



Промысловые виды и их биология

Связь сроков эмбрионально-личиночного развития горбуши и покатной миграции её молоди

А.М. Каев, В.Г. Самарский, Л.В. Ромасенко

Сахалинский филиал ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО» («СакхНИРО»), ул. Комсомольская, 196, Южно-Сахалинск, 693023

E-mail: kaev@outlook.com

SPIN-код: А.М. Каев – 7739–7463; В.Г. Самарский – 7312–0901; Л.В. Ромасенко – 4517–6530

Цель работы: установить связь длительности эмбрионального и личиночного развития горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) при различных температурных режимах со сроками покатной миграции её молоди. **Материал исследования:** многолетние среднесуточные данные по температуре воды и состоянию эмбрионов и личинок горбуши, разводимых в промышленных объёмах на лососёвых рыболовных заводах «Курильский» (о. Итуруп), «Лесной» и «Пугачёвский» (Восточный Сахалин). **Используемые методы:** сравнительный анализ данных, методы описательной статистики. **Результаты:** подтверждены известные положения об изменениях сроков эмбрионального развития в связи с температурой воды: длительность интервала между датами вылупления эмбрионов в первой и последней партиях, развивавшихся при различных термических условиях, в 2,5 раза превышала интервал между датами оплодотворения икры этих партий. Удлинение периода развития эмбрионов в последних партиях сопровождалось укорочением сроков последующего личиночного развития, что снижало разницу по суммарной длительности эмбрионально-личиночного развития при разных температурах. Этот процесс связан не только с разными сроками вылупления эмбрионов и замедлением развития в зимний период. Выявленные особенности в изменениях длительности эмбрионального и личиночного периодов при разных температурных режимах позволяют полагать, что молодь, развивавшаяся в более холодной воде, начинает покатную миграцию менее развитой. Такая регуляция суммарной продолжительности эмбрионального и личиночного развития горбуши обеспечивает массовую миграцию её молоди из рек в среднемноголетние сроки массового развития зоопланктона в прибрежье моря. **Практическая значимость:** представленная статья является научным сопровождением мониторинга покатной миграции молоди горбуши в целях прогнозирования изменения запасов этого вида тихоокеанских лососей.

Ключевые слова: горбуша *Oncorhynchus gorbuscha*, о. Сахалин и Итуруп, эмбрионы, личинки, продолжительность развития, температура воды.

Relationship between the timing of embryonic and larval development of pink salmon and downstream migration of its juveniles

Alexander M. Kaev, Vladimir G. Samarsky, Larisa V. Romasenko

Sakhalin branch of VNIRO («SakhNIRO»), 196, Komsomolskaya, Yuzhno-Sakhalinsk, 693023, Russia

Purpose: Determine the relationship between the duration of embryonic and larval development of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) under different temperature regimes and the timing of downstream migration of their juveniles. **Research Material:** Multiyear average daily data on water temperature and condition of pink salmon embryos and larvae bred in commercial volumes at the Kurilsky (Iturup Island), Lesnoy and Pugachevsky (Eastern Sakhalin) salmon hatcheries. **Methods used:** Comparative data analysis, descriptive statistics methods. **Results:** The known facts about changes in the timing of embryonic development in relation to water temperature were confirmed: The duration of the interval between the dates of hatching of embryos in the first and last batches developed under different thermal conditions was 2.5 times longer than the interval between the dates of fertilization of eggs from these batches. The extension of the embryonic development period in the last batches was accompanied by a shortening of the subsequent development period until the fry were ready to swim, which reduced the difference in the duration of development from egg fertilization to fry swimming at different temperatures. This process is not only associated with different hatching times and slowed development in the winter period. The identified peculiarities in the changes in the duration of intermediate developmental stages under different temperature regimes suggest that fry developing in colder water goes afloat as less developed. Such regulation of the total duration of embryonic and larval development of pink salmon provides mass migration of its juveniles from rivers in the average annual terms of mass development of zooplankton in the coastal sea. **Practical Significance:** The presented article is a scientific accompaniment of the monitoring of pink salmon juvenile downstream migration in order to forecast changes in the stocks of this species of Pacific salmon.

Keywords: Pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha*, Sakhalin and Iturup islands, embryos, larvae, duration of development, water temperature.

ВВЕДЕНИЕ

Среди тихоокеанских лососей горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) является самым многочисленным видом, чему способствует обширность его нерестилищ. Появление весной после выхода из грунта многочисленной молоди превышает возможности её успешного нагула в условиях ограниченности кормовых ресурсов нерестовых рек, вследствие чего этот вид эволюционировал в направлении быстрого выхода в морские воды. Смолтификация у горбуши происходит уже в нерестовых гнёздах, что позволяет ей скатываться из рек сразу же после выхода из грунта и с наличием остатков желточного мешка, то есть до перехода в мальковый период развития [Зуева, 1965; Смирнов, 1975; Гриценко и др., 1987]. Благодаря этому она переходит на интенсивное внешнее питание преимущественно в морских водах, вследствие чего для становления её численности весьма важна синхронизация сроков массовой покатной миграции молоди со сроками развития её кормовой базы морском побережье.

В результате исследований длительности эмбрионального и личиночного периодов развития тихоокеанских лососей получены данные о существенном варьировании сроков в зависимости от температуры воды. В частности, у горбуши продление периода эмбрионального развития при пониженной температуре воды может достигать 1,5 месяцев и более [Смирнов, 1975; Канидьев, 1984]. Дальнейшие исследования были связаны в основном с уточнением термических и темпоральных закономерностей развития с использованием меры продолжительности этапов, выраженной не в календарной шкале, а в биологическом возрасте организмов [Городилов, 1983; Кафанов, Суханов, 1983; Игнатьева, 1991; Детлаф, 2001; Тарасюк, Тарасюк, 2007].

В результате получения исчерпывающих данных о темпах развития эмбрионов и личинок рыб при различных температурных режимах [Смирнов, 1975; Павлов, 1989; 2007; Тарасюк, Тарасюк, 2007 и др.] дальнейшие исследования в этом направлении практически прекращены. В то же время при проведении количественных учётов покатной молоди горбуши зафиксированы сравнительно небольшие межгодовые изменения сроков покатной миграции, которые многочисленные исследователи связывают с текущими характеристиками температурного и уровневого режимов водного потока [Воловик, 1967; Гриценко и др., 1987; Гаврилов, Пушкарева, 1996; Гриценко, 2002; Павлов и др., 2010; Зеленихина и др., 2015; Канзепарова и др., 2015; Кириллов и др., 2018; Кириллова,

2022 и др.]. При этом отсутствуют какие-либо комментарии в отношении значительно меньшей изменчивости сроков покатной миграции в сравнении со сроками эмбрионального развития. Косвенно на влияние последних указывала лишь высказываемая точка зрения, что изменяющиеся по годам сроки покатной миграции во многом определяются фенологическим сдвигом биологических процессов при изменении климатических условий [Голованов, 1982; Черешнев и др., 2002; Шунтов, Темных, 2008; Каев и др., в печати]. То есть, остаётся открытым вопрос о том, почему после расширения сроков эмбриогенеза в сравнении со сроками нереста длительность покатной миграции остаётся сопоставимой с длительностью нереста. Общие заключения о пластичности эмбрионального и личиночного развития и, как следствие, проявления локальных адаптаций в конкретных условиях существования недостаточны, так как диапазон изменчивости сроков эмбриогенеза значительно шире. В этой связи возникает вопрос о связи длительности эмбрионального и личиночного развития горбуши при различных температурных режимах со сроками покатной миграции её молоди, что и является целью данного исследования.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Проведение исследований длительности эмбриогенеза и личиночного развития непосредственно на нерестилищах горбуши весьма проблематично для достижения поставленной цели. Данные, полученные в результате раскопок нерестовых гнёзд, имеют фрагментарный характер, так как в каждом случае это фиксация одного события с прерванной историей дальнейшего развития. Кроме того, ограниченное количество вскрытий гнёзд не обеспечит изучение процесса во всём его разнообразии. Поэтому для решения задачи использованы многолетние среднесуточные данные по температуре воды (измерения в 8, 14 и 20 час.) и состоянию эмбрионов и личинок горбуши на лососёвых рыбозаводах (далее – ЛРЗ) «Курильский», «Лесной» и «Пугачёвский». Водоснабжение при разведении горбуши осуществляется за счёт подрусовых дренажей, что обеспечивает соответствие термического режима на ЛРЗ таковому на нерестилищах реки, водами которой осуществляется водоснабжение ЛРЗ [Смирнов, 1975]. Рассматриваемые нами ЛРЗ далеко удалены друг от друга в меридиональном направлении (рис. 1), то есть расположены в районах с разным климатом [Атлас..., 1967]. Продолжительность промышленных закладок икры для инкубации на ЛРЗ «Пугачёвский» составляла в среднем 19,6 (от 12 до 29 в разные годы) суток,

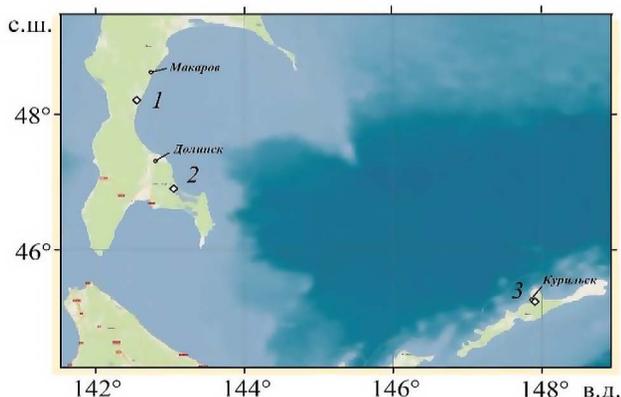


Рис. 1. Карта-схема местоположения ЛРЗ «Пугачёвский» (1), «Лесной» (2) и «Курильский» (3)

Fig. 1. Location map of the Pugachevsky (1), Lesnoy (2), and Kurilsky (3) salmon hatcheries

на ЛРЗ «Лесной» – 20,4 (от 13 до 34) суток, на ЛРЗ «Курильский» – 21,6 (от 12 до 29) суток. По каждому ЛРЗ проанализированы данные по развитию горбуши в первой, средней и последней партиях, оплодотворение икры в которых осуществлено в первый, средний и последний день в течение периода закладки её на инкубацию. Такой подход позволил, учитывая осеннее охлаждение воды, изучить продолжительность эмбрионального развития в более широком диапазоне температур по аналогии с началом, серединой и завершением массового нереста.

Широко используемый при разведении лососей подсчёт суммы градусо-дней не может быть использован в качестве универсального критерия развития, так как этому показателю свойственна большая изменчивость [Смирнов, 1975; Павлов, 1989]. На каждом ЛРЗ специалисты фиксируют даты появления «глазка» (начало пигментации глаз у эмбрионов), массового вылупления эмбрионов и подъёма личинок «на плав» (начало кормления).

Появление «глазка» и вылупление происходит, как правило, на 22–23 и 64–70 сутки, когда организмы находятся, соответственно, на 8 и 12 этапах эмбрионального развития [Смирнов, 1975]. В отношении подъёма молоди «на плав» данные уже не столь конкретны, указано лишь, что в условиях речного водоснабжения инкубаторов интервал до данного события в зависимости от температурного режима удлиняется до 3–5 месяцев. В указанной монографии исследователь обращает внимание на то, что в пределах этих временных промежутков в зависимости от условий развития появление «глазка» и процесс вылупления могут смещаться на разные стадии морфогенеза. В то же время всем пойкилотермным животным присуща пропорциональность в изменениях длительности раз-

ных этапов развития, происходящих при изменениях температуры в границах биологического оптимума, что является важным условием развития организмов как единого целого и обеспечения приспособления к жизни в колеблющихся условиях внешней среды [Детлаф, 1985]. В соответствии с этим, «значение безразмерного критерия времени развития (τ_n/τ_0) не зависит от температуры и при прочих оптимальных условиях обусловлено только наследственно определённой программой времени перехода зародышей на последовательные стадии развития» [Детлаф, 2001: с. 152]. Поэтому мы сочли возможным использовать фиксируемые на каждом ЛРЗ признаки в качестве реперных для выделения временных интервалов развития, условно именуемые нами как «фазы». В частности, на всех ЛРЗ критерии фиксации массового вылупления и перевода личинок горбуши «на плав» стандартные, которые были обязательны для применения (постоянно действующие инструкции ФГБУ «Сахалинрыбвод») и которые соответствуют рекомендациям по разведению лососей в Японии¹. Например, подъём молоди горбуши «на плав» является сравнительно точным критерием оценки интервала её развития от даты оплодотворения.

Таким образом, для каждого ЛРЗ в течение ряда лет проанализированы данные, представленные в табл. 1, по средней температуре воды и продолжительности развития потомства горбуши в каждой из изученных партий применительно к выделенным нами фазам, даты наступления которых зафиксированы в «Журналах градусо-дней»: первая фаза – от даты оплодотворения икры до появления «глазка», вторая – от появления «глазка» до массового вылупления, третья – от массового вылупления до поднятия «на плав». В нескольких случаях в журналах чётко не зафиксирована дата поднятия молоди «на плав», поэтому для поколений 2012 г. на ЛРЗ «Лесной» и 2009, 2011 и 2013 гг. на ЛРЗ «Курильский» проанализированы данные только для эмбрионального периода развития. Наличие связей между изучаемыми процессами оценивали по коэффициенту парной корреляции Пирсона (r). При попарном сравнении разных ЛРЗ по температуре воды и продолжительности фаз развития достоверность различий между средними значениями этих величин определена по критерию Фишера (F) после проверки рядов данных на нормальность распределения, используя рекомендацию Н.А. Плохинского [1970]. В тексте использованы следующие обозначения: M – среднее значение,

¹ Кобаяси Т. 1994. Справка по искусственному разведению лосося на ЛРЗ японо-российского СП. Токио: АО «Хокуе Годо Суйсан». 63 с.

Таблица 1. Средняя температура воды (t) и длительность (сутки) первой (до появления «глазка» у эмбрионов), второй (до массового вылупления) и третьей (до подъёма «на плав») фаз развития горбуши в первой, средней и последней партиях (по датам оплодотворения икры), а также объёмы выпуска молоди соответствующих партий на разных лососёвых рыбободных заводах (ЛРЗ) в исследуемые годы

Table 1. Average water temperature (t) and duration (days) of the first (until the embryos “eye” appears), second (until mass hatching) and third (until rising to the swim) phases of pink salmon development in the first, middle and last batches (according to the dates of fertilization of eggs), as well as the volumes of juvenile fish production of the corresponding batches at different salmon hatchery in the studied years

Партия	Дата оплодотворения	Первая фаза		Вторая фаза		Третья фаза		Выпуск, млн мальков
		t °C	Сутки	t °C	сутки	t °C	сутки	
ЛРЗ «Пугачёвский» (оплодотворение икры в 1997–2002, 2004–2022 гг.)								
Первая	01 сентября	9,06	27,5	4,67	63,6	1,05	165,6	1,29
	28 августа – 09 сентября	7,5–11,7	20–33	2,6–6,3	49–89	0,6–1,4	140–182	0,6–1,8
Средняя	11 сентября	8,06	30,3	3,14	76,8	1,27	146,0	2,42
	06–20 сентября	6,8–9,2	26–36	1,6–4,2	62–100	0,8–1,7	131–161	1,1–3,3
Последняя	20 сентября	7,05	34,6	2,23	88,9	1,64	126,8	1,13
	12–29 сентября	5,7–8,8	28–41	0,7–3,6	67–113	1,0–3,3	101–150	0,5–1,5
ЛРЗ «Лесной» (оплодотворение икры в 1989–1991, 2004–2007, 2012–2014 гг.)								
Первая	04 сентября	11,11	20,6	8,46	46,0	0,95	178,9	1,95
	31 августа – 12 сентября	10,5–13,0	17–24	7,0–10,2	41–48	0,5–1,3	168–190	1,3–3,2
Средняя	12 сентября	10,60	21,2	5,97	57,3	1,04	164,8	3,66
	09–20 сентября	9,8–12,3	18–23	4,2–8,8	49–67	0,8–1,4	155–177	2,4–6,0
Последняя	23 сентября	9,78	23,1	3,53	76,0	1,48	142,1	1,71
	18 сентября – 03 октября	8,5–11,0	20–27	1,3–5,7	54–104	0,8–2,2	118–157	1,1–2,8
ЛРЗ «Курильский» (оплодотворение икры в 2009–2019, 2021–2022 гг.)								
Первая	16 сентября	10,14	23,3	6,85	51,7	2,02	159,9	2,44
	12–20 сентября	8,5–11,3	20–27	5,8–7,9	48–55	1,9–2,5	155–166	1,4–4,0
Средняя	26 сентября	9,44	25,0	5,28	59,7	2,07	146,8	4,58
	22–30 сентября	8,6–10,8	21–27	4,1–6,6	46–68	1,8–2,4	140–156	2,6–7,5
Последняя	06 октября	8,35	28,2	3,73	74,6	2,59	131,8	2,14
	27 сентября – 12 октября	7,1–10,4	22–33	2,1–5,4	57–93	1,8–3,4	110–168	1,2–3,5

Примечание. Верхняя строка – средние значения, нижняя строка – экстремальные значения соответствующих показателей.

SD – стандартное отклонение, R^2 – коэффициент аппроксимации, p – уровень значимости нуль-гипотезы, n – объём выборки. Статистическая обработка материалов проведена в программах Microsoft Office Excel и Statistica.

РЕЗУЛЬТАТЫ

ЛРЗ «Пугачёвский» расположен в южной части средне-сахалинской горной климатической области, ЛРЗ «Лесной» – в южно-сахалинской климатической области, ЛРЗ «Курильский» – на о-ве Итуруп, находящегося в южной части курильской климатической области [Атлас ..., 1967]. Судя по данным гидрометеостанций² (далее ГМС) в городах Макаров (ГМС 32116), Долинск (ГМС 32133) и Курильск (ГМС

32174), среднегодовые значения температуры воздуха в 1990–2021 гг. в районах расположения изучаемых ЛРЗ существенно различались (рис. 2). В среднем в районе ЛРЗ «Пугачёвский» (2,12 °C) она была ниже ($F = 24,1$; $p < 0,001$), чем в районе ЛРЗ «Лесной» (2,84 °C), в котором, в свою очередь, она была ниже ($F = 292,7$; $p < 0,001$), чем в районе ЛРЗ «Курильский» (5,25 °C). При этом амплитуда её межгодовых изменений в каждом из районов значительно превышала таковую значений линий соответствующих трендов, свидетельствующих о слабо выраженных тенденциях изменений данного параметра среды за изученный период. Известно, что особенности климата определяют температуру подруслового потока воды в реках, так как она в решающей степени зависит от температуры воздуха в месяцы с её положительными значениями [Крючков, 2007]. В полном соответствии с этим,

² <http://www.pogodaiklimat.ru/>

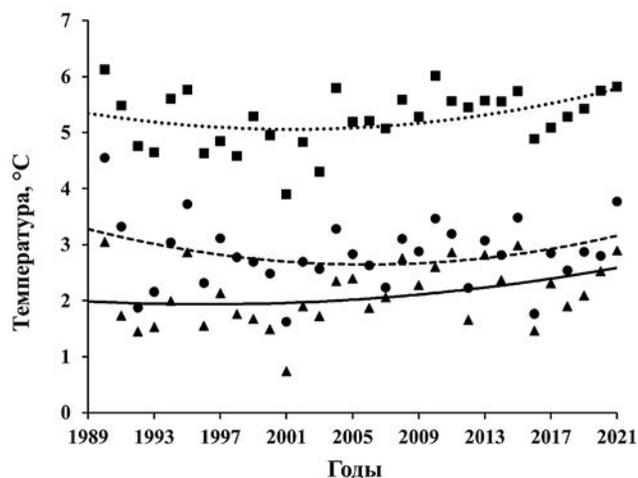


Рис. 2. Изменения среднегодовой температуры воздуха в городах Макаров (▲ —), Долинск (● ---) и Курильск (■ •••) в 1990–2021 гг.

Fig. 2. Changes in mean annual air temperature in the towns of Makarov (▲ —), Dolinsk (● ---) and Kurilsk (■ •••) in 1990–2021

по средним значениям температуры воды за период развития потомства ЛРЗ ранжированы нами в следующем порядке: «Пугачёвский» (наиболее холодноводный) – «Лесной» – «Курильский» (наиболее тепловодный).

В 25-летнем ряду наблюдений на ЛРЗ «Пугачёвский» разница между экстремальными значениями по температуре воды не превышает 4,7, а по продолжительности развития 4,2 соответствующих значений *SD*. То есть, они соответствуют нормальным распределениям [Плохинский, 1970], что подтверждается отсутствием статистически значимых расхождений ($p = 0,330$ и $p = 0,284$). Ряды значений этих показателей на ЛРЗ «Лесной» и «Курильский» отличаются ещё менее выраженным разнообразием (размах распределений составляет от 2,7 до 3,1 *SD*). Такой характер рядов данных позволяет статистически оценить различия по средним значениям температуры воды и длительности развития потомства между этими ЛРЗ использованными методами. Несмотря на небольшие

расхождения между средними значениями рассматриваемых показателей (табл. 2), благодаря малому разнообразию распределений значений каждого из признаков во всех случаях различия между ними оценены как высоко достоверные. Так, между ЛРЗ «Пугачёвский» и «Лесной» по температуре воды $F=11,8$ ($p < 0,01$) и продолжительности $F=9,0$ ($p < 0,01$), между ЛРЗ «Лесной» и «Курильский» по температуре воды $F=80,7$ ($p < 0,001$) и продолжительности $F=18,0$ ($p < 0,001$), наиболее велики различия по температуре воды $F=147,1$ ($p < 0,001$) и продолжительности $F=138,0$ ($p < 0,001$) между ЛРЗ «Пугачёвский» и «Курильский». Сроки развития потомства по мере увеличения тепловодности ЛРЗ становились короче.

Анализ на каждом ЛРЗ продолжительности принятых нами фаз развития горбуши с изменениями температуры воды показал явно более значимую связь между ними в период от оплодотворения икры до массового вылупления в сравнении с личиночным периодом (рис. 3). Эти принципиальные различия в изменениях силы связи между рассматриваемыми показателями на разных фазах хорошо иллюстрируют как коэффициенты парной корреляции, так и коэффициенты аппроксимации уравнений степенной зависимости. Судя по рис. 3, ослабление связи обусловлено увеличением разнообразия значений сроков развития, причины которого становятся понятными при анализе линейных зависимостей продолжительности развития от температуры воды для каждой из изученных партий (табл. 3). В первую очередь, обращает на себя внимание снижение такой зависимости на ЛРЗ «Лесной» и «Курильской» на второй фазе развития в первых партиях до уровня статистически незначимой, а на третьей фазе развития – ещё большее углубление данной тенденции с добавлением таких же изменений в средних партиях. В последних партиях на этих ЛРЗ зависимость продолжительности личиночного развития от температуры воды сохранилась, но с меньшим уровнем статистической зна-

Таблица 2. Температура воды ($t^{\circ}\text{C}$) и длительность (сутки) развития горбуши от начала инкубации икры до поднятия молоди «на плав» на ЛРЗ «Пугачёвский», «Лесной» и «Курильский»

Table 2. Water temperature ($t^{\circ}\text{C}$) and duration (days) of pink salmon development from the beginning of egg incubation until the juvenile fish “swim” at the Pugachevsky, Lesnoy and Kurilsky salmon hatcheries

ЛРЗ	Ряд наблюдений, лет	Температура воды, $^{\circ}\text{C}$		Длительность развития, сутки	
		$M \pm SD$	<i>Lim</i>	$M \pm SD$	<i>Lim</i>
Пугачёвский	25	$2,63 \pm 0,254$	2,0–3,2	$253 \pm 5,9$	239–264
Лесной	9	$2,95 \pm 0,175$	2,7–3,2	$245 \pm 10,6$	230–264
Курильский	10	$3,72 \pm 0,198$	3,5–4,1	$230 \pm 3,4$	224–234

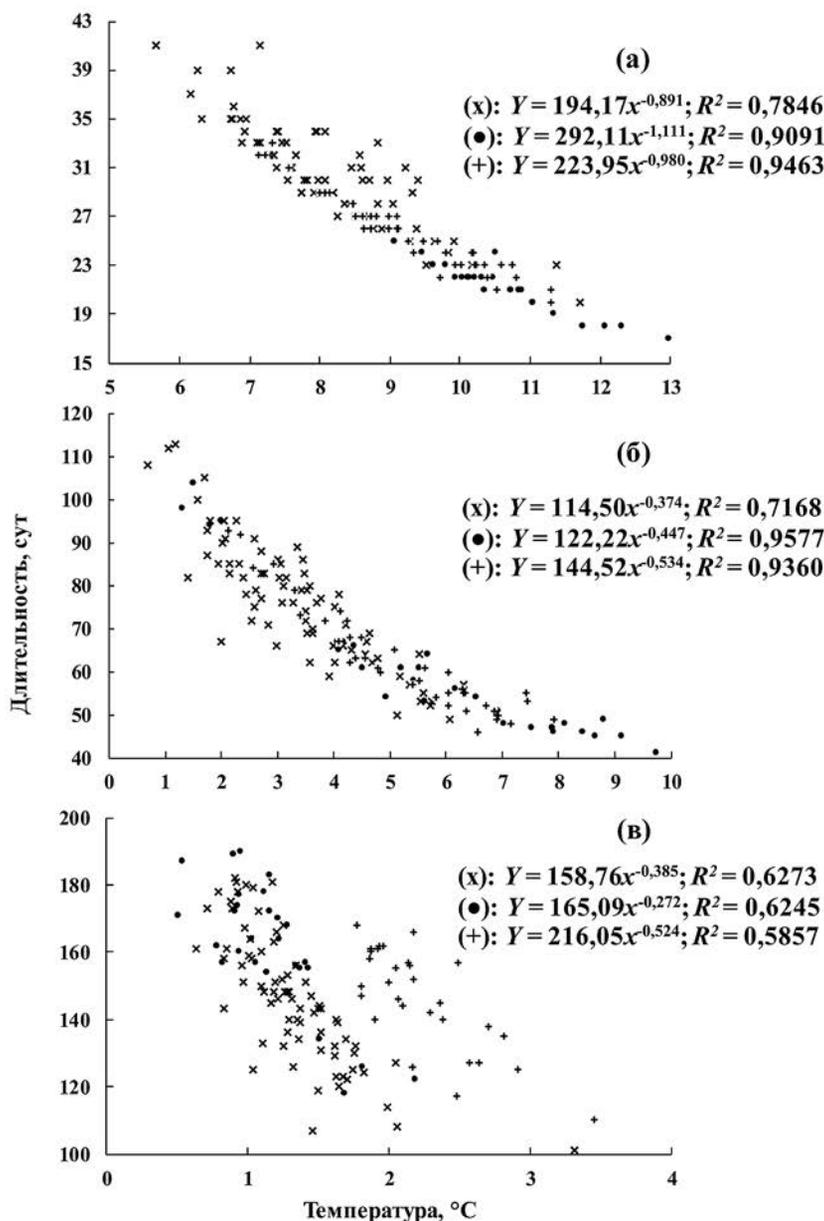


Рис. 3. Длительность первой (а), второй (б) и третьей (в) фаз развития потомства горбуши в связи с температурой воды на ЛРЗ «Пугачёвский» (X), «Лесной» (●) и «Курильский» (+)

Fig. 3. Duration of the first (a), second (b) and third (c) phases of pink salmon offspring development in relation to water temperature at the Pugachevsky (X), Lesnoy (●) and Kurilsky (+) salmon hatcheries

чимости. Такого рода изменения рассматриваемой зависимости происходили и на ЛРЗ «Пугачёвский», но они были менее интенсивны (выражены в снижении значений коэффициента аппроксимации). То есть, наблюдаемое ослабление связи между продолжительностью личиночного развития и температурой воды обусловлено не только увеличением дисперсии значений длительности этой фазы, но и исчезновением как таковой зависимости между изменениями рассматриваемых показателей в партиях с ранними сроками инкубации икры.

Приведённые выше данные указывают, что с наступлением личиночного развития действие фактора температуры существенно ослабевает. Возникает вопрос, а не связана ли значительная изменчивость продолжительности личиночного развития с температурным режимом развития потомства в период эмбриогенеза. Действительно, такая положительная и статистически высоко значимая связь выявлена на ЛРЗ «Пугачёвский» ($r = 0,89; p < 0,0001$), «Лесной» ($r = 0,88; p < 0,0001$) и «Курильский» ($r = 0,79; p < 0,0001$) (рис. 4). Кажущаяся, на первый взгляд, её парадоксаль-

Таблица 3. Зависимость длительности первой, второй и третьей фаз развития горбуши (Y) от температуры воды (x) в разных партиях на ЛРЗ «Пугачёвский», «Лесной» и «Курильский»**Table 3.** Dependence of duration of the first, second and third developmental phases of pink salmon (Y) on water temperature (x) in different batches at the Pugachevsky, Lesnoy and Kurilsky salmon hatcheries

ЛРЗ	Фаза	Партия	Зависимость	R ²	p
Пугачёвский (n = 25 лет)	Первая	Первая	$Y = -2,750x + 52,41$	0,661	<0,001
		Средняя	$Y = -2,806x + 52,93$	0,472	<0,001
		Последняя	$Y = -3,660x + 60,42$	0,602	<0,001
	Вторая	Первая	$Y = -8,705x + 104,25$	0,679	<0,001
		Средняя	$Y = -8,132x + 102,36$	0,388	<0,001
		Последняя	$Y = -10,012x + 111,23$	0,448	<0,001
	Третья	Первая	$Y = -35,496x + 203,09$	0,333	<0,01
		Средняя	$Y = -24,244x + 176,65$	0,470	<0,001
		Последняя	$y = -17,788x + 156,28$	0,462	<0,001
Лесной (n = 10 лет)	Первая	Первая	$Y = -2,317x + 46,34$	0,836	<0,001
		Средняя	$Y = -2,655x + 49,06$	0,952	<0,001
		Последняя	$Y = -2,171x + 44,21$	0,915	<0,001
	Вторая	Первая	$Y = -1,181x + 55,99$	0,327	>0,05
		Средняя	$Y = -4,142x + 82,02$	0,810	<0,001
		Последняя	$Y = -10,844x + 114,24$	0,917	<0,001
	Третья	Первая	$Y = -8,851x + 187,32$	0,082	>0,05
		Средняя	$Y = -13,964x + 179,33$	0,116	>0,05
		Последняя	$Y = -34,424x + 193,13$	0,646	<0,01
Курильский (n = 13 лет)	Первая	Первая	$Y = -2,018x + 43,76$	0,882	<0,001
		Средняя	$Y = -3,463x + 57,14$	0,948	<0,001
		Последняя	$Y = -2,543x + 49,02$	0,880	<0,001
	Вторая	Первая	$Y = -1,906x + 64,75$	0,182	>0,05
		Средняя	$Y = -6,346x + 93,20$	0,749	<0,001
		Последняя	$Y = -10,509x + 113,85$	0,927	<0,001
	Третья	Первая	$Y = -3,303x + 166,59$	0,041	>0,05
		Средняя	$Y = -5,986x + 159,17$	0,046	>0,05
		Последняя	$Y = -26,331x + 199,89$	0,539	<0,05

ность вполне становится понятной при сопоставлении средних сроков вылупления эмбрионов и последующего подъёма молоди «на плав» в разных партиях. На всех ЛРЗ сроки между датами оплодотворения икры и поднятием молоди «на плав» в первой и последней партиях близки между собой, на ЛРЗ «Пугачёвский» – 257 и 250 суток, на ЛРЗ «Лесной» – 246 и 241 суток, на ЛРЗ «Курильский» – 235 и 235 суток (табл. 4). При этом сроки до выхода эмбрионов из оболочки в первых партиях, развитие которых протекало в более тёплой воде, в 1,4 раза короче, чем в последних партиях. Как следствие, сроки от вылупления до подъёма «на плав» становятся протяжённее, что и обуславливает положительную корреляцию между температурой воды на первых двух фазах и длительностью третьей фазы развития потомства.

Следует обратить внимание ещё на следующую особенность, которая может влиять на соотношение продолжительности первых двух фаз с третьей фазой развития. Длительность от оплодотворения икры до подъёма молоди «на плав» в последних партиях, вопреки развитию в более холодной воде, короче, чем в первой партии. Причём, различие между ними по этому признаку уменьшается в южном направлении, от 7 суток на ЛРЗ «Пугачёвский» до отсутствия разницы на ЛРЗ «Курильский». Длительность третьей фазы в последних партиях меньше таковой в первых партиях, на ЛРЗ «Пугачёвский» в 1,31 раз, на ЛРЗ «Лесной» в 1,26 раз и на ЛРЗ «Курильский» в 1,21 раз. Из сопоставления значений кратности следует, что длительность развития личинок в последних партиях, для которых характерен более длительный период

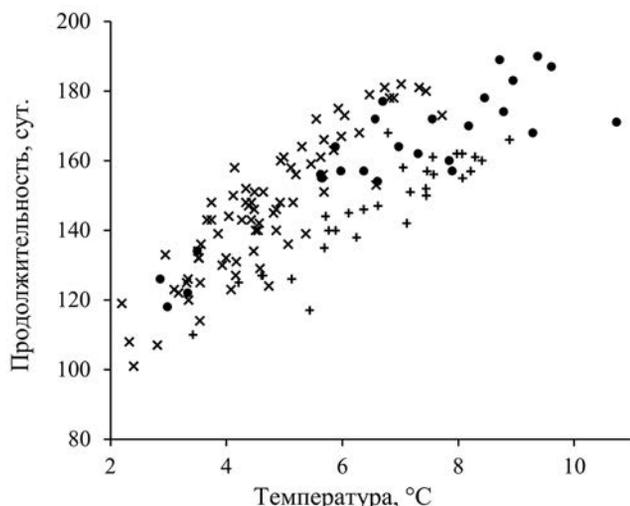


Рис. 4. Длительность третьей фазы развития горбуши в связи со средней температурой воды в течение двух предыдущих фаз на ЛРЗ «Пугачёвский» (X), «Лесной» (●) и «Курильский» (+)

Fig. 4. Duration of the third phase of pink salmon development in relation to the average water temperature during the previous two phases at the Pugachevsky (X), Lesnoy (●) and Kurilsky (+) salmon hatcheries

эмбриогенеза, становится относительно короче в направлении с юга на север.

25-летний период наблюдений за условиями развития потомства горбуши на ЛРЗ «Пугачёвский» позволяет изучить изменения в длительности рассматриваемых фаз развития в связи с температурным режимом с учётом разнообразия значений рассматриваемых показателей. О длительности фаз можно судить по датам появления их реперных признаков. В данном случае полезно рассмотреть также изменения традиционно используемого специалистами

ЛРЗ показателя, выраженного в сумме накапливаемых градусо-дней (табл. 5). Существенные различия по температуре воды между первыми и последними партиями проявляются изначально вследствие её быстрого охлаждения в осенние месяцы. Разница по средней температуре воды между этими партиями ко времени появления «глазка» составила 2 °C, а разница между средними датами его появления – 26 суток. Расхождения по срокам ещё более увеличились к наступлению массового вылупления, достигнув 51 суток. При этом сильно возросло, судя по SD, разнообразие значений по длительности этого временного интервала, что свидетельствует о значительном расхождении дат массового вылупления у разных поколений горбуши в той или иной партии. Сопоставление дат поднятия молоди «на плав» показало резкое сокращение разницы между сроками наступления этого события в разных партиях, а также снижение, судя по SD, расхождений по срокам его наступления у разных поколений в каждой из этих партий.

Такому ходу событий вполне соответствовали изменения по количеству накопленных градусо-дней. Средние значения их сумм у разных партий ко времени появления «глазка» были близки между собой ($F=0,7, p < 0,05$). Ситуация кардинально стала иной при массовом вылуплении. Если появление «глазка» у эмбрионов в первых партиях происходило ещё в сравнительно тёплой воде, то в последних партиях вторая фаза протекала месяцем позже уже в основном при низких температурах, что и обусловило существенное отставание последних партий от первых по сумме накопленных градусо-дней при вылуплении ($F=64,1, p < 0,001$). Несмотря на последующее снижение этой разницы в результате задержки сроков поднятия «на плав» личинок в последней партии в условиях

Таблица 4. Средние даты оплодотворения икры (A), вылупления эмбрионов (B) и подъёма молоди «на плав» (C) и временной интервал между этими событиями (сутки) в первой и последней партиях разводимой горбуши на ЛРЗ «Пугачёвский», «Лесной» и «Курильский»

Table 4. Mean dates of fertilization of eggs (A), hatching of embryos (B), and ascent of juvenile fish (C) and time interval between these events (days) in the first and last batches of breeding pink salmon at the Pugachevsky, Lesnoy, and Kurilsky salmon hatcheries

ЛРЗ	Первая партия					Последняя партия				
	A	Интервал, дни	B	Интервал, дни	C	A	Интервал, дни	B	Интервал, дни	C
Пугачёвский	$\frac{01^*}{IX}$	91	$\frac{30}{XI}$	166	$\frac{15}{V}$	$\frac{20}{IX}$	123	$\frac{20}{I}$	127	$\frac{27}{V}$
Лесной	$\frac{04}{IX}$	67	$\frac{8}{XI}$	179	$\frac{07}{V}$	$\frac{23}{IX}$	99	$\frac{30}{XII}$	142	$\frac{23}{V}$
Курильский	$\frac{16}{IX}$	75	$\frac{28}{XI}$	160	$\frac{06}{V}$	$\frac{6}{X}$	103	$\frac{16}{I}$	132	$\frac{23}{V}$

Примечание: * над чертой – день, внизу – месяц.

Таблица 5. Температура воды и набираемое количество градусо-дней от оплодотворения икры до завершения первой, второй и третьей фаз развития потомства горбуши в первой (*D*) и последней (*E*) партиях на ЛРЗ «Пугачёвский» в 1997–2002, 2004–2022 гг.

Table 5. Water temperature and number of degree days from fertilization of eggs to completion of the first, second and third phases of development of pink salmon offspring in the first (*D*) and last (*E*) batches at Pugachevsky salmon hatcheries in 1997–2002, 2004–2022

Партия	Дата		Температура, °С		Число градусо-дней	
	<i>M</i>	<i>SD</i> (сутки)	<i>M</i>	<i>SD</i>	<i>M</i>	<i>SD</i>
Оплодотворение икры						
<i>D</i>	01 сентября	3,67	10,2	2,12	–	–
<i>E</i>	20 сентября	4,16	8,5	0,89	–	–
Появление «глазка»						
<i>D</i>	28 сентября	4,57	9,1	1,03	246	18,4
<i>E</i>	24 октября	6,31	7,1	0,73	242	16,7
Массовое вылупление						
<i>D</i>	30 ноября	13,17	6,0	0,95	536	34,4
<i>E</i>	20 января	14,73	3,6	0,68	435	52,9
Поднятие «на плав»						
<i>D</i>	15 мая	4,43	2,8	0,22	709	47,6
<i>E</i>	27 мая	6,01	2,6	0,32	639	69,0

постепенного прогрева воды в мае, расхождение по сумме накопленных градусо-дней осталось значительным ($F=17,4$, $p<0,001$).

Такие же изменения по рассматриваемым показателям отмечены в средних партиях, ранжированных на две группы по температуре воды в течение первых двух фаз эмбрионального развития – ниже и выше её среднего значения для всех изученных поколений. То

есть, массив данных разделён на две группы, эмбриональное развитие потомства в одной из них (*G*) протекало в более тёплых, а второй (*H*) – в более холодных водах (табл. 6). Вследствие меньшей амплитуды межгодовых изменений температуры воды в сравнении с её сезонными изменениями различия между этими группами по срокам наступления соответствующих фаз были не столь велики, как в выше рассмотренном

Таблица 6. Температура воды и набираемое количество градусо-дней от оплодотворения икры до завершения первой, второй и третьей фаз развития потомства горбуши на ЛРЗ «Пугачёвский» в средней партии в сравнительно тепловодные (*G*: 2004–2008, 2010, 2012–2015, 2017, 2022) и холодноводные (*H*: 1997–2002, 2009, 2011, 2016, 2018–2021) годы

Table 6. Water temperature and dialed number of degree days from fertilization of eggs to completion of the first, second, and third phases of pink salmon offspring development at Pugachevsky salmon hatcheries in the middle batch during relatively warm-water (*G*: 2004–2008, 2010, 2012–2015, 2017, 2022) and cold-water (*H*: 1997–2002, 2009, 2011, 2016, 2018–2021) years

Группы лет	Дата		Температура, °С		Число градусо-дней	
	<i>M</i>	<i>SD</i> (сут)	<i>M</i>	<i>SD</i>	<i>M</i>	<i>SD</i>
Оплодотворение икры						
<i>G</i>	11 сентября	3,36	9,8	0,93	–	–
<i>H</i>	12 сентября	4,31	8,6	0,96	–	–
Появление «глазка»						
<i>G</i>	09 октября	2,86	8,6	0,32	247	19,2
<i>H</i>	12 октября	5,38	7,6	0,37	240	12,0
Массовое вылупление						
<i>G</i>	21 декабря	6,68	4,9	0,36	496	20,1
<i>H</i>	31 декабря	9,26	4,2	0,56	467	48,1
Поднятие «на плав»						
<i>G</i>	21 мая	4,22	2,7	0,19	674	33,8
<i>H</i>	22 мая	4,55	2,6	0,30	657	67,2

варианте. Более того, поднятие «на плав» происходило почти одновременно, при этом сумма накопленных градусо-дней у личинок, развивавшихся в более холодных водах, также была меньше.

ОБСУЖДЕНИЕ

Вследствие климатических особенностей изучаемых районов развитие эмбрионов горбуши протекает в наиболее тёплой воде на ЛРЗ «Лесной» и в наиболее холодной — на ЛРЗ «Пугачёвский», а при развитии личинок наиболее тёплые условия присущи ЛРЗ «Курильский» (табл. 1). Использование на ЛРЗ подруслового потока воды приближает условия заводского разведения горбуши к условиям её естественного воспроизводства, что позволяет рассматривать полученные данные сопоставимыми с таковыми для диких популяций этого вида.

Результаты изучения длительности эмбрионального развития горбуши до появления «глазка» и до массового вылупления в связи с различиями в температурном режиме на ЛРЗ в полной мере соответствуют многократно показанной разными исследователями фундаментальной закономерности о замедлении развития потомства лососей при снижении температуры, обширный обзор таких результатов представлен в монографии Е. В. Тарасюк и С. Н. Тарасюк [2007]. Эти результаты являются изначальными для решения основной задачи данного исследования. Высокая численность молоди, выходящей из грунта, в сочетании с ограниченной кормовой базой сравнительно небольших рек, в которых преимущественно нерестится горбуша, а также ранняя смолтификация её молоди до перехода в мальковый период развития свидетельствуют о том, что эволюционная стратегия этого вида в целом направлена на сокращение пресноводной фазы жизненного цикла и минимизацию питания в пресных водах вплоть до начала активного питания в эстуарии и морском побережье [Смирнов, 1975; Гриценко и др., 1987]. В таком случае сроки покатной миграции молоди горбуши должны совпадать с массовым весенним развитием зоопланктона в морском побережье. Действительно, в южнобореальных районах в апреле численность и биомасса планктона начинают увеличиваться, достигая максимальных годовых значений в мае-июне, в северобореальных районах эти процессы наблюдаются позднее [Шунтов, Темных, 2008]. Поэтому сроки ската основной массы молоди в Сахалино-Курильском регионе в разных реках одного района почти совпадают, а при сравнении разных районов видна хорошо выраженная тенденция смещения сроков от северных к южным широтам на более ранние даты [Гриценко, 2002; Каев и др., в печати].

Присущее горбуше значительное удлинение сроков эмбрионального развития в холодной воде до 1,5 месяцев и более [Смирнов, 1975; наши данные] не приводит к растягиванию сроков покатной миграции, судя по тому, что продолжительность покатной и нерестовой миграций не сильно отличаются друг от друга. Конечно, в данном случае правильнее сравнивать со сроками нереста, так как в некоторые аномальные по погодным условиям годы (засуха или, напротив, сильные паводки) продолжительность нерестовых подходов и нереста могут существенно отличаться. Однако данные по срокам нереста весьма ориентировочны вследствие отсутствия ежесуточных наблюдений по всем нерестовым участкам в реках. По этой причине невозможно корректно рассчитать долю рыб, нерестовавших в ту или иную дату, в то время как фиксирование сроков нерестового хода и покатной миграции основано на количественных оценках динамики уловов пассивными орудиями лова.

В данной ситуации мы сочли возможным использовать вместо сроков нереста сроки нерестовой миграции, так как длительность периодов нерестового хода и нереста в реках Сахалина и южных Курильских о-вов по оценкам исследователей примерно одинакова [Иванков, 1968; Воловик и др., 1972; Смирнов, 1975]. Судя по многолетним данным, длительность массовых нерестовых подходов горбуши на юго-восточном побережье о-ва Сахалин составляет ~50 суток³, а её молодь скатывается из рек этого побережья в течение ~55 суток [Каев, Колпаков, 2022], то есть существенного растягивания сроков покатной миграции за счёт удлинения эмбрионального периода развития потомства от поздно нерестующих рыб (в 1,4 раза: табл. 4) не происходит. Обнаруженная положительная зависимость длительности развития после вылупления от температуры воды в период эмбриогенеза (рис. 4) сокращает разницу в сроках ската молоди, эмбриональное развитие которой протекало при разных температурных режимах. При быстром развитии эмбрионов от раннего нереста (более тёплая вода в сравнении с поздними сроками нереста) или в условиях тёплой осени происходит удлинение сроков между их выходом из оболочки и последующим подъёмом молоди «на плав», и наоборот. Такая особенность позволяет скатиться молоди из рек (май-июнь в рассматриваемых нами районах: Каев и др., в печати) в среднемноголетние сроки интенсивного развития зоопланктона в побережье моря.

³ Kaev A.M., Klovach N.V. 2014. Revision of data on pink salmon abundance in East Sakhalin and Kuril Islands // NPAFC Doc. № 1501. 11 pp.

Заметим, что адаптация, способствующая протеканию ската в его среднемноголетние сроки, проявляется у горбуши уже в эмбриональный период развития. Установлено, что со второй половины эмбриогенеза происходит замедление развития в случаях, когда осенью температура воды удерживается на высоком уровне. Биологический смысл этого явления состоит в приспособлении к сезонным циклам природы, снижая риск преждевременного расходования желтка до сложившихся в процессе эволюции сроков покатной миграции. А его механизмом является задержка созревания эритроцитов и сохранение эмбриональных форм этих клеток с меньшим количеством гемоглобина, соответственно и поддержание метаболизма на более низком уровне [Городилов и др., 1988; Городилов, 2001]. В нашем случае проявлением действия такого механизма вполне можно объяснить ослабление связи между длительностью второй фазы и температурой воды только у начальных партий на сравнительно тепловодных ЛРЗ «Лесной» и «Курильский» (табл. 3), развитие эмбрионов на которых в течение первой фазы протекало при средней температуре 11,11 и 10,14 °С против 9,06 °С на ЛРЗ «Пугачёвский» (табл. 1).

Если в период эмбриогенеза горбуши значительно увеличивается расхождение по его длительности между группами эмбрионов, развивавшихся при разных температурах воды, то к началу покатной миграции молоди разница во временных интервалах у этих групп, начиная от даты оплодотворения, почти нивелируется. При этом температурный фактор на протяжении всей третьей фазы развития становится менее значимым вследствие сильного замедления развития при зимних низких температурах воды, а интенсивность её весеннего прогрева невелика из-за продолжительного таяния снежного покрова. К тому же в отношении личинок эффект воздействия температуры может быть неоднозначным. У более развитых особей весеннее повышение температуры воды будет способствовать быстрому достижению способности к скату, а у менее развитых при тех же температурах будет продолжаться процесс развития. Поэтому на третьей фазе только у последних партий обнаружена зависимость длительности развития личинок от температуры, однако её статистическая надёжность высока только на ЛРЗ «Пугачёвский», для которого характерны наиболее поздние по срокам вылупление эмбрионов из икры и последующий подъём молоди «на плав». Процесс нивелирования разницы по длительности развития связан в основном с зимним периодом, когда скорость развития близка к нулевой. У эмбрионов, покинувших оболочку в начале зимы,

более длительный «срок ожидания» до наступления весеннего потепления и последующего подъёма молоди «на плав». В то же время наличие такого нюанса, как уменьшение относительной длительности фазы от вылупления эмбрионов до поднятия молоди «на плав» на ЛРЗ, расположенных севернее, позволяет предположить о некотором отставании в развитии к моменту поднятия «на плав» потомства, развивавшегося в более холодной среде.

Реперные признаки смены рассматриваемых нами фаз являются условными в отношении непосредственного процесса развития организмов. Из многочисленных данных варьирования морфологического состояния зародышей рыб при вылуплении наиболее впечатляющим выглядит описание различий у атлантического лосося (*Salmo salar*). Его эмбрионы, развивавшиеся в холодной среде, выходили из оболочки при длине тела 19,8 мм, а в тёплой среде – 14,4 мм. В то же время отмечаемый у них диапазон различий по морфологическому состоянию, например, по степени покрытия жаберных дуг жаберной крышкой [Павлов, 2007], соответствует таковому в объединённых IX–X этапах развития [Павлов, 1989]. Поэтому неслучайно, видимо, при описании морфологических особенностей указанных эмбрионов при вылуплении не указан этап их развития, а использован термин «стадия». Судя по биологическому возрасту, у эмбрионов горбуши в трёх вариантах эксперимента различия по их развитию при вылуплении были невелики. При средних температурах в разных вариантах 8,1, 5,1 и 3,7 °С вылупление (переход в XI на XII этап развития) происходило, соответственно, на 204,9, 214,4 и 215,2 сутки биологического возраста, определённого методом масштабных характеристик. Длина тела свободных эмбрионов сразу после вылупления составляла, соответственно, 18,1, 18,5 и 18,4 мм [Тарасюк, Тарасюк, 2007]. Как видим, расхождения по биологическому возрасту и длине тела в двух последних вариантах (даты оплодотворения икры 10 и 18 сентября) минимальны. Несколько меньшие значения длины тела (возможно и биологического возраста) у предличинок в первом варианте могли быть обусловлены, судя по дате оплодотворения икры (31 августа), примесью среди использованных производителей в этом варианте особой ранней темпоральной формы, отличающихся в среднем меньшими размерами тела от рыб поздней темпоральной формы [Каев, 2012]. Такое предположение уместно, так как на примере горбуши в ручье Сашин (Sashin Creek) на Аляске показана синхронность в изменениях длины производителей в течение нерестового хода и молоди при последующей покатной миграции [Scud, 1955].

Изменчивость по уровню развития у покатной молоди, видимо, выше, если судить по тому, что в составе покатников горбуши встречаются особи, находящиеся на XI–XIII этапах развития, определённых по шкале периодизации атлантического лосося с использованием таких маркёров, как формирование жирового плавника, способность к экзогенному питанию у личинок и переход на мальковый период развития [Кириллов и др., 2018]. Однако вряд ли можно корректно судить по соотношению этих групп покатников в процессе покатной миграции, насколько в тот или иной момент велики доли молоди, развитие которой протекало в разных температурных условиях. Как показали наблюдения в 2015–2017, 2019, 2021 гг. в р. Малая Хузи, средняя за период ската доля покатников с наличием желточного мешка варьирует в очень широких пределах, от почти полного отсутствия до наличия почти у всех.

Велика вариация их доли также в пределах одного сезона. Так, в 2019 г. доля покатников с остатком желтка постепенно снижалась в течение покатной миграции, то в 2021 г. относительное количество такой молоди возрастало в середине и в конце покатной миграции. Причём, такая же ситуация отмечена и для относительной массы желтка [Кириллов и др., 2018; Кириллова, 2019, 2022]. Очевидно, что здесь требуется проведение более тщательных исследований. На разный уровень развития покатников показали, к примеру, результаты изучения их яичников. У покатников, развивавшихся в холодных водах (как следствие, позднее вылупление и короткий период последующего развития до покатной миграции), яичники были менее развиты, судя по размерам гонад, числу и диаметру ооцитов, чем у покатников, развивавшихся в более тёплой воде [Зеленников, Федоров, 2005].

Аномально высокие температуры в естественных водоёмах могут привести к форсированному развитию икры, личинок и молоди и, как следствие, раннему выходу последних из гнёзд в сроки, когда ещё не сложились условия для нагула молоди [Виленская, Маркевич, 2000]. Напротив, результаты изучения выживаемости в морских водах близкородственной с горбушей кеты *O. keta* в зависимости от сроков миграции её молоди из р. Мохежи (Moheji River, южное побережье о-ва Хоккайдо) показали, что условия прибрежных морских вод при поздних выпусках молоди уже не являлись оптимальными для успешного нагула [Kogame, Saneyoshi, 2021]. Похоже, что синхронизация сроков ската молоди горбуши с благоприятными условиями для её нагула в морском прибрежье более важна для устойчивого существования вида в переменчивых условиях, чем возможные риски от ската

в морские воды с меньшим уровнем развития организма. Заметим также, что косвенно о разном уровне развития можно судить также по меньшей сумме градусо-дней, набираемой потомством последних партий к моменту поднятия молоди «на плав» (табл. 5 и 6). И это вполне естественно, так как у пойкилотермных животных темпы последовательной смены этапов развития эмбрионов и личинок при росте в тёплых или холодных условиях (в границах оптимальных) изменяются пропорционально, замедляясь с падением температуры [Детлаф, 2001]. Более продолжительная в сравнении с наблюдаемой задержка поднятия молоди «на плав», развивавшейся в холодной воде, в условиях весеннего потепления позволила бы сократить отставание по сумме накопленных градусо-дней от молоди, развивавшейся в тёплой воде. Тем не менее, этого не происходит. Многие исследователи считают, что степень резорбции желтка является показателем готовности личинок к переходу в морскую среду обитания, смертность особей с большим остатком желтка выше [Гриценко и др., 1987; Варнавский, 1990; Волобуев и др., 2017; и др.]. Однако известно, что для андромных рыб характерна высокая степень адаптации осморегуляторных механизмов к различным условиям внешней среды [Максимович, Загальская, 1997], а виды рода *Oncorhynchus* более устойчивы к воде повышенной солёности по сравнению с представителями остальных видов подсемейства Salmoninae. В частности, предличинки горбуши выживают при солёности 15‰, а личинки – 25‰ [Бочаров, 1967; цит. по: Павлов, 2007].

У молоди лососей, как показано на примере кеты, морфологические перестройки, направленные на усиление функций плавания и питания, завершаются на стадии позднего сеголетка (post-fingerling) при длине тела от 80 до 120 мм [Kaeriyama, 1986]. Достижение таких размеров способствует снижению смертности молоди от воздействия хищников как по причине соотношения размеров тела хищника и жертвы, так и увеличения скорости плавания [Cross et al., 2008; Beacham et al., 2018; Beamish, Neville, 2021]. Весеннее развитие зоопланктона в морском прибрежье обеспечивает благоприятные условия нагула скатывающейся молоди. За 15-летний период изучения раннего морского периода жизни молоди горбуши и кеты в прибрежье о-ва Итуруп установлено, что в мае и июне средние значения длины молоди горбуши на прибрежном мелководье заливов в разных пробах изменялись в пределах от 31,6 до 46,1 мм, при этом размерный состав во многом определялся продолжающей скатываться из рек молодью. После завершения покатной миграции средняя длина мальков в скопле-

ниях на всей акватории заливов в течение июля увеличивалась вдвое, с 40,4 до 79,6 мм. Особо следует отметить, что накормленность молоди горбуши на прибрежном мелководье (в том числе, недавних покатников) и после рассредоточения подросших мальков по акватории заливов была одинаковой, соответственно, 192 и 190% [Каев, Чупахин, 2002]. То есть, выход молоди горбуши в мае-июне в морские воды даёт хорошие возможности для откорма и быстрого роста.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты анализа сроков эмбрионального развития горбуши на трёх ЛРЗ с дренажным водоснабжением из подруслового потока рек (приближение к естественным условиям воспроизводства вида) полностью подтвердили известные положения о большой изменчивости указанных сроков в связи с температурным режимом. Выход эмбрионов из оболочки в последних инкубируемых партиях в сравнении с первыми партиями происходил в среднем на 50 суток позже против 19 суток разницы между датами оплодотворения икры этих партий. Удлинение периода эмбриогенеза при пониженных температурах воды не приводило к равнозначному удлинению суммарной длительности развития горбуши от оплодотворения до поднятия «на плав» в основном благодаря сокращению сроков задержки развития личинок после вылупления до начала весеннего прогрева воды. В то же время обнаружено сокращение относительной продолжительности периода развития от оплодотворения икры до подъёма молоди «на плав» у потомства, развивавшегося в более холодной воде, а также снижение значимости фактора температуры в отношении его воздействия на длительность личиночного развития. Последнее особенно выражено (вплоть до исчезновения такой связи) у первых партий, эмбриогенез которых протекал в более тёплых водах. Выявленные особенности в изменениях длительности развития эмбрионов и личинок при разных температурных режимах позволяют полагать, что молодь, развивавшаяся в более холодной воде, начинает покатную миграцию менее развитой. Пусковой механизм начала покатной миграции такой молоди пока неясен, повышение температуры воды не даёт в полной мере ответ на этот вопрос. Происходящее нивелирование суммарной длительности эмбрионально-личиночного развития горбуши при разных температурных режимах препятствует растягиванию периода покатной миграции, что позволяет молоди выходить в море в среднемноголетние сроки массового развития доступного зоопланктона в прибрежье моря. Это полностью соответствует жизненной стратегии горбуши, так

как своевременный выход её молоди в морские воды даёт хорошие возможности для откорма и быстрого роста.

Благодарности

Авторы выражают благодарность за предоставленные данные по количеству градусо-дней и датам закладки икринок горбуши на инкубацию, появлению у эмбрионов пигментации глаз, массовому вылуплению свободных эмбрионов и поднятию личинок на плав по отдельным партиям на ЛРЗ «Пугачёвский» – руководителю ряда рыбохозяйственных предприятий в Макаровском административном районе А.В. Сафронову, на ЛРЗ «Лесной» – генеральному директору ООО «Тунайча» К.А. Проскурякову, на ЛРЗ «Курильский» – начальнику отдела рыбководства ЗАО «Курильский рыбак» И.А. Вараксину.

Конфликт интересов

Авторы данной работы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических норм

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

Финансирование

Работа не имела дополнительного спонсорского финансирования.

ЛИТЕРАТУРА

- Атлас Сахалинской области*. 1967 / Г.В. Комсомольский, И.М. Сирьк ред. М.: ГУГК. 135 с.
- Варнавский В.С.* 1990. Смолтификация лососевых. Владивосток: ДВО АН СССР. 177 с.
- Виленская Н.И., Маркевич Н.Б.* 2000. Влияние термических условий на возраст, выживание и размер эмбрионов и молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и нерки *Oncorhynchus nerka* в условиях эксперимента // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Вып. 5. С. 124–132.
- Волобуев В.В., Изергина Е.Е., Голованов И.С.* 2017. Экология горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) Магаданского региона в пресноводный, эстуарный, начальный морской периоды жизни и основные факторы, определяющие её выживаемость // Вестник СВНЦ ДВО РАН. № 1. С. 67–79.
- Воловик С.П.* 1967. Методы учёта и некоторые особенности поведения покатной молоди горбуши в реках Сахалина // Известия ТИНРО. Т. 61. С. 104–117.
- Воловик С.П., Ландышевская А.Е., Смирнов А.И.* 1972. Материалы по эффективности размножения горбуши на южном Сахалине // Известия ТИНРО. Т. 81. С. 69–90.

- Гаврилов Г.М., Пушкарева Н.Ф. 1996. Динамика численности приморской горбуши // Известия ТИНРО. Т. 119. С. 178–193.
- Голованов И.С. 1982. О естественном воспроизводстве горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) (Salmonidae) на северном побережье Охотского моря // Вопросы ихтиологии. Т. 22. Вып. 4. С. 568–575.
- Городилов Ю.Н. 1983. Стадии эмбрионального развития атлантического лосося. 2. Описание и хронология // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 200. С. 107–126.
- Городилов Ю.Н. 2001. К вопросу о стратегии работ по интродукции тихоокеанских лососей в морях европейской части России // Вопросы рыболовства. Т. 2. № 4(8). С. 604–618.
- Городилов Ю.Н., Горышина Е.Н., Свимонишвили Т.Н. 1988. Регуляция относительной длительности эмбриогенеза у тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* // III Всесоюз. совещ. по лососевидным рыбам. Тольятти: ИЭВБ АН СССР. С. 72–74.
- Гриценко О.Ф. 2002. Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел). М.: Изд-во ВНИРО. 248 с.
- Гриценко О.Ф., Ковтун А.А., Косткин В.К. 1987. Экология и воспроизводство кеты и горбуши. М.: Агропромиздат, 166 с.
- Детлаф Т.А. 1985. Об общих принципах целостности организма в процессе индивидуального развития // Журнал общей биологии. Т. 46. № 2. С. 142–152.
- Детлаф Т.А. 2001. Температурно-временные закономерности развития пойкилотермных животных. М.: Наука. 211 с.
- Зеленихина Г.С., Ельников А.Н., Точилина Т.Г. 2015. Покатная миграция сеголетков горбуши и кеты в р. Рейдовой о. Итуруп (южные Курильские острова) в весенне-летний период 2014 г. // Труды ВНИРО. Т. 158. С. 6–14.
- Зеленников О.В., Федоров К.Е. 2005. Ранний гаметогенез горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum при её естественном и заводском воспроизводстве на островах Сахалин и Итуруп // Вопросы ихтиологии. Т. 45. № 5. С. 653–664.
- Зуева К.Д. 1965. Наличие процесса смолтификации у горбуши – *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) при отсутствии стадии «рагг» // Вопросы ихтиологии. Т. 5. Вып. 2(35). С. 324–330.
- Иванков В.Н. 1968. Особенности биологии тихоокеанских лососей южных Курильских островов в связи с проблемой внутривидовой дифференциации // Некоторые вопросы биологии и медицины на Дальнем Востоке. Владивосток: БПИ ДВО РАН. С. 175–177.
- Игнатъева Г.М. 1991. Использование метода относительной характеристики продолжительности развития при изучении временных закономерностей эмбриогенеза у лососевидных рыб // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 307. С. 86–104.
- Каев А.М. 2012. Темпоральная структура и некоторые вопросы динамики стада горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) // Вопросы ихтиологии. Т. 52. № 1. С. 62–71.
- Каев А.М., Колпаков В.Н. 2022. Состояние запасов горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) Восточного Сахалина // Труды СахНИРО. Т. 18. С. 3–20.
- Каев А.М., Чупахин В.М. 2002. Ранний морской период жизни горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и кеты *Oncorhynchus keta* о. Итуруп // Труды СахНИРО. Т. 4. С. 116–132
- Каев А.М., Ромасенко Л.В., Самарский В.Г., Сухонос П.С., Бобров И.С. 2024. Региональная и межгодовая изменчивость темпоральных характеристик покатной миграции молоди горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*, Salmonidae) в реках Сахалино-Курильского региона // Вопросы ихтиологии. Т. 64. № 5. С. 608–623.
- Канзепарова А.Н., Золотухин С.Ф., Балушкин В.А. 2015. Молодь горбуши и кеты р. Иска (Сахалинский залив, Охотское море) в пресноводный период // Известия ТИНРО. Т. 182. С. 55–68. DOI 10.26428/1606–9919–2015–182–55–68
- Канидьев А.Н. 1984. Биологические основы искусственного разведения лососевых рыб. М.: Легкая и пищевая промышленность. 216 с.
- Кафанов А.И., Суханов В.В. 1983. Температурная зависимость продолжительности развития и жизни у пойкилотермных животных: эколого-физиологическая интерпретация // Биология моря. № 5. С. 21–27.
- Кириллов П.И., Кириллова Е.А., Павлов Д.С. 2018. Закономерности покатной миграции молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в р. Малая Хузи (Сахалинская область) // Вопросы ихтиологии. Т. 58. № 6. С. 710–723. DOI 10.1134/S0042875218060139
- Кириллова Е.А. 2019. Результаты количественного учёта покатной молоди тихоокеанских лососей в реке Малая Хузи (северо-восток острова Сахалин) в 2019 г. // Бюл. № 14 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. С. 210–215.
- Кириллова Е.А. 2022. Результаты количественного учёта покатной молоди горбуши в реке Малая Хузи (северо-восток острова Сахалин) в 2021 году // Бюл. № 16 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. С. 110–118. DOI 10.26428/losos_bull16–2022–110–118
- Крючков Г.П. 2007. Гидрогеотермический режим речных долин для прогнозирования условий инфильтрационного водоснабжения // Проблемы региональной экологии. № 4. С. 15–18.
- Максимович А.А., Загальская Е.О. 1997. Особенности осморегуляции у проходных рыб // Биология моря. Т. 23. № 2. С. 69–78.
- Павлов Д.А. 1989. Лососевые (биология развития и воспроизводство). М.: Изд-во МГУ. 216 с.
- Павлов Д.А. 2007. Морфологическая изменчивость в раннем онтогенезе костистых рыб. М.: ГЕОС. 264 с.
- Павлов Д.С., Кириллова Е.А., Кириллов П.И. 2010. Покатная миграция молоди лососевых рыб в р. Утхолок и её притоках (северо-западная Камчатка). Сообщение 1. Покатная миграция молоди первого года жизни // Известия ТИНРО. Т. 163. С. 3–44.

- Плохинский Н.А. 1970. Биометрия. М.: Изд-во МГУ. 367 с.
- Смирнов А.И. 1975. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М.: Изд-во МГУ. 335 с.
- Тарасюк Е.В., Тарасюк С.Н. 2007. Метод масштабных характеристик и его применение для совершенствования биотехники искусственного разведения горбуши. М.: Изд-во ВНИРО. 149 с.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. 2002. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука. 496 с.
- Шунтов В.П., Темных О.С. 2008. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах. Т. 1. Владивосток: Изд-во ТИПРО-Центр. 481 с.
- Beacham T.D., Araujo H.A., Tucker S., Trudel M. 2018. Validity of inferring size-selective mortality in pacific salmon from scale circulus spacing // NPAFC Tech. Rept. № 11. P. 56–58.
- Beamish R., Neville C. 2021. The natural regulation of wild and hatchery Coho Salmon production in the Strait of Georgia // Fisheries. V. 46. № 11. P. 539–551. DOI 10.1002/fsh.10651
- Cross A.D., Beauchamp D.A., Myers K.W., Moss J.H. 2008. Early marine growth of pink salmon in Prince William Sound and the coastal Gulf of Alaska during years of low and high survival // Trans. Am. Fish. Soc. V. 137. № 3. P. 927–939. DOI 10.1577/T07–015.1.
- Kaeriyama M. 1986. Ecological study on early life of the chum salmon, *Oncorhynchus keta* (Walbaum) // Sci. Rep. Hokkaido Salmon Hatchery. No. 40. P. 31–92.
- Kogame Y., Saneyoshi H. 2021. Return rates of chum salmon are affected by different timings of juvenile release // NPAFC Technical Report. № 17. P. 57–57. DOI 10.23849/npafctr17/57.57
- Skud B.E. 1955. Length-weight relationship in migrating fry of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in Sashin Creek, Little Port Walter, Alaska // Copeia. № 3. P. 204–207.
- the Sakhalin rivers // Izvestiya TINRO. V. 61. P. 104–117. (In Russ.)
- Volovik S.P., Landyshevskaya A.E., Smirnov A.I. 1972. Materials on the reproduction effectiveness of pink salmon on southern Sakhalin // Izvestiya TINRO. V. 81. P. 69–90. (In Russ.)
- Gavrilov G.M., Pushkareva N.F. 1996. Stock dynamics of pink salmon in Prymore // Izvestiya TINRO. V. 119. P. 178–193. (In Russ.)
- Golovanov I.S. 1982. On the natural reproduction of the pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) (Salmonidae) along the northern coast of the Sea of Okhotsk // Voprosy Ichthyologii. V. 22. № 4. P. 568–575. (In Russ.)
- Gorodilov Yu.N. 2001. Stages of embryonic development of Atlantic salmon. 2. Description and chronology // Col. scientific papers of GosNIORH. Iss. 200. P. 604–618. (In Russ.)
- Gorodilov Yu.N. 2001. To the problem of strategy of experiments on introduction of pacific salmon in the European basin of Russia // Problems of fisheries. V. 2. Iss. 4(8). P. 604–618. (In Russ.)
- Gorodilov Yu.N., Goryshina E.N., Svimonishvili T.N. 1988. Regulation of the relative duration of embryogenesis in Pacific salmon of the genus *Oncorhynchus* // III All-Union Conf. on Salmonid Fishes. Tolyatti: IEVB of the USSR AS. P. 72–74. (In Russ.)
- Gritsenko O.F. 2002. Diadromous fishes of Sakhalin (systematics, ecology, fisheries). Moscow: VNIRO Publish. 248 p. (In Russ.)
- Gritsenko O.F., Kovtun A.A., Kostkin V.K. 1987. Ecology and Reproduction of Chum and Pink Salmon. Moscow: Agropromizdat. 166 p. (In Russ.)
- Dettlaff T.A. 1985. On general principles of the organism integrity in ontogenesis. Journal of general biology. V. 46. № 2. P. 142–152. (In Russ.)
- Dettlaff T.A. 2001. Temperature-time patterns of development of poikilothermic animals) Moscow: Nauka. 211 p.
- Zelenikhina G.S., Elnikov A.N., Tochilina T.G. 2015. The downstream migration of juvenile pink and chum salmon in Reydovaya River Iturup Island (South Kuril Islands) in spring-summer season of 2014 // Trudy VNIRO. V. 158. P. 6–14. (In Russ.)
- Zelennikov O.V., Fedorov K.E. 2015. Early gametogenesis of Pink Salmon *Oncorhynchus gorbuscha* under natural and fish hatchery reproduction on Sakhalin and Iturup Islands // Journal of Ichthyology. V. 45. № 8. P. 621–632.
- Zueva K.D. 1965. Smoltification in humpback salmon (*Oncorhynchus gorbuscha* Walb.) without parr stage // Journal of Ichthyology. V. 5. № 2(35). P. 324–330. (In Russ.)
- Ivankov V.N. 1968. Peculiarities of biology of Pacific salmonids of the Southern Kuril Islands in connection with the problem of intraspecific differentiation // Some issues of biology and medicine in the Far East. Vladivostok: BPI FEB RAS. C. 175–177. (In Russ.)
- Ignatyeva G.M. 1991. Using the method of relative characteristics of development duration in studying the

REFERENCES

- Atlas of the Sakhalin Region. 1967 / Komsomolsky G.V., Siryk I.M. eds. Moscow: GUGK. 135 p. (In Russ.)
- Varnavsky V.S. 1990. Smoltification of salmonids. Vladivostok: FEB of the USSR AS. 177 p. (In Russ.)
- Vilenskaya N.I., Markevich N.B. 2000. Effect of thermal conditions on age, survival and size of embryonal and juvenile pink *Oncorhynchus gorbuscha* and sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* in experiment // Research of water biological resources of Kamchatka and of the northwest part of Pacific Ocean. V. 5. P. 124–132. (In Russ.)
- Volobuev V.V., Izergina E.E., Golovanov I.S. 2017. Ecology of the Magadan area pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) in the fresh-water, estuary, initial maritime periods of life and the major factors defining its survival rate // Bulletin of the NES RAS. № 1. P. 67–79. (In Russ.)
- Volovik, S.P. 1967. Methods of accounting and some features of the behavior of downstream pink salmon juveniles in

- temporal patterns of embryogenesis in salmonid fish // Col. scientific papers of GosNIORH. Iss. 307. P. 86–104. (In Russ.)
- Kaev A.M. 2012. Temporal structure and some features of stock dynamics of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) // Journal of Ichthyology. V. 52. № 1. P. 57–67. DOI 10.1134/S0032945211060038.
- Kaev A.M., Kolpakov N.V. 2022. Stock status of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) in Eastern Sakhalin // Trudy SakhNIRO. V. 18. P. 3–20. (In Russ.)
- Kaev A.M., Chupakhin V.M. 2002. Early marine period of life of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* and chum salmon *Oncorhynchus keta* of Iturup Island // Trudy SakhNIRO. V. 18. P. 3–20. (In Russ.)
- Kaev A.M., Romasenko L.V., Samarsky V.G., Sukhonos P.S., Bobrov I.S. 2024. Regional and interannual variability of the temporal characteristics of the downstream migration of juvenile pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) in the rivers of the Sakhalin–Kuril Region // Journal of Ichthyology. V. 64. № 5. P. 827–841. DOI 10.1134/S0032945224700516
- Kanzeparova A.N., Zolotukhin S.F., Balushkin V.F. 2015. Juveniles of pink and chum salmon in the Iska River (Sakhalin Bay, Okhotsk Sea) in the fresh-water period // Izvestiya TINRO. V. 182. P. 55–68. DOI 10.26428/1606–9919–2015–182–55–68. (In Russ.)
- Kanidiev A.N. 1984. Biological principles of artificial breeding of salmon fish. Moscow: Light and food industry. 216 p. (In Russ.)
- Kafanov A.I., Sukhanov V.V. 1983. A relation between temperature, the length of developmental period and the life span in poikilothermal animals: ecological/physiological interpretation // Marine Biology. № 5. P. 21–27. (In Russ.)
- Kirillov P.I., Kirillova E.A., Pavlov D.S. 2018. Patterns of Downstream Migration of Pink Salmon *Oncorhynchus gorbuscha* in the Malaya Khusi River (Sakhalin Oblast) // Journal of Ichthyology. V. 58. № 6. P. 889–901. DOI 10.1134/S0032945218060085
- Kirillova E.A. 2019. Results of quantitative assessment of seaward migrating fry of Pacific salmon in the Malaya Khusi River (north-east of Sakhalin) // Bull. No. 14 Study of Pacific Salmon in the Far East. P. 211–215. (In Russ.)
- Kirillova E.A. 2022. Results of quantitative assessment of seaward migrating pink salmon fry in the Malaya Khusi river (north-east of Sakhalin) in 2021 // Bull. No. 16 Study of Pacific Salmon in the Far East. P. 110–118. DOI 10.26428/losos_bull16–2022–110–118. (In Russ.)
- Kryuchkov G.P. 2007. The hydro/geothermal rate of river valleys for forecasting of conditions of infiltration water supply // Problems of regional ecology. № 4. P. 15–18. (In Russ.)
- Maksimovich A.A., Zagal'skaya E.O. 1997. Peculiarities of osmoregulation in migratory fish // Russian Journal of Marine Biology. V. 23. № 2. P. 55–63. (In Russ.)
- Pavlov D.A. 1989. Salmonids (developmental biology and reproduction). Moscow: MSU Press. 216 p. (In Russ.)
- Pavlov D.A. 1998. Morphological variation in the early ontogeny of teleost fishes. Moscow: GEOS. 264 p. (In Russ.)
- Pavlov D.S., Kirillova E.A., Kirillov P.I. 2010. Downstream migration in the juveniles of salmonids in the Utkholok River and in its tributaries (north-west Kamchatka). Paper 1. Downstream migration in the young of the year // Izvestiya TINRO. V. 163. P. 3–44. (In Russ.)
- Plokhinskii N.A. 1970. Biometriya (Biometrics). Moscow: MSU Press. 367 p. (In Russ.)
- Smirnov A.I. 1975. Biology, reproduction and development of Pacific salmon. Moscow: MSU Press. 335 p. (In Russ.)
- Tarasyuk E.V., Tarasyuk S.N. 2007. Scale-characteristic method and application of it for perfection bioengineering of pink salmon artificial propagation. Moscow: VNIRO Publish. 149 p. (In Russ.)
- Chereshnev I.A., Volobuev V.V., Shestakov A.V., Frolov S.V. 2002. Salmonoid fishes in Russian North-East. Vladivostok: Dalnauka, 496 p. (In Russ.)
- Shuntov V.P., Temnykh O.S. 2008. Pacific Salmon in Sea and Ocean Ecosystems. Vladivostok: TINRO-Tsentr Publish. V. 1. 481 p. (In Russ.)
- Beacham T.D., Araujo H.A., Tucker S., Trudel M. 2018. Validity of inferring size-selective mortality in pacific salmon from scale circulus spacing // NPAFC Tech. Rept. № 11. P. 56–58.
- Beamish R., Neville C. 2021. The natural regulation of wild and hatchery Coho Salmon production in the Strait of Georgia // Fisheries. V. 46. № 11. P. 539–551. DOI 10.1002/fsh.10651
- Cross A.D., Beauchamp D.A., Myers K.W., Moss J.H. 2008. Early marine growth of pink salmon in Prince William Sound and the coastal Gulf of Alaska during years of low and high survival // Trans. Am. Fish. Soc. V. 137. № 3. P. 927–939. DOI 10.1577/T07–015.1.
- Kaeriyama M. 1986. Ecological study on early life of the chum salmon, *Oncorhynchus keta* (Walbaum) // Sci. Rep. Hokkaido Salmon Hatchery. No. 40. P. 31–92.
- Kogame Y., Saneyoshi H. 2021. Return rates of chum salmon are affected by different timings of juvenile release // NPAFC Technical Report. № 17. P. 57–57. DOI 10.23849/npafctr17/57.57
- Skud B.E. 1955. Length-weight relationship in migrating fry of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in Sashin Creek, Little Port Walter, Alaska // Copeia. № 3. P. 204–207.

Поступила в редакцию 13.08.2024 г.
Принята после рецензии 02.10.2024 г.