизводства там нет. На тихоокеанском побережье острова объем воспроизводства горбуши незначительный, промысел там не ведётся.

С 2008 по 2015 гг. мы проводили исследования структуры стад горбуши северного побережья о. Итуруп; зал. Курильский – с 2009 по 2015 гг. и зал. Простор – с 2010 по 2015 гг.

Данные о биологических характеристиках горбуши о. Итуруп и их межгодовой динамике представлены в таблицах 5.1.1- 5.1.3.

Таблица 5.1.1. Биологические показатели производителей горбуши в заливе Простор в 2010 - 2015 гг.

Год	Пол	Биологические показатели				Количество рыб, экз.
		Длина тела по Смитту, см	Масса тела, г	Масса гонад, г	ГСИ, %	
2010 (11.07-30.09)	самки	$\frac{49.0 \pm 0.4 (2.5)}{38.0 - 57.0}$	$\frac{1446 \pm 37 (239)}{635 - 2650}$	$\frac{142 \pm 8.4 (54)}{40 - 330}$	$\frac{11.8 \pm 0.7 (4.5)}{4.2 - 28.1}$	284
	самцы	$\frac{48.9 \pm 0.6 (3.9)}{39.0 - 60.0}$	$\frac{1470 \pm 58 (376)}{740 - 2830}$	$\frac{88 \pm 5.0 (35)}{20 - 205}$	$\frac{6.9 \pm 0.4 (2.3)}{1.5 - 12.3}$	334
2011 (01.08-10.08)	самки	$\frac{47.3 \pm 0.6 (3.1)}{42.0 - 56.0}$	$\frac{1257 \pm 32 (578)}{610 - 1930}$	$\frac{121 \pm 5.5 (30)}{59 - 203}$	$\frac{12.0 \pm 0.6 (3.2)}{5.8 - 20.2}$	31
	самцы	$\frac{47.1 \pm 0.5 (3.8)}{39.0 - 58.0}$	$\frac{1229 \pm 58 (421)}{660 - 2850}$	$\frac{70 \pm 4.0 (30)}{22 - 207}$	$\frac{6.9 \pm 0.3 (2.0)}{2.8 - 11.8}$	52
2012 (20.07-20.09)	самки	$\frac{50.2 \pm 0.1 (2.6)}{42.0 - 61.0}$	$\frac{1549 \pm 14 (263)}{790 - 2930}$	$\frac{141 \pm 2.0 (47)}{40 - 280}$	$\frac{12.1 \pm 0.1 (2.3)}{6.8 - 16.7}$	410
	самцы	$\frac{49.7 \pm 0.2 (3.6)}{38.0 - 64.0}$	$\frac{1524 \pm 18 (389)}{663 - 3075}$	$\frac{88 \pm 1.7 (37)}{23 - 210}$	$\frac{6.7 \pm 0.1 (2.4)}{1.0 - 14.4}$	490
2013 (01.08-30.09)	самки	$\frac{50.7 \pm 0.1 (2.4)}{44.5 - 61.0}$	$\frac{1591 \pm 17 (235)}{990 - 2696}$	$\frac{202 \pm 2.4 (55)}{70 - 430}$	$\frac{15.5 \pm 0.2 (3.7)}{5.0 - 28.0}$	525
	самцы	$\frac{51.6 \pm 0.1 (3.1)}{42.0 - 63.0}$	$\frac{1696 \pm 16 (385)}{870 - 3002}$	$\frac{125 \pm 1.6 (39)}{30 - 280}$	$\frac{8.5 \pm 0.1 (2.0)}{2.9 - 17.3}$	575
2014 (01.08-20.09)	самки	$\frac{50.5 \pm 0.1 (2.2)}{45.0 - 57.0}$	$\frac{1589 \pm 14 (231)}{1050 - 2680}$	$\frac{159 \pm 2.0 (37)}{50 - 280}$	$\frac{11.9 \pm 0.2 (2.5)}{5.0 - 22.3}$	270
	самцы	$\frac{51.5 \pm 0.2 (3.9)}{42.0 - 63.0}$	$\frac{1765 \pm 25 (410)}{880 - 3160}$	$\frac{136 \pm 2.0 (39)}{40 - 240}$	$\frac{9.0 \pm 0.1 (2.4)}{3.7 - 19.1}$	280
2015 (31.07-08.09)	самки	$\frac{50.9 \pm 0.1 (2.2)}{43.0 - 56.5}$	$\frac{1608 \pm 12 (232)}{963 - 2231}$	$\frac{150 \pm 2.1 (42)}{55 - 289}$	$\frac{11.2 \pm 0.1 (2.8)}{5.2 - 21.2}$	390
	самцы	$\frac{52.4 \pm 0.2 (3.7)}{41.0 - 61.5}$	$\frac{1769 \pm 18 (387)}{883 - 3090}$	$\frac{111 \pm 1.8 (39)}{18 - 227}$	$\frac{7.1 \pm 0.1 (2.0)}{1.4 - 13.4}$	460

Примечание. Над чертой – среднее значение показателя с ошибкой, среднеквадратическое отклонение (в скобках); под чертой – пределы варьирования показателя

Таблица 5.1.2. Биологические показатели производителей горбуши в заливе Курильский в 2009 - 2015 гг.

Год	Пол	Биологические показатели				Количество рыб, экз.
		Длина тела по Смитту, см	Масса тела, г	Масса гонад, г	ГСИ, %	
2009 (24.07-2.09)	самки	$\frac{50.9 \pm 0.1 (1.9)}{45.0 - 56.0}$	$\frac{1604 \pm 11 (202)}{921 - 2380}$	$\frac{180 \pm 2.5 (47)}{74 - 317}$	$\frac{13.6 \pm 0.2 (3.1)}{6.6 - 24.4}$	351
	самцы	$\frac{51.7 \pm 0.2 (2.9)}{45.0 - 59.0}$	$\frac{1679 \pm 19 (304)}{915 - 2541}$	$\frac{117 \pm 2.0 (33)}{40 - 236}$	$\frac{8.0 \pm 0.1 (1.8)}{3.9 - 14.7}$	249
2010 (20.07-17.09)	самки	$\frac{49.4 \pm 0.1 (2.3)}{41.0 - 56.0}$	$\frac{1478 \pm 12 (226)}{845 - 2425}$	$\frac{145 \pm 2.3 (45)}{54 - 275}$	$\frac{11.8 \pm 0.2 (3.3)}{4.9 - 20.2}$	383
	самцы	$\frac{49.7 \pm 0.2 (3.7)}{39.0 - 60.0}$	$\frac{1542 \pm 18 (366)}{740 - 2820}$	$\frac{99 \pm 2.0 (41)}{20 - 230}$	$\frac{7.3 \pm 0.1 (2.6)}{1.2 - 16.2}$	417
2011 (2.08)	самки	$\frac{45.5 \pm 0.4 (3.3)}{39.0 - 57.0}$	$\frac{1128 \pm 38 (285)}{655 - 2175}$	$\frac{67 \pm 3.1 (23)}{25 - 115}$	$\frac{6.7 \pm 0.2 (1.8)}{3.1 - 10.3}$	57
	самцы	$\frac{46.7 \pm 0.4 (2.8)}{43.0 - 54.0}$	$\frac{1180 \pm 35 (228)}{810 - 1680}$	$\frac{96 \pm 2.0 (40.7)}{55 - 160}$	$\frac{9.5 \pm 0.3 (2.0)}{6.1 - 14.8}$	43
2012 (26.07-14.09)	самки	$\frac{49.6 \pm 0.2 (2.9)}{41.0 - 62.0}$	$\frac{1566 \pm 21 (304)}{890 - 3000}$	$\frac{132 \pm 2.6 (38)}{66 - 260}$	$\frac{10.3 \pm 0.2 (3.6)}{4.9 - 29.8}$	215
	самцы	$\frac{48.9 \pm 0.2 (3.9)}{41.0 - 61.0}$	$\frac{1510 \pm 23 (428)}{810 - 3270}$	$\frac{88 \pm 1.9 (35)}{20 - 220}$	$\frac{6.8 \pm 0.1 (2.3)}{1.9 - 17.8}$	335
2013 (25.07-12.09)	самки	$\frac{49.4 \pm 0.1 (2.0)}{41.0 - 55.0}$	$\frac{1530 \pm 11 (221)}{1028 - 2306}$	$\frac{163 \pm 2.2 (45)}{38 - 296}$	$\frac{12.9 \pm 0.2 (3.3)}{4.2 - 23.8}$	423
	самцы	$\frac{49.5 \pm 0.2 (3.6)}{38.0 - 62.0}$	$\frac{1562 \pm 16 (352)}{720 - 2960}$	$\frac{103 \pm 1.6 (35)}{20 - 196}$	$\frac{7.6 \pm 0.1 (2.1)}{1.6 - 13.3}$	478
2014 (14.08-13.09)	самки	$\frac{50.4 \pm 0.1 (2.2)}{45.0 - 57.0}$	$\frac{1568 \pm 12 (225)}{1070 - 2390}$	$\frac{168 \pm 1.9 (37)}{80 - 310}$	$\frac{12.8 \pm 0.1 (2.5)}{6.4 - 22.9}$	359
	самцы	$\frac{51.7 \pm 0.2 (3.8)}{41.0 - 64.0}$	$\frac{1760 \pm 24 (406)}{950 - 3580}$	$\frac{140 \pm 2.2 (38)}{70 - 280}$	$\frac{9.0 \pm 0.1 (1.8)}{3.3 - 15.3}$	291
2015 (24.07-01.10)	самки	$\frac{50.2 \pm 0.1 (2.3)}{43.0 - 57.0}$	$\frac{1555 \pm 11 (220)}{1031 - 2674}$	$\frac{142 \pm 1.8 (38)}{56 - 244}$	$\frac{10.9 \pm 0.1 (2.5)}{5.0 - 17.9}$	389
	самцы	$\frac{51.5 \pm 0.2 (3.8)}{37.0 - 60.5}$	$\frac{1674 \pm 18 (373)}{730 - 2890}$	$\frac{103 \pm 1.9 (39)}{8 - 215}$	$\frac{6.9 \pm 0.1 (2.1)}{0.9 - 14.6}$	411

Примечание. Над чертой – среднее значение показателя с ошибкой, среднеквадратическое отклонение (в скобках); под чертой – пределы варьирования показателя

Таблица 5.1.3. Биологические показатели производителей горбуши выловленной ставными неводами, расположенными в северной части о. Итуруп в 2008-2015 гг.

Год	Пол	Биологические показатели				Количество рыб, экз.
		Длина тела по Смитту, см	Масса тела, г	Масса гонад, г	ГСИ, %	
2008 (26.07-22.08)	самки	48.9 ± 0.1 (2.3) 43.0 – 55.0	1438 ± 11 (227) 820 – 2200	100 ± 1.2 (24) 37 – 176	8.2 ± 0.1 (1.7) 2.9 – 14.4	420
	самцы	49.6 ± 0.1 (3.1) 36.0 – 57.0	1479 ± 14 (322) 630 – 2700	71 ± 1.0 (25) 21 – 172	5.5 ± 0.1 (1.7) 0.9 – 11.9	530
2009 (26.07-13.09)	самки	52.0 ± 0.1 (1.6) 49.0 – 55.0	1677 ± 7 (168) 1325 – 2215	214 ± 1.7 (39) 160 – 296	15.7 ± 0.1 (3.0) 11.0 – 22.7	535
	самцы	53.7 ± 0.1 (2.3) 49.0 – 59.0	1827 ± 10 (262) 1325 – 2410	131 ± 1.0 (26) 81 – 187	8.0 ± 0.1 (1.5) 5.8 – 12.4	765
2010 (9.08-21.09)	самки	48.4 ± 0.1 (2.0) 43.0 – 55.5	1412 ± 13 (250) 688 – 2190	126 ± 1.9 (37) 33 – 280	10.7 ± 0.1 (2.6) 3.3 – 19.6	370
	самцы	48.2 ± 0.2 (3.4) 40.0 – 58.5	1404 ± 19 (361) 614 – 2965	87 ± 1.9 (37) 20 – 230	7.1 ± 0.1 (2.5) 1.5 – 16.2	379
2011 (8.08-09.09)	самки	48.1 ± 0.1 (2.6) 42.0 – 59.0	1352 ± 14 (245) 440 – 2130	142 ± 2.3 (40) 54 – 274	12.6 ± 0.2 (3.1) 5.9 – 24.6	298
	самцы	48.9 ± 0.2 (4.2) 35.0 – 68.0	1421 ± 21 (399) 470 – 2950	96 ± 1.7 (32) 26 – 204	7.8 ± 0.1 (2.0) 1.6 – 14.3	352
2012 (04.08-09.09)	самки	49.5 ± 0.1 (2.2) 42.0 – 55.0	1495 ± 14 (231) 867 – 2188	140 ± 2.3 (38) 54 – 240	11.2 ± 0.2 (2.9) 5.4 – 21.5	281
	самцы	50.0 ± 0.2 (4.2) 35.0 – 68.0	1421 ± 22 (399) 470 – 2950	97 ± 2.2 (40) 20 – 220	7.8 ± 0.1 (2.0) 1.6 – 14.3	320
2013 (09.08-13.09)	самки	50.5 ± 0.1 (2.0) 47.0 – 55.0	1617 ± 17 (231) 1155 – 2177	209 ± 3.0 (42) 126 – 299	15.9 ± 0.2 (2.9) 10.7 – 24.0	192
	самцы	52.6 ± 0.2 (3.0) 45.0 – 57.0	1738 ± 21 (358) 803 – 2630	137 ± 2.0 (35) 27 – 212	9.0 ± 0.1 (1.9) 3.7 – 13.6	308
2014 (07.08-11.09)	самки	50.2 ± 0.1 (2.5) 43.0 – 61.0	1562 ± 15 (256) 870 – 2370	154 ± 2.5 (42) 40 – 260	11.7 ± 0.1 (2.7) 3.8 – 22.8	283
	самцы	51.4 ± 0.2 (3.7) 42.0 – 63.0	1733 ± 23 (431) 920 – 3620	130 ± 2.4 (46) 20 – 280	8.6 ± 0.1 (2.5) 2.0 – 9.0	367
2015 (30.07-01.10)	самки	50.1 ± 0.1 (2.5) 43.0 – 56.5	1549 ± 11 (235) 897 – 2251	142 ± 1.9 (40) 47 – 260	10.9 ± 0.1 (2.2) 1.4 – 14.5	448
	самцы	51.5 ± 0.2 (3.6) 39.0 – 57.5	1700 ± 17 (354) 769 – 2958	105 ± 1.8 (39) 12 – 252	7.0 ± 0.1 (2.2) 1.4 – 14.5	454

Примечание. Над чертой – среднее значение показателя с ошибкой, среднеквадратическое отклонение (в скобках); под чертой – пределы варьирования показателя

Во все годы наших наблюдений в первой декаде августа, соотношение самок и самцов в уловах горбуши в зал. Простор, зал. Курильский и у северной части острова было приблизительно равным. В начале второй декады августа происходило изменение соотношения полов в сторону увеличения доли самцов. Одновременно с увеличением доли самцов снижалось значение ГСИ самок. Совокупность этих показателей, как было показано ранее (Каев, 2003), свидетельствует о завершении миграции ранней (летней) формы горбуши и начале миграции поздней (осенней) формы. В дальнейшем и вплоть до окончания нерестовой миграции горбуши доля самцов уменьшалась, а ГСИ самок увеличивался.

Однако, как мы уже отмечали ранее, летняя форма горбуши о. Итуруп в годы наших исследований была крайне малочисленной. Поэтому говорить о смене сезонных группировок можно лишь условно.

Можно предположить, что наступающая «холодная» эпоха, характеризующаяся, в том числе более продолжительными зимами, поздним прогревом акваторий весной, привела к постепенной деградации ранней формы горбуши.

В 1960-е годы в период широкомасштабного японского дрефтерного промысла в исключительной экономической зоне СССР для нерестовых стад южно-курильской горбуши было характерно постоянное преобладание самцов, особенно заметное в годы высокой численности. Соотношение самцов и самок в подходах составляло 1,5: 1,0 (Чупахин, 1975).

По данным Иванкова (1965) и наблюдениям Чупахина (1975), на половую структуру стада отрицательно влиял японский морской промысел, изымавший из популяции преимущественно самок, поскольку они крупнее самцов и чаще объеивались. По мере сокращения объемов морского промысла динамика соотношения полов горбуши в течение сезона изменилась. Как и в других районах, для первых подходов горбуши к побережью южных Курильских островов стало характерно преобладание самцов. В целом же за период

подходов соотношение полов в годы наших наблюдений было 1:1, тогда как в 1956 - 1964 г. на южных Курильских островах соотношение самцов и самок в течение сезона составляло 1,4 – 2,0 (Heard, 1991), в 1970 - 1980-е годы доля самцов уменьшалась, а самок, наоборот увеличивалось. Во время рунного хода соотношение полов было 1:1 (Иванков, 1967 б; Ефанов и др., 1982; Heard, 1991). В дальнейшем при резком увеличении в уловах в 2000-х доли горбуши позднего срока хода перестали появляться отмечавшиеся ранее характерные нарушения в динамике соотношения полов (Иванков, 1967 а, б; Иванков и др., 1997; Каев и др., 2003). В период наших наблюдений (2008 - 2015 гг.) соотношение полов горбуши на протяжении нерестового хода варьировало в широких пределах.

Следует отметить, что в конце 1980-х гг. происходили климатические изменения в северном полушарии, оказавшие влияние на динамику термического режима вод (Krovnin et al., 2014, 2015). В этот период усилилось воздействие субтропического океанического круговорота, обусловившего трехкратный рост количества южных циклонов в северной части СЗТО после 1988 г. (Тунеголовец, 2007). Все указанные изменения привели к ослаблению водообмена между Тихим океаном и окраинными морями (Khen et. al., 2013), к мягким зимам, более раннему началу весны и увеличению биомассы планктона в прикурильском районе (Chiba et. al., 2008). В период похолодания можно вновь ожидать снижения биомассы зоопланктона (Chiba et. al., 2008; Котенев и др., 2015), а вслед за этим, численности и биомассы тихоокеанских лососей (Kaeriyama et.al., 2009; Каев, 2011).

В годы наших наблюдений на протяжении всего периода подходов горбуши к побережью о. Итуруп гонады самцов и самок находились на III - IV стадии зрелости. При этом ГСИ самок варьировал в очень широких пределах. Так, в зал. Простор вариабельность ГСИ был наибольшей в 2012 г. среднее значение ГСИ самок изменялось от 7,7 % во второй декаде июля до 16,2 % к последней декаде сентября при среднем значении за сезон 12,1 %. В зал.

Курильский значение ГСИ возрастало с 9,8 % в первой декаде августа 2009 г. до 16,9 % ко второй декаде сентября, в среднем составляя – 13,6 %. В пробах самок горбуши, пойманной неводами, установленными в прибрежных водах, омывающих северную часть острова, в первой декаде августа 2013 г., ГСИ самок в среднем составлял 10,7 %, а ко второй декаде сентября этот показатель вырос до 16 %, в среднем на протяжении нерестового хода ГСИ самок составлял 13 % (рис. 5.1.1).

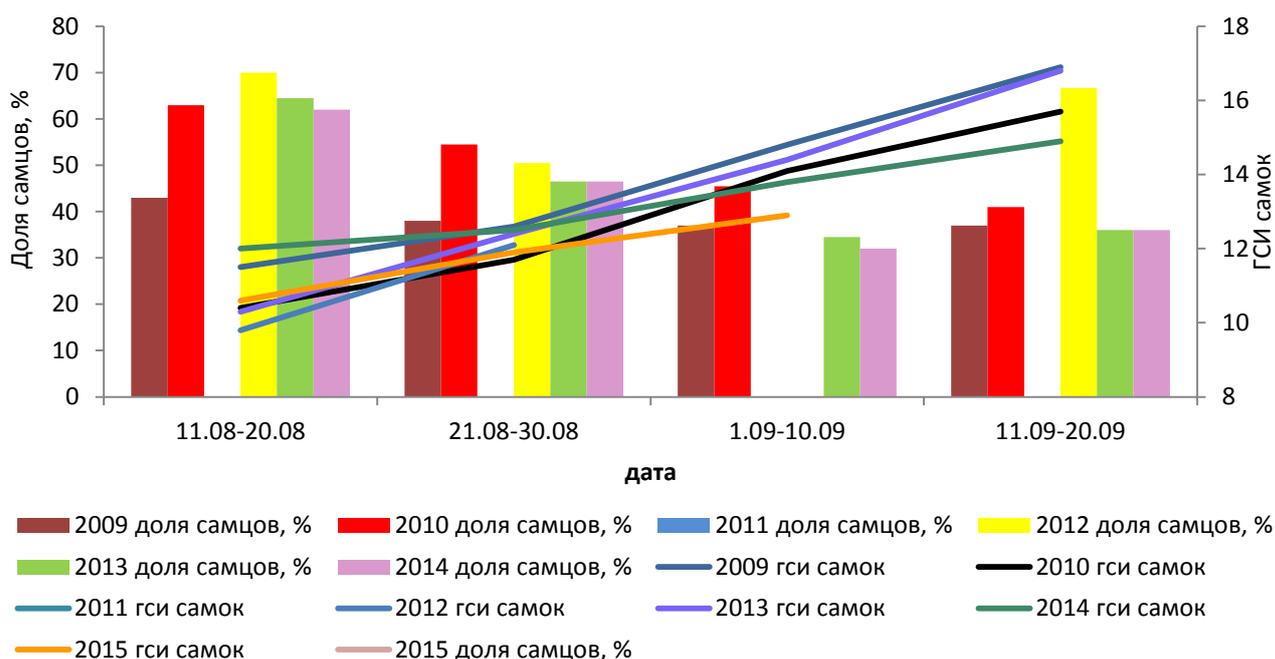


Рисунок 5.1.1. Сезонная динамика доли самцов (%) и ГСИ самок горбуши залива Курильский о. Итуруп

Соотношение полов также значительно изменялось в течение периода подходов в разные годы. Так, в 2012 г. в зал. Простор доля самцов уменьшалась с первой декады июля до последней декады сентября с 61 % до 35 %. В зал. Курильский доля самцов снижалась в 2009 г. с 56 % в первой декаде августа до 37 % во второй декаде сентября, а в 2013 г. – с 70 % в июле до 36 % в сентябре. В северной части острова наиболее значительное снижение доли самцов от начала к концу нерестового хода наблюдалось в 2013 году – с 75 % в первой декаде августа до 33 % ко второй декаде сентября (рис. 5.1.2).

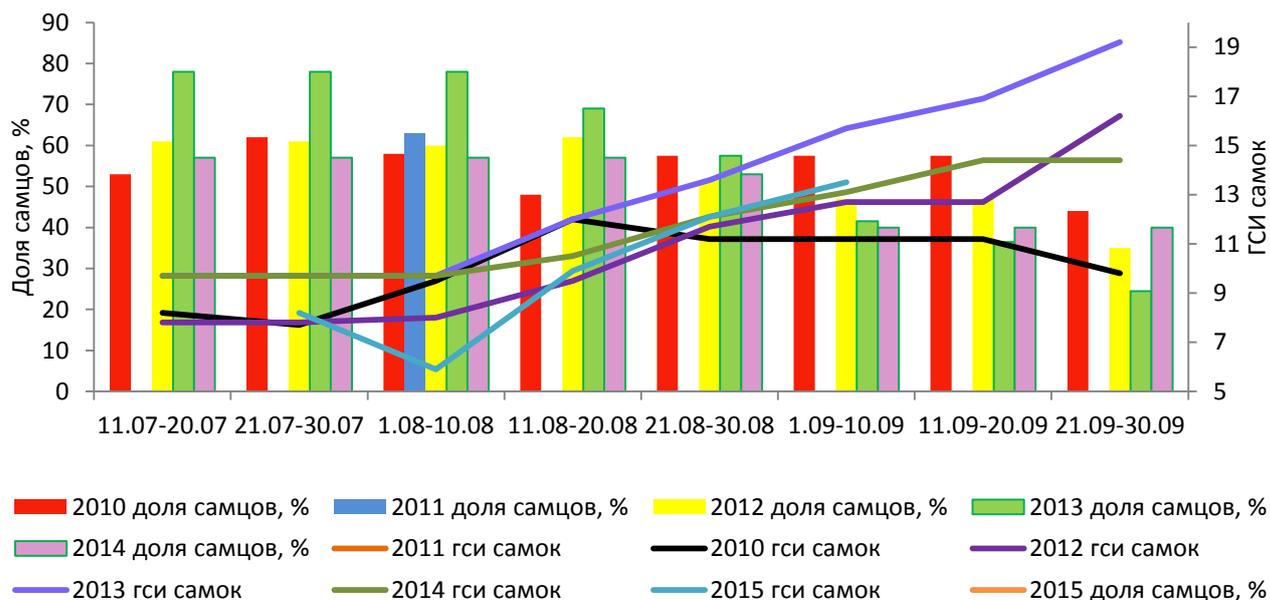


Рисунок 5.1.2. Сезонная динамика доли самцов (%) и ГСИ самок горбуши залива Прстор о. Итуруп

Несмотря на различия в динамике соотношения полов в течение сезона в разные годы и динамики изменения ГСИ самок, в целом можно констатировать, на протяжении всего сезона во всех районах острова во все годы наблюдений наблюдалась сходная динамика изменения доли самцов и ГСИ самок в подходах – уменьшение доли самцов от начала к концу хода и равномерное увеличение показателя ГСИ самок (рис. 5.1.3).

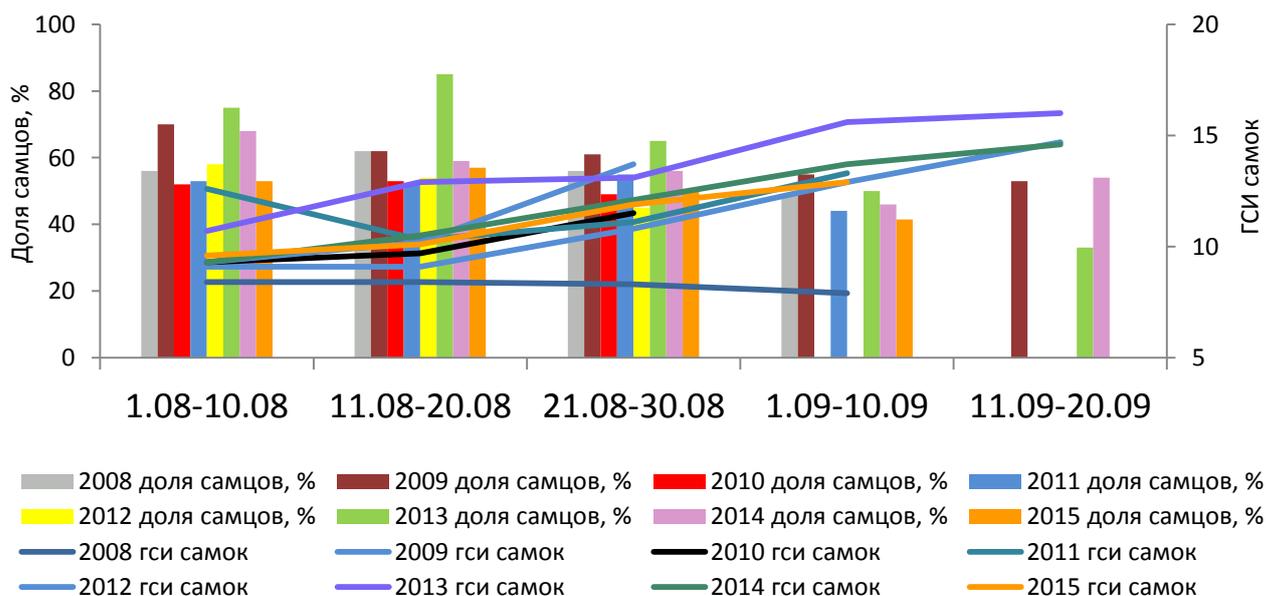


Рисунок 5.1.3. Сезонная динамика доли самцов (%) и ГСИ самок в уловах у северного побережья о. Итуруп

Исключение составляют выборки из зал. Курильский в 2012 г., когда доля самцов снижалась с 66,7 % до 50,5 % в период с первой до последней декады августа, а затем к концу сентября она снова увеличилась до 66,7 %. При этом значения ГСИ самок равномерно увеличивались в течение всего сезона подходов. Представляется, что столь такая динамика соотношения полов обусловлена недостаточно репрезентативной выборкой.

Данные исследований свидетельствуют о том, что самки в целом за сезон количественно всегда преобладали, даже в годы, малочисленных подходов (2011 и 2014 гг.). При этом различий между средними показателями доли самок в четные и нечетные годы не было (табл. 5.1.4).

Таблица 5.1.4. Фактический вылов горбуши, (т) и доля самок, (%) в Южно - Курильской зоне с 2008 по 2015гг

Годы	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015
Фактический вылов, т	32265.0	25384.6	29975.3	6146	27910	18689.9	4495.8	1632
Доля самок, %	51.0	62.0	52.7	54.5	51.7	60.3	60.6	54.5

Биологические показатели горбуши в период нерестового хода претерпевали изменения, имевшие в целом во все годы сходную направленность – укрупнение рыб от начала к концу нерестового хода. При этом тенденция проявлялась независимо от района лова. Однако иногда, эта закономерность нарушалась. Так, у самцов горбуши из зал. Курильский. В 2009, 2010, 2012 - 2014 годах в последней декаде июля биологические показатели длины и массы возрастали и к концу первой декады августа они были максимальными, затем во второй декаде августа значения показателей снижались, а затем вновь увеличивались до максимальных значений к концу нерестового хода горбуши (рис. 5.1.4). Это указывает на наличие темпоральных группировок у южно - курильской горбуши, описанных ранее (Иванков, 1967 а, б; Гриценко, 1981; Иванков, 1993; Ефанов, 2003; Каев и др., 2004).

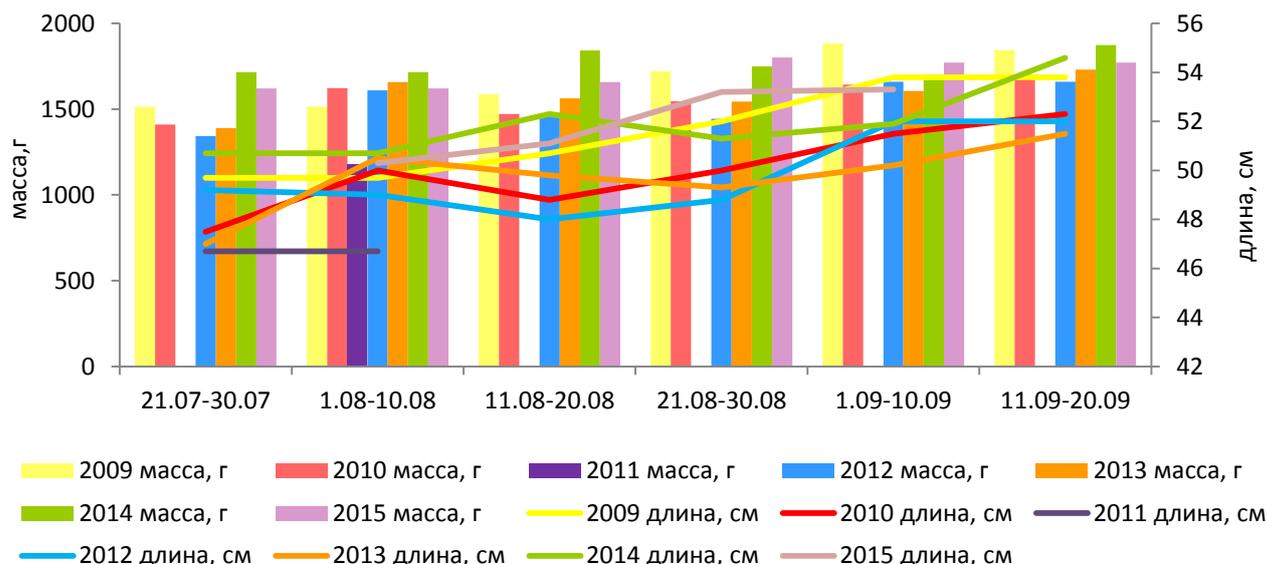


Рисунок 5.1.4. Сезонная динамика массы и длины самцов горбуши зал. Курильский о. Итуруп в 2009-2015 гг.

У самок описанная выше закономерность проявлялась ярче всего в заливе Простор в 2012 г. Так, в последней декаде июля 2012 г. биологические показатели длины и массы у самок горбуши в среднем составляли $50,1 \pm 0,4$ см и $1603 \pm 39,4$ г соответственно. А в первой декаде августа средние показатели длины и массы снизились до $49,9 \pm 0,3$ см и $1488 \pm 28,3$ г соответственно. В дальнейшем они увеличивались и к концу второй декады сентября составляли $50,3 \pm 0,3$ см и $1525 \pm 28,6$ г. (рис. 5.1.5.). Схожая картина была в 2012 г. и в заливе Курильский.

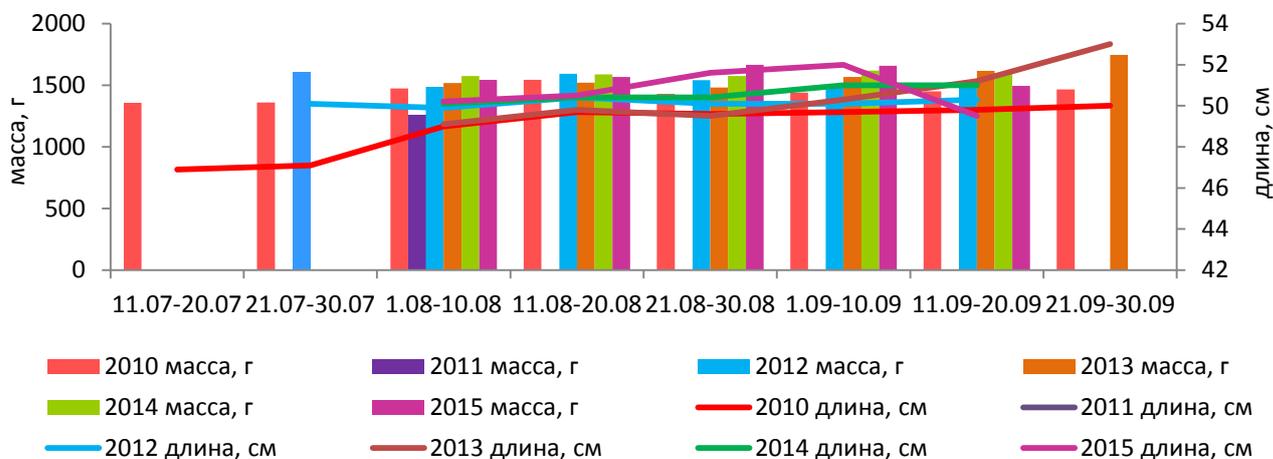


Рисунок. 5.1.5. Сезонная динамика массы и длины самок горбуши зал. Простор о. Итуруп в 2010-2015 гг.

В северной части острова, где горбуша представлена рыбами только природного происхождения разнонаправленная в течение сезона подходов динамика средней длины и массы рыб выражена в наибольшей степени. Так, в 2014 г. средние длина и масса самок увеличивались с $49,8 \pm 0,4$ см и $1535 \pm 45,4$ г в первой декаде августа до $50,2 \pm 0,2$ см и $1544 \pm 23,6$ г в последней декаде августа. Затем наблюдалось уменьшение средней длины до $49,7 \pm 0,3$ см и массы до $1534 \pm 35,5$ г в первой декаде сентября и последующее увеличение биологических показателей до $52,4 \pm 0,5$ см и $1770 \pm 53,6$ г к концу сентября (рис. 5.1.6; табл. 5.1.5 - 5.1.8).

Можно предположить, что в северной части острова, где горбуша представлена дикими рыбами от естественного нереста, в наибольшей степени сохранилась ранняя форма, в то время как в зал. Курильский и Простор, где на заводах воспроизводят исключительно горбушу позднего срока хода, ранняя форма горбуши практически исчезла.

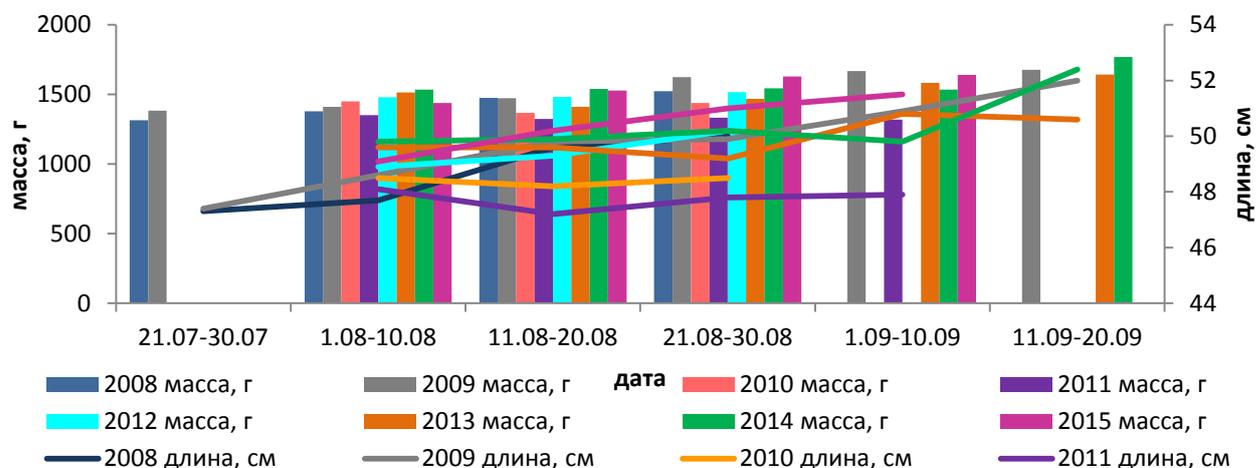


Рисунок 5.1.6. Сезонная динамика массы и длины самок горбуши, зал. Курильский, зал. Простор и северного побережья о. Итуруп в 2012 и 2014 гг.

В период наших исследований мы обнаружили достоверные различия в биологических показателях самцов и самок горбуши поколений четных и нечетных лет. Так биологические параметры горбуши нечетных лет превышали таковые четных лет. Наиболее отчетливо эта тенденция прослеживается при сравнении выборок горбуши из неводов, у северного побережья острова, где,

нет заводов, а вся горбуша представлена рыбами природного происхождения. В 2012 и 2013 гг. среднее значение длины самцов составляло $49,7 \pm 0,2$ см в 2012 г. и $52,6 \pm 0,2$ см в 2013 г. Масса самцов в среднем составляла соответственно – 1421 ± 22 г в 2012 г и 1738 ± 21 г – в 2013 г. Размеры самок также были больше в нечетном году. Так в 2012 г. длина самок горбуши была $49,5 \pm 0,1$ см, в то время как в 2013 г. она в среднем составляла $50,5 \pm 0,1$ см. Средняя масса самок горбуши в 2012 г. составляла 1495 ± 14 г., а в 2013 г. – 1617 ± 17 г. Все отмеченные различия были достоверными (табл. 5.1.5 – 5.1.8).

В заливах, где облавливалась рыба, преимущественно заводского происхождения, также имели место различия между рыбами четных и нечетных генераций. Горбуша нечетных лет превышала по размерам горбушу четных лет воспроизводства. Однако, различия были меньше, чем у горбуши, пойманной у северного побережья острова.

В зал. Простор средняя длина самцов горбуши в 2012 г. и 2013 гг. составляла $50,0 \pm 0,1$ см и $51,6 \pm 0,1$ см соответственно. Различия были достоверными (при $p < 0,5$). Масса самцов составляла в среднем в 2012 г. – $1524 \pm 17,6$ г; в 2013 г. 1696 ± 16 г. У самок наблюдалась аналогичная картина. Средняя длина самок в 2012 г. составляла $50,2 \pm 0,1$ см, в 2013 г. – $50,7 \pm 0,1$ см. Масса самок составляла в среднем в 2012 г. $1549 \pm 13,8$ г, в 2013 г. – $1591 \pm 16,7$ г. (табл. 5.1.5 – 5.1.8).

В зал. Курильский средняя длина самцов горбуши в 2012 г. и 2013 гг. составляла соответственно $48,9 \pm 0,2$ см. и $49,5 \pm 0,2$ см. Различия также были достоверными. Средняя масса самцов в 2012 г. была равной $1510 \pm 23,0$ г, и в 2013 г. – 1562 ± 16 г. У самок наблюдалась аналогичная картина. Длина самок в 2012 г. была $49,6 \pm 0,2$ см, в 2013 – $49,4 \pm 0,1$ см. Масса самок составляла в среднем в 2012 г. $1566 \pm 21,0$ г в 2013 г. 1530 ± 11 г. (табл. 5.1.5 – 5.1.8).

Таблица 5.1.5. Сравнение массы самок горбуши, пойманной в разных районах о. Итуруп в 2012-2013 гг.

Район	Зал. Простор		Зал. Курильский		Северное побережье о. Итуруп	
	2012	2013	2012	2013	2012	2013
год	2012	2013	2012	2013	2012	2013
n	410	525	215	423	281	192
M±m	1549±13.8	1591±16.7	1566.5±20.7	1530±10.7	1495±13.8	1617±16.7
σ	263	234.9	304.0	220.5	230.75	230.9
V (%)	17.0	14.76	19.4	14.4	15.43	14.28
t _{st}	2.54		1.54		5.64	

здесь и далее: $t_{\text{табл}} \approx 2$ (критерий Стьюдента) при принятии уровня достоверности $p \leq 0,05$
 n – количество измерений; M – среднее значение, гр.; m – стандартная ошибка, гр.; σ – стандартное отклонение; t_{st} – критерий Стьюдента; V – коэффициент вариации, %

Таблица 5.1.6. Сравнение массы самцов горбуши, пойманной в разных районах о. Итуруп в 2012-2013 гг.

залив	Зал. Простор		Зал. Курильский		Северное побережье о. Итуруп	
	2012	2013	2012	2013	2012	2013
год	2012	2013	2012	2013	2012	2013
n	490	575	335	478	320	308
M±m	1524±17.6	1696±16.04	1510±23.4	1562±16.09	1421±22.3	1738.4±20.4
σ	389.1	384.5	428.0	351.77	399.0	358.5
V (%)	25.53	22.63	28.3	22.5	28.08	20.62
t _{st}	7.23		1.83		10.49	

Таблица 5.1.7. Сравнение длины самцов горбуши, пойманной в разных районах о. Итуруп в 2012-2013 гг.

залив	Зал. Простор		Зал. Курильский		Северное побережье о. Итуруп	
	2012	2013	2012	2013	2012	2013
год	2012	2013	2012	2013	2012	2013
n	490	575	335	478	320	308
M±m	50.0±0.16	51.6±0.13	48.9±0.21	49.5±0.17	49.7±0.23	52.6±0.17
σ	3.62	3.09	3.91	3.64	4.2	3.0
V (%)	7.24	5.99	7.99	7.35	8.45	5.7
t _{st}	7.68		2.21		9.98	

Таблица 5.1.8. Сравнение длины самок горбуши, пойманной в разных районах о. Итуруп в 2012-2013 гг.

залив	Зал. Простор		Зал. Курильский		Северное побережье о. Итуруп	
	2012	2013	2012	2013	2012	2013
год	2012	2013	2012	2013	2012	2013
n	410	525	215	423	281	192
M±m	50.2±0.13	50.7±0.1	49.6±0.2	49.4±0.1	49.5±0.13	50.54±0.14
σ	2.6	2.4	2.9	2.08	2.2	2.0
V (%)	5.18	4.7	5.85	4.21	4.44	3.96
t _{st}	3.01		0.9		5.3	

Из литературы известно, что в одних районах воспроизводства горбуши имеются различия в размерах рыб четных и нечетных лет воспроизводства, в других, напротив, они отсутствуют. Так, Кагановский (1949) отмечал морфологические различия у горбуши четных и нечетных лет воспроизводства западно-камчатской и амурской горбуши, обусловленные урожайностью генеративных линий: особи линии, ставшей урожайной, мельчают, и наоборот, рыбы неурожайной линии поколений становятся крупнее. Эта закономерность характерна и для горбуши Аляски и Британской и Колумбии. В то же время, анализ имеющихся материалов по р. Утка (западная Камчатка) не подтверждает данную точку зрения. Так, несмотря на смену доминант, размерно-весовые показатели производителей горбуши р. Утка нечетных лет воспроизводства остались меньшими по сравнению с таковыми горбуши четной линии воспроизводства (Кинас, 2005).

5.2. Биологическая характеристика производителей заводской горбуши о. Итуруп

Сахалино – Курильский регион является лидером по заводскому разведению тихоокеанских лососей на российском Дальнем Востоке. Основная часть ЛРЗ области расположена на юге о. Сахалин и на о. Итуруп. С заводов

этих регионов выпускается горбуша и кета (Каев, 2010). Из общего объема выпущенных в 2011 г. 240 млн. шт. молоди тихоокеанских лососей (31 % или 74,4 млн. экз. молоди составила горбуша. В последующие годы доля горбуши в заводском выпуске сокращалась, кеты—напротив, увеличивалась. В 2016 гг. по данным Сахалинрыбвода выпуск молоди лососей с заводов о. Итуруп составил 241 млн. экз., в том числе горбуши – 66 млн. экз., или 27%.

На о. Итуруп по воспроизводству горбуши работают 4 ЛРЗ (данные на 2016 г.). Все ЛРЗ принадлежат частным компаниям или взяты ими в аренду. Наиболее крупными ЛРЗ являются «Курильский» и «Рейдовое», принадлежащие ЗАО «Гидрострой». Молодь горбуши на о. Итуруп также выпускают с ЛРЗ «Скальный» (ООО «Буг») и ЛРЗ «Куйбышевка» (ООО «Континент») (Смирнов и др., 2006; Чистякова, 2015).

Коэффициенты возврата горбуши на ЛРЗ «Курильский» являются одними из самых высоких на Дальнем Востоке России и близки к коэффициентам возврата горбуши, разводимой на заводах о. Хоккайдо. Так, возврат горбуши на ЛРЗ о. Хоккайдо составлял в 2000-е годы около 5 %, на Сахалине этот показатель составлял 3,5 - 4 %, а на ЛРЗ о. Итуруп он достигал 6 - 10 % (Запорожец и др., 2011). Молодь горбуши в России выпускают со средней навеской 0,3 г. Выживаемость молоди горбуши в пресноводный и ранний морской периоды жизни, выпущенной с ЛРЗ Японии и Сахалино – Курильского региона близка. Об этом свидетельствует соотношение маркированной молоди горбуши в уловах в Охотском море соответствующее структуре ее выпуска ЛРЗ России и Японии (Чистякова 2015). Данные о биологических характеристиках производителей горбуши и их межгодовой динамике за период с 2008 по 2014 гг. представлены в таблицах 5.2.1–5.2.2.

Таблица 5.2.1. Биологические показатели производителей горбуши р. Курилки (ЛРЗ «Курильский») в 2008-2014 гг.

Год	Пол	Биологические показатели				Количество рыб, экз.
		Длина тела по Смитту, см	Масса тела, г	Масса гонад, г	ГСИ, %	
2008 (15.0807.10)	самки	$50.0 \pm 0.1(2.0)$ 44.0 – 59.0	$1445 \pm 12 (200)$ 920 – 2010	$204 \pm 4.2(73)$ 72 – 385	$17.1 \pm 0.4(6.4)$ 5.8 – 35.9	302
	самцы	$50.9 \pm 0.2(3.4)$ 38.0 – 61.0	$1496 \pm 22 (354)$ 600 – 2660	$121 \pm 2.0(32)$ 36.0 – 221	$8.9 \pm 0.1 (1.9)$ 3.9 – 13.7	248
2009 (11.0806.10)	самки	$51 \pm 0.2 (2.4)$ 44.0 – 58.0	$1518 \pm 15 (219)$ 920 – 2200	$207 \pm 5.2(79)$ 66.8 – 457.6	$16.4 \pm 0.4(6.6)$ 4.3 – 37.9	227
	самцы	$51.8 \pm 0.2(3.5)$ 44.0 – 65.0	$1464 \pm 23 (343)$ 750 – 3100	$112 \pm 2.4(35)$ 52.0 – 249	$8.1 \pm 0.1 (1.8)$ 4.0 – 13.9	223
2010 (17.0804.10)	самки	$48.9 \pm 0.2(4.2)$ 35.0 – 68.0	$1420 \pm 13 (211)$ 915 – 2200	$200 \pm 3.8(64)$ 70 – 381	$17.0 \pm 0.3(5.4)$ 5.8 – 29.2	277
	самцы	$49.6 \pm 0.2(3.7)$ 41.0 – 65.0	$1366 \pm 15 (306)$ 715 – 3210	$106 \pm 1.6(31)$ 35 – 240	$8.6 \pm 0.1 (2.2)$ 3.3 – 15.6	398
2011 (23.0804.10)	самки	$49.5 \pm 0.2(3.3)$ 40.0 – 60.0	$1260 \pm 15 (262)$ 680 – 2360	$190 \pm 3.2(56)$ 43.0 – 349.0	$18.8 \pm 0.3(5.5)$ 6.8 – 31.6	313
	самцы	$48.5 \pm 0.2(4.8)$ 38.0 – 65.0	$1236 \pm 21 (421)$ 515 – 3015	$98 \pm 1.9 (38)$ 31 – 279	$8.5 \pm 0.1 (2.0)$ 4.0 – 16.5	387
2012 (16.0803.10)	самки	$49.5 \pm 0.1(2.4)$ 42.0 – 57.0	$1413 \pm 14 (235)$ 870 – 2150	$174 \pm 3.7(64)$ 70 – 403	$14.9 \pm 0.3(6.0)$ 5.2 – 32.1	303
	самцы	$49.0 \pm 0.2(4.1)$ 38.5 – 65.0	$1329 \pm 18 (363)$ 590 – 2755	$110 \pm 1.7(33)$ 40 – 227	$9.1 \pm 0.1 (2.1)$ 3.5 – 15.1	397
2013 (09.0805.10)	самки	$50.5 \pm 0.1(2.5)$ 44.0 – 58.0	$1489 \pm 11.9(227)$ 985 – 2225	$179 \pm 2.8(53)$ 59 – 364	$14.4 \pm 0.2(4.0)$ 5.4 – 26.1	363
	самцы	$50.3 \pm 0.2(3.9)$ 38.5 – 68.0	$1463 \pm 16.1(352)$ 725 – 2920	$106 \pm 1.7(37)$ 11 – 227	$8.0 \pm 0.1 (2.3)$ 1.0 – 15.4	478
2014 (02.0910.09)	самки	$50.4 \pm 0.2(2.2)$ 45.0 – 56.0	$1577 \pm 22.0(203)$ 1070 – 2200	$177 \pm 2.9(34)$ 90 – 250	$14.4 \pm 0.2(1.9)$ 9.5 – 18.6	116
	самцы	$51.9 \pm 0.4(3.8)$ 44.0 – 64.0	$1757 \pm 43.0(450)$ 930 – 3140	$148 \pm 4.1(38)$ 70 – 260	$9.8 \pm 0.2 (1.7)$ 5.7 – 14.9	84

Примечание. Над чертой – среднее значение показателя с ошибкой, среднеквадратическое отклонение (в скобках); под чертой – пределы варьирования показателя

Таблица 5.2.2. Биологические показатели производителей горбуши р. Рейдовой (ЛРЗ «Рейдовое») в 2009-2014 гг.

Год	Пол	Биологические показатели				Количество рыб, экз.
		Длина тела по Смитту, см	Масса тела, г	Масса гонад, г	ГСИ, %	
2009 (10.09-29.09)	самки	<u>52.0 ± 0.1(1.7)</u> 47.0 – 56.0	<u>1496 ± 14 (181)</u> 960 – 1950	<u>281 ± 3.5(45)</u> 146 – 360	<u>24.5 ± 0.7 (3.3)</u> 18 – 29	170
	самцы	<u>53.5 ± 0.3(3.2)</u> 47.0 – 60.0	<u>1526 ± 26 (293)</u> 945 – 2475	<u>74 ± 2.2 (24)</u> 31 – 195	-	
2010 (10.09-01.10)	самки	<u>50.5 ± 0.2(2.1)</u> 45.0 – 57.0	<u>1447 ± 16 (223)</u> 710 – 2200	<u>226 ± 4.4(60)</u> 60 – 360	<u>19.5 ± 0.4(5.3)</u> 8.6 – 44.7	187
	самцы	<u>52.0 ± 0.3(3.5)</u> 43.0 – 62.0	<u>1571 ± 27 (370)</u> 685 – 2735	<u>116 ± 2.7(37)</u> 45 – 215	<u>7.9 ± 0.1 (1.7)</u> 4.1 – 11.6	
2011 (8.09-01.10)	самки	<u>48.7 ± 0.1(2.4)</u> 43.0 – 56.0	<u>1339 ± 15 (231)</u> 740 – 2340	<u>199 ± 3.4(54)</u> 71 – 430	<u>19.4 ± 0.3(5.0)</u> 5.9 – 31.0	248
	самцы	<u>50.8 ± 0.3(3.8)</u> 42.0 – 65.0	<u>1423 ± 25 (379)</u> 820 – 3340	<u>80 ± 1.7 (26)</u> 40 – 172	<u>6.7 ± 0.1 (2.0)</u> 2.5 – 12.7	
2012 (25.08.-29.09)	самки	<u>51.1 ± 0.2(2.9)</u> 44.0 – 59.0	<u>1249 ± 45 (653)</u> 1030 – 2640	<u>237 ± 4.4(64)</u> 90 – 420	<u>19.2 ± 0.3 (4.8)</u> 9.6 – 31.1	211
	самцы	<u>53.0 ± 0.4(4.2)</u> 44.0 – 68.0	<u>1656 ± 34 (391)</u> 860 – 2970	<u>129 ± 3.4(38)</u> 40 – 280	<u>8.8 ± 0.2 (2.4)</u> 4.3 – 20.2	
2013 (27.08.-01.10)	самки	<u>49.6 ± 0.1(2.7)</u> 44.0 – 63.0	<u>1584 ± 11 (215)</u> 960 – 2440	<u>245 ± 3.0(61)</u> 100 – 390	<u>19.1 ± 0.2 (4.5)</u> 8.6 – 29.4	403
	самцы	<u>51.8 ± 0.2(3.5)</u> 41.0 – 65.0	<u>1753 ± 18 (346)</u> 960 – 3260	<u>128 ± 1.8(34)</u> 20 – 240	<u>8.3 ± 0.1 (2.4)</u> 1.4 – 28.6	
2014 (14.09.-22.09)	самки	<u>50.8 ± 0.2(2.0)</u> 47.0 – 56.0	<u>1559 ± 20 (186)</u> 1220 – 2100	<u>277 ± 4.8(44)</u> 160 – 360	<u>21.7 ± 0.3 (2.3)</u> 15.0 – 28.3	83
	самцы	<u>54.2 ± 0.4(4.1)</u> 45 – 62	<u>1825 ± 38 (414)</u> 960 – 2780	<u>107 ± 1.8(20)</u> 60 – 160	<u>6.8 ± 0.1(1.6)</u> 3.3 – 10.4	

Примечание. Над чертой – среднее значение показателя с ошибкой, среднеквадратическое отклонение (в скобках); под чертой – пределы варьирования показателя

Масса, длина тела и плодовитость горбуши, отобранной у заводских забоек, были близки к соответствующим показателям производителей, пойманных ставными неводами в зал. Простор и Курильский (рис. 5.2.1 – 5.2.4). Так в конце первой декады августа 2009 г. средняя длина и масса самцов горбуши на ЛРЗ «Курильский» составляла $49,2 \pm 0,3$ см и $1444 \pm 28,7$ г, к концу августа масса в среднем увеличивалась до $1696 \pm 53,6$ г, а длина до $53,5 \pm 0,4$ см, затем к середине первой декады сентября средние значения массы и длины уменьшались до $1243 \pm 31,5$ г и $51,1 \pm 0,4$ см соответственно, а потом медленно увеличивались и достигали максимальных за сезон значений $1757 \pm 85,0$ г и $53,6 \pm 0,7$ см к первой декаде октября. Биологические показатели самок горбуши на ЛРЗ «Курильский» в 2009 г. изменялись параллельно показателям самцов, увеличиваясь от $1429 \pm 20,3$ г и $49,1 \pm 0,3$ см в конце первой декады августа до $1674 \pm 25,9$ г и $52,3 \pm 0,2$ см к концу августа. Затем они уменьшались к первой декаде сентября до $1422 \pm 33,6$ г и $50,7 \pm 0,4$ см и затем увеличивались, достигая к первой декаде октября $1573 \pm 35,9$ г и $50,6 \pm 0,4$ см. В 2011 г. динамика изменения длины и массы была близкой к описанной выше (рис. 5.2.1).

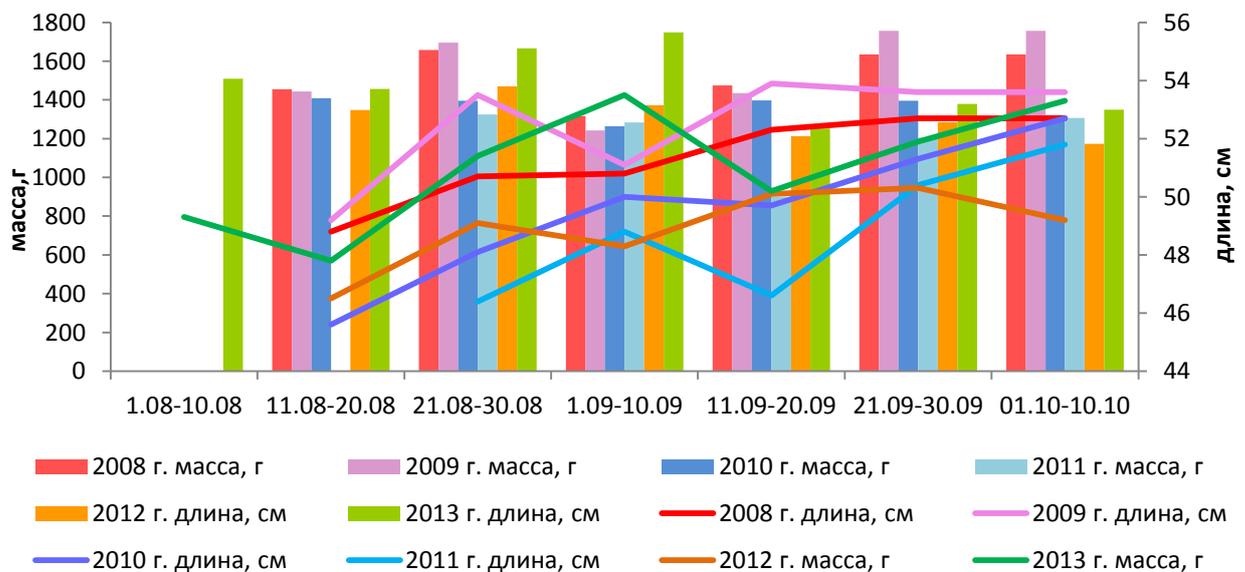


Рисунок 5.2.1. Сезонная динамика массы и длины самцов горбуши ЛРЗ «Курильский» в 2008-2013 гг.

Показатели длины и массы у самцов горбуши ЛРЗ «Курильский» в 2011 г. увеличивались с последней декады августа до конца первой декады сентября с $46,4 \pm 0,4$ до $48,8 \pm 0,4$ см и с $1284 \pm 44,1$ г до $1325 \pm 37,4$ г, затем наблюдалось их снижение ко второй декаде сентября до $46,6 \pm 0,6$ см и $899 \pm 47,5$ г и увеличение до $1306 \pm 51,9$ г и $51,8 \pm 0,6$ см к первой декаде октября. У самок наблюдалась аналогичная картина. Так, средняя длина и масса самок составляла в последней декаде августа $46,2 \pm 0,3$ см и $1264 \pm 24,2$ г соответственно. К концу августа – первой декаде сентября средняя длина и массы самок увеличились до $48,8 \pm 0,3$ см и $1348 \pm 28,9$ г соответственно, а затем уменьшились до $46,8 \pm 0,5$ см и $1113 \pm 35,2$ г во второй декаде сентября и вновь увеличились до $50 \pm 0,4$ см и $1239 \pm 39,1$ г. к первой декаде октября. В первой декаде августа 2013 г. длина и масса самцов составляли в среднем $49,3 \pm 0,4$ см и $1509 \pm 39,1$ г, затем ко второй декаде августа они снизились до $47,8 \pm 0,3$ см и $1457 \pm 29,4$ г, а потом равномерно увеличивались и в первой декаде сентября составляли уже $53,5 \pm 0,7$ см и 1748 ± 76 г. В 2013 г. самки горбуши к первой декаде августа в среднем были длиной $49,3 \pm 0,4$ см и массой $1502 \pm 46,7$ г. Ко второй декаде августа длина и масса самок в среднем снизились до $48,5 \pm 0,3$ см и $1482 \pm 26,8$ г. Однако, к первой декаде сентября размерно-массовые показатели самок горбуши увеличивались до $51,0 \pm 0,2$ см и $1563 \pm 23,6$ г. В пробах горбуши взятых в четные годы на ЛРЗ «Курильский» картина была близка к описанной выше (рис. 5.2.2).

Размерные показатели заводской горбуши ЛРЗ «Курильский» также варьировали в течение сезона подходов. При этом, в целом за сезон можно отметить тенденцию увеличения биологических параметров от начала к концу хода производителей, как и в зал. Курильский.

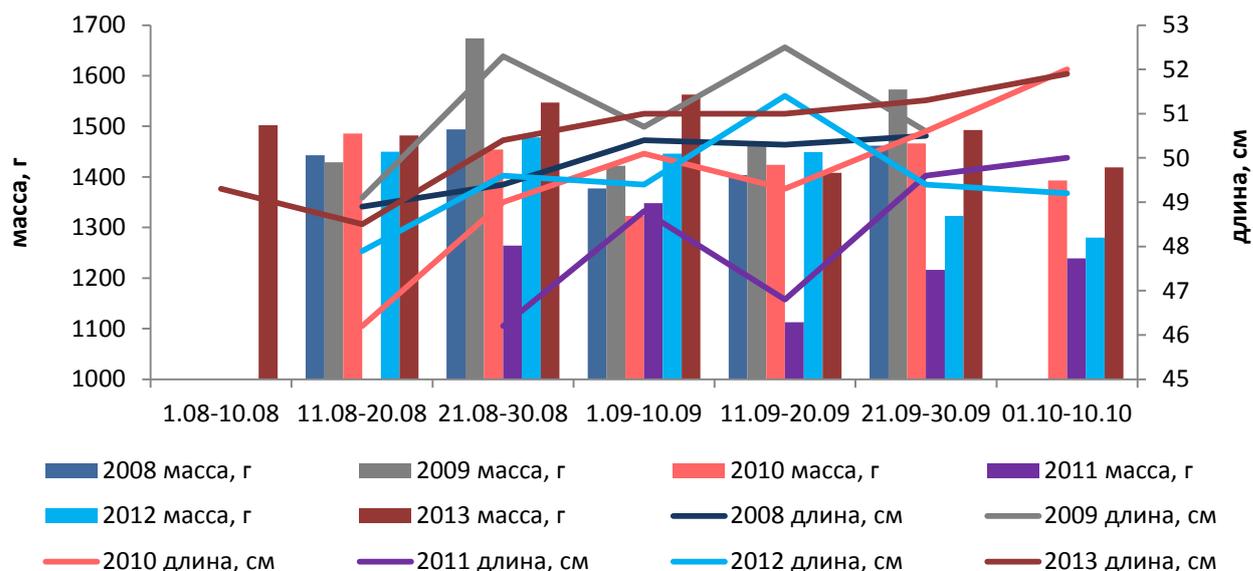


Рисунок 5.2.2. Сезонная динамика массы и длины самок горбуши ЛРЗ «Курильский» в 2008-2013 гг.

Такая же тенденция имела место и на ЛРЗ «Рейдовое». Так, в начале сентября 2009 г. масса самцов в среднем составляла $1446 \pm 33,9$ г, а длина – $52,3 \pm 0,3$ см. Затем размеры рыбы увеличивались до $1673 \pm 54,4$ г и $56 \pm 0,5$ см. Похожую тенденцию мы наблюдали в 2011 г., когда размеры самцов горбуши увеличивались от начала сентября к началу октября с $1488 \pm 56,1$ г и $49,7 \pm 0,6$ см до $1622 \pm 73,2$ г и $51,4 \pm 0,7$ см. Иная динамика размерных показателей была в четном 2010 г. Так, в первой декаде сентября самцы имели массу $1601 \pm 34,2$ г и длину $52 \pm 0,3$ см, а к концу сентября масса уменьшилась в среднем до $1429 \pm 65,4$ г, а длина была практически такой же, как в первых числах сентября ($51,9 \pm 0,8$ см). Аналогичная картина наблюдалась и в 2012 г, когда в первых числах сентября на забойку подошла рыба длиной $51,7 \pm 0,5$ см и массой $1705 \pm 52,9$ г, а к концу сентября средняя её длина увеличилась до $53,9 \pm 0,5$ см, в то же время средняя масса уменьшилась до $1581 \pm 40,2$ г. То есть, упитанность самцов горбуши ЛРЗ «Рейдовое» в четные годы была ниже, чем в нечетные. У самок горбуши в 2009 г. шло равномерное увеличение размерно-массовых показателей от первых до последних чисел сентября. Масса их увеличивалась с $1389 \pm 29,6$ г до $1573 \pm 38,9$ г, а длина с $50,5 \pm 0,2$ см до $52,5 \pm 0,4$ см. В четном 2010 г., также как и у самцов происходило снижение массы самок от первой

декады сентября до последних чисел сентября с $1528 \pm 28,5$ г до $1278 \pm 31,2$ г, при незначительной разнице в длине в эти же даты – $50,2 \pm 0,3$ см в первой декаде сентября и $49,3 \pm 0,3$ см в последней декаде сентября, то есть упитанность самок от начала к концу нерестовых подходов в четные годы также снижалась (рис. 5.2.3 – 5.2.4).

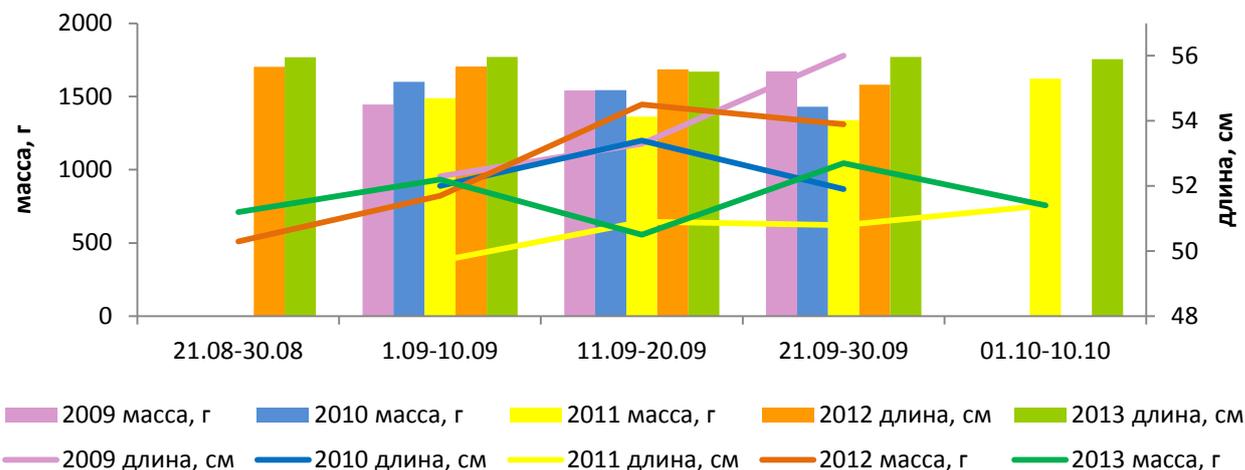


Рисунок 5.2.3. Сезонная динамика массы и длины самцов горбуши ЛРЗ «Рейдовое» в 2009-2013 гг.

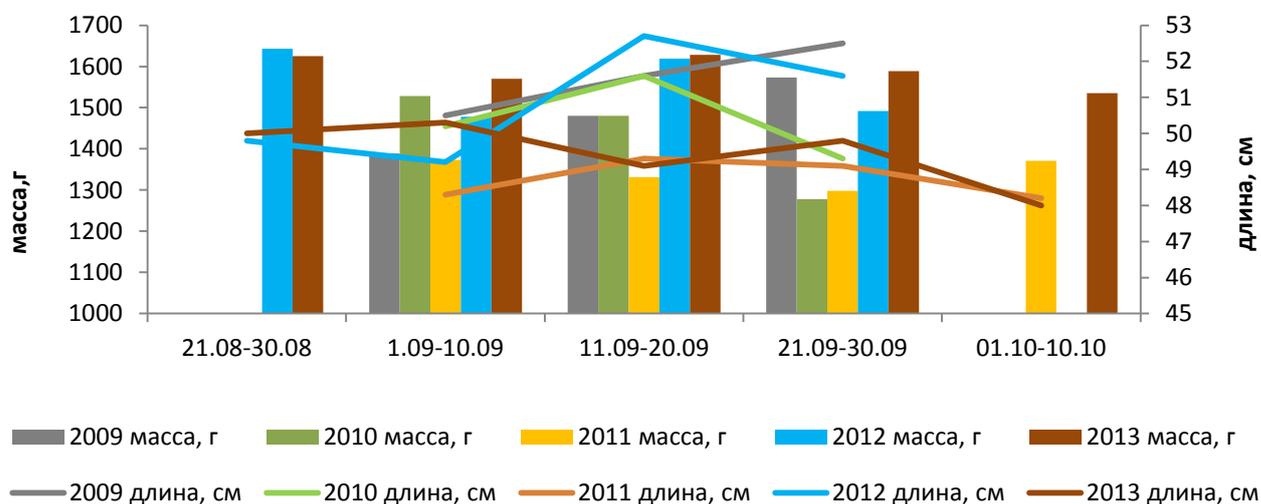


Рисунок 5.2.4. Сезонная динамика массы и длины самок горбуши ЛРЗ «Рейдовое» в 2009-2013 гг.

В период наших исследований 2008-2015 гг. упитанность горбуши четных и нечетных лет достоверно не различалась. Исключения составили

самцы горбуши, пойманные у северного побережья о. Итуруп в 2014, 2015 гг., также самки из выборок из зал. Курильский в 2014 - 2015 гг. и самки ЛРЗ «Рейдовое» в 2012 - 2013 гг. (табл. 5.2.3, 5.2.4).

Таблица 5.2.3. Сравнение упитанности самок и самцов горбуши четных и нечетных лет, пойманной в разных районах о. Итуруп в 2012-2015 гг.

Район	Северная часть острова, самцы		Зал. Курильский. самки		ЛРЗ «Рейдовое», самки	
	2014	2015	2014	2015	2012	2013
год	2014	2015	2014	2015	2012	2013
n	367	454	359	389	211	403
M±m	1.254±0.0057	1.409±0.00605	1.221±0.005	1.4047±0.00635	0.906±0.003	1.3±0.006
σ	0.1085	0.129	0.093	0.125	0.451	0.125
V (%)	8.65	9.15	7.64	8.88	49.78	9.615
t _{st}	18.696		23.175		12.44	

Таблица 5.2.4. Упитанность производителей горбуши о. Итуруп

Годы	2008 г.	2009 г.	2010 г.	2011 г.	2012 г.	2013 г.	2014 г.	2015 г.	2008 г.	2009 г.	2010 г.	2011 г.	2012 г.	2013 г.	2014 г.	2015 г.
Район, предприятие/ пол	самки								самцы							
Зал. Курильский	-	<u>1.201±</u> <u>0.005</u> 0.997± 0.005	<u>1.22±</u> <u>0.004</u> 1.02± 0.004	<u>1.17±</u> <u>0.012</u> 1.03± 0.011	<u>1.24±</u> <u>0.005</u> 1.04± 0.006	<u>1.26±</u> <u>0.005</u> 1.05± 0.004	<u>1.22±</u> <u>0.005</u> 1.02± 0.004	<u>1.40±</u> <u>0.006</u> 1.22± 0.005	-	<u>1.204±</u> <u>0.006</u> 1.052± 0.005	<u>1.184±</u> <u>0.004</u> 1.033± 0.004	<u>1.158±</u> <u>0.022</u> 0.985± 0.019	<u>1.249±</u> <u>0.006</u> 1.091± 0.005	<u>1.270±</u> <u>0.004</u> 1.106± 0.003	<u>1.255±</u> <u>0.102</u> 1.093± 0.092	<u>1.407±</u> <u>0.007</u> 1.183± 0.006
Зал. Простор	-	-	<u>1.22±</u> <u>0.016</u> 1.01± 0.015	<u>1.16±</u> <u>0.030</u> 0.96± 0.024	<u>1.22±</u> <u>0.006</u> 1.02± 0.005	<u>0.99±</u> <u>0.004</u> 1.21± 0.004	<u>1.22±</u> <u>0.006</u> 1.03± 0.005	<u>1.21±</u> <u>0.005</u> 1.01± 0.005	-	-	<u>1.217±</u> <u>0.005</u> 1.084± 0.006	<u>1.147±</u> <u>0.024</u> 0.961± 0.022	<u>1.222±</u> <u>0.005</u> 1.063± 0.005	<u>1.221±</u> <u>0.005</u> 1.063± 0.004	<u>1.269±</u> <u>0.007</u> 1.101± 0.006	<u>1.218±</u> <u>0.005</u> 1.067± 0.005
Северное побережье о. Итуруп	<u>1.227±</u> <u>0.006</u> 1.049± 0.005	<u>1.191±</u> <u>0.004</u> 0.972± 0.004	<u>1.234±</u> <u>0.006</u> 1.032± 0.006	<u>1.207±</u> <u>0.007</u> 1.008± 0.006	<u>1.223±</u> <u>0.005</u> 1.032± 0.005	<u>1.246±</u> <u>0.006</u> 1.018± 0.006	<u>1.227±</u> <u>0.005</u> 1.034± 0.005	<u>1.406±</u> <u>0.006</u> 1.179± 0.005	<u>1.199±</u> <u>0.005</u> 1.059± 0.004	<u>1.177±</u> <u>0.003</u> 1.026± 0.003	<u>1.229±</u> <u>0.007</u> 1.069± 0.006	<u>1.188±</u> <u>0.006</u> 1.038± 0.005	<u>1.230±</u> <u>0.006</u> 1.074± 0.005	<u>1.177±</u> <u>0.007</u> 1.031± 0.006	<u>1.254±</u> <u>0.006</u> 1.096± 0.005	<u>1.409±</u> <u>0.006</u> 1.234± 0.005
ЛРЗ «Курильский »	<u>1.153±</u> <u>0.007</u> 0.948± 0.007	<u>1.115±</u> <u>0.008</u> 0.917± 0.008	<u>1.152±</u> <u>0.011</u> 0.943± 0.01	<u>1.139±</u> <u>0.01</u> 1.921± 0.009	<u>1.162±</u> <u>0.007</u> 0.954± 0.007	<u>1.154±</u> <u>0.007</u> 0.942± 0.007	<u>1.225±</u> <u>0.005</u> 1.029± 0.005	-	<u>1.127±</u> <u>0.007</u> 1.017± 0.007	<u>1.043±</u> <u>0.011</u> 0.942± 0.009	<u>1.120±</u> <u>0.01</u> 1.001± 0.009	<u>1.057±</u> <u>0.01</u> 0.943± 0.008	<u>1.119±</u> <u>0.009</u> 0.990± 0.007	<u>1.145±</u> <u>0.009</u> 1.008± 0.007	<u>1.232±</u> <u>0.014</u> 1.071± 0.012	-
ЛРЗ «Рейдовое»	-	<u>1.079±</u> <u>0.006</u> 0.862± 0.005	<u>1.118±</u> <u>0.008</u> 0.906± 0.009	<u>1.150±</u> <u>0.008</u> 0.924± 0.007	<u>0.906±</u> <u>0.003</u> 0.917± 0.008	<u>1.300±</u> <u>0.006</u> 1.043± 0.005	<u>1.189±</u> <u>0.009</u> 0.956± 0.007	-	-	<u>0.990±</u> <u>0.008</u> 0.906± 0.007	<u>1.089±</u> <u>0.01</u> 0.987± 0.011	<u>1.069±</u> <u>0.009</u> 0.968± 0.008	<u>1.109±</u> <u>0.014</u> 0.994± 0.011	<u>1.252±</u> <u>0.006</u> 1.121± 0.006	<u>1.125±</u> <u>0.007</u> 1.019± 0.006	-

*Над чертой К- упитанности по Фультону; под чертой К- упитанности по Кларк.

5.3. Плодовитость самок горбуши о. Итуруп

Абсолютная плодовитость южнокурильской горбуши в 1955 - 1965 гг. в среднем составляла 1600 икринок при варьировании от 1356 до 1710 икринок. При этом, горбуша, заходившая в реки о. Итуруп, имела плодовитость меньшую, чем горбуша, продолжавшая нагул у берегов. То есть, за период нагула у берегов плодовитость её уменьшалась (Иванков, 1967 б). В период с 2001 - 2017 средние значения АИП составляло 1532 шт. икринок (рис. 5.3.1).

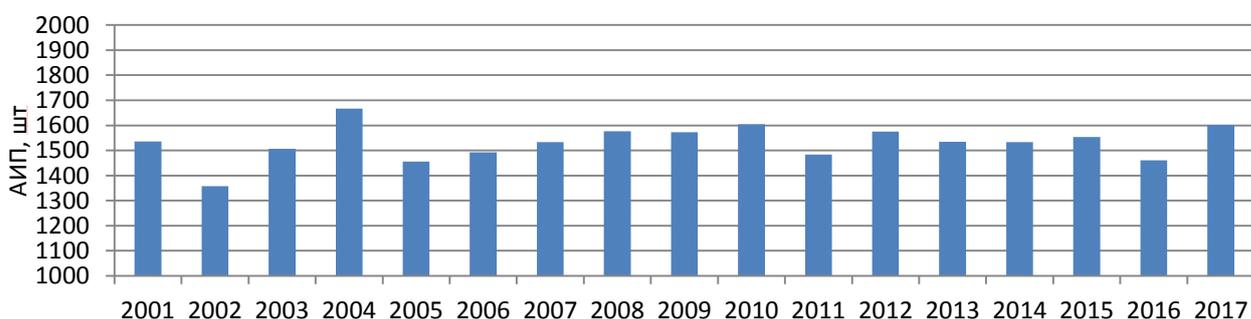


Рисунок. 5.3.1. Средние значения индивидуальной плодовитости самок горбуши о. Итуруп в период с 2001-2017 гг.

*АИП с 2001 по 2007 по данным из материалов, обосновывающих возможный вылов тихоокеанских лососей во внутренних водах Российской Федерации и территориальном море Р.Ф. за 2010 и 2011 гг.

В период с 2009 - 2015 гг. абсолютная индивидуальная плодовитость горбуши о. Итуруп варьировала в пределах от 1131 до 2495 в среднем 1570 в четные годы и от 1347 до 2683 в среднем 1644 в нечетные годы исследований (в выборках, взятых из морских неводов). Мы также выявили некоторое различие между значениями индивидуальной плодовитости горбуши в реках и морском побережье. Так, у горбуши зал. Простор, зал. Курильский, а также у побережья северной части острова в среднем плодовитость самок составляла соответственно 1682 ± 10 , 1639 ± 7 и 1628 ± 11 шт. икринок. В то же время у горбуши в реках Курилке и Рейдовой среднее значение плодовитости составляло соответственно 1533 ± 6 и 1502 ± 12 шт. икринок (рис. 5.3.2).

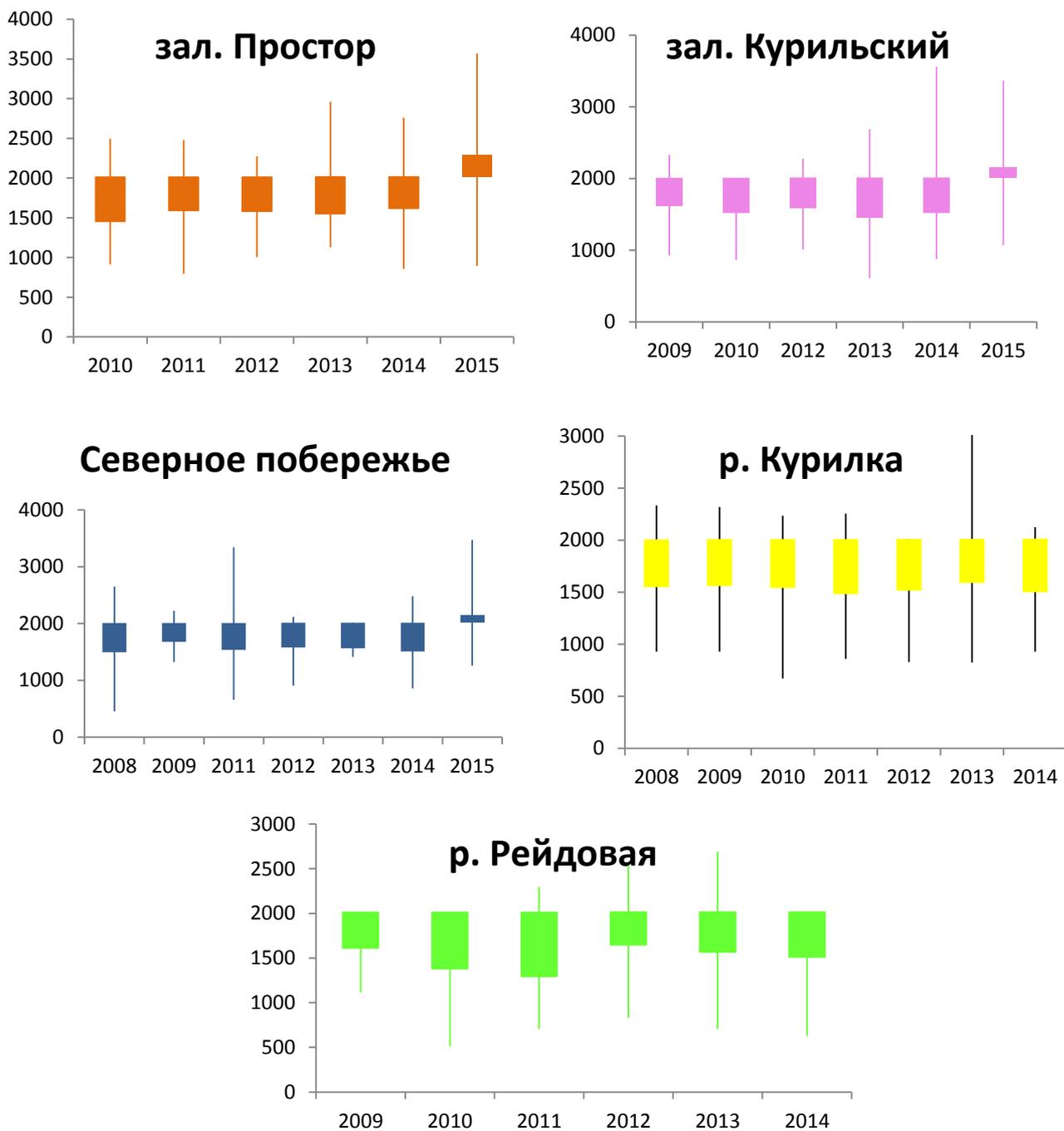


Рисунок. 5.3.2. Среднее, минимальное и максимальное значения АИП у горбуши, исследованной в разных районах о. Итуруп

Плодовитость самок горбуши четных и нечетных лет воспроизводства различалась не значительно. Исключение составила плодовитость самок зал. Простор в 2010 и в 2011 гг. Так, в 2010 г. в среднем АИП самок горбуши, пойманной в зал. Простор составляла 1457 ± 42 икринок, а 2011 г.- 1594 ± 55 икринок. Различия оказались достоверными (при $p < 0,5$) (табл. 5.3.1).

Таблица 5.3.1. Сравнение плодовитости самок горбуши, пойманной в зал. Простор и р. Рейдовая в 2010 - 2011 гг.

Залив/ река	зал. Простор		р. Рейдовая	
	2010	2011	2010	2011
год	2010	2011	2010	2011
n	284	31	187	248
M±m	1457±42	1594±55	1380±30	1295±19
σ	272.67	306.68	410.53	298.9
V (%)	18.71	19.24	29.75	23.08
t _{st}	8.33		2.39	

В то же время, средняя абсолютная индивидуальная плодовитость горбуши р. Рейдовой в 2010 и 2011 гг. составляла соответственно 1380 ± 30 икринок и 1295 ± 19 икринок. Различия между средними значениями АИП горбуши из одной реки в два смежных года оказались не достоверными. В течение сезона среднее значение АИП горбуши, как правило, увеличивалось. Так, в заливе Простор в 2010 г. в конце первой декады июля индивидуальная плодовитость самок горбуши составляла 1307 ± 26 икринок. К первой декаде октября этот показатель вырос до 1537 ± 30 икринок. В 2014 г. в начале августа плодовитость самок составляла 1591 ± 35 икринок, а к первой декаде сентября она увеличилась до 1691 ± 43 икринок. В зал. Курильский в первой декаде августа 2009 г. и второй декаде июля 2010 г. АИП составляла в среднем соответственно 1569 ± 28 и 1422 ± 23 икринок, а к концу сентября этот показатель вырос до 1801 ± 33 икринок в 2009 г. и 1559 ± 26 икринок в 2010 г.

У горбуши из уловов неводов у северной части острова в первой декаде августа 2014 г. плодовитость горбуши составляла 1551 ± 56 икринок, а к концу сентября она достоверно увеличивалась до 1693 ± 71 икринок (рис. 5.3.3).

Что касается р. Курилки, то наиболее выражена разница в показателях индивидуальной плодовитости самок горбуши от начала к концу нерестового хода была в 2009 г., когда во второй декаде августа АИП горбуши составляла в

среднем 1489 ± 37 икринок, к концу сентября, началу октября показатель этот вырос до 1548 ± 60 икринок. В 2010 г. во второй декаде августа АИП была 1443 ± 47 икринок, а к концу первой декады октября показатель увеличился до 1556 ± 24 икринок. В 2013 г. во второй декаде августа АИП горбуши составляла в среднем 1330 ± 75 икринок, к концу первой декады октября показатель вырос в среднем до 1552 ± 31 икринок.

У горбуши р. Рейдовой наибольшая разница в значениях АИП горбуши в течение сезона имела место в 2010 и 2011 гг. В первой декаде сентября 2010 и 2011 гг. АИП у горбуши, р. Рейдовой составляла 1556 ± 36 и 1296 ± 22 икринок, а к концу сентября 2010 г. и концу первой декады октября 2011 г. АИП выросла до 1630 ± 26 икринок и 1594 ± 21 икринок соответственно (рис. 5.3.4).

Что касается разницы в индивидуальной плодовитости самок горбуши рек и заливов, то мы сравнили АИП горбуши, пойманной в зал. Простор и в р. Рейдовой в 2010 и 2011 гг. В зал. Простор в 2010 г. среднее значение плодовитости самок горбуши составляло 1457 ± 42 икринок и а в р. Рейдовой 1380 ± 30 икринок, Различия были достоверными. В 2011 г. среднее значение АИП самок горбуши зал. Простор в среднем составляло 1594 ± 55 икринки, в то же время АИП самок р. Рейдовая в среднем была ниже – 1295 ± 19 икринок.

Различия между средними значениями АИП горбуши из залива и реки в 2010 г. оказались не достоверными. Это связано с тем, что в зал. Простор облавливаются, главным образом, горбуша р. Рейдовой и ЛРЗ «Рейдовое». АИП горбуши из других рек и заливов различались еще меньше, чем у горбуши из зал. Простор и р. Рейдовой.

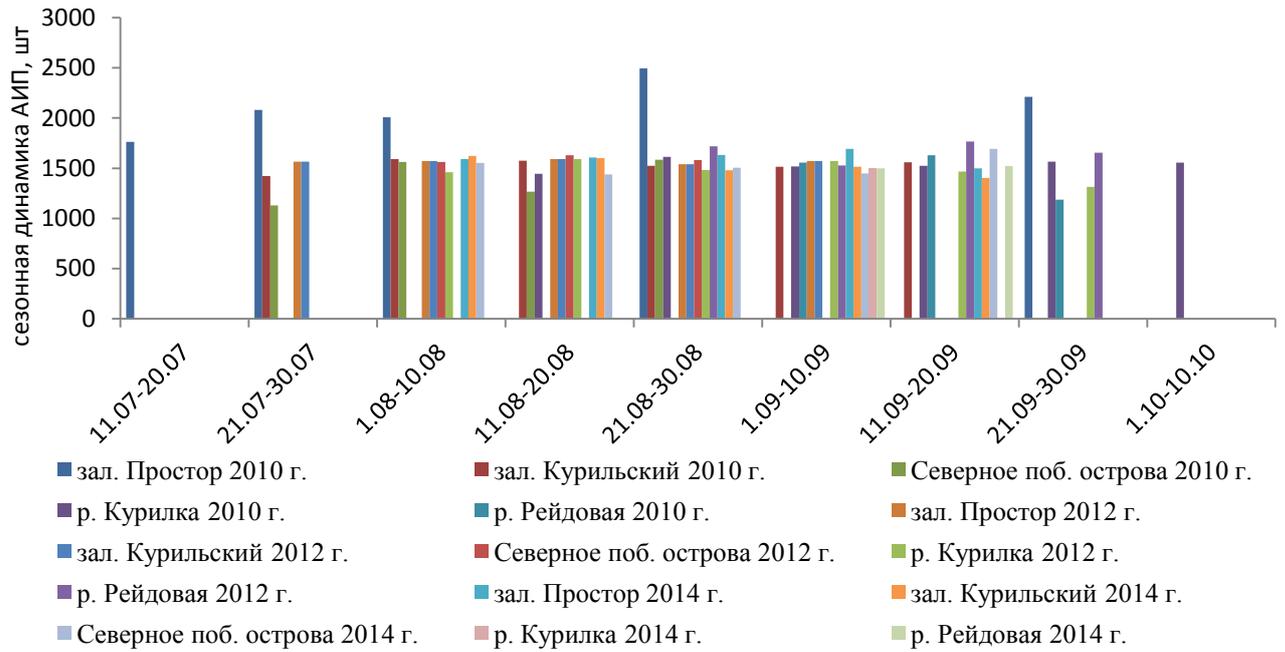


Рисунок 5.3.3. Сезонная динамика АИП горбуши в различных районах о. Итуруп в четные 2010-2014 годы

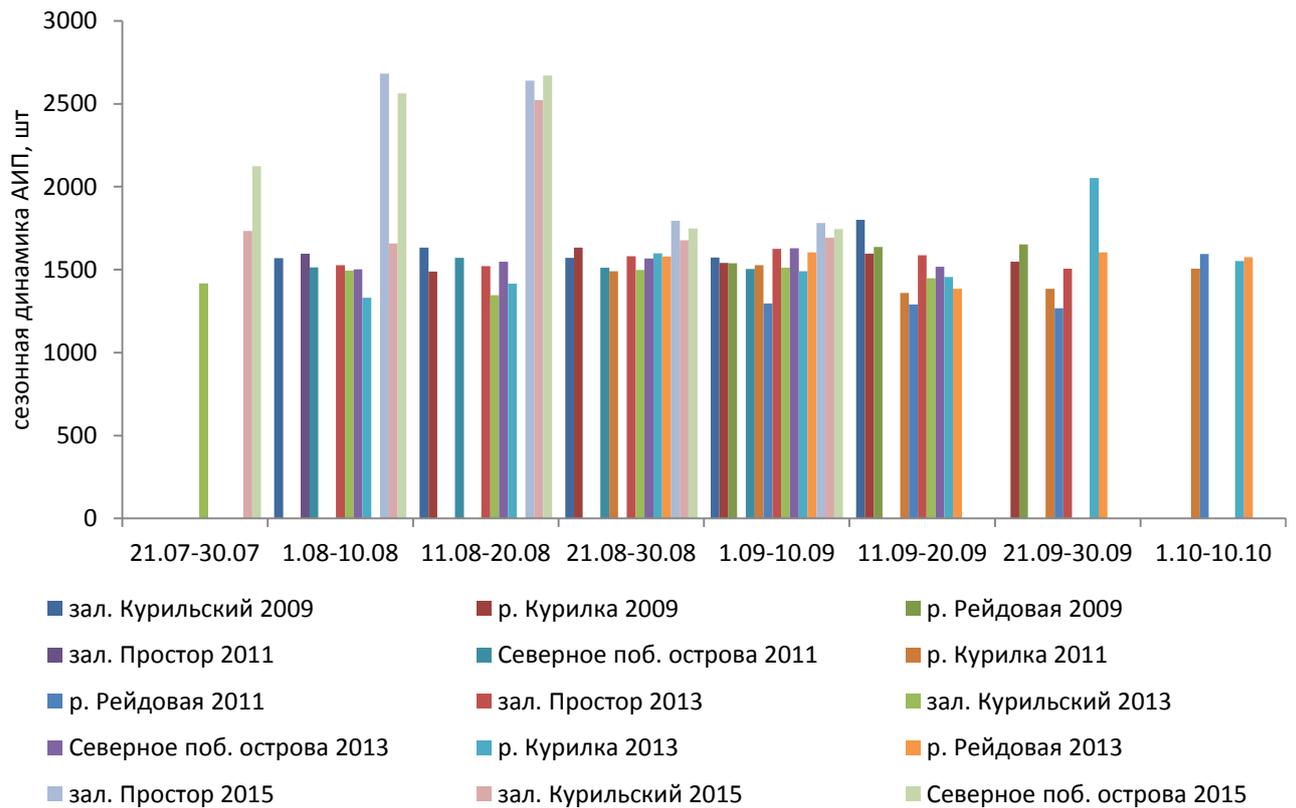


Рисунок 5.3.4. Сезонная динамика АИП горбуши в различных районах о. Итуруп в нечетные 2009-2015 годы

5.4. Биологическая характеристика горбуши, воспроизводящейся в реках о. Итуруп

Помимо выборок горбуши из уловов ставных морских неводов и проб, отобранных на ЛРЗ «Курильский» и «Рейдовое» мы исследовали горбушу, пойманную в реках, впадающих в зал. Простор (рр. Оля, Аргунь и Славная) и в р. Рыбацкой, впадающей в зал. Курильский. Во всех этих реках существует естественное воспроизводство горбуши (табл. 5.4.1).

Таблица 5.4.1. Биологические показатели производителей горбуши

Место и дата лова	Пол	Биологические показатели					кол. рыб, экз.
		Длина тела по Смитту, см	Масса тела, г	Масса гонад, г	ГСИ, %	Плодovitость, шт.	
р. Славная (27.07.2010 г.)	самки	$\frac{47.1 \pm 1.0(4.0)}{38.0-52.0}$	$\frac{1328 \pm 95(379)}{635-2010}$	$\frac{85.1 \pm 6.2(25)}{41.2-119.2}$	$\frac{7.7 \pm 0.8(3.2)}{4.2-17.4}$	$\frac{1356 \pm 77(310)}{921-2080}$	16
	самцы	$\frac{45.9 \pm 0.7(3.5)}{42.0-56.0}$	$\frac{1223 \pm 70.1(360)}{835-2500}$	$\frac{53.8 \pm 4.1(20.1)}{20-95}$	$\frac{5.1 \pm 0.3(1.7)}{1.3-8.7}$	-	26
р. Аргунь (19.09.2010 г.)	самки	$\frac{50.8 \pm 0.7(2.2)}{48.0-55.0}$	$\frac{1554 \pm 61(191)}{1180-1755}$	$\frac{276 \pm 15.7(50)}{185-345}$	$\frac{23.0 \pm 0.6(1.9)}{19.2-25.4}$	$\frac{1471 \pm 122(386)}{831-1976}$	10
	самцы	$\frac{53.1 \pm 0.6(3.8)}{47-65}$	$\frac{1705 \pm 66(418)}{1205-3385}$	$\frac{95.5 \pm 2.6(16)}{65-125}$	$\frac{6.3 \pm 0.2(1.3)}{3.9-8.8}$	-	40
р. Рыбацкая (13.09.2010 г.)	самки	$\frac{51.0 \pm 0.4(1.9)}{47.0-54.0}$	$\frac{1574 \pm 39.9(207)}{1260-1975}$	$\frac{212 \pm 8.7(45)}{125-325}$	$\frac{16.7 \pm 0.7(3.7)}{9.9-24.3}$	-	27
	самцы	$\frac{52.3 \pm 0.6(3.0)}{47.0-60.0}$	$\frac{1671 \pm 68(326)}{1005-2665}$	$\frac{133 \pm 7.0(34)}{60-210}$	$\frac{9.1 \pm 0.4(1.8)}{4.6-11.7}$	-	23
р. Оля (20.09.2010 г.)	самки	$\frac{50.2 \pm 0.5(2.5)}{44.0-53.0}$	$\frac{1462 \pm 65(311)}{746-2020}$	$\frac{221 \pm 13.1(63)}{87-307}$	$\frac{18.3 \pm 0.7(3.6)}{11.3-23.6}$	-	23
	самцы	$\frac{51.9 \pm 0.6(2.9)}{46.0-58.0}$	$\frac{1661 \pm 73(378)}{937-2574}$	$\frac{118 \pm 8.0(41.6)}{49-204}$	$\frac{8.1 \pm 0.5(2.4)}{5.0-13.2}$	-	27

Примечание. Над чертой – среднее значение показателя с ошибкой, среднеквадратическое отклонение (в скобках); под чертой – пределы варьирования показателя

Длина и масса диких рыб и заводских производителей различались. Как видно из таблицы 4.4.1, в 2010 г. средняя длина и масса горбуши из р. Рыбацкой была больше, чем у особей, пойманных в р. Курилке. Так длина самцов горбуши р. Рыбацкой составляла $52,3 \pm 0,6$ см, а р. Курилки - $49,6 \pm 0,2$ см, ($p < 0,5$). Масса самцов р. Рыбацкой в среднем составляла 1671 ± 68 г., в то время как масса самцов р. Курилки - 1366 ± 15 г. В зал. Курильский длина самцов составляла в среднем $49,7 \pm 0,2$ см и масса 1542 ± 18 г, самки зал. Курильский были длиной $49,4 \pm 0,1$ см и массой 1478 ± 12 г. Это вполне объяснимо, поскольку в уловах ставных неводов присутствует рыба из нескольких рек, впадающих в залив, и размерно-массовые параметры рыб из морских уловов представляют собой нечто среднее между размерно-массовыми характеристиками рыб из разных нерестовых рек (табл. 5.4.2 - 5.4.3).

Таблица 5.4.2. Сравнение длины и массы самок горбуши, пойманной в реках Рыбацкая и Курилка в 2010 г.

река	Длина тела (см.)		Масса тела, гр.	
	Река Курилка	Река Рыбацкая	Река Курилка	Река Рыбацкая
n	277	27	277	27
M±m	49.9 ± 0.2	51 ± 0.4	1420 ± 12.7	1574.4 ± 39.9
σ	2.58	1.88	210.91	207.19
V (%)	5.17	3.69	14.85	13.16
t_{st}	2.8		3.69	

Таблица 5.4.3. Сравнение длины и массы самцов горбуши, пойманной в Рыбацкая и Курилка в 2010 г.

река	Длина тела (см.)		Масса тела, гр.	
	Река Курилка	Река Рыбацкая	Река Курилка	Река Рыбацкая
n	398	23	398	23
M±m	49.6 ± 0.2	52.3 ± 0.6	1366.4 ± 15.3	1671 ± 68

σ	3.8	3.0	305.62	326.29
V (%)	7.65	5.74	22.37	19.53
t_{st}	4.13		4.37	

Длина и масса горбуши из рек Рейдовая и Аргунь были близки, поскольку р. Аргунь, является притоком р. Рейдовой. Длина самцов горбуши р. Аргунь составляла $53,1 \pm 0,6$ см, а р. Рейдовой – $52,2 \pm 0,2$ см. Масса самцов р. Аргунь в среднем составляла 1705 ± 66 г., масса самцов р. Рейдовой 1571 ± 27 г (табл. 5.4.4- 5.4.5).

Таблица 5.4.4. Сравнение длины и массы самцов горбуши, пойманной в реках Аргунь и Рейдовая в 2010 г.

река	Длина тела (см.)		Масса тела, гр.	
	Река Аргунь	Река Рейдовая	Река Аргунь	Река Рейдовая
n	40	183	40	183
$M \pm m$	53.1 ± 0.6	52.2 ± 0.9	1705 ± 66	1571 ± 27.4
σ	3.8	3.5	418	370
V (%)	7.15	6.7	24.52	23.55
t_{st}	2.1		1.87	

Таблица 5.4.5. Сравнение длины и массы самок горбуши, пойманной в реках Аргунь и Рейдовая в 2010 г.

река	Длина тела (см.)		Масса тела, гр.	
	Река Аргунь	Река Рейдовая	Река Аргунь	Река Рейдовая
n	10	187	10	187
$M \pm m$	50.8 ± 0.7	50.5 ± 0.16	1554 ± 60.5	1447 ± 16.3
σ	2.2	2.2	191	223
V (%)	4.33	4.36	12.29	15.41
t_{st}	0.59		1.71	

Напротив, при сравнении длины и массы самцов и самок горбуши р. Славной и р. Рейдовой выявлены достоверные различия. Так длина и масса самцов из р. Славной составляет $45,9 \pm 0,7$; 1224 ± 71 , а длина и масса самок – $47,1 \pm 1,0$; 1328 ± 95 (табл. 5.4.6 - 5.4.7); длина самцов р. Рейдовой – $52,2 \pm 0,2$ см. Масса самцов р. Рейдовой 1571 ± 27 г.

Таблица 5.4.6. Сравнение длины и массы самок горбуши, пойманной в реках Славная и Рейдовая в 2010 г.

река	Длина тела (см.)		Масса тела, гр.	
	Славная	Рейдовая	Славная	Рейдовая
n	16	187	16	187
M±m	47.1 ± 1.0	50.5 ± 0.16	1328 ± 95	1447 ± 16.3
σ	4	2.2	380	223
V (%)	8.49	4.36	28.61	15.41
t _{st}	3.31		1.23	

Таблица 5.4.7. Сравнение длины и массы самцов горбуши пойманной в реках Славная и Рейдовая в 2010 г.

река	Длина тела (см.)		Масса тела, гр.	
	Славная	Рейдовая	Славная	Рейдовая
n	26	183	26	183
M±m	45.9 ± 0.7	52.2 ± 0.26	1223 ± 70.7	1571 ± 27.4
σ	3.5	3.5	360.4	370
V (%)	7.62	6.7	29.47	23.55
t _{st}	11.7		4.59	

Длина и масса самцов горбуши в р. Оля в 2010 г. составляла в среднем $52,3 \pm 0,6$ см и $1671,3 \pm 68,0$ г, самок – $51,0 \pm 0,4$ см, и $1574 \pm 39,9$ г., соответственно. В зал Простор в среднем масса самцов горбуши в 2010 г. составляла $1469 \pm 59,9$ г, длина – $48,9 \pm 0,6$ см, у самок средняя длина составляла $48,7 \pm 0,9$ см, масса – $1461 \pm 62,6$ г.

Таким образом, горбуша, пойманная в морских заливах Простор и Курильский по своим размерно-массовым параметрам практически не различалась. Длина и масса производителей на заводах была близка к таковой горбуши из морских неводов.

Производители, пойманные у заводских забоек были достоверно мельче, чем рыба «диких» популяций. Ранее было показано, что в результате продолжительного заводского разведения, сопровождавшегося перевозками икры, могут меняться размерные показатели, сроки массового хода производителей, плодовитость рыб (Хоревин, 1984). Представляется вероятным, что естественный отбор по размерам тела шел в сторону уменьшения горбуши мелких рек и ручьев, на которых расположены заводы о. Итуруп. Так как на мелководье и в быстрых ручьях выживают и успешно нерестятся прогонистые рыбы, а на глубоких нерестилищах, благодаря ассортативному скрещиванию, имеют преимущества крупные особи (Гриценко, 2012).

ГЛАВА 6. ДИНАМИКА ВСТРЕЧАЕМОСТИ ФЕНОДЕВИАНТОВ У САМЦОВ ГОРБУШИ О. ИТУРУП

Фенодевианты семенников у тихоокеанских лососей были описаны в конце 1990-х. При этом доля встречаемости и разнообразие патологий варьировали в широких пределах и встречались в различных частях ареала.

В 2002 г. в Карагинском районе Берингова моря средняя доля фенодевиантов у горбуши была равна 19 %, у кеты также 19 %; в 2003 г. у кеты она составляла 17 %. В 2002 г. у кеты из прикурильских вод с охотоморской стороны этот показатель в среднем был равен 73 %, а в 2003 г. у кеты из прикурильских вод Тихого океана – 68 % в 2012 г. средняя доля фенодевиантов семенников горбуши и кеты, пойманных в Олюторском заливе Берингова моря, была равна соответственно 17 и 29 %, у горбуши зал. Мордвинова она составляла 53 %, у горбуши о. Итуруп – 19 %, кеты о. Итуруп – 50 %. (Микодина, Кловач, Углова, 2013).

В литературе нет однозначного заключения о причинах нарушения в строении гонад у рыб, а также о возможных последствиях этих нарушений. Тем не менее, поскольку это явление носит массовый характер, мы в течение нерестовых подходов лососей к побережью о. Итуруп в 2012 – 2014 гг. отмечали нарушения в строении гонад горбуши.

В начале нерестовых подходов горбуши в 2012 г. доля самцов с патологией семенников была небольшая и составляла около 7 % в зал. Курильский, 9 % в зал. Простор. У горбуши, пойманной у северной части острова, доля рыб с патологиями семенников в начале периода подходов составляла 38 %. К середине нерестового хода наметилась тенденция к увеличению встречаемости рыб с фенодевиантами среди самцов тихоокеанских лососей в зал. Простор и Курильский до 19 % и 16 % соответственно, а у горбуши, пойманной у северной части острова, этот показатель, напротив, снизился до 17 %. К первой половине сентября доля встречаемости фенодевиантов оставалась на том же уровне.

В 2013 г. у горбуши в начале нерестовых подходов доля самцов с патологией семенников составляла в среднем около 13 % в заливе Простор и около 20 % в выборках, пойманных в прибрежье северной части острова. К середине хода наметилась тенденция увеличения доли фенотипов среди самцов тихоокеанских лососей до 44 % в зал. Простор и до 46 % у северных берегов острова. К концу хода процент патологий снова уменьшился до 22 % в заливе Простор и до 24 % в северной части острова. В 2014 г. у горбуши из зал. Простор доля фенотипов в начале путины была высокой и достигала 49 %; в зал. Курильский доля встречаемости фенотипов была также высока и составляла 35 %, у горбуши из уловов ставных неводов, расположенных у северной части острова, доля фенотипов составляла 28 %. Впоследствии происходило постепенное снижение доли рыб с аномалиями гонад. Так в середине нерестового хода в зал. Простор встречаемость фенотипов семенников снизилась до 20 - 25 %, в зал. Курильский доля фенотипов составляла 15 - 18 %, а в уловах горбуши из неводов у северной части острова этот показатель увеличился до 40 %, а к концу путины доля горбуши с аномалиями составляла 20 %. В зал. Курильский, напротив, к концу периода подходов горбуши доля производителей с фенотипами семенников снизилась до 11 % (рис. 6.1).

На массовый нерест к рекам охотоморского побережья о. Итуруп производители горбуши подходят в сентябре, но первых представителей данного вида можно наблюдать в пресных водоемах уже в июле (Иванков и др., 1968; Чупахин, 1975; Шунтов, 1994; Каев, 2003; Бирман, 2004; Рыбы Курильских островов, 2012).

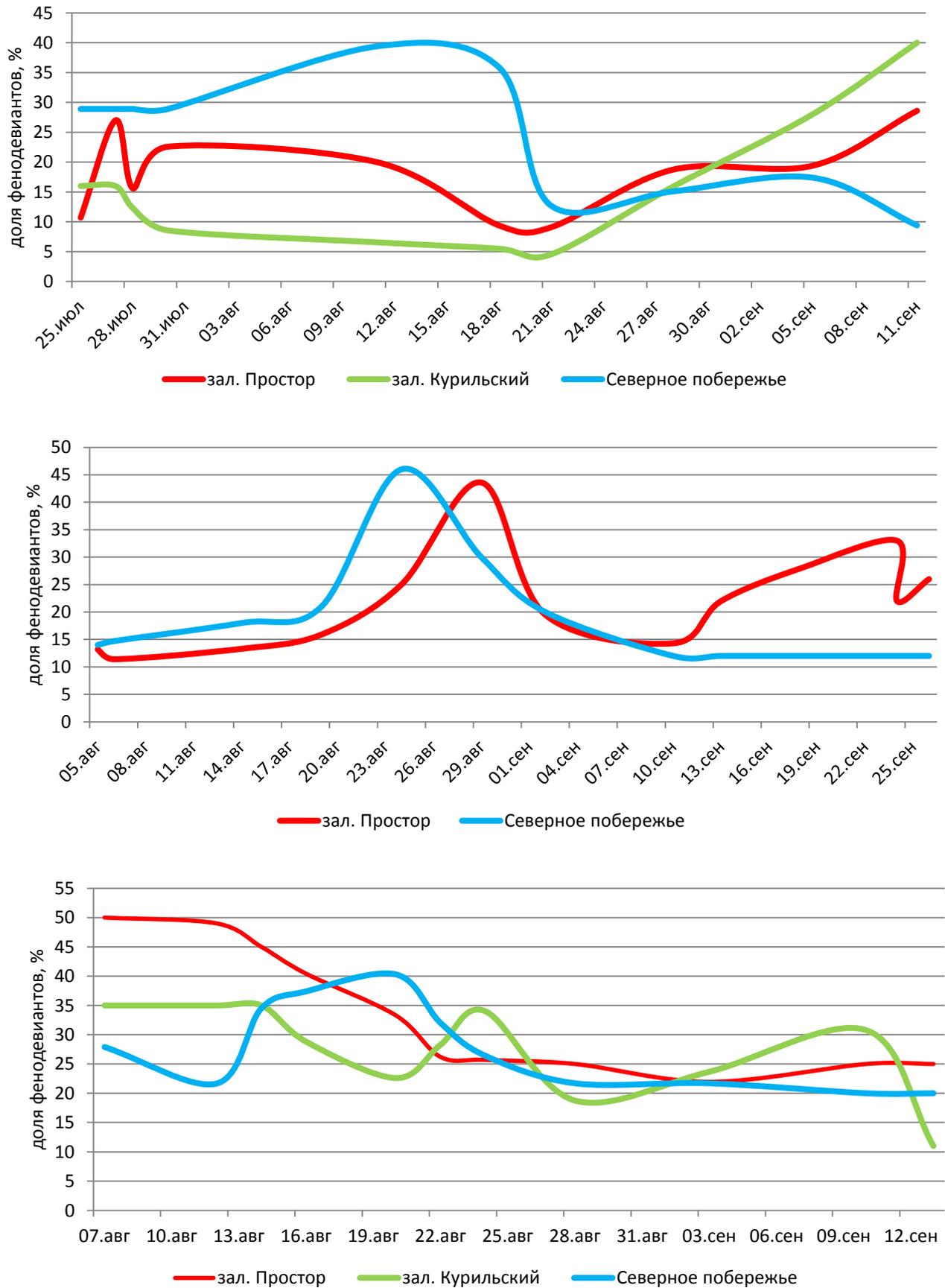


Рисунок 6.1. Доля фенодевиантов в выборках горбуши о. Итуруп в течение сезона промысла 2012-2014 гг. (%)

Для о. Итуруп характерны мелкие и короткие реки, в которых производители горбуши начинают нереститься почти сразу (Рыбы Курильских островов, 2012).

В период наших исследований подходы горбуши к о. Итуруп начинались в середине июля. В это время и вплоть до второй декады августа гонады горбуши были на III стадии зрелости. Форма семенников была расширенной в проксимальной части и суженой в дистальной. Окраска поверхности семенников была слегка розоватой, или красноватой из-за обилия мелких разветвляющихся кровеносных сосудов, снабжающих половые органы. При надавливании на семенник жидкие молоки не вытекали. У самок яичники были наполнены мелкими непрозрачными, белесоватыми яйцами, ясно различимыми невооруженным глазом. Икринки с трудом отрывались от внутренних перегородок ястыка и всегда образовывали комки по несколько штук вместе (Правдин, 1966; Мурза и др., 1991). К середине августа, стадия зрелости гонад производителей менялась с III на III-IV (рис. 6.2.) и к началу сентября в заливах практически у всех рыб гонады были на IV стадии зрелости. Эта стадия очень непродолжительна и быстро переходит в следующую (Правдин, 1966; Мурза и др., 1991). Производители с гонадами V стадии зрелости использовались на ЛРЗ для воспроизводства (Углова и др., 2017 б).

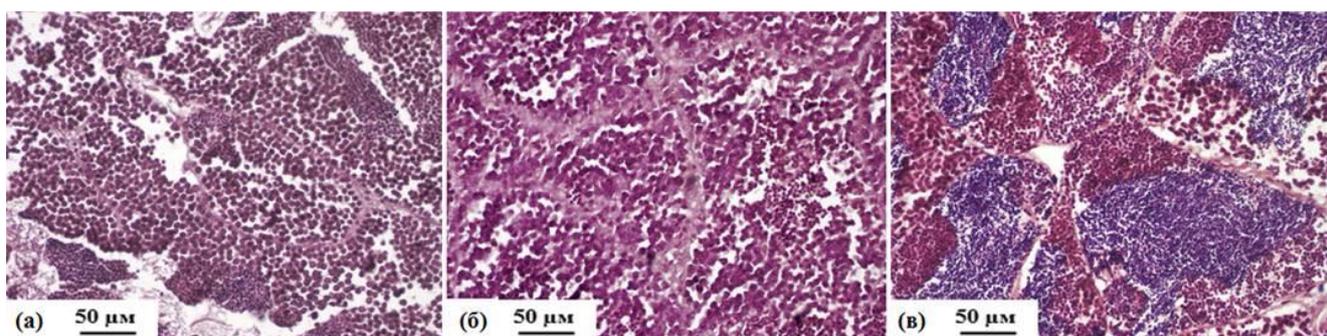


Рисунок 6.2. Цитология семенников горбуши с гонадами на (а) – II - III; (б) - III; (в) - IV стадиях зрелости (зал. Простор)

Наиболее часто встречались на всем протяжении нерестовой миграции и во все годы исследований такие патологии как: перетяжки; одна или несколько добавочных долей; перехлесты тела гонады вокруг своей оси; уменьшение

размеров одного из семенников. В единичных случаях встречались – нахлест одной части гонады на другую; неровные края гонады; продольные борозды на семеннике (рис. 6.3 – 6.8). Известно, что обсуждаемые типы аномалий морфологии семенников возникают вследствие резорбции генеративной ткани под влиянием неблагоприятных факторов внешней среды различной природы, например, при неоптимальных температурах или облучении (Микодина и др., 2000; Смирнов и др., 2011; Микодина, 2015).



Рисунок 6.3. Разноразмерные кровоизлияния на поверхности и перетяжка на семеннике горбуши (2013 г.)



Рисунок 6.4. Нахлест одной части гонады горбуши на другую (2014 г.)



Рисунок 6.5. Уменьшение размеров одного из семенников горбуши с продольными бороздами на семеннике и разноразмерные кровоизлияния на его поверхности (2012 г.)



Рисунок. 6.6. Гроздевидная фрагментарность семенника горбуши (2012 г.)



Рисунок 6.7. Разноразмерные кровоизлияния на поверхности, перехлесты тела гонады вокруг своей оси, неровные края гонады горбуши (2013 г.)

В случайной выборке горбуши в 2012 г. отмечен самец с приращенным семенником к кишечному отделу, но это единичный случай.



Рисунок 6.8. Приращение семенника к кишечному отделу у горбуши

У самок в отличие от самцов патологии ястыков встречались в единичных случаях. Удалось зафиксировать несколько случаев патологических изменений репродуктивной системы самок горбуши: ястык с черными ооцитами; разноразмерные ооциты, и не сформированные гонады (рис. 6.9.- 6.10.).



Рисунок 6.9. Разноразмерные ооциты в ястыках горбуши (2012 г.)



Рисунок 6.10. Не сформированные гонады горбуши (2012 г.)

Отсутствие ряда наблюдений за динамикой доли фенотипов среди южно-курильских лососей в течение нерестового хода в разные годы не позволяет сделать выводы о влиянии фенотипов на воспроизводительную способность популяции.

Можно предположить, что, ухудшение биологических показателей в популяциях рыб может привести к увеличению смертности и снижению их численности. Вполне возможно также, что некоторая доля аномалий является нормальным явлением.

ГЛАВА 7. ПРОМЫСЕЛ ГОРБУШИ НА О. ИТУРУП

Советский промысел лососей в прибрежных водах южных Курильских островов начал развиваться после окончания Второй Мировой войны, когда острова стали принадлежать СССР (Казарновский, 1987). В современном периоде на южных Курильских островах промышленный лов лососей ведется на островах Итуруп и Кунашир. Несмотря на то, что эти острова расположены по соседству, условия в прибрежье формируются под воздействием разных водных масс, что определяет особенности воспроизводства лососей в водах этих островов. К этому следует добавить, что на Итурупе развито заводское разведение горбуши, а на о. Кунашир ее промысел базируется исключительно на ресурсе местных диких популяций. Промысел горбуши ведется преимущественно на морских участках. Добывают лососей также в устьях рек и у РУЗ на базовых реках лососевых рыбоводных заводов. Подходы горбуши наблюдаются с начала июля по начало октября, основные уловы в последние годы приходятся на период с начала августа до 3-й декады сентября.

Горбуша на южных Курильских островах, как и во всех районах воспроизводства, представлена двумя генеративными линиями поколений – четной и нечетной, которые стоит рассматривать в качестве элементов временной структуры популяции (Гриценко, 1981). Однако, в отличие от многих других районов, различия в численности и динамике запасов (уловов) этих линий не столь существенны, хотя доминирование той или иной линии поколений в разные периоды лет прослеживается. Так, в 1950-1970 - х гг. количественно преобладала горбуша четной линии поколений. В 1980 - х и вначале 1990 - х гг. доминировали поколения нечетных лет. Однако после сравнительно резкого падения их запаса в 1993 г. доминирование вновь перешло к поколениям четных лет. В целом же, на продолжительном временном отрезке численность горбуши обеих линий поколений подвержена значительным колебаниям. При этом подъемы и спады численности у двух

генеративных линий южно - курильской горбуши происходят практически одновременно (рис. 7.1.).

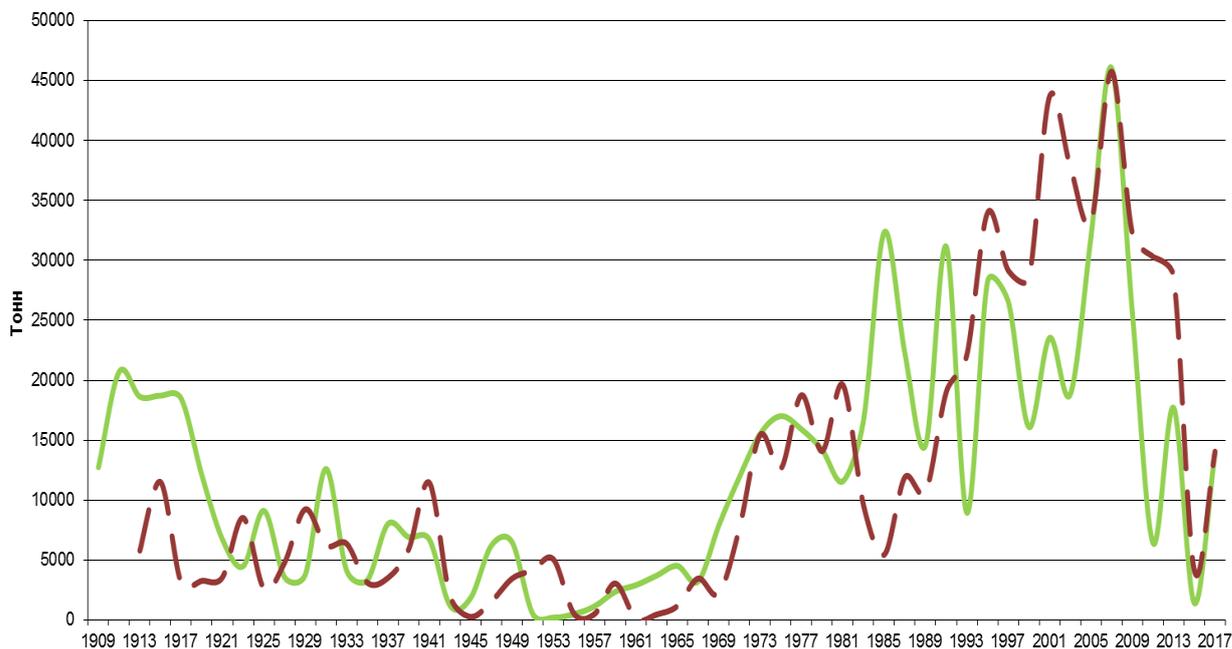


Рисунок 7.1. Уловы горбуши на южных Курильских островах в 1909-2018 гг. в четные (пунктирная линия) и нечетные (сплошная линия) годы.

В первое десятилетие текущего столетия запасы южно-курильских лососей находились на высоком уровне, пики численности и уловов пришлись на 2006 и 2007 гг. В эти годы уловы южно-курильской горбуши составили 45 и 46 тыс. тонн соответственно, или 22 и 18% от улова горбуши на Дальнем Востоке. В 2008 г. доля южно-курильской горбуши составляла почти 20% от всего вылова вида на Дальнем Востоке. Однако последующие годы наблюдалось снижение её запасов и уловов и в 2009 г. вылов южно-курильской горбуши составил 25,4 тыс. тонн. В 2011- 2014 гг. вылов горбуши на южных Курильских островах изменялся в пределах 4,5-27,9 тыс. В 2015 г. вылов был катастрофически низким и составил всего 1,6 тыс. тонн (рис. 7.1).

В настоящее время в прибрежных водах южных Курильских островов существует специализированный промысел горбуши.

Остров Итуруп – один из наиболее продуктивных в Тихом океане районов воспроизводства лососей. Численность горбуши о. Итуруп

формируется как за счет естественного нереста, так и за счет искусственного разведения на ЛРЗ. Более 95% вылова лососей на о. Итуруп приходится на центральную и северную часть охотоморского побережья острова: заливы Курильский (33 - 48%), Простор (от 15 до 36%) и далее участок побережья до пролива Фриза – на северном побережье между бухтами Торная и Медвежья вылавливают 12 - 24 % горбуши, на южной участке от м. Пржевальского до зал. Доброе начало – 3 - 15 % (Кловач, Леман, Углова, 2017). Основная часть лососевых рыбоводных заводов также сосредоточена в центральной части охотоморского побережья острова, на которых разводят горбушу, выпускавших в среднем за 2008-2017 гг. по 113 млн. экз. молоди ежегодно (по данным Сахалино-Курильского территориального управления Росрыболовства).

Скат подавляющего количества молоди от естественного нереста также приурочен к этой же части охотоморского побережья острова.

На о. Итуруп рыбодобычей занимаются несколько рыбодобывающих компаний. Возглавляет этот перечень ЗАО «Гидрострой», первое в России получившее экологический сертификат Московского попечительского совета (Marine Stewardship Council, MSC) для промышленного промысла лососевых на участках вдоль северного и центрального побережья в заливах Курильский и Простор.

Сертификаты необходимы для подтверждения соблюдения технологических и экологических международных норм добычи видов рыб, которые не находятся под угрозой исчезновения (<https://www.msc.org>).

Промысел горбуши на о. Итуруп как и на всей акватории Дальнего Востока ведется с помощью ставных неводов, количество которых варьирует на протяжении всего сезона промысла в зависимости от погодных условий. В устьях рек используются закидные невода. Ежегодно невода выставляются в начале июля, а после 10 сентября ставные невода постепенно снимаются в связи с ухудшением погодных условий. Как правило, к концу сентября их остается 10 из приблизительно 48, установленных в начале путины.

Оставшиеся 10 неводов располагаются либо вблизи устьев рек, либо в непосредственной близости от ЛРЗ.

Динамика запасов горбуши, о которой мы судим по уловам, на Итуруп близка к таковой на Дальнем Востоке в целом (рис. 7.2.).

В 2011-2015 гг. наблюдались значительные и во многом синхронные колебания в величине запасов основных промысловых стад азиатской горбуши. Так, в период с 2011 по 2015 г. отмечалось четырехкратное падение уловов нечетных поколений горбуши Восточного Сахалина, а вылов четных поколений горбуши Южных Курил после 2012 г. снизился в 5-6 раз. После максимума вылова восточно-камчатской горбуши в 182 тыс. т в 2011 г., а западно-камчатской горбуши – в 165 тыс. т в 2012 г., уловы существенно снизились, соответственно, до 37 тыс. т в 2013 г. на северо-востоке и 8,2 тыс. т в 2014 г. на западе Камчатки. В 2015 г. улов восточно-камчатской горбуши увеличился более чем в 2 раза, и составил 89 тыс. т. В то же время, вылов южно-курильской горбуши в 2015 г. был наименьшим за последние десятилетия. В последующие годы запасы и уловы горбуши на о. Итуруп вновь начали увеличиваться и в 2018 г. составили более 30 тыс. тонн (рис.7.2) (Котенев и др., 2015; Кровнин и др., 2016; Krovnin et al., 2018).

Основной причиной, определяющей колебания запасов, являются климатические изменения, обуславливающие снижение или повышение выживаемости в морской период жизни. Этим объясняются сходная динамика запасов горбуши разных районов и в целом на Дальнем Востоке. Различия динамики уловов на Южных Курилах и Дальнем Востоке в целом отражают особенности обитания и, соответственно, выживаемости южно-курильской горбуши на разных стадиях онтогенеза (Кловач, Леман, Углова, 2017).

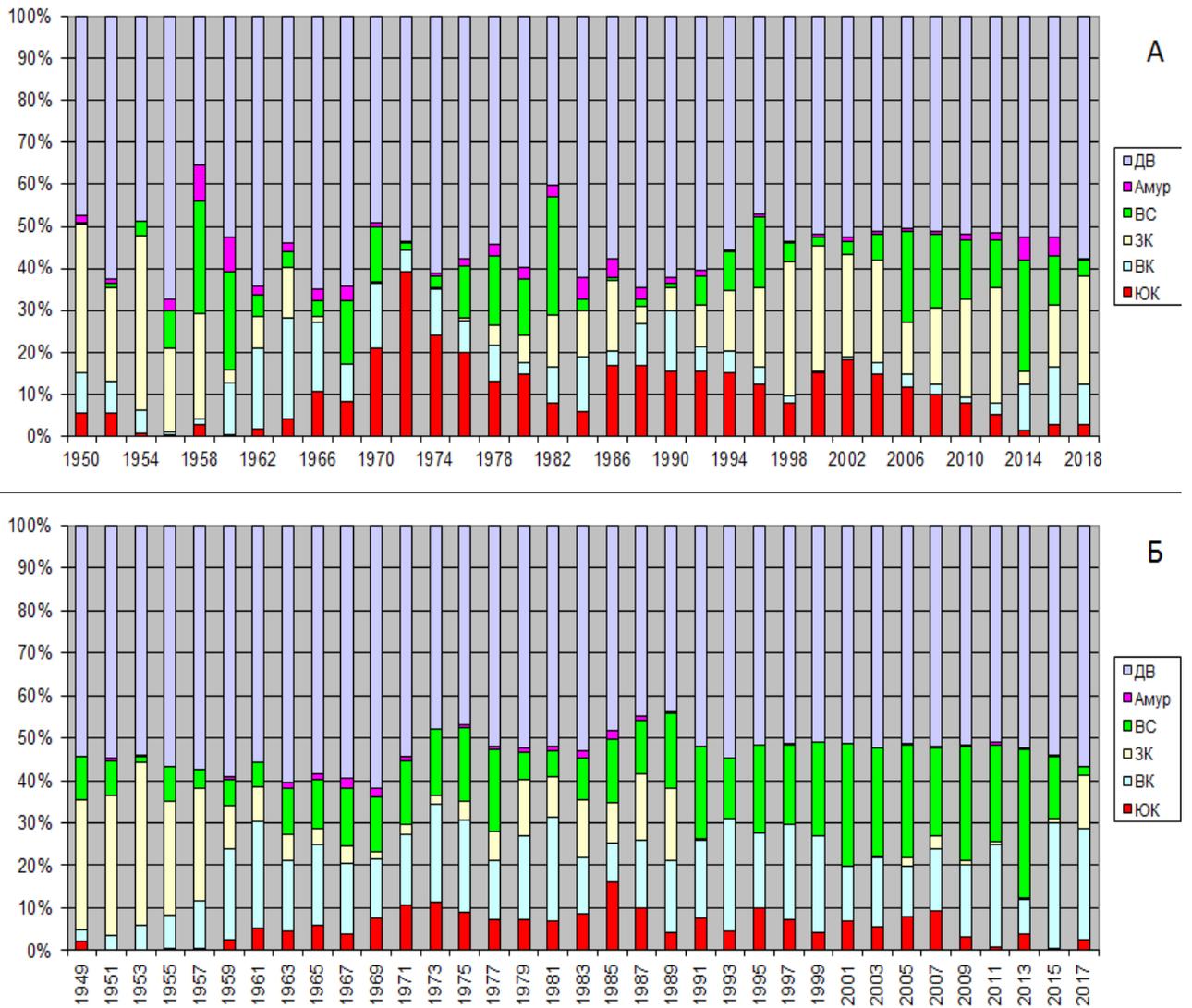


Рисунок 7.2. Доля уловов горбуши в некоторых районах Дальнего Востока от суммарного вылова вида на Дальнем Востоке в четные (А) и нечетные (Б) годы, % (Условные обозначения: ДВ – Дальний Восток, Амур – бассейн р. Амура, ВС – Восточный Сахалин, ЗК – Западная Камчатка, ВК – Восточная Камчатка, ЮК – Южные Курилы)

ВЫВОДЫ

- 1). Динамика численности (уловов) двух генеративных линий южно-курильской горбуши в отличие от большинства других дальневосточных стад близка. Доминирования ни одной из линий не выражено.
- 2). Нерестовая миграция горбуши о. Итуруп на протяжении 2008-2015 гг. от года к году смещались на более поздние сроки за счет деградации ранней сезонной формы. В настоящее время горбуша о. Итуруп представлена преимущественно поздней формой. Подходы ранней формы горбуши к побережью острова малочисленны. Снижение численности горбуши и смещение сроков нерестовой миграции на более поздние сроки обусловлено как отрицательными АТПО в период после ската молоди (май-июнь) так и положительными АТПО в период нерестовой миграции, обуславливающими высокую донерестовую гибель горбуши.
- 3). Размеры производителей горбуши равномерно увеличиваются от начала к концу хода. Биологические показатели самцов и самок горбуши поколений нечетных лет достоверно больше показателей производителей четных поколений.
- 4). Размерно-массовые характеристики производителей горбуши естественного воспроизводства достоверно выше соответствующих показателей заводских рыб. Природная горбуша более высокотелая, имеет большую длину и массу по сравнению с заводской. Это обусловлено экологическими факторами – мелкими базовыми реками с одной стороны, и относительно глубоководными реками, на которых расположены природные нерестилища с другой.
- 5). Динамика встречаемости самцов горбуши с патологиями гонад незначительно изменялась по годам. В течение нерестовой миграции от начала к концу хода наблюдалось значительное снижение доли встречаемости фенотипических отклонений у самцов горбуши о. Итуруп. У самок фенотипическая аномалия была представлена единичными случаями.

ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ

- 1). Наличие сезонных - «ранней» и «поздней» форм у южно-курильской горбуши обуславливает необходимость их отдельной промысловой эксплуатации. В том случае, если одна из форм является малочисленной, с целью сохранения общего внутривидового разнообразия необходимо ограничение её промысла до момента восстановления данной формы.
- 2). В годы малочисленных подходов в целях сохранения естественного воспроизводства на относительно высоком уровне необходимо устанавливать режим пропускных (проходных) дней и осуществлять контроль за заполнением нерестилищ.
- 3). Осуществлять закладку икры горбуши на ЛРЗ следует преимущественно от производителей осенней формы для предотвращения массовой гибели молоди после ската в годы с продолжительной зимой и поздним прогревом прибрежных акваторий.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Акиничева Е.Г. Использование маркирования отолитов лососевых рыб для определения эффективности рыбоводных заводов / Е.Г. Акиничева // Состояние и перспективы рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря: Сб. научн. тр. Вып. 1. Магадан: МагаданНИРО. – 2001. – С. 288-296.
2. Акиничева Е.Г. Оценка численности возврата заводских лососей к «Курильскому» и «Рейдовому» ЛРЗ / Е.Г. Акиничева // СахНИРО. ЗАО «Гидрострой» г. Южно – Сахалинск. – 2011. – 19 с.
3. Акиничева Е.Г. Некоторые результаты идентификации маркированной горбуши в возврате 2010-2011 гг., о. Итуруп / Е.Г. Акиничева, Л.К. Федорова, В.П. Погодин // СахНИРО. ЗАО «Гидрострой» г. Южно – Сахалинск. –2012. – 8 с.
4. Андриевская Л.А. Условия формирования продукции поколений западно-камчатской горбуши и кеты / Л.А. Андриевская, Л.В. Пискунова // Международный симпозиум по тихоокеанским лососям. Тезисы докладов. Владивосток. – 1990. – С. 45-47.
5. Ардашев А.А. Факторы нерестового периода в формировании численности тихоокеанских лососей / А.А. Ардашев, А.В. Подлесных // Вестник ДВО РАН. –2005. – № 3. – С. 92-98.
6. Баженов С.В. Анализ микрофлоры язвенных повреждений кожных покровов дальневосточной горбуши / С.В. Баженов, Т.Ю. Углова, А.Н. Ельников, Н.В. Кловач, И.В. Муханов / Труды 60-ой Всероссийской научной конференции МФТИ. Секция бионанофизики. – 2017. –С. 84-86.
7. Берг Л.С. Рыбы пресноводных вод СССР и сопредельных стран / Л.С. Берг // М.- Л. Изд-во: АН СССР. – 1948. – Т I. – 466 с.

8. Бердышев Г.Д. Генетически обусловленная гибель клеток. Распространение, механизмы и значение для многоклеточных организмов. / Г.Д. Бердышев // Успехи современной биологии. – 1968. –Т. 66. – С. 258-269.

9. Бирман И.Б. К вопросу о факторах, определяющих эффективность воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) (*Salmonidae*) в районах вселения / И.Б. Бирман // Вопросы ихтиологии. –1985 . –Т. 25. – Вып. 3. – С. 410-414.

10. Бирман И.Б. Морской период жизни и вопросы динамики стада тихоокеанских лососей / И.Б. Бирман // Москва ФГУП «Национальные рыбные ресурсы». – 2004. – 171 с.

11. Брыков В.А. Популяционно-генетическая структура у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) по результатам рестриктазного анализа митохондриальной ДНК: временная гетерогенность в период нерестового хода / В.А. Брыков Н.Е. Полякова, Л.А. Скурихина // Генетика. – 1999. – Т. 35. – № 5. –С. 666-673.

12. Бугаев А.В. Преднерестовые миграции тихоокеанских лососей в экономической зоне России / А.В. Бугаев // Изд-во КамчатНИРО. – 2015. – 413 с.

13. Валедская О.М. Состояние иммунитета волжских рыб и его динамика в различных условиях обитания / О.М. Валедская // Астрахань. КаспНИРХ. – 2005. – 112 с.

14. Ванюшин Б.Ф. Молекулярно-генетические механизмы старения / Б.Ф. Ванюшин, Г.Д. Бердышев // М.: «Медицина». – 1977. – 295 с.

15. Ванюшин Б.Ф. Апоптоз у растений / Б.Ф. Ванюшин // Успехи биологической химии. – 2001. –Т. 41. – С. 3-38.

16. Ванюшин Г.П. Сравнительная оценка результатов промысла горбуши и температурных условий морской среды, определяемых по спутниковым данным в районе южных Курильских островов / Г.П. Ванюшин, В.А. Царева, Т.Ю. Углова, М.Ю. Кружалов // Труды ВНИРО. – 2015. – Т.158. – С.112-120.

17. Варгин П.Н. Исследование температурного и динамического режимов внетропической атмосферы северного полушария в период внезапного стратосферного потепления зимой 2012–2013 гг. / П.Н. Варгин, И.В. Медведева // Известия РАН. Физика атмосферы и океана. – 2015. – Т. 51. – № 1. – С. 20-38.

18. Ведищева Е.В. Особенности биологии и возможности промыслового использования лососей рода *Oncorhynchus* Северных Курильских островов / Е.В. Ведищева // Автореферат диссертации канд. биол. наук. М.: Изд-во ВНИРО. – 2004. – 25 с.

19. Верхунов А.В. Развитие представлений о крупномасштабной циркуляции Охотского моря / А.В. Верхунов // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря. – М.: ВНИРО. – 1997. – С. 8-19.

20. Гаврюсева Т.В. Морфологические изменения у молоди тихоокеанских лососей из естественных водоемов и на рыбобродных заводах Камчатки / Т.В. Гаврюсева // Автореферат диссертации канд. биол. наук. Владивосток. – 2006. – 24 с.

21. Гаевская А.В. Болезни промысловых рыб Атлантического океана / А.В. Гаевская, А.А. Ковалева / Калининград. – 1975. – 124 с.

22. Глубоковский М.К. Эволюционная биология лососевых рыб / М.К. Глубоковский // - М.: «Наука». – 1995. – 343 с.

23. Глубоковский М.К. Популяционная структура горбуши: Система флуктуирующих стад / М.К. Глубоковский, Л.А. Животовский // Биология моря. – 1986. – № 2. – 39-44.

24. Глубоковский М.К.. Промысел тихоокеанских лососей в водах северных Курильских островов: история, современное состояние, перспективы / М.К. Глубоковский, В.А. Лепская, Е.В. Ведищева, Н.В. Кловач // Труды ВНИРО. – 2015. – Т. 158. – С.75-88.

25. Гольдфарб С. Географическая энциклопедия Курильских островов / С. Гольдфарб // М.: Изд-во: Комсомольская правда. – 2014. – 256 с.

26. Госькова О.А. Морфологические аномалии и травмы у четырех видов сиговых рыб в период нерестовой миграции в уральских притоках Оби / О.А. Госькова, И.П. Мельниченко // Рыбное хозяйство. – 2015. – № 3. – С. 15-24.
27. Гриценко О.Ф. О популяционной структуре горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) / О.Ф. Гриценко // Вопросы ихтиологии. – 1981. – Т. 21. – Вып. 5. – С. 787-799.
28. Гриценко О.Ф. Популяционная структура сахалинской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* / О.Ф. Гриценко // Вопросы ихтиологии. – 1990. – Т. 30. – Вып. 5. – С. 825-835.
29. Гриценко О.Ф. Проходные рыбы острова Сахалин. Систематика, экология, промысел / О.Ф. Гриценко // М.: Изд-во: ВНИРО. – 2002. – 247 с.
30. Гриценко О.Ф. Рыбы Курильских островов / О.Ф. Гриценко // М.: Изд-во: ВНИРО. – 2012. – 384 с.
31. Гриценко О.Ф. Экология и воспроизводство горбуши и кеты / О.Ф. Гриценко, А.А. Ковтун, В.К. Косткин // Москва «Агропромиздат». – 1987. – 165 с.
32. Гриценко О.Ф. Экологические последствия крупномасштабного искусственного разведения кеты / О.Ф. Гриценко, Л.О. Заварина, Ф.Ф. Ковтун, С.В. Путивкин // Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских островов и прилежащих районах Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг. М.: Изд-во: ВНИРО. – 2000. – 241 с.
33. Гриценко О.Ф. Итоги дальневосточной лососевой путины 2009 г. / О.Ф. Гриценко, Н.В. Кловач // Рыбное хозяйство. – 2010. – № 1. – С. 47-50.
34. Дорофеева Е.А. Актуальные проблемы акклиматизации горбуши в Белом море / Е.А. Дорофеева, А.П. Алексеев, В.Г. Кулачкова, О.В. Зеленников, и др. // Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря. Материалы IX международной конференции. Петрозаводск. – 2005. – С. 105-109.

35. Есин Е.В. Особенности биологии камчатской мальмы *Salvelinus malma* (*Salmonidae*) из нерестовых рек вулканических районов / Е.В. Есин // Вопросы ихтиологии. – 2017. – Т. 57. – № 2. – С. 190-200.
36. Ефанов В.Н. Организация мониторинга и моделирование запасов популяции рыб (на примере горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* Walb.) / В.Н. Ефанов // Ю.-Сах.: Изд-во СахГУ. – 2003. – 134 с.
37. Ефанов В.Н. Динамика некоторых показателей популяции горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) острова Итуруп (Курильские острова) / В.Н. Ефанов, В.М. Чупахин // Вопросы ихтиологии. – 1982. – Т. 22. – Вып. 1. – С. 54-61.
38. Запорожец Г.В. Лососевые рыболовные заводы Дальнего Востока в экосистеме Северной Пацифики / Г.В. Запорожец, О.М. Запорожец // Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. – 2011. – 268 с.
39. Зеленина Д.А. Внутривидовой митохондриальный полиморфизм и сравнительная филогеография тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* / Д.А. Зеленина, В.А. Сошнина, Т.М. Минеева, Д.С. Стоклицкая // Водные биологические ресурсы России: состояние, мониторинг, управление. Сборник мат. конф. Петропавловск-Камчатский. – 2017. – С. 167-171.
40. Зеленников О.В. Ранний гаметогенез горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* при её естественном и заводском воспроизводстве на островах Сахалин и Итуруп / О.В. Зеленников, К.Е. Федоров // Вопросы ихтиологии. – 2005. – Т. 45. – № 5. – С. 653-664.
41. Иванков В.Н. О возрастной структуре популяции горбуши / В.Н. Иванков // Вопросы ихтиологии. – 1965. – Вып. 4 (37). – С. 662-667.
42. Иванков В.Н. Результаты мечения горбуши у западного побережья о. Итуруп / В.Н. Иванков // Рыбное хозяйство. – 1966. – № 2. – С. 15-16.
43. Иванков В.Н. (а) О сезонных расах горбуши / В.Н. Иванков // Известия ТИНРО. – 1967. – Т. 61. – С. 143-150.

44. Иванков В.Н. (б) Особенности биологии горбуши Южных Курильских островов / В.Н. Иванков // Автореф. дисс. канд. биол. наук. Владивосток. – 1967. – 28 с.

45. Иванков В.Н. Экотипы проходных рыб, роль экотипов в эволюции видов / В.Н. Иванков // Биология проходных рыб Дальнего Востока. Владивосток: Дальневост. Ун-т. – 1984. – С. 5-9.

46. Иванков В.Н. Экотипы лососевых рыб / В.Н. Иванков // Морфология и систематика лососевых рыб. Л.: ЗИН РАН СССР. – 1985. – С. 85-91.

47. Иванков В.Н. Своеобразие популяционной структуры вида у горбуши и рациональное хозяйственное использование этого лосося / В.Н. Иванков // Биология моря. – 1986. – № 2. – С. 44-51.

48. Иванков В.Н. Экологическая структура видов проходных рыб (на примере тихоокеанских лососей) / В.Н. Иванков // Биология рыб и беспозвоночных северной части Тихого океана.- Владивосток: Дальневост. Ун-т. – 1991. – С. 5-21.

49. Иванков В.Н. Популяционная организация у тихоокеанских лососей с коротким пресноводным периодом жизни / В.Н. Иванков // Вопросы ихтиологии. – 1993. – Т. 33. – № 1. – С. 78-83.

50. Иванков В.Н. Биология молоди горбуши и кеты в море / В.Н. Иванков, А.П. Шершнева // Рыбное хозяйство. – 1968. – № 4. – С. 16-17.

51. Иванков В.Н. Экология, структура и моделирование популяции южнокурильской кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) / В.Н. Иванков, В.Л. Андреев // Вопросы ихтиологии. – 1971. – Т.11. – Вып.4. – С. 615-629.

52. Иванков В.Н. Дифференциация популяционной горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* южного Сахалина / В.Н. Иванков, О.Ю. Добрицкий, Н.С. Скуба // Биология моря. – 1996. – Т.22. – №3. – С. 167-173.

53. Иванков В.Н. Возраст полового созревания и особенности структуры чешуи кеты в различных частях ареала / В.Н. Иванков, С.Л. Марченко, Н.В. Ефанова и др. // Изв. ТИНРО. – 1997. – Т.122. – С. 177-187.

54. Иванов А.Н. О функциональной структуре горбуши Северо-Западного Сахалина / А.Н. Иванов, А.П. Шершнева, Л.В. Иванова // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. – 2001. – Вып. 1. – С. 310-322.

55. Кагановский А.Г. Некоторые вопросы биологии и динамики численности горбуши / А.Г. Кагановский // Известия ТИНРО-центр. – 1949. – Т. XXXI. – С. 3-57.

56. Каев А.М. Температура воды в период нагула молоди как фактор для прогнозирования изменений численности кеты (*Oncorhynchus keta* (Walbaum)) / А.М. Каев // Известия ТИНРО. – 1985. – Т. 110. – С. 70-76.

57. Каев А.М. Особенности воспроизводства кеты в связи с её размерно-возрастной структурой / А.М. Каев // Южно-Сахалинск. СахНИРО. – 2003. – С. 287.

58. Каев А.М. Ожидания и реалии при промысле горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) в Сахалинской области / А.М. Каев // Известия ТИНРО. – 2005. – Т. 140. – С. 37-43.

59. Каев А.М. Некоторые вопросы динамики стад горбуши в связи с её темпоральной структурой / А.М. Каев // Реализации концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей. – 2010. – Бюлл. № 5. – С. 89-96.

60. Каев А.М. О динамике стада горбуши как индикаторе процессов в среде обитания / А.М. Каев // Изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. – 2011. – Бюллетень № 6. – С.196-201.

61. Каев А.М. Темпоральная структура и некоторые вопросы динамики стада горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) / А.М. Каев // Вопросы ихтиологии. – 2012. – Т. 52. – № 1. – С. 62-71.

62. Каев А.М. б Развитие некоторых тенденций в динамике стад горбуши восточного Сахалина и южных курильских островов / А.М. Каев // Бюллетень № 7 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. Владивосток. Изд-во ТИНРО-Центра. – 2012. – С. 135-142.

63. Каев А.М. Ретроспективная оценка роста горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) по чешуе: межгодовая изменчивость / А.М. Каев // Вопросы ихтиологии. – 2015. – Т. 55. – №5. – С. 570-585.

64. Каев А.М. Ранний морской период жизни и его роль в доминировании численности кеты и горбуши острова Итуруп / А.М. Каев, В.М. Чупахин // Динамика числен. промысл. животных ДВ морей. Владивосток: ТИНРО. –1986. –С. 63-71.

65. Каев А.М. Особенности питания и пищевые взаимоотношения молоди лососей в прибрежных водах острова Итуруп / А.М. Каев, В.М. Чупахин, Н.А. Федотова // Вопросы ихтиологии. –1993. – Т. 33. – № 2. –С. 215-224.

66. Каев А.М. Дифференциация пространственно-временных группировок горбуши Сахалино-Курильского региона на основании изучения склеритограмм / А.М. Каев, Л.В. Ромасенко // Вопросы рыболовства. – 2001. – Т. 2. – № 4. – С. 638-652.

67. Каев А.М. Ранний морской период жизни горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и кеты *Oncorhynchus keta* о. Итуруп / А.М. Каев, В.М. Чупахин // Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов Сахалино - Курильского региона и сопредельных акваторий.- Южно- Сахалинск: СахНИРО. – 2002. – Т. 4. – С. 116-132.

68. Каев А.М. Динамика стада горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* о. Итуруп (Курильские острова) / А.М. Каев, В.М. Чупахин // Вопросы ихтиологии. – 2003. – Т. 43.– № 6. – С. 801-811.

69. Каев А.М. Показатели воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* южной части острова Сахалин / А.М. Каев, А.А. Антонов, Ким Хе Юн, В.А. Руднев // Труды СахНИРО. – 2004. – Т. 6. – С. 3-38.

70. Каев А.М. Особенности динамики стада горбуши в южных районах её воспроизводства в Сахалинской области / А.М. Каев, А.А. Антонов, Л.В. Ромасенко, В.А. Руднев, В.М. Чупахин // Бюллетень № 1. Реализации

«концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей» Владивосток. – 2006. – С. 196-202.

71. Каев А.М. Результаты количественного учета покатной молоди горбуши в реках восточного Сахалина и Южных Курильских островов в 2012 г. и их интерпретация / А.М. Каев, А.А. Антонов, А.В. Захаров, Ким Хе Юн, В.А. Руднев // Бюллетень № 7 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. Владивосток: Изд-во ТИНРО-Центра. – 2012. – С. 66-74.

72. Каев А.М. Особенности нерестового хода и покатной миграции у горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) на о. Кунашир в связи с её темпоральной структурой / А.М. Каев, Л.В. Ромасенко // Известия ТИНРО. – 2013. – Т. 173. – С. 67-76.

73. Каев А.М. Прогноз и фактическое развитие промысла горбуши в 2015 г. в основных районах её воспроизводства в Сахалинской области / А.М. Каев, М.Е. Сидоренко // Бюллетень № 10 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. – 2015. – С. 35-40.

74. Каев А.М. Горбуша и кета острова Кунашир (структура популяций, воспроизводство, промысел) / А.М. Каев, Л.В. Ромасенко // Южно-Сахалинск. – 2017. – 124 с.

75. Казарновский М.Я. Японский промысел лососей в северо-западной части Тихого океана / М.Я. Казарновский // М.: Изд-во ВНИРО. – 1987. – 50 с.

76. Канзепарова А.Н. Характеристика нерестовых биотопов горбуши в реках Ульбанского залива (Охотское море) / А.Н. Канзепарова // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. – 2011. – Вып.5. – С. 204-208.

77. Канидьев А.Н. Закономерности изменения численности сахалинской горбуши и промысловые прогнозы / А.Н. Канидьев // Труды ВНИРО. – 1973. – Т. 78. – С. 9-33.

78. Карасева Т.А. Болезни рыб в аквакультуре севера России (на примере Кольского полуострова) / Т.А. Карасева // Автореф. дис. канд. биол. наук. Петрозаводск: Петрозав. Гос. Унив. – 2003. – 22 с.

79. Карманова И.В. Паразиты тихоокеанских лососей в эпизоотической обстановке паразитозов в бассейне реки Паратунки (Камчатка) / И.В. Карманова // Автореф. дис. канд. биол. Наук. Петропавловск-Камчатский. – 1998. – 23 с.

80. Карпенко В.И. Изменчивость роста молоди горбуши и кеты в прибрежный период жизни / В.И. Карпенко // Вопросы ихтиологии. – 1987. – Т. 27. – Вып. № 2. – С. 230-238.

81. Карпенко В.И. Ранний морской период жизни тихоокеанских лососей / В.И. Карпенко // М.: Изд-во ВНИРО. – 1998. – 165 с.

82. Карпенко В.И. Оценка состояния запасов и управление промыслом тихоокеанских лососей на Камчатке / В.И. Карпенко // Методическое пособие по направлению подготовки бакалавров, специалистов и магистров. – 2013. – 64 с.

83. Кинас Н.М. Сравнительная характеристика популяционных параметров четного и нечетного поколения горбуши р. Утка (западное побережье) и р. Хайлюля (восточное побережье Камчатки) / Н.М. Кинас // Популяционная биология, генетика и систематика гидробионтов. Сборник научных трудов. Петропавловск-Камчатский. – 2005. –Т.1. – С. 287-294.

84. Кловач Н.В. Современное состояние запасов и промысла горбуши о. Итуруп (южные Курильские острова) / Н.В. Кловач, В.Н. Леман, **Т.Ю. Углова** // Рыбное хозяйство. – 2017. – № 6. – С. 41-45.

85. Кляшторин Л.Б. Циклические изменения климата и рыбопродуктивности / Л.Б. Кляшторин, А.А. Любушин // М.: Изд-во ВНИРО. – 2005. – 258 с.

86. Коваль М.В. Кормовая база и особенности питания тихоокеанских лососей в Прикамчатских водах Охотского и Берингова морей и в северной части Тихого океана / М.В. Коваль // Автореф. дисс. канд. биол. наук. Петропавловск-Камчатский. – 2007. – 24с.

87. Коновалов С.М. Факторы, лимитирующие численность и биомассу тихоокеанских лососей / С.М. Коновалов // Биологические исследования лососевых. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. – 1985. – С. 5-25.

88. Котенев Б.Н. Влияние климато-океанологических факторов на состояние основных запасов горбуши в 1950 -2015 гг. / Б.Н. Котенев, А.С. Кровнин, Н.В. Кловач, Н.В. Мордасова, Г.П. Мурый // Труды ВНИРО. – 2015. – Т. 158. – С.143-161.

89. Кулаев С.И. Годовые циклы и шкалы зрелости семенников некоторых видов костистых рыб и их сравнительно - эмбриологический и промысловый анализ. (Докторская диссертация, Москва, 1939) / С.И. Кулаев // Проблемы репродуктивной биологии в трудах профессора С.И. Кулаева и его последователей. М.: МГУ. – 1994. – С. 23-161.

90. Кулаев С.И. Зачатковые клетки в семенниках половозрелого речного окуня (*Perca Phiviatis L.*) / С.И. Кулаев // Проблемы репродуктивной биологии в трудах профессора С.И. Кулаева и его последователей. М.: МГУ. – 1998. – С. 161-183.

91. Лапин С.А. Гидрологические исследования в заливе Простор (о-в Итуруп, Курильские острова, Охотское море) / С.А. Лапин, К.К. Кивва // Вопросы промысловой океанологии. М.: Изд-во ВНИРО. – 2013. – Вып. 10. – С. 180-196.

92. Лепская Е.В. Состояние популяции кокани (*Oncorhynchus nerka*) Толмачевского водохранилища в 2017 г. / Е.В. Лепская, М.В. Коваль, О.Б. Тепнин, и др. // Исследование водных биологических ресурсов Камчатки и Северо-Западной части Тихого океана. – 2017. – Вып. 47. – С. 46-64.

93. Литвиненко А.В. Эффективность работы некоторых рыбоводных заводов Сахалина по результатам массового маркирования тихоокеанских лососей / А.В. Литвиненко, Д.С. Попова // Вестник Камчат ГТУ. – 2016. – № 38. – С. 81-89.

94. Мартемьянов В.И. Динамика содержания катионов в плазме крови, эритроцитах и мышечной ткани плотвы *Rutilus rutilus* L. в период размножения / В.И. Мартемьянов // Биология внутренних вод. – 2004. – №2. – С. 78-84.

95. Марченко С.Л. Особенности биологии и популяционная структура горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) северного побережья Охотского моря / С.Л. Марченко // Автореф. дис. канд. биол. Наук. – 1999. – 24 с.

96. Материалы, обосновывающие возможный вылов тихоокеанских лососей во внутренних водах Российской Федерации и территориальном море Российской Федерации в 2010г. СахНИРО. /А.М. Каев / – С. 30.

97. Материалы, обосновывающие возможный вылов тихоокеанских лососей во внутренних водах Российской Федерации и территориальном море Российской Федерации в 2011г. СахНИРО. /А.М. Каев / – С. 32.

98. Мельников И.В. Пелагические хищные рыбы - потребители тихоокеанских лососей: распределение в экономической зоне России и прилегающих водах, численность и некоторые черты биологии / И.В. Мельников // Известия ТИНРО. –1997. – Т. 122. – С. 213-228.

99. Микодина Е.В. Фенодевианты семенников тихоокеанских лососей: норма или патология? / Е.В. Микодина // Проблемы иммунологии, патологии, охраны здоровья рыб и других гидробионтов. Расширенные материалы IV международной конференции. Борок - Москва. – 2015. – С. 48-56.

100. Микодина Е.В. Исследование тихоокеанских лососей в восточной части Охотского моря в районе нефтяных и газовых разработок) / Е.В. Микодина, С.А. Коваленко, Т.В. Демьянов // Рыбное хозяйство. Серия: воспроизводство и пастбищное выращивание гидробионтов. Аналитическая и реферативная информация. – 2000. – Вып. 3. – С. 36-48.

101. Микодина Е.В. Методические рекомендации по изучению фенодевиантов семенников у дальневосточных лососей / Е.В. Микодина, Н.В. Пукова // М.: Изд-во "Экономика и информатика". – 2002. – 93 с.

102. Микодина Е.В. Некоторые особенности строения половых желёз молоди тихоокеанских лососей в ранний морской прибрежный период жизни / Е.В. Микодина, Н.В. Пукова, М.Г. Долгих // Наука и образование. Мат. Межд. науч. техн. конф. Мурманск: МГТУ. – 2004. – Ч. 6. – С. 224-227.

103. Микодина Е.В. Об аномальных гонадах гижинско-камчатской сельди *Clupea Pallasii* (Clupeidae) / Е.В. Микодина, М.А. Седова, А.А. Смирнов // Вопросы Ихтиологии. – 2005. – Т. 45. – № 2. – С. 251-259.

104. Микодина, Е.В. Гистология для ихтиологов опыт и советы / Е.В. Микодина, М.А. Седова // М.: Изд-во ВНИРО. – 2009. – 110 с.

105. Микодина Е.В. Репродуктивная система тихоокеанских лососей Сахалино - Курильского региона как зоны радиационного риска после аварий на ядерных объектах Японии в 2011г. / Е.В. Микодина, Н.В. Кловач, **Т.Ю. Углова**, А.Г. Новосадов // Воспроизводство естественных популяций ценных видов рыб. Мат. докладов 2-й междунар. науч. конф. С.-Петербург. – 2013. – С. 252-255.

106. Микряков В.Р. Иммуно-физиологические модификации в организме рыб в период размножения / В.Р. Микряков, В.И. Мартемьянов // Проблемы иммунологии, патологии, охраны здоровья рыб и других гидробионтов. Расширенные мат. IV междунар. конф. – 2015. – С. 56-64.

107. Микулин А.Е. Причины возникновения аномальных ооцитов типа «горох» в гонадах самок дальневосточных лососей / А.Е. Микулин, Т.Н. Любаева, В.Я. Любаев // Тез. докл. межд. симпозиума «Холодноводная аквакультура – старт в XXI век». Россия. С.-Петербург. – 2003. – С. 93.

108. Моисеева Е.В. Влияние высоких температур воды на репродуктивные характеристики самок радужной форели / Е.В. Моисеева, Н.И. Шиндавина, А.Н. Пашков // Научный журнал КубГАУ. – 2014. – № 104 (10). – С. 1-12.

109. Моисеенко Т.Н. Патология рыб в загрязняемых водоемах Субарктики и их диагностика / Т.Н. Моисеенко, А.А. Лукин // Вопросы ихтиологии. – 1999. – Т. 39. – № 4. – С. 535-547.
110. Мурза И.Г. Определение степени зрелости гонад и прогнозирование возраста достижения половой зрелости у атлантического лосося и кумжи / И.Г. Мурза, О.Л. Христофоров // Л.: Изд-во: ГосНИОРХ. – 1991. – 102 с.
111. Найденко С.В. Избирательность питания молоди горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) в дальневосточных морях / С.В. Найденко, А.Я. Ефимкин, А.Е. Лаженцев и др. // Известия ТИНРО. – 2008. – Т. 152. – С.18-36.
112. Никольский Г.В. Экология рыб / Г.В. Никольский // М.: Изд-во Москва «Высшая школа». – 1974. – 367 с.
113. Павлов Е.Д. Состояние половых желёз молоди триплоидной форели *Oncorhynchus mykiss* в условиях Южного Вьетнама после искусственной инверсии пола / Е.Д. Павлов, Нгуен Вьет Туи, Нгуен Ти Хуан Ту // Вопросы ихтиологии. – 2010. – Т. 50. – № 5. – С. 675-684.
114. Паренский В.А. Описание динамики численности и промысла горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) / В.А. Паренский // Вопросы ихтиологии. – 2003. – Т.43. – С. 352-360.
115. Плохинский Н.А. Биометрия / Н.А. Плохинский // М.: Изд-во Моск.гос. ун-та. – 1970. – 367 с.
116. Подушка С.Б. Фенодевианты, встречающиеся в ремонтном стаде камской стерляди Кармановского рыбхоза / С.Б. Подушка, В.Г. Коновалов // Научно-технический бюллетень лаборатории ихтиологии ИНЭНКО. – 2003. – Вып. 6. – С. 21-26.
117. Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб / И.Ф. Правдин // М.:Изд-во Пищ. Пром-сть. – 1966. – 367 с.
118. Пронина Г.И. Использование некоторых иммуно-биохимических показателей для сравнительной оценки различных пород и кроссов рыб, выращиваемых в рыбоводных хозяйствах / Г.И. Пронина, Д.В. Микряков, Н.И.

Силкина, А.Б. Петрушин // Расширенные мат. IV межд. конф. «Проблемы иммунологии, патологии, охраны здоровья рыб и других гидробионтов». – 2015. – С. 83-93.

119. Пукова Н.В. а Особенности строения и развития репродуктивной системы кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) / Н.В. Пукова // Рыбное хозяйство. Серия: воспроизводство и пастбищное выращивание гидробионтов. Аналитическая и реферативная информация. – 2002. – Вып. 3. – С. 27-28.

120. Пукова Н.В. б Особенности строения и развития репродуктивной системы кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) в жизненном цикле / Н.В. Пукова // Автореф. дисс. канд. биол. наук. М.: ВНИРО. – 2002. – 23 с.

121. Пукова Н.В. Полиморфизм семенников у дальневосточных лососей р. *Oncorhynchus* / Н.В. Пукова, Е.В. Микодина, Н.В. Кловач, А.Л. Королев, А.В. Новиков // Труды ВНИРО. – 2002. – Т. 141. – С. 152-166.

122. Пустовалова Е.М. Влияние брачных изменений тихоокеанских лососей на функционально-технические свойства их мышечной ткани / Е.М. Пустовалова, В.Д. Богданов // Известия ТИНРО. – 2007. – Т. 150. – С. 391-399.

123. Радченко В.И. Динамика численности горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) в бассейне Охотского моря в 90-е годы / В.И. Радченко // Биология моря. – 2001. – Т. 27. – № 2. – С. 91-101.

124. Радченко В.И. Совпадение трендов динамики численности горбуши поколений четных и нечетных лет в Сахалино-Курильском регионе / В.И. Радченко // Известия ТИНРО. Сборник научных трудов. – 2006. – Т.145. – С. 39-55.

125. Радченко В.И. Динамика численности горбуши в бассейне Охотского моря в первой половине 2000-х гг. / В.И. Радченко // Бюллетень № 2. Реализации «концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». – 2007. – С. 27-35.

126. Радченко В.И. О корреляции российского вылова горбуши с динамикой теплового баланса Мирового океана / В.И. Радченко // Бюллетень №

3. Реализации «концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». – 2008. – С. 230-235.

127. Радченко В.И. Тенденции многолетней динамики запасов азиатских лососей и определяющие её факторы / В.И. Радченко, О.А. Рассадников // Изв. ТИНРО. – 1997. – Т. 122. – С. 72-94.

128. Радченко В.И. Подходы к оперативной дифференциации горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* по морфофизиологическим признакам в смешанных морских уловах / В.И. Радченко, С.В. Лобода, Е.Е. Овсянников, М.В. Ковтун, С.Л. Овсянникова, В.А. Савин // Бюллетень № 4. О реализации программы изучения лососей. Изд-во ТИНРО-Центр. – 2010. – 15 с.

129. Ресурсы поверхностных вод СССР / М.: Гидрометеиздат. – 1964. – Т. 18. – Вып. 2. – 84 с.

130. Савваитова К.А. Аномалии в строении рыб как показатели состояния природной среды / К.А. Савваитова, Ю.В. Чеботарева, М.Ю. Пичугин, С.В. Максимов // Вопросы ихтиологии. – 1995. – Т. 35. – № 2. – С. 182-188.

131. Саускан В.И. Экология и биологическая продуктивность океана / В.И. Саускан // Уч. пособие. Калининград. – 1996. – 72 с.

132. Селье Г. Очерки об адаптационном синдроме / Г. Селье / М.: Медицина. – 1960. – 195 с.

133. Семко Р.С. Запасы западнокамчатских лососей и их промысловое использование / Р.С. Семко // Изв. ТИНРО. – 1954. – Т. 41. – С. 3-109.

134. Сидоров Л.К. Ихтиофауна пресных вод южных Курильских островов / Л.К. Сидоров // Автореф. дисс. канд. биол. наук. Москва. – 2005. – 24 с.

135. Скулачев В.П. Жизнь без старости / В.П. Скулачев, М.В. Скулачев, Б.А. Фенюк // МГУ им. М.В. Ломоносова. – 2014. – 352 с.

136. Слуцкая Т.Н. Содержание каротиноидов в мышечной ткани кеты / Т.Н. Слуцкая, Н.Н. Гнитецкая, О.А. Холоша // Рыбохозяйственные

исследования океана: Материалы юбил. Науч. Конф.- Владивосток: Дальрыбвтуз. – 1996. – С. 37-38.

137. Смирнов А.И. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей / А.И. Смирнов // Изд-во Московского университета. – 1975. – 337 с.

138. Смирнов Б.П. Заводское воспроизводства тихоокеанских лососей в России: Современное состояние, проблемы и перспективы / Б.П. Смирнов, В.Н. Леман, Е.В. Шульгина // Сб. Мат. Междунар. науч. сем. «Современные проблемы лососевых рыбоводных заводов Дальнего Востока». Всемирный фонд дикой природы (WWF). Петропавловск – Камчатский. – 2006. – С. 16-26.

139. Смирнов Б.П. Морфология гонад и структура половых клеток половозрелых самцов горбуши *Oncorhynchus gorbusha* (Walbaum) разного возраста и размера / Б.П. Смирнов, Е.В. Микодина, С.В. Пьянова, Е.В. Ганжа, Е.Д. Павлов, Т.Г. Точилина // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. – 2011. – Вып. 5. – С. 494-500.

140. Старовойтов А.Н. Прогнозируемый и фактический вылов тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. Итоги 2008г. Взгляд на путину – 2009 / А.Н. Старовойтов, О.А. Рассадников // Бюллетень № 3 Реализации «концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». – 2008. – С. 245-251.

141. Тунеголовец В.П. Циклоническая деятельность над северо - западной частью Тихого океана и дальневосточным и морям и оценка ее влияния на деятельный слой. Дальневосточные моря России / В.П. Тунеголовец // Отв. ред. В.А. Акуличев. Кн. 1. Океанические исследования. М.: Наука. – 2007. – С. 60-96.

142. Углова Т.Ю. Исследования горбуши (*Oncorhynchus gorbusha*) у северного побережья острова Итуруп (Южные Курильские острова) в 2008-2015 годах / Т.Ю. Углова // Комплексные исследования водных биологических ресурсов и среды их обитания Материалы Второй научной школы молодых ученых и специалистов по рыбному хозяйству и экологии с

международным участием, посвященной 100-летию со дня рождения И.Б. Бирмана. М.: Изд-во ВНИРО. – 2015. – С.65.

143. **Углова Т.Ю.** Динамика подходов горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* к острову Итуруп (Южные Курильские острова) в 2009-2012 годах / **Т.Ю. Углова**, Т.Г. Точилина // Актуальные вопросы рационального использования водных биологических ресурсов. Материалы первой научной школы молодых ученых и специалистов по рыбному хозяйству и экологии, посвященной 100-летию со дня рождения проф. П.А. Моисеева. М.: Изд-во ВНИРО. – 2013. – С. 393.

144. **Углова Т.Ю.** Взаимосвязь температурных условий в прибрежных водах острова Итуруп и биомассой уловов сезонных форм горбуши в 2009-2013 гг. / **Т.Ю. Углова**, В.А. Царева, М.Ю. Кружалов // Рыбохозяйственные водоемы России. Международная научная конференция посвященная 100-летию ГОСНИОРХ. – 2014. – С. 1105-1113.

145. **Углова Т.Ю.** (а) Встречаемость язвенного некроза кожи у гобуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) у побережья о. Итуруп в 2016 г. / **Т.Ю. Углова**, Ю.В. Барышникова, В.А. Карпов // V научно-практическая конференции молодых ученых с международным участием «Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса». – 2017. – С. 277-281.

146. **Углова Т.Ю.** (б) Аномалии гонад у горбуши острова Итуруп. Сезонная и межгодовая динамика. Возможные причины появления / **Т.Ю. Углова**, Н.В. Кловач, Е.В. Микодина // Труды ВНИРО. – 2017. – Т. 166. – С. 43-54.

147. **Углова Т.Ю.** Температурные условия в заливе Простор острова Итуруп в мае - августе 2009-2014 гг. и их влияние на последующие выловы / **Т.Ю. Углова**, В.А. Царева // Третья научная школа молодых ученых и специалистов по рыбному хозяйству и экологии, посвященная 140-летию со дня рождения К.М. Дерюгина «Перспективы рыболовства и аквакультуры в современном мире». – 2018. – С. 139.

148. Углова Т.Ю. Пути подходов горбуши разных сезонных форм к побережью о. Итуруп (Южные Курильские острова) // Труды ВНИРО, 2019, Т.177. С 5-17.

149. Федоров К.Е. Дифференцировка пола у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum. Роль онтогенетических факторов и влияние экзогенного тестостерона / К.Е. Федоров, О.В. Зеленников // Вестник СПбГУ. Биология. – 2009. – Вып. 3. – С. 111-121.

150. Хен Г.В. Гидрометеорологические условия в дальневосточных морях России в 2012 и 2013 гг. / Г.В. Хен, Е.О. Басюк, Ю.И. Зуенко, Е.И. Устинова, А.Л. Фигуркин, Т.А. Шатилина // Вопросы промысловой океанологии. –2014. –Вып. 11. – С. 38-59.

151. Хованская Л.Л. Биологические и физиологические особенности разведения кеты в Магаданской области / Л.Л. Хованская // Автореф. дис. канд. биол. наук. –2006. – 23 с.

152. Хованская Л.Л. Экологические и биолого-физиологические особенности искусственного разведения лососей в Магаданской области / Л.Л. Хованская, Е.А. Рябуха // Современные проблемы лососевых рыбоводных заводов Дальнего Востока. VII науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». – 2006. – С. 95-110.

153. Холоша О.А. Обоснование технологии продукции из тихоокеанских лососей с нерестовыми изменениями / О.А. Холоша // Автореф. дис. канд. техн. наук. Владивосток. – 1998. – 22 с.

154. Хоревин Л.Д. Изменение биологической структуры популяции кеты р.Калининка / Л.Д. Хоревин // Рыбное хозяйство. – 1984. – № 10. – С. 19-21.

155. Чебанов Н.А. О влиянии плотности нерестовых скоплений на эффективность нереста, выживаемость икры в буграх и размерную структуру потомства у нерки *Oncorhynchus nerka* / Н.А. Чебанов // Вопросы ихтиологии. – 1991. – Т. 31. – Вып. 1. – С. 101-106.

156. Чебанов Н.А. Некоторые закономерности формирования соотношения полов у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum (Salmonidae) / Н.А. Чебанов // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. – 1997. – Вып. 1. – Ч. 2. – С. 67-81.

157. Чебанова Е.В. Питание и пищевые отношения молоди кеты (*Oncorhynchus keta*) и горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) в прибрежье залива Простор (о-в Итуруп) / Е.В. Чебанова, С.Э. Френкель, Г.С. Зеленихина // Вопросы ихтиологии. – 2015. – Т.55. – № 5. – С. 533-540.

158. Черешнев И.А. Пресноводные рыбы Чукотки / И.А. Черешнев // Магадан. – 2008. – 324с.

159. Чистякова А.И. Миграции молоди горбуши и кеты в Охотском море (распределение уловов, биологические показатели и структура скоплений) / А.И. Чистякова // Автореф. дисс. канд. биол. наук. Петропавловск – Камчатский. – 2015. – 23с.

160. Чупахин В.М. К характеристике естественного воспроизводства горбуши на о. Итуруп / В.М. Чупахин // Известия ТИНРО. – 1973. – Т. 91. – С. 55-67.

161. Чупахин В.М. Естественное воспроизводство Южно-Курильской горбуши / В.М. Чупахин // Труды ВНИРО. – 1975. – Т. 106. – С. 67-77.

162. Чупахин В.М. Распределение и общие черты биологии молоди горбуши и кеты в прибрежье острова Итуруп / В.М. Чупахин, А.М. Каев // Известия ТИНРО. – 1980. – Т. 140. – С. 116-127.

163. Шубин А.О. О временной структуре Охотоморской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в океане на путях её преднерестовой миграции / А.О. Шубин, С.А. Коваленко // Вопросы ихтиологии. – 2000. – Т. 40. – № 5. – С. 648-654.

164. Шунтов В.П. Новые данные о морском периоде жизни азиатской горбуши / В.П. Шунтов // Известия ТИНРО. – 1994. – Т. 116. – С. 3-39.

165. Шунтов В.П. Биология дальневосточных морей / В.П. Шунтов // ТИНРО-центр. Владивосток. – 2001. – Т.1. – 580 с.
166. Шунтов В.П. Пространственная дифференциация азиатской горбуши во время анадромных миграций. Сообщение 2. Региональные отличия в соотношении полов и гонадосоматическом индексе / В.П. Шунтов, О.С. Темных // Вопросы ихтиологии. – 1997. – Т. 37. – Вып. 2. – С. 189-195.
167. Шунтов В.П. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах / В.П. Шунтов, О.С. Темных // Владивосток. ТИНРО-центр. – 2008. – Т.1. – 481с.
168. Шунтов В.П. Изученность экологии горбуши на разных этапах жизненного цикла в связи с прогнозированием уловов и управлением её ресурсами промыслом / В.П. Шунтов, О.С. Темных // Бюллетень № 5 Реализации концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей. – 2010. – С 226-241.
169. Шунтов В.П. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах / В.П. Шунтов, О.С. Темных // Владивосток: ТИНРО-Центр. – 2011. – Т.2. – 473 с.
170. Beamish R. J. Pacific salmon production trends in relation to climate / R.J. Beamish, D.R. Bouillon // Can. J. of Fish and Aquat. Sci. – 1993. – V. 50 – P. 1002-1016.
171. Bugert R.M. Adult returns of subyearling and yearling fall chinook salmon released from a Snake River Hatchery or transported downstream / R.M. Bugert, G.W. Mendel, P.R. Seidel // N. Amer. J. of Fisheries Management. – 17. – 1997. – P. 638-651.
172. Chiba S. From climate regime shifts to lower trophic level phenology: synthesis of recent progress in retrospective studies of the western North Pacific / S. Chiba, M.N. Aita, K. Tadokoro, T. Saino, H. Sugisaki, K. Nakata // Progr. Oceanog. – 2008. – V. 77. – P. 112-126.

173. Dittman A. H. Homing in pacific salmon: mechanisms and ecological basis / A. H. Dittman, T.P. Quinn // *The Journal of Experimental Biology*. – 1996. – P. 83-91.
174. Ferguson H.W. Systematic pathology offish. A text and atlas of comparative tissue responses in diseases of Teleosts / H.W. Ferguson // Iowa: Iowa State Univ. Press Ames. – 1995. – 267 p.
175. Fujiwara M. Effects of Ceratomyxosis on Population Dynamics of Klamath Fall-Run Chinook Salmon / M. Fujiwara, M.S. Mohr, A. Greenberg, J.S. Foott, J.L. Bartholomew // *Transactions of American Fisheries Society*. – 2011. – 140:1380-1391 (DOI:10.1080/00028487.2011.621811).
176. Gritsenko O.F. Aquatic living resources of the North Kuril Islands / O.F. Gritsenko // Moscow. VNIRO. – 2000. – 163 pp.
177. Gritsenko O.F. Regions of optimal reproduction of pink salmon / O.F. Gritsenko, N.V. Klovach // NPAFC. – 1998. – Bull. № 1. – P. 405-411.
178. Heard W.R. Life history of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*). In *Pacific Salmon Life Histories* (edited by C. Groot and L. Margolis) / W.R. Heard // UBC Press. Vancouver. – 1991. – pp. 121-230.
179. Helle J.H. Size decline and older at maturity of two chum salmon (*Oncorhynchus keta*) stocks in western North America. 1972-1992 / J.H. Helle, M.S. Hoffman // *Canadian Publ. Fish Aquat. – Sci.* № 121. –1995. – P. 245-260.
180. Henderson M.A. History and status of Pacific salmon in British Columbia / M.A. Henderson, C.C. Graham // *Bull. NPAFC*. –1998. – № 1. – P. 13-22.
181. Hiror O. Historical trends of salmon fisheries and stock conditions in Japan / O. Hiror // *Bull NPAFC*. – 1998. – № 1. – P. 23-27.
182. Idler D.R. Corticosteroids in fish / D.R. Idler, B. Truscott // *Steroids in nonmammalian vertebrates*. N. Y.: Academic Press. – 1972. – P. 126-252.

183. Jeffries K.M. Immune response genes and pathogen presence predict migration survival in wild salmon smolts / K.M. Jeffries, S.G. Hinch, M.K. Gale, T.D. Clark et. all // *Molecular Ecology*, 2014.
184. Kaeriyama M. (a) Population dynamics and stock management of hatchery-reared salmon in Japan / M. Kaeriyama // *Bull. Natl. Res. Inst. Aquacult. Suppl.2.* –1996. – P. 11-15.
185. Kaeriyama M. Global warming effects on the early ocean life of Hokkaido chum salmon / M. Kaeriyama, H. Kudo, Seo Hyun Ju. // *Abstracts of PICES Annual Meetings «Understanding ecosystem dynamics and pursuing ecosystem approaches to management»*. Republic of Korea. – 2009. – 45 p.
186. Khen G.V. Hydrography and biological resources in the western Bering Sea / G.V. Khen, E.O. Basyuk, N.S. Vanin, V.I. Matveev // *Deep-Sea Research II.* – 2013. – V. 94. – P. 106-120.
187. Kope R. Trends in the status of Pacific salmon populations in Washington, Oregon, California, and Idaho / R. Kope, T. Wainwright // *Bull. №1. NPAFC.* –1998. – P. 1-12.
188. Krovnin A.S. Role of North Atlantic climatic variability in recent North Pacific warming / A.S. Krovnin, B.N. Kotenev, G.P. Maury // *2014 Pices future/ Open Science Meeting. Kohala Coast, Big Island, Hawaii, U.S.A. Book of Abstracts.* – 2014. – P. 68-69.
189. Krovnin A.S. Impact of climatic variability in the Atlantic- Eurasian sector on status of Far East salmon stocks,1950-2014 / A.S. Krovnin, B.N. Kotenev, N.V. Klovach // *NPAFC International Symposium on Pacific Salmon and Steelhead Production in a Changing Climate: Past, Present, and Future. Kobe International Conference Center, Kobe, Japan. Program and Abstracts.* – 2015. –16 p.
190. Krovnin A.S. Present State and Future of Far East Salmon Stocks under Changing Climate / A.S. Krovnin, B.N. Kotenev, N.V. Klovach // *NPAFC – 2018. Technical Report №. 11. P.* –51-55.

191. Lichatowich J.A. Pacific salmon life histories. In Oregon Salmon: Essays on the State of the Fish at the turn of the Millennium / J.A. Lichatowich // Oregon Trout, Portland, OR. – 2001. – P. 59-63.
192. McBride J.R. Changes in structure of tissues and plasma cortisol during the spawning migration of pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) / J.R. McBride, U.H.M. Fagerlund, H.M. Dye, J. Bagshaw // J. Fish Biol. – 1986. – Vol. 29. – № 2. – P. 153-166.
193. Melnikov I.V. Biochemical Composition and Energy Content of Salmonid Fish in the Sea of Okhotsk / I.V. Melnikov, K.M. Gorbatenko, V.I. Radchenko // North Pacific Anadromous Fish Commission (NPAFC). –Doc. 1707. – 2017. – 13 pp.
194. Mikodina E.V. Muscle and gonad abnormalities in chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in sea period / E.V. Mikodina, N.V. Pukova, N.V. Klovach // Abstr. EAAP 9- th Intern. Conf. On Diseases of Fish and Shellfish. Rhodes, Greece. –1999. – 24 p.
195. Mikodina E.V. Anatomical abnormalities of testis in mature salmonids from the Sea of Okhotsk basin rivers / E.V. Mikodina, N.V. Pukova, N.V. Klovach // Proc. IV Ceskou Icht. Konf. 10-12 kvetna, Vodnany, Czech Resp. – 2000. – P. 258-261.
196. Mikulin A. E. Problems of artificial rearing of pacific salmon associated with the occurrence of abnormal oocytes in mature ovaries of females / A.E. Mikulin, T.N. Lyubaeva // Realising the Potential: Responsible Aquaculture for a Secure Future. Books of Abstract of World Aquaculture Symposium. – 2003. – P. 486.
197. Munro A.D. Hormones and agonistic behaviour in teleost / A.D. Munro, T.J. Pitcher // Contr. Processes Fish Physiol. London; Canberra. – 1983. – P. 155-175.
198. Nagasawa K. Predation by salmon sharks (*Lamna ditropis*) on Pacific salmon (*Oncorhynchus spp.*) in the North Pacific Ocean / K. Nagasawa // NPAFC. – 1998. – Bull. 1. –P. 419-433. (Available at www.npafc.org).

199. Nagata M. Effects of release timing on the recovery of laterun chum salmon in the Okhotsk Sea coast of Hokkaido / M. Nagata, D. Ando, M. Fujiwara, Y. Miyakoshi / NPAFC. Bull. –2016. – №. 6. – P. 73-85.
200. Pankhurst N.W. Effect of holding temperature on ovulations, egg fertility, plasma levels of reproductive hormones and in vitro ovarian steroidogenesis in the rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* / N.W. Pankhurst, G.J. Purser, G. Kraak // Aquaculture. – 1996. – V. 146. – P. 27-790.
201. Parker R.R. Marine mortality schedules of pink salmon of the Beela Coola River, Central British Columbia / R.R. Parker // J. Fish. Res. Board Can. – 1968. – V.25. – № 4. – P. 757-794.
202. Pornsoping P. Reproductive performance of female rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum) kept under water temperature and photoperiods of 13 and 51 latitude / P. Pornsoping, G. Unsrising, T. Vearasilp et al. // Aquaculture. – 2007. – V. 38. – Iss. 12. – P. 1265-1273.
203. Passolt G. A model linking ocean survival to smolt length // Growth – mortality feedback loops: The implications of size-selective culling / G. Passolt, J. Anderson // Doc. dep. NPAFC Third international workshop on migration and survival mechanisms of juvenile salmon and steelhead in ocean ecosystems. Honolulu, USA. –2013. – P. 80.
204. Post G. Textbook offish health / G. Post // Neptune City: T.F.H. Publ., Inc. Ltd. –1987. –288. p.
205. Rabin D.A. Effects of pH on sex ratio in Cichlids and Poecilids (Teleostei) / D.A. Rabin // Copeia. – 1985. – № 1. – P. 233-235.
206. Radchenko V.I. Historical trends of fisheries and stocks condition of Pacific salmon in Russia / V.I. Radchenko // Bull. NPAFC. –1998. –№ 1. – P. 28-37.
207. Radchenko V.I. Pink salmon trends in abundance and biological characteristics in the North Pacific / V.I. Radchenko, O.S. Temnykh, V.V Lapko// NPAFC. Bull. –2007. –№. 4. – P. 7-21.

208. Ricker W.E. Regulation of the abundance of pink salmon populations / W.E. Ricker // Symp.on Pink Salmon, Vancouver. – 1962. – P.155-202.
209. Ricker W.E. Hereditary and environmental factors affecting certain salmonid populations / W.E. Ricker // The Stock Concept in Pacific Salmon, H.R. Mac Millan Lectures in Fisheries. Univ. British Columbia Press. Vancouver. –1972. – P. 19-160.
210. Robertson O.H. Histological changes in the organs and tissues of seline castratd kokanee salmon (*Oncorhynchus nerca kennerlyi*) / O.H. Robertson, B.C. Wexler // Gen.Comp. Endocrinol. – 1962. – Vol. 2. – P.458-472.
211. Saito T. Recent decline of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) abundance in Japan / T. Saito, Y. Hirabayashi, K. Suzuki, K. Watanabe, H. Saito // NPAFC. –Bull. 6. – 2016. (Available at www.npafc.org).
212. Schaik S.P. Social stress and the sex ratio of neonates and infants among non- human primates / S.P. Schaik, M.A. Noordwijk // Neth. J. Zool. – 1983. – V. 33. –№ 3. – P. 249-265.
213. Sindermann C.J. Principal diseases of marine fish and shellfish / C.J. Sindermann // Oxford, Maryland: Academic Press. – 1990. –V.1. – 521 p.
214. Taylor S.G. Marine survival of pink salmon fry from early and late spawners / S.G. Taylor // Trens. Am. Fish. Soc. – 1980. – V.109. – P. 79-82.
215. Taylor S.G. Inter and annual (*Oncorhynchus gorbuscha*) returning to Auke Creek, Alaska, in 1986 and 1987 / S.G. Taylor // APPRISE Annual Report SFOS APP 87-100. V.1. School of fisheries and Ocean Sciences, University of Alaska Fairbanks –1988. – P. 545-571.
216. Urawa S. Origins of juvenile chum salmon caught in the Okhotsk Sea during the fall of 2000 / S. Urawa, J. Seki, M. Kawana, T. Saito, P.A. Crane, L. Seeb, M. Fukuwaka, A. Rogatnykh, E. Akinicheva // NPAFC Doc. – 2003. – 721. – 12 p.
217. URL : <http://www.rybazdes.ru/node/8203>;
218. URL : <http://tsuren.ru/news/рейсовый-отчет-НИС-ТИНРО/>
219. URL : <https://www.msc.org>

220. Welch D.W. Critical periods in the marine life history of Pacific salmon / D.W. Welch, E.L. Rechisky, W.C. Challenger, A.D. Porter // Doc. dep. NPAFC Third international workshop on migration and survival mechanisms of juvenile salmon and steelhead in ocean ecosystems. Honolulu, USA. – 2013. – P. 28.