

- Ерохин В.Г. и др.** 1990. Оценка запасов тихоокеанских лососей на местах зимовок в северо-западной части Тихого океана методом траловых съемок // Международный симпозиум по тихоокеанским лососям 9–17 сентября 1989 г., г. Южно-Сахалинск. Тез. докл.— Владивосток: ТИНРО-центр.— С. 53–54.
- Радченко В.И., Волков А.Ф., Фигуркин А.Л.** 1991. О зимнем нагуле горбуши в Охотском море // Биология моря. № 6.— С. 88–90.
- Радченко В.И., Рассадников О.А.** 1997. Тенденции многолетней динамики запасов азиатских лососей и определяющие ее факторы // Известия ТИНРО. Т. 122.— С. 72–94.
- Старцев А.В., Рассадников О.А.** 1997. Особенности зимнего распределения охотоморской горбуши *Oncorhynchus gorbusha* в водах северной Пацифики // Вопр. ихтиологии. Т. 37. № 3.— С. 323–328.
- Темных О.С. и др.** 1994. Морфологическая и экологическая дифференциация горбуши в период анадромных миграций // Известия ТИНРО. Т. 116.— С. 60–74.
- Темных О.С., Малинина М.Е., Подлесных А.В.** 1997. Дифференциация анадромных миграционных потоков горбуши четных поколений в Охотском море в 90-е гг. // Известия ТИНРО. Т. 122.— С. 131–151.
- Шубин А.О., Коваленко С.А.** 2000. О временной структуре охотоморской горбуши *Oncorhynchus gorbusha* в океане на путях ее преднерестовой миграции // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 5.— С. 648–654.
- Шунтов В.П.** 1994а. Новые данные о перестройках в пелагических экосистемах дальневосточных морей // Вестник Дальневосточного отделения РАН. № 2 (54).— С. 59–66.
- Шунтов В.П.** 1994б. Новые данные о морском периоде жизни азиатской горбуши // Изв. ТИНРО. Т. 116.— С. 3–41.
- Шунтов В.П. и др.** 1995. Межгодовые изменения в анадромных миграциях лососей в водах Сахалино-Курильского региона // Биология моря. Т. 21. № 2.— С. 116–124.
- Шунтов В.П. и др.** 1993. Распределение лососей в водах Сахалино-Курильского региона в период анадромных миграций // Вопр. ихтиологии. Т. 33. № 3.— С. 348–358.
- Shubin A., Kovalenko S.** 2000. Identification of pink salmon (*Oncorhynchus gorbusha*) runs in the ocean off the Kuril Islands, Russia // Bull. NPAFC. 2. Vancouver, Canada.— P. 213–219.
- Yerokhin V.G., Shershneva V.I.** 2000. Feeding and energy characteristics of juvenile pink salmon during fall marine migrations // Bull. NPAFC. 2. Vancouver, Canada.— P. 123–130.
- Zaachny A.N.** 1996. Short-time forecast of the time and of the intensity of pink salmon prespawning migration in North-East of Kamchatka // NPAFC Int. Symp. Assessment and Status of Pacific Rim Stocks: Abstracts (Sapporo, Japan, October 28–29, 1996). Sapporo.— 78 p.

УДК 597-116:597.553.2 (282.257.166)

К методике определения оптимального количества производителей нерки (*Oncorhynchus nerka*) р. Озерная (Западная Камчатка)

Л.В. Миловская, С.Б. Городовская,
Т.И. Толстяк (КамчатНИРО)

Озеро Курильское (бассейн р. Озерной) является нерестово-нагульным водоемом крупнейшего на азиатском материке стада нерки (*Oncorhynchus nerka* Walbaum), которую традиционно называют озерновской неркой. Озеро расположено близ южной оконечности полуострова Камчатка, приблизительно в 70 км к северо-востоку от м. Лопатка, на расстоянии 40 км от западного побережья и около 20 км от восточного. Оно относится к наиболее глубоким водоемам Евразии: средняя глубина — 180 м, максимальная — 316 м. Длина — 12,6 км, средняя ширина — 6,3 км, объем — 14,6 км³. Озерная котловина имеет форму параболоида. Литораль выражена слабо. Озеро замерзает не каждый год, годы без ледостава составляют около 57%. Снижение продолжительности ледостава либо его отсутствие приво-

дят к снижению температуры воды из-за зимнего ветрового выхолаживания. Диапазон изменений среднегодовой температуры воды в слое 0–100 м составляет 2,1–4,2 °С при среднемноголетней 3,3 °С.

Численность заходящих на нерест производителей варьируется от 0,26 до 6,0 млн экз. Выживаемость икры традиционно высокая (~73,6%). Молодь нерки нагуливается в озере 1–3 года, основная часть покатной молоди представлена особями с возрастом 2+ (~85%). Молодь питается в основном пелагическими ракообразными *Cyclops scutifer* Sars и *Daphnia longiremis* Sars [Носова, 1972а, 1972б, 1974], среднегодовая биомасса которых изменялась в пределах 15–242 мг/м³ при среднемноголетней 115 мг/м³.

В зависимости от условий нагула молоди варьируется и темп полового развития покатников и их возрастной состав [Городовская, 2002]. Известно, что температура воды оказывает влияние на развитие половых клеток рыб [Гербильский, 1939; Сакун, Буцкая, 1963; Сакун, 1965]. Под влиянием температуры половые циклы могут смещаться по времени, так как продолжительность определенной стадии развития в значительной мере определяется суммой тепла [Мейен, 1939; Иогансен, 1955]. При низкой температуре процессы развития половых клеток у рыб замедляются, изменяется соотношение числа клеток, находящихся на разных стадиях гаметогенеза у лососей [Персов, Сакун, 1962; Иванков, 1985]. Воздействие пониженных температур на самок приводит к задержке развития в период претеллогенеза, что вызывает уменьшение размеров икринок и снижение плодотворности [Чмилевский, 1995].

На степень развития гонад у покатников нерки оказывает влияние также специфика нагульно-выростных водоемов. Так, покатники из хорошо прогреваемого оз. Дальнее скатываются с более развитыми половыми клетками по сравнению с мигрантами из оз. Курильское [Иевлева, 1970а, 1970б]. Половые клетки гонад самок покатников озерновской нерки представлены клетками периода мейотических преобразований (мейоцитами) и ооцитами 1–3-й ступеней периода претеллогенеза (при доминировании в большинстве случаев ооцитов 2-й ступени). Ооциты 4-й ступени встречались единично в 1966–1976 гг., т.е. в годы низкой численности озерновской нерки. Так, ооциты 4-й ступени отмечены у покатников 1976 г. (0,98%) от минимальной численности отнерестившихся рыб в 1973 г. – 0,26 млн экз. У покатников из оз. Дальнее в годы минимальной численности доля клеток 4-й ступени доходила до 4,3% [Иевлева, 1970а].

Эксперименты по искусственному выращиванию молоди озерновской нерки с использованием геотермальной воды и в отсутствии дефицита корма продемонстрировали ускорение темпа полового развития и увеличение доли ооцитов 3-й ступени, что подтверждает достаточно большие потенциальные возможности молоди нерки при наличии благоприятных условий [Попова, Толстяк, 1983; Толстяк, 1988], большей частью нереализуемых в условиях оз. Курильского.

Уровень кормовой базы, размер и масса тела покатной молоди зависят от численности производителей и совместно нагуливающих поколений озерновской нерки [Дубынин, 1986; Milovskaya, Selifonov, 1994]. Предварительная оценка влияния численности родителей и условий пресноводного нагула позволила в общих чертах выявить связь между состоянием половых клеток и параметрами, их определяющими [Milovskaya et al., 2002].

У нерки как вида с моноциклическим типом размножения скорость развития гонад определяет продолжительность жизни, темп созревания поколений и в конечном счете численность подходов.

Цель данной работы – количественная оценка влияния величины ежегодного пропуска производителей на нерестилища в оз. Курильское и условий пресноводного нагула на соотношение и размер половых клеток различных фаз развития в яичниках самок покатников озерновской нерки.

Материал и методика

Для оценки влияния условий нагула на состояние половых клеток использованы данные М.Я. Иевлевой по физиологическому состоянию гонад у самок

покатников озерновской нерки за 1968, 1976–1977 и 1979 гг., а также данные Т.И. Толстяк за 1973–1975, 1978 и 1980–1982 гг. и С.Б. Городовской за 1983–1987 и 1996–1999 гг. Также использовались данные Т.В. Егоровой, М.М. Селифонова и В.А. Дубынина по заходам производителей нерки, массе тела покатников доминирующей возрастной группы 2+ и архивные данные по среднегодовой температуре слоя воды в 0–100 м, данные И.А. Носовой и Л.В. Миловской по среднегодовой биомассе ракообразных, расчетные данные Л.В. Миловской по годовой продукции ракообразных, величине элиминированной биомассы и пищевой обеспеченности.

Биомассу циклопов и дафний определяли на основании веса отдельных возрастных стадий, определенных И.А. Носовой [1970] для *Cyclops scutifer* оз. Курильское и И.И. Куренковым [1975а] для *Daphnia longiremis*. Продукцию ракообразных определяли по модифицированной формуле Г.Г. Винберга [Методы..., 1968] с учетом температуры в зоне обитания популяции (средняя температура слоя 0–100 м для копеподитов циклопов I–III стадий и средняя температура слоя 0–200 м для дафний и остальных возрастных стадий циклопов). Продолжительность развития и весовые приросты ракообразных в зависимости от температуры взяты из работ И.И. Куренкова [1975а, 1975б].

Величина элиминированной биомассы ракообразных определялась суммированием биомассы и ее прироста (продукции) за прошедший год за вычетом из этой суммы биомассы текущего года, например:

$$B_{\text{элим.}} = (B_{1980} + P_{1980}) - B_{1981}$$

Условная пищевая обеспеченность (УПО) молоди нерки определялась как частное от деления величины элиминированной биомассы ракообразных на численность заходов производителей, поколения которых одновременно нагуливались в возрасте 0+ и 1+, т.е. в год основного нагула смолтов – за год до ската [Milovskaya, 2002a, 2002b]. Данный подход применен из-за отсутствия данных по ежегодной абсолютной численности молоди разных возрастов.

Возраст, пол и масса тела покатников определены ст.науч.сотрудником В.А. Дубыниным.

Ежегодно на анализ брали гонады от 40–60 самок покатников нерки возраста 2+. Гонады фиксировали в жидкости Буэна. Яичники заливали в парафин, срезы в продольном направлении толщиной 5 мкм окрашивали железным гематоксилином по Гейденгайну [Ромейс, 1954]. За годы исследований было проанализировано более 1000 яичников самок покатников. Просчитано более 60,2 тыс. клеток, измерено около 45 тыс. клеток.

Степень развития половых клеток определялась на основе периодизации оогенеза, разработанной Г.М. Персовым [1966] для лососевых рыб с учетом особенностей развития ооцитов у нерки [Иевлева, 1970а]. Состояние половых клеток оценивали по трем параметрам: содержанию клеток периода мейотических преобразований (представленных оогониями ранней профазы мейоза), относительному содержанию и размерам ооцитов и их ядер разных ступеней периода протоплазматического роста. В ходе обработки материала выяснилось, что между диаметрами ооцитов (D) и их ядер (d) существует тесная линейная связь, описываемая следующей зависимостью: $d = 0,4765 \times D + 5,1023$ ($R^2 = 0,978$), поэтому при дальнейшем анализе оперировали только диаметрами ооцитов.

Для выяснения механизма влияния основных факторов на содержание мейоцитов, а также на содержание и размер ооцитов периода протоплазматического роста на основе корреляционных матриц была составлена схема связей, демонстрирующих направленность процессов. Предварительный анализ показал неоднозначность влияния, определяемого величиной зависимого параметра (значения выше и ниже средней). На данном описательном этапе наиболее адекватной оказалась модель кусочно-линейной регрессии метод нелинейной оценки (пакет статистических программ STATISTICA 6.0). Для более корректного описания зависимости все данные предварительно были приведены к сопоставимой размерности – величина пропуска на нерест дана в млн экз.; относительное содержание половых

клеток, находящихся на разных ступенях развития, выражено в долях; диаметр клеток дан в $\text{мкм} \cdot 10^{-2}$; температура воды представлена в $^{\circ}\text{C}$ и пищевая обеспеченность — в условных единицах.

Для характеристики условий и зависимых параметров определялись минимальное, среднее и максимальное значения, и градации уровней (в соответствии с характером распределения). Низкий диапазон значений включает 25% случаев, средний — 50% и высокий — 25%.

Результаты и обсуждение

Характеристика условий нагула и состояния половых клеток самок покатников нерки

Для выявления причин изменчивости темпа оогенеза молоди нерки были предварительно рассчитаны корреляционные связи, которые показали, что основными факторами, определяющими соотношение и размер половых клеток, находящихся на разных стадиях развития, являются величина пропуска производителей, суммарная численность подходов в смежные годы (опосредованно характеризующая численность смежных поколений), среднегодовая температура воды, пищевая обеспеченность (которая зависит как от уровня кормовой базы, так и от численности молоди смежных поколений, нагуливающих одновременно) и масса тела покатников. Все данные отнесены к году ската, например, масса тела покатников и характеристика состояния половых клеток в скате 1968 г., температура воды и пищевая обеспеченность приводится за 1967 г. — год основного нагула, численность отнерестившихся рыб за 1965 г. (рис. 1).

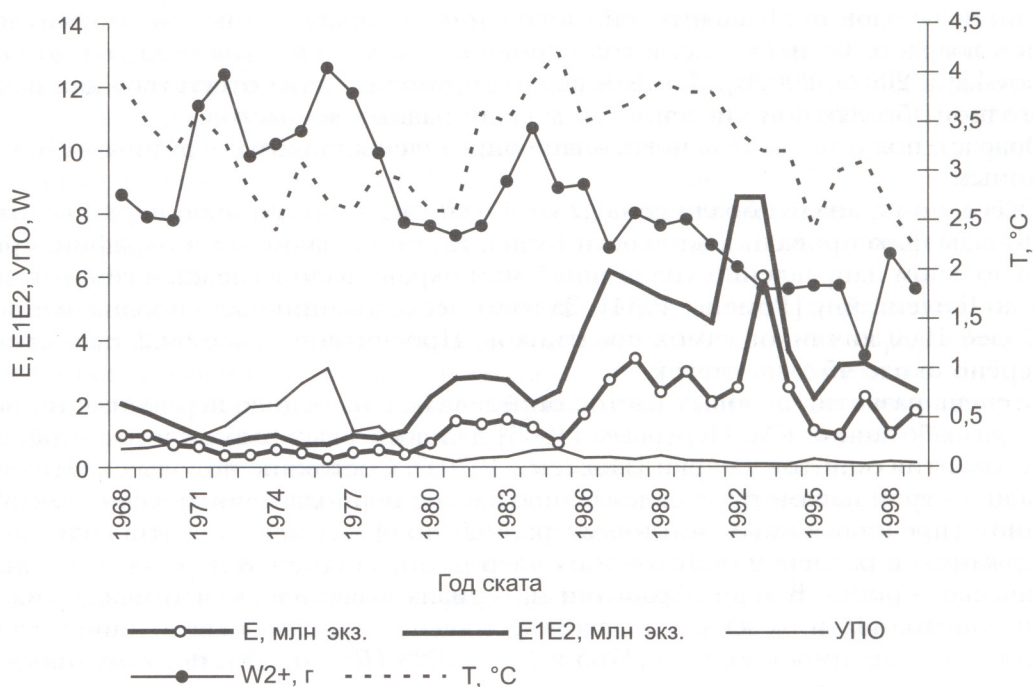


Рис. 1. Изменения численности ежегодных пропусков на нерест (E), суммы подходов за 2 смежных года ($E1E2$), условной пищевой обеспеченности ($УПО$), массы тела покатников возраста 2+ (W) и среднегодовой температуры воды в слое 0–100 м ($T^{\circ}\text{C}$)

Диапазон изменчивости факторов, определявших состояние половых клеток покатников в период 1968–1999 гг., охватил как минимальный, так и максимальный уровень изменения массы тела покатников, пищевой обеспеченности, температуры воды, кроме лет высоких пропусков производителей в озеро (до 6,0 млн экз.) и высокой численности нагуливающейся молоди, оцениваемой по сумме двух

смежных пропусков (до 8,5 млн экз.). Годы ската в анализируемом ряде (1968, 1973–1987 и 1996–1999 гг.) соответствуют 1965, 1970–1984 и 1993–1996 гг. нереста родителей. Диапазон изменения величины пропуска на нерест составлял 0,26–2,75 млн экз., а сумма смежных заходов за 2 года – 0,71–6,17 млн экз. Характеристики условий даны на базе всего имеющегося ряда наблюдений (табл. 1).

Таблица 1

Характеристики факторов, оказывающих влияние на темп оогенеза покатников озерновской нерки

Показатели	E ¹ , млн экз. (1940–2000)	E1E2 ² , млн экз. (1940–2000)	W2+ ³ , г (1943–2000)	T°C ⁴ (1942–2000)	УПО ⁵ (1950–2000)
Минимум	0,26	0,71	3,5	2,1	0,076
Максимум	6,00	8,50	12,6	4,2	3,125
Средняя	1,46	2,83	8,0	3,3	0,615
Низкий уровень	<0,62	<1,30	<6,8	<3,1	<0,183
Средний уровень	0,62–2,10	1,30–4,05	6,8–9,0	3,1–3,6	0,183–0,607
Высокий уровень	>2,10	>4,05	>9,0	>3,6	>0,607

¹ E – количество отнерестившихся рыб (величина пропуска).

² E1E2 – сумма пропусков за 2 года, поколения которых нагуливались одновременно в возрасте 0+ и 1+.

³ W2+ – масса тела смолтов возраста 2+.

⁴ T°C – среднегодовая температура воды в слое 0–100 м в год основного нагула смолтов (т.е. за год до ската).

⁵ УПО – среднегодовая условная пищевая обеспеченность.

Исследования оогенеза покатников озерновской нерки, продолженные после М.Я. Иевлевой, Т.И. Толстяк и позднее С.Б. Городовской, позволили накопить достаточно длительный ряд (20 лет) для характеристики темпа оогенеза в период наиболее динамичных изменений численности стада и условий нагула молоди (рис. 2). Характеристики показателей темпа оогенеза даны на базе имеющегося 20-летнего ряда наблюдений (табл. 2).

Покатники 1968–1981 гг. от нереста соответственно 1965–1978 гг. характеризовались наименее варибельным темпом оогенеза (см. рис. 2) с содержанием клеток

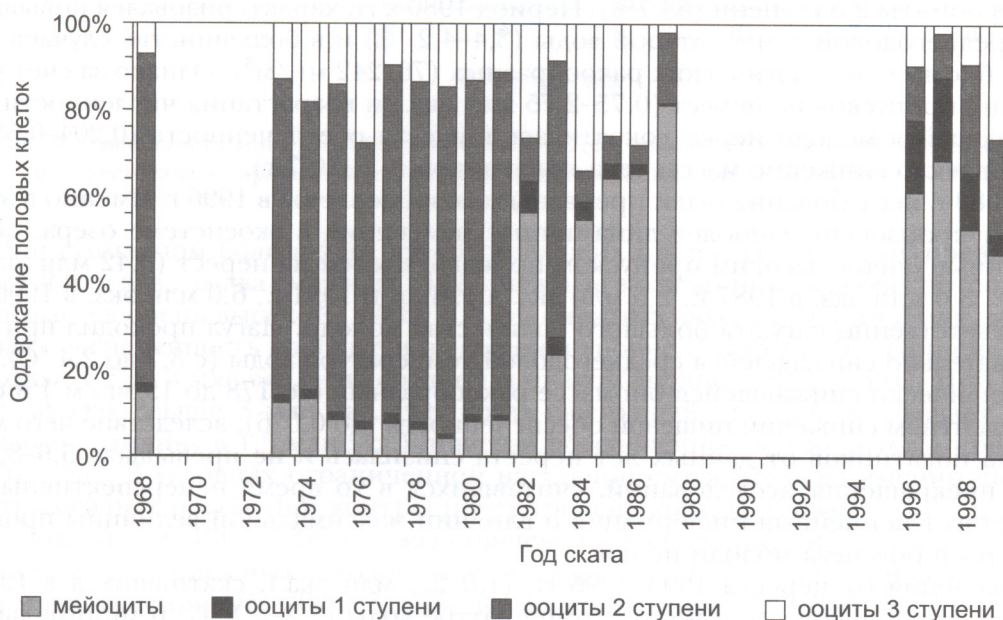


Рис. 2. Изменения соотношения половых клеток, находящихся на разных ступенях развития, в гонадах самок покатников

Характеристика параметров темпа оогенеза покатников озерновской нерки на базе 20-летнего ряда наблюдений

Показатели	Содержание мейоцитов, %	Период протоплазматического роста					
		Содержание ооцитов, %			Диаметр ооцитов, мкм		
	M ¹	O1 ²	O2 ²	O3 ²	D1 ³	D2 ³	D3 ³
Минимум	4,1	0,5	4,4	2,0	35	75	101
Максимум	81,2	19,2	80,5	34,0	96	155	229
Средняя	33,2	4,6	46,2	15,7	50	109	140
Низкий уровень	<8,2	<1,7	<11,9	<9,4	<42	<89	<114
Средний уровень	8,2–57,6	1,7–4,3	11,9–76,4	9,4–26,1	42–54	89–124	114–154
Высокий уровень	>57,6	>4,3	>76,4	>26,1	>54	>124	>154

¹ M – содержание мейоцитов.

² O1–O3 – содержание ооцитов 1–3-й ступеней.

³ D1–D3 – диаметр ооцитов 1–3-й ступеней.

периода мейотических преобразований (4,1–14,5%) ниже среднемноголетней величины и абсолютным доминированием ооцитов 2-й ступени периода протоплазматического роста (64,3–80,5%). Стабильный темп оогенеза в данный период был обусловлен количеством отнерестовавших производителей (0,26–1,45 млн экз.) ниже среднемноголетнего, нагулом малочисленных поколений и соответственно средней и высокой пищевой обеспеченностью (0,328–3,125). Исключением были покатники 1981 г., пищевая обеспеченность которых составляла 0,176. Масса тела покатников в данные годы характеризовалась средним и высоким уровнем (7,3–12,6 г). Нагул проходил при низком и среднем диапазоне температур.

По мере увеличения пропусков наблюдалось замедление темпа оогенеза в 1980-е гг. Данные по состоянию яичников охватили большую часть этого периода – 1980–1987 гг. Доля мейоцитов увеличилась с 8,0 до 81,2% и возросла доля наименее развитых клеток периода протоплазматического роста – ооцитов 1-й ступени с 0,5 до 7,2%. Исключение составили покатники 1983 г., у которых преобладали ооциты 2-й ступени (63,7%). Период 1980-х гг. характеризовался повышенной среднегодовой температурой воды (3,4–4,2 °C) и в большинстве случаев высокой биомассой пелагических ракообразных (76–242 мг/м³). Однако за счет увеличения пропусков на нерест (0,75–2,75 млн экз.) и возрастания численности нагуливающейся молоди нерки сократилась пищевая обеспеченность (0,204–0,558), что повлекло снижение массы тела покатников (6,9–10,7 г).

В 1988 г. исследования были прерваны и возобновлены в 1996 г. Именно в этот период произошли наиболее динамичные изменения в экосистеме озера, обусловленные очень высоким пропуском производителей на нерест (3,42 млн экз. в 1985 г., 3,0 млн экз. в 1987 г., 2,5 млн экз. в 1989 г. и 1991 г., 6,0 млн экз. в 1990 г.) и соответственно нагулом большого количества молоди. Нагул проходил при последовательно снижавшейся среднегодовой температуре воды (с 3,7 до 2,4 °C), катастрофически снижавшейся биомассе ракообразных (со 178 до 15 мг/м³) и беспрецедентном снижении пищевой обеспеченности (до 0,076), вследствие чего масса тела покатников от данных лет нереста снизилась и не превышала 5,6–8,0 г. Из-за прекращения исследований, считавшихся в то время неперспективными, отсутствует ценнейшая информация о влиянии максимальной величины пропуска на темп оогенеза молоди нерки.

Поколения от нереста 1993–1996 гг. (1,0–2,2 млн экз.), скатившихся в 1996–1999 гг., нагуливались при низкой температуре воды (2,2–3,1 °C) и минимальной пищевой обеспеченности (0,099–0,165). Масса тела покатников данных поколений была самой низкой (3,5–6,7 г). Возобновление исследований оогенеза с 1996 г. и продолжавшихся в последующие годы показало, что у покатников началось со-

кращение содержания мейоцитов с 68 до 47% при высоком уровне содержания наименее развитых клеток периода протоплазматического роста – ооцитов 1-й ступени (4,7–19,2%).

Факторы, определяющие темп оогенеза покотников озерновской нерки

Факторы среды (биотические и абиотические) комплексно воздействуют на организм [Мина, Клевезаль, 1976; Бретт, 1983]. Мы предположили, что на физиологическое состояние половых клеток самок покотников оказывает влияние численность отнерестившихся рыб (величина пропуска на нерест) и условия нагула молоди (температура воды и пищевая обеспеченность).

Численность нагуливающейся молоди зависит как от ежегодного количества отнерестившихся производителей, так и от суммы пропусков за два смежных года. Численность же молоди, в свою очередь, определяет пищевую обеспеченность. Связь условной пищевой обеспеченности (УПО) с суммарной величиной пропуска производителей в смежные годы (E1E2) в период наблюдений за кормовой базой пелагиали озера (1950–2000) оказалась очень тесной ($R^2 = 0,801$) (рис. 3).

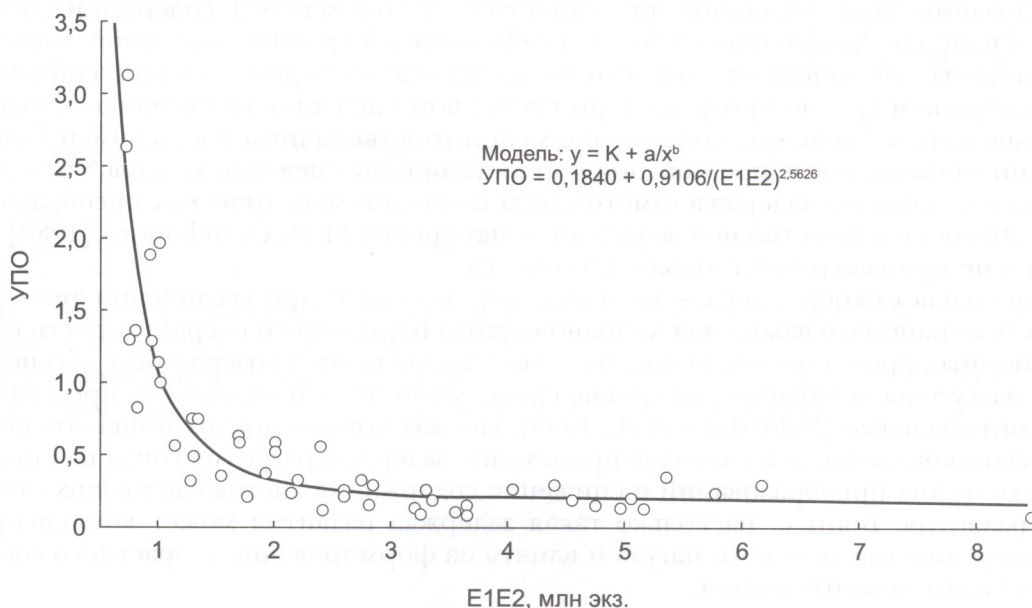


Рис. 3. Зависимость пищевой обеспеченности (УПО) молоди от суммарной численности отнерестовавших производителей нерки за два смежных года (E1E2) в 1950–2000 гг.

При суммарном количестве отнерестовавших производителей, не превышающем 1,0 млн экз., за два смежных года (смежные заходы) пищевая обеспеченность оказывается очень высокой ($> 0,607$). При смежных заходах от 1 до 2 млн экз. пищевая обеспеченность находится на среднем уровне (0,183–0,607). При смежных заходах от 2 до 3 млн экз. – на среднем и низком уровне (0,131–0,591). При смежных заходах свыше 3 млн экз. (т.е. когда ежегодный пропуск превышает оптимальную величину в 1,5 млн экз.) пищевая обеспеченность находится в пределах 0,076–0,351. В условиях ограниченной нагульной емкости озера именно численность смежных поколений контролирует уровень кормовой базы.

У покотников 1968–1999 гг. связь пищевой обеспеченности с суммарной численностью двух смежных заходов более тесная ($R^2 = 0,920$) по сравнению со всем рядом наблюдений ($R^2 = 0,801$), охватывающем период 1950–2000 гг.

Между массой тела покотников (W) доминирующей возрастной группы 2+ и пищевой обеспеченностью в течение основного нагула (т.е. за год до ската) в период 1967–1998 гг. существует логарифмическая зависимость ($R^2 = 0,722$):

$$W = 9,819 + 4,310 \log \text{УПО} \quad (1)$$

Темп весового роста молоди в озере, интегрирующим показателем которого является масса тела покатников, определяет содержание мейоцитов ($r = -0,552$; $p < 0,05$), содержание ооцитов 1-й ступени ($r = -0,651$; $p < 0,01$) и 2-й ступени ($r = 0,463$; $p < 0,05$), а также размер наиболее развитых клеток для покатников озерновской нерки – ооцитов 3-й ступени ($r = -0,523$; $p < 0,05$).

Факторы, определяющие содержание клеток периода мейотических преобразований

Содержание клеток периода мейотических преобразований (мейоцитов) зависит от численности родителей ($r = 0,739$; $p < 0,001$), численности смежных поколений, оцениваемых по сумме двух смежных заходов, ($r = 0,798$; $p < 0,001$), среднегодовой температуры воды в слое 0–100 м ($r = 0,464$; $p < 0,05$) и производных от данных факторов показателями: пищевой обеспеченности ($r = -0,569$; $p < 0,01$) и массы тела покатников ($r = -0,552$; $p < 0,05$).

При сумме смежных заходов, не превышающих 2 млн экз., содержание мейоцитов гораздо ниже среднемноголетней (33,2%) и составляет 4–13%, при такой величине заходов не происходит задержка развития на стадии мейотических преобразований. При суммарной численности от 2 до 3 млн экз. содержание мейоцитов наиболее изменчиво (8–64%) и определяется уровнем нагульной емкости экосистемы, зависящей от скорости воспроизводства кормовых организмов при существующем уровне прогрева. При суммарной численности смежных заходов, превышающих 3 млн экз., содержание мейоцитов увеличивается до 60% и более. Иными словами, после превышения порога величины смежных заходов 3 млн экз. всегда наблюдается задержка гаметогенеза на стадии мейотических преобразований. Это обстоятельство подтверждает точку зрения М.М. Селифонова [1988] об оптимуме производителей около 1,5 млн экз.

Нагульная емкость озера – величина переменная и при увеличении температуры (что наиболее важно для холодноводного Курильского озера) скорость продукционных процессов увеличивается и кормовые ресурсы озера могут обеспечивать массу тела покатников на уровне среднемноголетней от заходов, превышающих оптимальные [Milovskaya et al., 1998]. Но, как показал анализ темпа оогенеза, у покатников от высоких заходов происходит задержка развития гонад на стадии мейотических преобразований и снижение содержания клеток следующих ступеней развития. Вопрос, насколько такая задержка развития может компенсироваться условиями морского нагула и влиять на формирование возрастного состава, остается пока открытым.

На содержание мейоцитов у будущих покатников наиболее сильное влияние оказывает численность смежных поколений в первый год нагула (возраст 0+) ($r = 0,838$; $p < 0,001$), поскольку мейоциты являются самой ранней стадией развития половых клеток. Скорость мейотических преобразований у молоди в Курильском озере в большей степени задается стартовыми условиями первого года роста (прежде всего, пищевой обеспеченностью, зависящей от численности смежного поколения второго, более конкурентоспособного, года нагула). Сильное влияние на содержание мейоцитов оказывает и численность родителей ($r = 0,739$; $p < 0,001$).

Во второй год нагула (возраст 1+) влияние численности смежных поколений остается высоким ($r = 0,798$; $p < 0,001$), хотя и несколько ослабевает по сравнению с первым годом.

Особенностью Курильского озера, помимо холодноводности, является то, что его литораль, по сравнению с другими нерковыми нерестово-нагульными озерами Камчатки, выражена слабо. Кормовые ресурсы литорали более ограничены по сравнению с пелагиалью. Молодь нерки после рассасывания желточного мешка нагуливается, в среднем три месяца в литорали [Селифонов, 1975; Введенская, Травина, 2001]. Наиболее предпочитаемым кормом в литоральный период являются хирономиды [Введенская, Травина, 2001]. Анализ состава бентосных беспозвоночных на разных глубинах показал исключительное значение литорали для откорма молоди нерки на ранних этапах нагула в озере Курильском. Кормовые

ресурсы сублиторали и профундали непригодны для питания, так как ее обитателями являются черви и остракоды, которых молодь не использует [Введенская, Травина, 2001]. Влияние пищевой обеспеченности в литоральный период жизни молоди оценить невозможно из-за отсутствия длительного ряда наблюдений за кормовыми ресурсами литорали. К концу августа сеголетки нерки откочевывают в пелагиаль [Селифонов, 1970, 1974, 1975] и переходят на питание зоопланктоном [Егорова, 1967; Носова, 1972б, 1974; Бугаев, 1995].

Влияние численности смежных поколений вполне понятно, так как сеголетки после откочевки в пелагиаль нагуливаются совместно с рыбами возраста 1+, которые имеют преимущество при питании, и если численность более старшей молоди значительна, то продолжительность стадии мейотических преобразований увеличивается. Во второй (основной) год нагула конкурентоспособность молоди возрастает, но не всегда может компенсировать задержку развития на стадии мейотических преобразований. Именно поэтому при увеличении заходов и соответственно возрастании численности смежных поколений у самок покатников начинают доминировать в гонадах мейоциты.

Влияние температуры на содержание мейоцитов слабое и одинаковое ($r = 0,464$; $p < 0,05$) как для первого, так и второго года роста.

Совокупное действие суммарной численности смежных поколений родителей ($E1E2$) и среднегодовой температуры воды в слое 0–100 м (T°) на содержание мейоцитов (M) у самок нерки возраста 2+ оказалось очень сильным ($R^2 = 0,978$):

$$M = K + E1E2 + bT^\circ \quad (2)$$

Значения константы и коэффициентов зависят от содержания мейоцитов относительно средней (0,33), выраженной в долях:

	K	a	b
Доля $M < 0,33$	-0,0808	0,0269	0,0491
Доля $M > 0,33$	0,2059	0,0621	0,0616

По мере роста численности смежных поколений и температуры воды содержание мейоцитов увеличивается (рис. 4).

Тенденция снижения содержания мейоцитов в годы с низкой температурой воды, возможно, является приспособительной реакцией организма, направленной

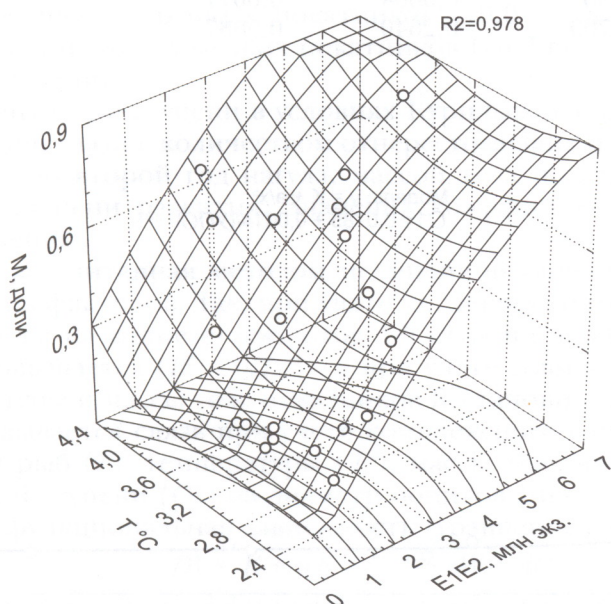


Рис. 4. Зависимость содержания мейоцитов (M) у покатников от численности смежных поколений ($E1E2$) и среднегодовой температуры воды ($T^\circ C$) во второй год нагула

ной на сохранение популяции. При низкой температуре уровень обмена снижается, и для организма более важным является использование энергии на ускоренную дифференцировку мейоцитов в ооциты протоплазматического роста.

Содержание мейоцитов влияет не только на долю ооцитов 1-й ($r = 0,529$; $p < 0,05$) и 2-й ступеней ($r = -0,963$; $p < 0,001$) периода протоплазматического роста, но и на диаметр клеток 2-й ($r = -0,844$; $p < 0,001$) и 3-й ступени ($r = -0,583$; $p < 0,01$) и является очень важной базовой характеристикой темпа оогенеза.

Факторы, влияющие на содержание и размер клеток периода протоплазматического роста

Увеличение содержания мейоцитов, как правило, сопровождается увеличением доли наименее развитых клеток периода протоплазматического роста — ооцитов 1-й ступени ($r = 0,529$; $p < 0,05$). При низком содержании мейоцитов (менее 8,2%) доля ооцитов 1-й ступени обычно не превышает 2%. При среднем и высоком содержании мейоцитов (выше 8,2%) доля ооцитов 1-й ступени в большинстве случаев не снижается ниже средней величины (4,6%).

Нелинейная зависимость содержания ооцитов 1-й ступени от пищевой обеспеченности оказалась достаточно выраженной ($R^2 = 0,646$) (рис. 5).

При увеличении пищевой обеспеченности от низкого уровня ($< 0,183$) до средней величины (0,615) содержание ооцитов 1-й ступени стремительно сокращается. Дальнейшее увеличение пищевой обеспеченности не оказывает влияние на содержание данных клеток, которое остается стабильно низким. Биологический смысл такой связи вполне очевиден. В условиях высокой пищевой обеспеченности развитие половых клеток интенсифицируется и увеличивается доля клеток последующих ступеней развития.

Совместное влияние содержания мейоцитов (M) и пищевой обеспеченности ($УПО$) во второй год роста на содержание ооцитов 1-й ступени ($O1$) оказалось сильным ($R^2 = 0,929$):

$$O1 = K + aУПО + bM \quad (3)$$

Значения константы и коэффициентов меняются в зависимости от содержания ооцитов 1-й ступени относительно средней (0,046), выраженной в долях:

	K	a	b
Доля $O1 < 0,046$	0,0195	-0,0004	0,0077
Доля $O1 > 0,046$	-0,1709	-0,2640	0,5887

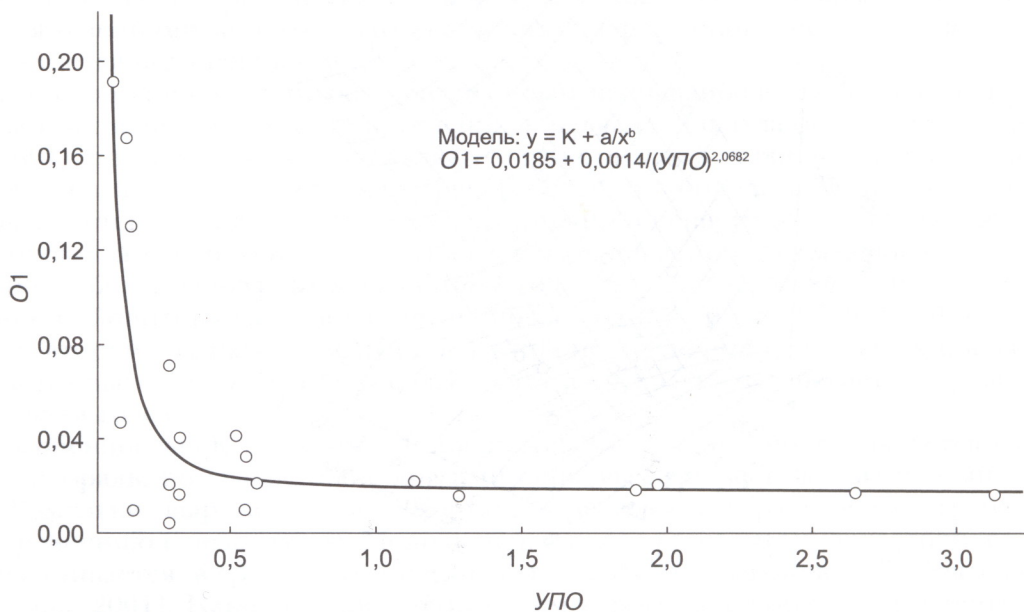


Рис. 5. Зависимость содержания ооцитов 1-й ступени ($O1$, доли) от условной пищевой обеспеченности ($УПО$) во второй год нагула молоди (покатников будущего года)

По мере увеличения содержания мейоцитов и снижения пищевой обеспеченности во второй год роста либо при снижении содержания мейоцитов и увеличении пищевой обеспеченности доля ооцитов 1-й ступени у озерновской нерки возрастает (рис. 6).

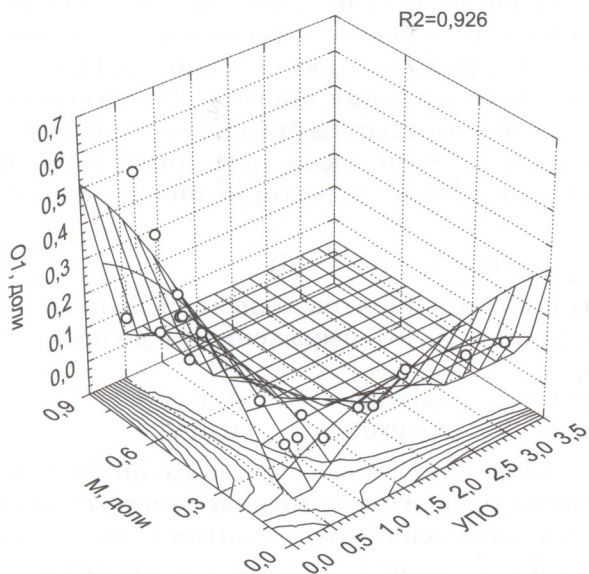


Рис. 6. Совместное влияние содержания мейоцитов (M) и пищевой обеспеченности, выраженной в условных единицах ($УПО$) на содержание ооцитов 1-ой ступени ($O1$)

Но поскольку содержание мейоцитов зависит от численности смежных поколений, а масса тела — от пищевой обеспеченности во второй год нагула, то по мере снижения массы тела покатников и увеличения численности смежных поколений, содержание ооцитов 1-й ступени, как правило, возрастает. Наибольшее содержание $O1$, превышающее средний уровень ($>4,3\%$), характерно для покатников с массой тела ниже средней ($8,0$ г). Низкий уровень содержания $O1$ ($<1,7\%$) прослеживается либо у крупных покатников ($>9,0$ г) при малой численности смежных поколений, либо у мелких покатников ($<6,7$ г) при высокой численности смежных поколений.

Диаметр ооцитов 1-й ступени в условиях Курильского озера имеет тенденцию к слабой линейной связи с количеством отнерестовавших рыб, среднегодовой температурой воды во второй год нагула, массой тела покатников и содержанием клеток данной ступени развития. Значения коэффициентов корреляции ниже $0,45$ и недостоверны.

Сила связи, рассчитанная методом нелинейной оценки, возрастает по мере увеличения числа факторов. Так, при учете численности отнерестившихся рыб и температуры воды на диаметр ооцитов 1-й ступени коэффициент корреляции существенно повышается ($R^2 = 0,793$), а при учете совместного влияния численности, температуры и массы тела покатников R^2 становится равным $0,804$. Наиболее тесной оказывается связь при учете комплексного влияния численности отнерестившихся рыб (E), температуры (T°), массы тела покатников (W) и содержания клеток 1-й ступени ($O1$) на диаметр ооцитов 1-й ступени ($D1$) ($R^2 = 0,956$), т.е. существует функциональная зависимость (уравнение 4).

$$D1 = K + \alpha E + bT^\circ + cW + dO1 \quad (4)$$

Значения константы и коэффициентов зависят от размера клеток 1-й ступени относительно верхней границы среднего уровня ($0,54$). Диаметр ооцитов 1-й ступени приведен в $\text{мкм} \cdot 10^{-2}$:

	K	a	b	c	d
$D1 < 0,54$	0,1739	0,0283	0,0516	0,0076	0,8173
$D1 > 0,54$	-3,7263	0,4768	0,1750	0,3355	8,220

Наибольшее влияние факторов, определяющих размер ооцитов 1-й степени, оказалось при размерах клеток выше среднего уровня.

У покатников озерновской нерки в большинстве случаев доминируют ооциты 2-й степени периода протоплазматического роста. Содержание ооцитов 2-й степени линейно зависит от массы тела покатников ($r = 0,463$; $p < 0,05$), которая, в свою очередь, является интегрирующим показателем как количества отнерестившихся производителей, так и пищевой обеспеченности. Прослеживается тенденция линейной зависимости содержания ооцитов 2-й степени от среднегодовой температуры воды в год основного нагула будущих покатников ($r = 0,433$). Совместное влияние температуры (T °C) и массы тела покатников (W) на содержание ооцитов 2-й степени ($O2$), оцененное методом нелинейной зависимости, сильное ($R^2 = 0,975$):

$$O2 = K + \alpha T^\alpha + bW \quad (5)$$

Значения константы и коэффициентов зависят от доли клеток 2-й степени относительно средней величины (0,46), выраженной в долях:

	K	a	b
Доля $O2 < 0,46$	0,4217	-0,0966	0,0033
Доля $O2 > 0,46$	0,9494	-0,0207	-0,0155

Доля ооцитов 2-й степени увеличивалась у покатников с массой тела выше среднемолодежной, нагуливавшихся при низкой температуре воды (рис. 7), что обуславливало невысокую интенсивность развития и не создавало условий для увеличения содержания более развитых клеток следующих ступеней протоплазматического роста.

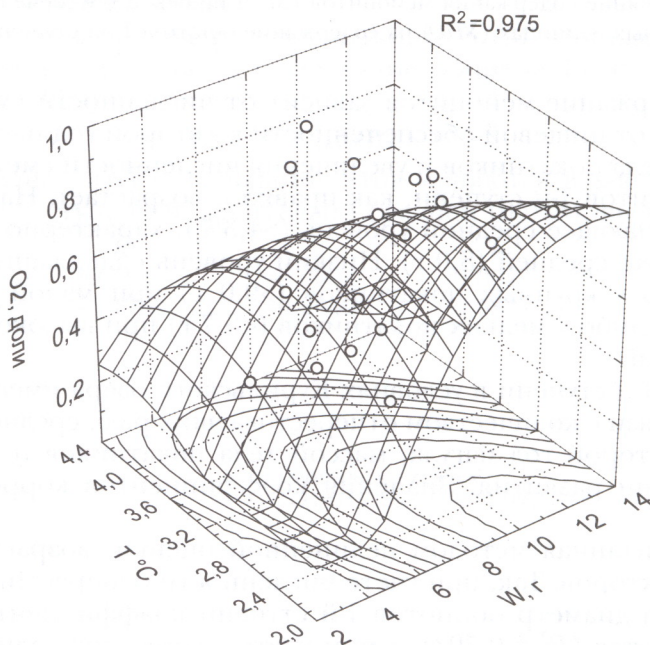


Рис. 7. Зависимость содержания ооцитов 2-й степени периода протоплазматического роста от среднегодовой температуры воды (T °C) и массы тела покатников возраста 2+ (W)

Данная зависимость особенно наглядно проявилась у покатников 1970-х гг., когда численность заходов была ниже среднемолодежной (<1,46 млн экз.), пищевая обеспеченность молоди нерки находилась на среднем и высоком уровне (>0,183), а температура не превышала среднемолодежную величину (3,3 °C), что обеспечило абсолютное доминирование ооцитов 2-й степени в гонадах покатников (см. рис. 2).

Среднегодовая температура воды и масса тела покатников определяют не только содержание, но и размер клеток 2-й степени ($R^2 = 0,899$). Наиболее круп-

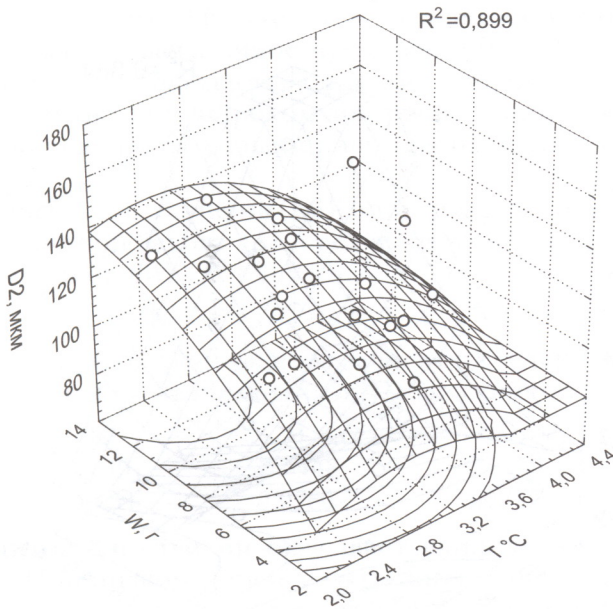


Рис. 8. Зависимость размеров ооцитов 2-ой степени (D_2) от температуры воды (T °C) и массы тела покатников возраста 2+ (W)

ные клетки 2-й степени характерны для покатников с массой тела выше средне-многолетней (8,0 г), нагуливавшихся при среднегодовой температуре воды ниже среднемноголетней (3,3 °C) (рис. 8).

Размер ооцитов 2-й степени зависит также и от содержания клеток данной степени развития ($r = 0,874$; $p < 0,001$). При доле ооцитов 2-й степени ниже 0,40 средний диаметр клеток изменяется в диапазоне 35–104 мкм, при содержании выше 0,60 – средний диаметр находится в диапазоне 113–156 мкм.

Комплексное воздействие температуры (T °C), массы тела (W) и содержания клеток 2-й степени (O_2) на размер данных клеток (D_2) более сильное ($R^2 = 0,939$):

$$D_2 = K + aT + bW + cO_2 \quad (6)$$

Значения константы и коэффициентов зависят от диаметра клеток 2-й степени относительно средней величины 1,09, выраженного в $\text{мкм} \cdot 10^{-2}$:

	K	a	b	c
$D_2 < 1,09$	1,2216	-0,0945	-0,0100	0,2538
$D_2 > 1,09$	1,7549	0,0764	0,0070	-1,0546

Доля ооцитов 3-й степени периода протоплазматического роста не обнаруживает выраженной линейной связи с каждым из факторов, определяющих содержание данных клеток: численностью отнерестовавших рыб, среднегодовой температурой воды и массой тела покатников. Нелинейная оценка совместного влияния массы тела и температуры воды на содержание ооцитов 3-й степени показала наличие достаточно сильной связи ($R^2 = 0,884$) (рис. 9).

Доля наиболее развитых половых клеток у самок покатников озерновской нерки – ооцитов 3-й степени может увеличиваться как при очень хороших, так и недостаточно благоприятных условиях. Это можно объяснить следующим.

1. Наибольшее содержание ооцитов 3-й степени характерно для крупных покатников, год основного нагула которых проходил при высоком уровне прогрева озера, поскольку увеличение температуры воды на фоне достаточной пищевой обеспеченности (результатом которой явилось увеличение массы тела) интенсифицирует рост и развитие молоди нерки в условиях холодноводного Курильско-го озера (см. рис. 9,а);

2. Значительное содержание ооцитов 3-й степени характерно также для поколений от небольшого количества отнерестившихся рыб, нагуливавшихся при низкой температуре воды на фоне снижения доли мейоцитов (см. рис. 9,б).

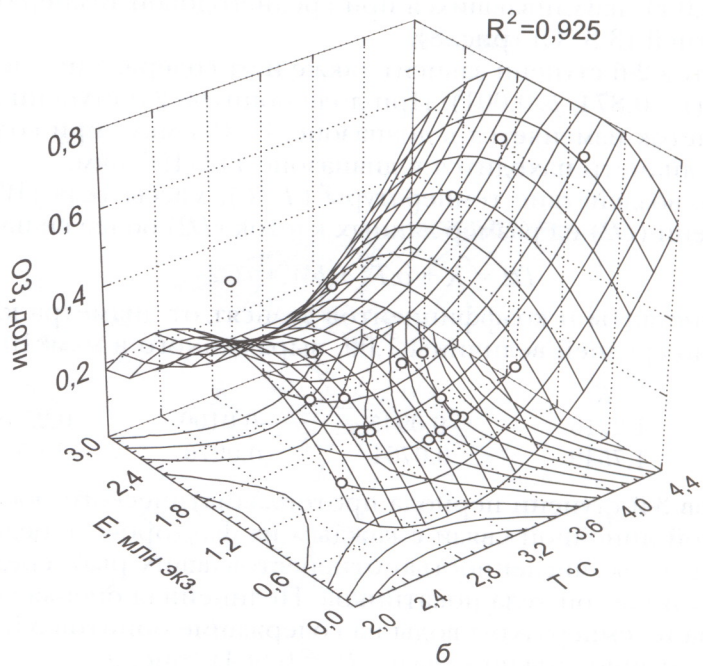
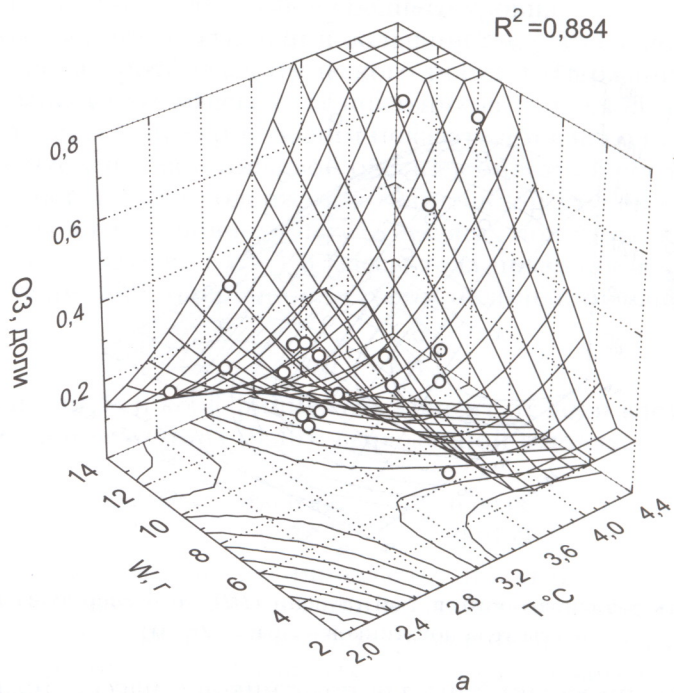


Рис. 9. Зависимость содержания ооцитов 3-й ступени: *а* – от массы тела смолтов возраста 2+ (W) и среднегодовой температуры воды в год основного нагула смолтов (T °C) и *б* – от численности отнерестившихся рыб (E) и температуры воды

Связь содержания ооцитов 3-й ступени с численностью родителей и температурой воды подтверждает высказанное предположение ($R^2 = 0,925$). Увеличение доли ооцитов 3-й ступени наблюдается с ростом температуры воды (ускоряющей развитие половых клеток) при широком диапазоне численности отнерестившихся рыб, а также у поколений от малых пропусков на нерест, нагуливавшихся при низкой температуре.

Содержание ооцитов 3-й ступени (O_3) определяется комплексным влиянием трех факторов: величиной захода (E), среднегодовой температурой воды (T °C) и массой тела покнатников (W) ($R^2 = 0,946$):

$$O_3 = K + aE + bT^\circ + cW. \quad (7)$$

Значения константы и коэффициентов зависят от содержания ооцитов 3-й ступени относительно средней величины (0,16), выраженной в долях:

	K	a	b	c
Доля $O_3 < 0,16$	0,1849	-0,0448	-0,0150	0,0008
Доля $O_3 > 0,16$	-0,0434	0,0786	0,0217	0,0169

На размер ооцитов 3-й ступени оказывает влияние содержание мейоцитов ($r = -0,583$; $p < 0,01$). При низком уровне содержания мейоцитов (до 8,2%) средний размер ооцитов 3-й ступени варьируется от 134 до 158 мкм. При среднем уровне содержания мейоцитов (8,2–57,6%) средний размер клеток 3-й ступени наиболее variabelен (108–229 мкм). При высоком содержании мейоцитов (выше 57,6%) средний размер ооцитов 3-й ступени не превышает 101–115 мкм.

В условиях благоприятных для увеличения размеров ооцитов 2-й ступени одновременно происходит увеличение диаметра ооцитов 3-й ступени ($r = 0,753$; $p < 0,001$).

В целом размер наиболее развитых половых клеток (D_3) у покнатников озерновской нерки возрастает по мере снижения содержания мейоцитов (M) и увеличения размера ооцитов 2-й ступени (D_2), т.е. крупные и наиболее развитые клетки характерны для поколений низкой численности. Совместное влияние содержания мейоцитов и размера ооцитов 2-й ступени сильное ($R^2 = 0,966$):

$$D_3 = K + aM + bD_2. \quad (8)$$

Значения константы и коэффициентов зависят от диаметра ооцитов 3-й ступени относительно средней величины (1,40), выраженной в мкм*10⁻²:

	K	a	b
$D_3 < 1,40$	0,6358	-0,0949	0,6187
$D_3 > 1,40$	-0,4702	1,9794	1,4527

Реконструкция содержания половых клеток отдельных ступеней развития за годы, не охваченные гистологическими исследованиями гонад самок покнатников озерновской нерки

Гистологические исследования гонад самок покнатников не проводились в 1969–1972 гг. и 1988–1995 гг., но имеющиеся данные по численности отнерестовавших рыб (величине пропуска на нерест), температуре воды, пищевой обеспеченности и массе тела покнатников позволяют дать предположительную оценку содержания мейоцитов и ооцитов 2-й ступени (для которых обнаружены наиболее сильные связи) за годы, не охваченные гистологическими исследованиями.

Расчет содержания мейоцитов

При расчете использовались данные по численности смежных поколений (оцененных по сумме двух смежных заходов на нерест) и среднегодовой температуре воды во второй год нагула (уравнение 2), влияние которых очень сильное ($R^2 = 0,978$). Расчет проводился в границах диапазона (сумма смежных заходов – 0,71–6,17 млн экз. и температура воды – 2,1–4,2 °C), использовавшегося при выведении зависимости.

При реконструкции значений (для отнесения коэффициентов уравнения 2, описывающего содержание мейоцитов в зависимости от точки перелома выше

или ниже 0,33) использовали график на плоскости, представляющий проекцию зависимости (отображенной на рис. 4) доли мейоцитов (M) от суммы смежных заходов ($EIE2$) и температуры воды (T °C). Реконструкция содержания мейоцитов приведена в табл. 3.

Таблица 3

Реконструкция содержания мейоцитов (M) в яичниках самок покатников озерновской нерки в годы, неохваченные гистологическими исследованиями

Год ската	$EIE2$, млн экз.	T °C	Предсказанное значение M , доли
1969	1,7	3,5	0,14
1970	1,35	3,2	0,11
1971	1,02	3,6	0,12
1972	0,75	3,3	0,10
1988	5,77	3,7	0,79
1989	5,35	3,9	0,78
1990	5,05	3,8	0,75
1991	4,55	3,8	0,72
1994	3,65	3,2	0,63
1995	2,15	2,4	0,49

Сопоставление наблюдаемых и предсказанных значений M показало высокую степень аппроксимации ($y = 0,978x + 0,0073$; $R^2 = 0,978$).

Для покатников 1992–1993 гг. от нереста 1989–1990 гг. реконструкция содержания мейоцитов некорректна, так как сумма двух смежных заходов ($EIE2$) выходит за пределы диапазона, использованного при расчете зависимости.

Расчет содержания ооцитов 2-й степени периода протоплазматического роста

Содержание ооцитов 2-й степени зависит как от массы тела покатников, так и от температуры воды в год основного нагула, совместное влияние данных факторов очень сильное ($R^2 = 0,975$). В этой зависимости не прослеживается доминирующее влияние какого-либо одного из факторов. Данные по массе тела и температуре воды за пропущенные годы исследований полностью укладываются в диапазон, использованный при расчете зависимости (уравнение 5), что позволяет рассчитать содержание ооцитов за все годы, когда не проводились гистологические исследования, даже для периода максимальных заходов, что представляет наибольший интерес.

При реконструкции значений (для отнесения коэффициентов уравнения 5, описывающего содержание ооцитов в зависимости от точки перелома выше или ниже 0,46) использовали график на плоскости, представляющий проекцию зависимости (отображенной на рис. 7) содержания ооцитов 2-й степени ($O2$) от массы тела (W) и температуры воды (T °C). Реконструкция содержания ооцитов 2-й степени приведена в табл. 4.

Сопоставление наблюдаемых и предсказанных значений $O2$ показало высокую степень аппроксимации ($y = 0,9749x + 0,0114$; $R^2 = 0,975$). Рост численности отнерестившихся рыб (соответственно численности смежных поколений) наиболее сильно отразился на содержании мейоцитов (M) и наиболее характерных для покатников ооцитов 2-й степени периода протоплазматического роста ($O2$). Реконструкция содержания этих половых клеток позволила в общих чертах воссоздать их динамику как в период стабильно низкой численности стада, так и за большую часть периода высокой численности стада (рис. 10).

Использование модели кусочно-линейной регрессии позволило выявить механизм влияния величины пропуска производителей на нерест и условий нагула молоди на содержание и размер половых клеток в яичниках самок покатников озерновской нерки. Как показало проведенное исследование, применение данной модели позволяет прогнозировать содержание половых клеток, наиболее ха-

Реконструкция содержания ооцитов 2-й ступени (O2) периода протоплазматического роста в яйцниках самок покотников озерновской нерки в годы, неохваченные гистологическими исследованиями

Год ската	T °C	W, г	Предсказанное значение O2, доли
1969	3,5	7,9	0,75
1970	3,2	7,8	0,76
1971	3,6	11,4	0,70
1972	3,3	12,4	0,69
1988	3,7	8,0	0,09
1989	3,9	7,6	0,07
1990	3,8	7,8	0,08
1991	3,8	7,0	0,08
1992	3,4	6,3	0,11
1993	3,2	5,6	0,13
1994	3,2	5,6	0,13
1995	2,4	5,7	0,21

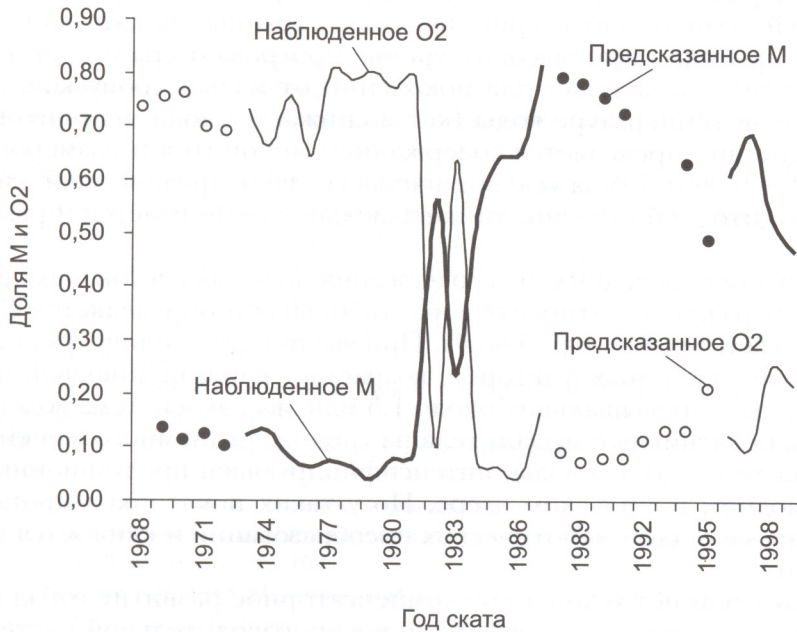


Рис. 10. Содержание мейоцитов (M) и ооцитов 2-ой ступени (O2) у покотников озерновской нерки 1968–1999 гг. по результатам наблюдений и расчетным данным

рактерных для периодов низкой и высокой численности. В условиях ограниченной нагульной емкости Курильского озера увеличение пропуска выше оптимума вызывает задержку развития на стадии мейотических преобразований и соответственно снижение содержания ооцитов 2-й ступени.

Выводы

1. Содержание и диаметр половых клеток разных ступеней развития в яйцниках самок покотников озерновской нерки в период пресноводного нагула зависит от количества нерестовавших производителей, от суммарного числа рыб, пропущенных в озеро за два смежных года, температуры воды и пищевой обеспеченности.

2. Содержание мейоцитов определяется совместным воздействием двух смежных заходов на нерест и среднегодовой температурой воды ($R^2 = 0,978$). При увеличении пропуска на нерест более 1,5 млн экз. и увеличении температуры воды всегда происходит задержка развития на стадии мейотических преобразований, обусловленная снизившейся пищевой обеспеченностью и возросшей интенсивностью обмена. Тенденция снижения содержания мейоцитов в годы с низкой температурой воды, вероятнее всего, является приспособительной реакцией организма, направленной на сохранение численности популяции. При низкой температуре уровень обмена снижается, уменьшается темп прироста массы, в том числе и массы половых клеток, и для организма энергетически более выгодным оказывается ускоренный переход мейоцитов в ооциты протоплазматического роста.

3. В яичниках самок покатников озерновской нерки в большинстве случаев доминируют ооциты 2-й ступени периода протоплазматического роста. Содержание ооцитов 2-й ступени зависит от массы тела покатников, которая, в свою очередь, является производной таких факторов, как количество отнерестившихся рыб, пищевая обеспеченность и температура воды ($R^2 = 0,975$). На размер клеток 2-й ступени влияют те же факторы, что и на содержание, а также относительное количество клеток этой ступени развития ($R^2 = 0,939$).

4. На содержание ооцитов 3-й ступени оказывают влияние численность родителей, температура воды и масса тела смолтов ($R^2 = 0,946$). Наибольшее содержание ооцитов 3-й ступени характерно для самых крупных покатников, основной нагул которых проходил при высоком уровне прогрева озера и достаточной пищевой обеспеченности, а также для поколений от малых пропусков, нагуливавшихся при низкой температуре воды (когда снижается доля мейоцитов). Размер ооцитов 3-й ступени определяется содержанием мейоцитов и размером ооцитов 2-й ступени ($R^2 = 0,966$). Когда условия нагула создают предпосылки для увеличения размера ооцитов 2-й ступени, то параллельно увеличивается и размер ооцитов 3-й ступени.

5. При малых пропусках динамика содержания половых клеток, находящихся на разных ступенях развития, относительно стабильная и определяется в основном величиной захода и температурой воды. При увеличении количества нерестовавших рыб, помимо указанных факторов, возрастает влияние пищевой обеспеченности. При заходах, превышающих около 1,5 млн экз., экосистема водоема может продуцировать покатников с массой тела на уровне среднемноголетней при условии увеличения температуры воды, интенсифицирующей продукционные процессы в холодноводном Курильском озере. Но у таких покатников происходит задержка развития на стадии мейотических преобразований и снижается доля ооцитов 2-й ступени.

6. Происходит или нет ускоренное компенсаторное развитие гонад в морской период жизни и как замедление развития воспроизводительной системы сказывается на уровне воспроизводства поколений, пока оценить нельзя. В то же время проведенный анализ позволяет утверждать, что с учетом всех факторов и особенностей Курильского озера оптимальным является пропуск производителей не выше 1,5 млн экз. В случае пропуска в тот или иной год более 1,5 млн экз., в следующий год целесообразно его уменьшить.

Авторы выражают глубокую признательность ст. науч. сотр. КамчатНИРО В.А. Дубынину за постоянное сотрудничество и предоставление информации по покатникам, д-ру биол. наук В.И. Карпенко (КамчатНИРО), вдохновившему нас на анализ накопленных данных, д-ру биол. наук Н.В. Кловач (ВНИРО) и д-ру биол. наук Е.В. Микодиной (ВНИРО), канд. биол. наук Е.А. Шевлякову (КамчатНИРО) и канд. биол. наук Б.Б. Вронскому (КамчатНИРО) за ценные советы при подготовке рукописи.

Литература

Бретт Д.Р. 1983. Факторы среды и рост // Биоэнергетика и рост рыб.— М.: «Легкая и пищевая промышленность».— С. 275–345.

Бугаев В.Ф. 1995. Азиатская нерка.— М.: Колос.— 463 с.

- Введенская Т.Л., Травина Т.Н.** 2001. Роль донной фауны беспозвоночных озера Курильское в питании молоди нерки *Oncorhynchus nerka* // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 4.— С. 518–524.
- Гербильский Н.Л.** 1939. Возрастные и сезонные изменения ооцитов зеркального карпа // Архив анатомии и эмбриологии. Т. 21. Вып. 2.— С. 241–254.
- Городовская С.Б.** 2002. Сравнительный анализ состояния яичников покатной молоди нерки *Oncorhynchus nerka* из реки Озерной в разные годы // Труды ВНИРО. Т. 141.— М.: Изд-во ВНИРО.— С. 146–151.
- Дубьнин В.А.** 1986. Связь размерно-весовых показателей покатной молоди с численностью поколений и производителей нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) озера Курильского (Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 26. Вып. 6.— С. 1023–1025.
- Егорова Т.В.** 1967. Основные закономерности, определяющие динамику численности красной (*Oncorhynchus nerka* Walbaum) бассейна р. Озерной: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук.— Владивосток: ТИНРО-центр.— 19 с.
- Иванков В.Н.** 1985. Плодовитость рыб.— Владивосток: ДВГУ.— 85 с.
- Ивлева М.Я.** 1970а. К вопросу о гаметогенезе молоди красной в озере Дальнем // Известия ТИНРО. Т. 78.— С. 81–104.
- Ивлева М.Я.** 1970б. Состояние гонад у молоди красной в период миграции из реки в море // Известия ТИНРО. Т. 73.— С. 54–71.
- Иоганзен Б.Г.** 1955. Плодовитость рыб и определяющие ее факторы // Вопр. ихтиологии. Вып. 3.— С. 57–68.
- Куренков И.И.** 1975а. Жизненный цикл *Daphnia longiremis* Sars в оз. Дальнем (Камчатка) // Известия ТИНРО. Т. 97.— С. 115–128.
- Куренков И.И.** 1975а. Структура популяций *Cyclops scutifer* Sars в озерах Камчатки // Известия ТИНРО. Т. 97.— С. 147–156.
- Мейен В.А.** 1939. К вопросу о годовом цикле изменений яичников костистых рыб // Изв. АН СССР. Сер. «Биология». № 4.— С. 389–420.
- Методы** определения продукции водных животных. 1968 / Под ред. Г.Г. Винберга.— Минск: Вышэйшая школа.— 246 с.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А.** 1976. Рост животных.— М.: Наука.— 292 с.
- Носова И.А.** 1970. Данные по биологии размножения и развития *Cyclops scutifer* Sars озера Курильского // Известия ТИНРО. Т. 78.— С. 171–185.
- Носова И.А.** 1972а. Биология, динамика численности и продукция *Cyclops scutifer* Sars в Курильском озере. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук.— М.: Изд-во ВНИРО.— 25 с.
- Носова И.А.** 1972б. Питание молоди красной в Курильском озере // Архив КоТИНРО. Рукопись. 31 с. № Госрегистрации 68043038.
- Носова И.А.** 1974. Питание сеголеток красной в Курильском озере // Архив КоТИНРО. Рукопись. 28 с. № Госрегистрации 68043038.
- Персов Г.М.** 1966. Ранний период гаметогенеза проходных лососей // Труды ММБИ. Вып. 12(16).— С. 7–44.
- Персов Г.М., Сакун О.Ф.** 1962. Состояние половых желез у горбуши на ранних этапах ее жизненного цикла в связи с акклиматизацией в бассейнах Белого и Баренцева морей // Уч. зап. ЛГУ. № 311. Сер. биол. наук. Вып. 48.— С. 92–108.
- Попова Т.А., Толстяк Т.И.** 1983. Некоторые морфо-физиологические показатели молоди красной *Oncorhynchus nerka* Walbaum, выращиваемой с использованием тепла геотермальных источников // Марикультура на Дальнем Востоке.— Владивосток: ТИНРО.— С. 13–17.
- Ромейс Б.А.** 1954. Микроскопическая техника.— М.: Иностран. лит-ра.— 718 с.
- Сакун О.Ф.** 1965. Возникновение изменений в гаметогенезе и половом цикле у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum за пределами естественного ареала // Вопр. ихтиологии. Т. 5. Вып. 4(37).— С. 639–651.
- Сакун О.Ф., Буцкая Н.А.** 1963. Определение стадий зрелости и изучение половых циклов рыб.— М.: Рыбная промышленность.— 36 с.
- Селифонов М.М.** 1970. Вопросы роста молоди красной озера Курильского // Известия ТИНРО. Т. 78.— С. 33–41.
- Селифонов М.М.** 1974. Изменчивость роста молоди красной (*Oncorhynchus nerka* Walb.) оз. Курильского // Известия ТИНРО. Т. 90.— С. 49–69.
- Селифонов М.М.** 1975. Промысел и воспроизводство красной бассейна р. Озерной. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук.— Владивосток: ТИНРО.— 23 с.
- Селифонов М.М.** 1988. Об оптимальности производителей нерки бассейна реки Озерной (Камчатка) // Проблемы фертилизации лососевых озер Камчатки.— Владивосток: ТИНРО.— С. 129–136.
- Толстяк Т.И.** 1988. Влияние искусственных условий выращивания на физиологическое состояние молоди красной // Тез. докл. III Всесоюзного совещ. по лососевидным рыбам, март 1988 г. Тольятти.— С. 333–335.

Чмилевский Д.А. 1995. Влияние пониженной температуры на оогенез тилипии *Oreochromis mossambicus*. Воздействие на рыб в возрасте 30 и 60 суток после вылупления // *Вопр. ихтиологии*. Т. 35. № 2.— С. 266–272.

Milovskaya L.V. 2002a. The influence of climate changes and sockeye escapement on state of ecosystem in the Kurile Lake (South Kamchatka) // NPAFC doc. 648. KamchatNIRO. Petropavlovsk-Kamchatsky.— P. 11.

Milovskaya L.V. 2002b. The influence of climate changes on the ecosystem carrying capacity in Kurile Lake // North Pacific Marine Science Organization. XI Annual Meeting. October 18-26, 2002. Qingdao, People's Republic of China.— P. 120–121.

Milovskaya L.V., Selifonov M.M. 1994. The influence of sockeye salmon abundance on forage base of spawning-rearing lakes of Kamchatka // *Salmon Report Series* 37. February. 1994. Tokyo.— P. 302–309.

Milovskaya L.V., Selifonov M.M., Snyakov S.A. 1998. Ecological functioning of lake Kuril relative to sockeye salmon production // *N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull. Vancouver, Canada*. № 1.— P. 434–442.

Milovskaya L.V., Gorodovskaya S.B., Tolstyak T.I. 2002. The influence of escapement and feeding conditions on female maturation rate of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka* Walbaum) smolts // North Pacific Marine Science Organization. XI Annual Meeting. October 18–26, 2002. Qingdao, People's Republic of China.— P. 202.