



МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ
ФЕДЕРАЦИИ

федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования

«РОССИЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
ГИДРОМЕТЕОРОЛОГИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Кафедра прикладной и системной экологии

**ВЫПУСКНАЯ КВАЛИФИКАЦИОННАЯ РАБОТА
МАГИСТЕРСКАЯ ДИССЕРТАЦИЯ**

**На тему: Факторы окружающей среды, влияющие на ход натурализации
горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) в бассейнах Белого и Баренцева морей**

Исполнитель

Швец Дарья Сергеевна
(фамилия, имя, отчество)

Руководитель

доктор биологических наук
(учёная степень, учёное звание)

Лекомцев Пётр Валентинович
(фамилия, имя, отчество)

«К защите допускаю»

Заведующий кафедрой

(подпись)

кандидат географических наук, доцент
(учёная степень, учёное звание)

Алексеев Денис Константинович
(фамилия, имя, отчество)

« » _____ 2023 г.

Санкт–Петербург
2023

Оглавление

Введение	3
1 Физико-географическое описание района исследований	5
1.1 Белое море.	5
1.2 Баренцево море	9
2 Биологическая характеристика горбуши (<i>Oncorhynchus gorbusha</i>), как объекта исследования	13
2.1 Биология вида.....	13
2.2 Распространение <i>Oncorhynchus gorbusha</i>	14
2.3 Образ жизни тихоокеанской горбуши.....	15
3 Акклиматизация горбуши	Error! Bookmark not defined.
3.1 Этапы проведения акклиматизации в Белом и Баренцевых морях	Error! Bookmark not defined.
3.2 Перест «атлантической» горбуши в месте натурализации	Error! Bookmark not defined.
3.3 Саморасселение	Error! Bookmark not defined.
4 Факторы окружающей среды, влияющие на ход натурализации горбуши в Белом и Баренцевом морях	Error! Bookmark not defined.
4.1 Влияние термики на беломорскую горбушу	Error! Bookmark not defined.
4.2 Изменение динамики морского льда и его воздействие	Error! Bookmark not defined.
4.3 Солевой режим	Error! Bookmark not defined.
4.4 Пресноводный бюджет	Error! Bookmark not defined.
4.5 Новые адаптивные генетические механизмы интродуцента	Error! Bookmark not defined.
4.6 Ключевые экологические условия Арктики, влияющие на колонизацию горбуши	Error! Bookmark not defined.
5 Взаимодействие вселенца с другими гидробионтами	67
Заключение	70
Практические рекомендации	73
Список использованных источников	76

Введение

Зоогеографические сдвиги связаны с пространственным перемещением видов, что приводит к смещению границ распространения и расширения ареала эврибионтов и сужению областей обитания стенобионтов. Видовое разнообразие ихтиофауны в регионах изменяется, и в следствие происходит исчезновение аборигенных видов и появление инвазивных в ходе акклиматизаций или спонтанных генераций.

Проблема биологических инвазий получила особую значимость. Под биологическими инвазиями понимаются каждые случаи вторжения в экосистему живых организмов, ареал обитания которых не совпадает с местом проникновения. Инвазивные виды, которых чаще всего называют «чужеродные виды», «вселенцы», способны оказать значительное влияние на аборигенных популяции, сообщества и разнообразные виды, что может стать причиной необратимых последствий.

Горбуша (*Oncorhynchus gorbuscha*) – один из наиболее распространённых и многочисленных видов тихоокеанских лососей. Горбуша является моноциклическим видом, это значит, что особи размножаются один раз в жизни, после чего погибают, как и все остальные тихоокеанские лососи. Одной из видоспецифических особенностей биологии горбуши является способность создавать периодические вспышки численности популяций и так же быстро входить в состояние депрессивности, что обусловлено коротким жизненным циклом.

Проект по натурализации тихоокеанского лосося на севере Европы представляет собой уникальный эксперимент, проводимый в естественной среде. Анализ полученных данных не только имеет теоретическую ценность, но и вызывает значительный практический интерес. Несмотря на исследования, который были проведены в течение долгих лет, нет обобщающей работы, которая отражала бы влияние факторов среды на адаптационные способности

горбуши в месте вселения, а также на численность популяции в Белом, Баренцевом морях.

Цель данной работы – оценить влияние факторов окружающей среды, влияющих на ход интродукции горбуши в Белом и Баренцевом морях.

Основные задачи для достижения данной цели состоят в следующем:

1. Изучить ход проведения акклиматизации и её итоги.
2. Изучить изменение численности популяции «атлантической» горбуши.
3. Изучить воздействие факторов среды на беломорскую популяцию горбуши.
4. Провести анализ степени влияния факторов на объект исследования.

Объектом исследования является беломорская популяция горбуши.

Предметом исследования является определение влияния факторов окружающей среды на ход акклиматизации популяций горбуши в бассейнах Белого и Баренцева морей.

Объем и структура работы. Магистерская диссертация изложена на 87 страницах текста, включает 30 иллюстраций и 1 таблицу. Список используемой литературы состоит из 102 источников, включая 37 на иностранном языке.

1 Физико-географическое описание района исследований

1.1 Белое море

Белое море – внутреннее, располагается в шельфовой зоне Северного Ледовитого океана.

Географической границей Белого моря считается линия: мыс Святой Нос – мыс Канин Нос [55]. Структура Белого моря сложная и изрезанная с многочисленными островами и заливами, выделяют наиболее крупные заливы: Кандалакшский, Мезенский, Двинский и Онежский.

Важнейшие черты режима моря определяются физико-географическим положением и морфометрическими особенностями, а именно: теплообмен, водо- и соле-обмен, ледовый режим, течения, водообмен и другие.

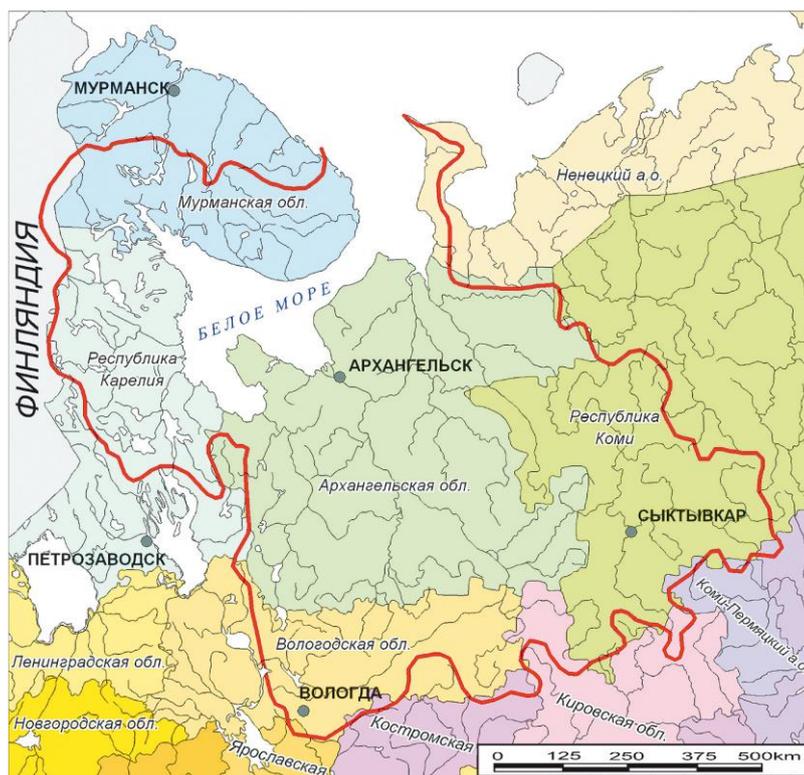


Рис.1.1.1 Границы водосбора Белого моря [55]

Площадь моря составляет 91 тыс. км², при этом острова от этого числа занимают 0,8 тыс. км², Максимальная глубина насчитывается до 343 м, а средняя варьируется в пределах 67 м. Белое море делят на северную, среднюю

и южную части. Северная часть – Мезенский залив и Воронка, именно эта часть считается самым крупным районом Белого моря. В среднюю часть входят – Кандалакшский залив, Горло и Бассейн. Южная же часть состоит из Онежского и Двинского заливов.

Белое море в районе Воронки сообщается с Баренцевым морем. По гидрологическому режиму Воронку нередко относят к заливу Баренцева моря.

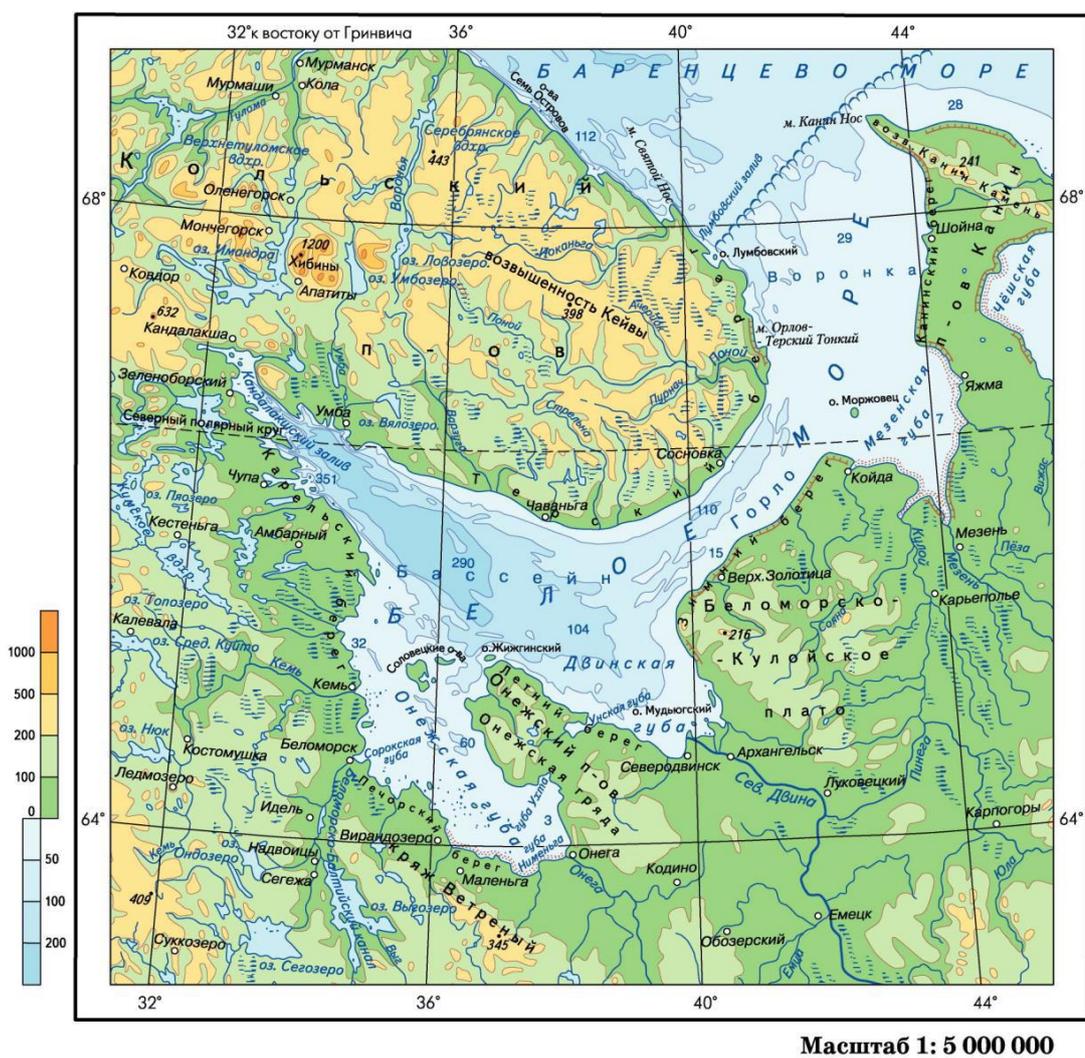


Рис. 1.1.2 Батиметрическая карта Белого моря [38]

В Белом море выделяется самая глубоководная часть – центральная впадина Бассейна, как видно на Рис. 1.1.2 впадина располагается на протяжении от Кандалакшского залива в Двинский, имея направление с северо-запада на юго-восток.

Геологическое строение моря неоднородно, что является влияющим фактором, определяющим гидрологический режим водного объекта [7].

Характеристика климатических особенностей Белого моря. Белое море находится в бассейне Северного Ледовитого океана. Климатический режим этого региона определяется несколькими факторами. Важное влияние оказывает близость к Северному Ледовитому и Атлантическому океанам, а также положение за полярным кругом. Кроме того, внутриконтинентальное расположение также играет значительную роль в формировании климата.

Влияние близости Северной Атлантики, а именно влияние воздушных масс, которые господствуют на протяжении всего года, является следствием повышенной влажности, высокой облачности, продолжительной тёплой зимы, неустойчивости климатических условий [7]. Внутриконтинентальное расположение оказывает влияние на климатические условия и погоду в регионе. Происходящее над окружающей его поверхностью явления отражаются на климатической обстановке. В акватории Белого моря и на его прилегающей территории формируются условия, которые можно охарактеризовать как переходные от морского полярного на севере к континентальному умеренному на юге. Этот район находится в атлантико-арктической зоне умеренного пояса и характеризуется интенсивной циклонической активностью. Воздушные массы часто меняются, так как над акваторией образуются барические системы.

Годовой ход температуры определяется особенностями климатообразующих процессов над акваторией моря, динамика изменения температуры из месяца в месяц, период наступления экстремальных значений. Самым холодным месяцем считается февраль, когда температура достигает значений $-9... - 11^{\circ}\text{C}$, а самый тёплый – июль, температура варьируется в пределах $12-15^{\circ}\text{C}$. Циклоническая активность в большинстве своём ярче проявляется в зимний период, что приводит к резким скачкам температуры. Условия поддержания циклонической активности создаёт так или иначе поверхность моря, которая оказывает влияние на циркуляцию атмосферы.

В явлениях, обуславливающих образование климатических процессов, немаловажную роль играет продолжительность солнечного сияния, которая в свою очередь зависит от многих факторов: высота солнца над горизонтом, длина дня, циркуляция атмосферы и другие. На протяжении года продолжительность солнечного сияния варьирует в значениях 1200 – 1700 часов, на летний сезон приходится порядка 690-850 ч. [54]. При минимальной облачности, которая чаще всего характерна для июля месяца, проявляется максимальная продолжительность солнечного сияния, минимальная же продолжительность регистрируется в декабре.

Количество осадков над Белым морем распределяется неравномерно, но выделяются районы с минимальным количеством – центральная часть Бассейна и Воронки (300 мм/год), с максимальным – Онежский и Двинский заливы (500 – 600 мм/год) [7].

Ледовый режим в акватории отмечается в период с ноября по май, но стоит отметить, что при образовании ледового покрова в октябре, полное исчезновение происходит только в июле. Воды Онежского и Двинского заливов покрываются льдом раньше всего, в центральной же части моря процесс образования льда занимает более продолжительное время. Водные потоки, поступающие из Баренцева моря, оказывают существенное воздействие на ледовые процессы в Белом море. Перемещение тепла от баренцевоморских вод играет важную роль и составляет около 27% от общего количества тепла, получаемого Белым морем в течение года.

Гидрологический режим имеет зависимость от водообмена с Баренцевым морем, но в большей степени от речного стока. Материковый сток играет важную роль в определении качества вод акватории. Главным образом, это явление ощущается в заливах, где пресная вода снижает солёность в местах впадения крупных рек, тем самым изменяя температурный режим вод Белого моря. Солёность вод ниже значений солёности с водами Баренцева моря. В течении года в Белое море поступает более 200 км³/год пресной воды. Это явление в значительной мере определяет солёность большей части акватории,

которая находится в диапазоне от 24 до 27‰. Кроме поступления речного стока на уровень солёности влияние оказывает таяние льдов в весенний период [4].

Гидрологический режим также определяется рельефными особенностями дна. Распределение температуры и солёности для Белого моря свойственно два типа – стратифицированного и однородного [7]. В более мелководных районах стратификация отсутствует, например, в Онежском заливе, в Горле, что не сказать про центральную впадину, там как раз температура и солёность распределяются посредством стратификации.

Акватория Белого моря характеризуется чётко выраженной системой устойчивых течений. Так же для моря характерно присутствие мелководных приливно-отливных течений, которые обладают правильным характером – полусуточным. Приливная волна, как правило не превышает значения 2-х метров, поступает и выходит из акватории в районе Горла. Непериодические течения образуются в результате сгонно-нагонных ветровых явлений, максимальные величины нагонов отмечаются осенью [4].

1.2 Баренцево море

Баренцево море расположено между архипелагами Шпицберген, Новая Земля и Земля Франца-Иосифа. Море сообщается с Карским и Белым морями и является окраинным морем Северного Ледовитого океана. Акватория моря полностью располагается за полярным кругом. Баренцево море имеет площадь порядка 1424 тыс. км². Рельеф дна Баренцева моря имеет сложно-расчленённую структуру подводной равнины с выраженной волнистой плоскостью. Прибрежная территория неоднородная, главным образом представлены фьордами, сильноизрезанная, скалистая береговая линия с преимущественно большими высотами в основном располагается на большей части территории, однако несколько восточнее полуострова Канин побережье имеют слабую изрезанность и небольшие высоты. Регистрируется максимальная глубина порядка 600 м. в Медвежинском жёлобе, поскольку Баренцево море является мелководным шельфовым водоёмом, в большей мере преобладают глубины до

200 м., стоит отметить, что восточная часть моря имеет меньшие глубины нежели западная [7].

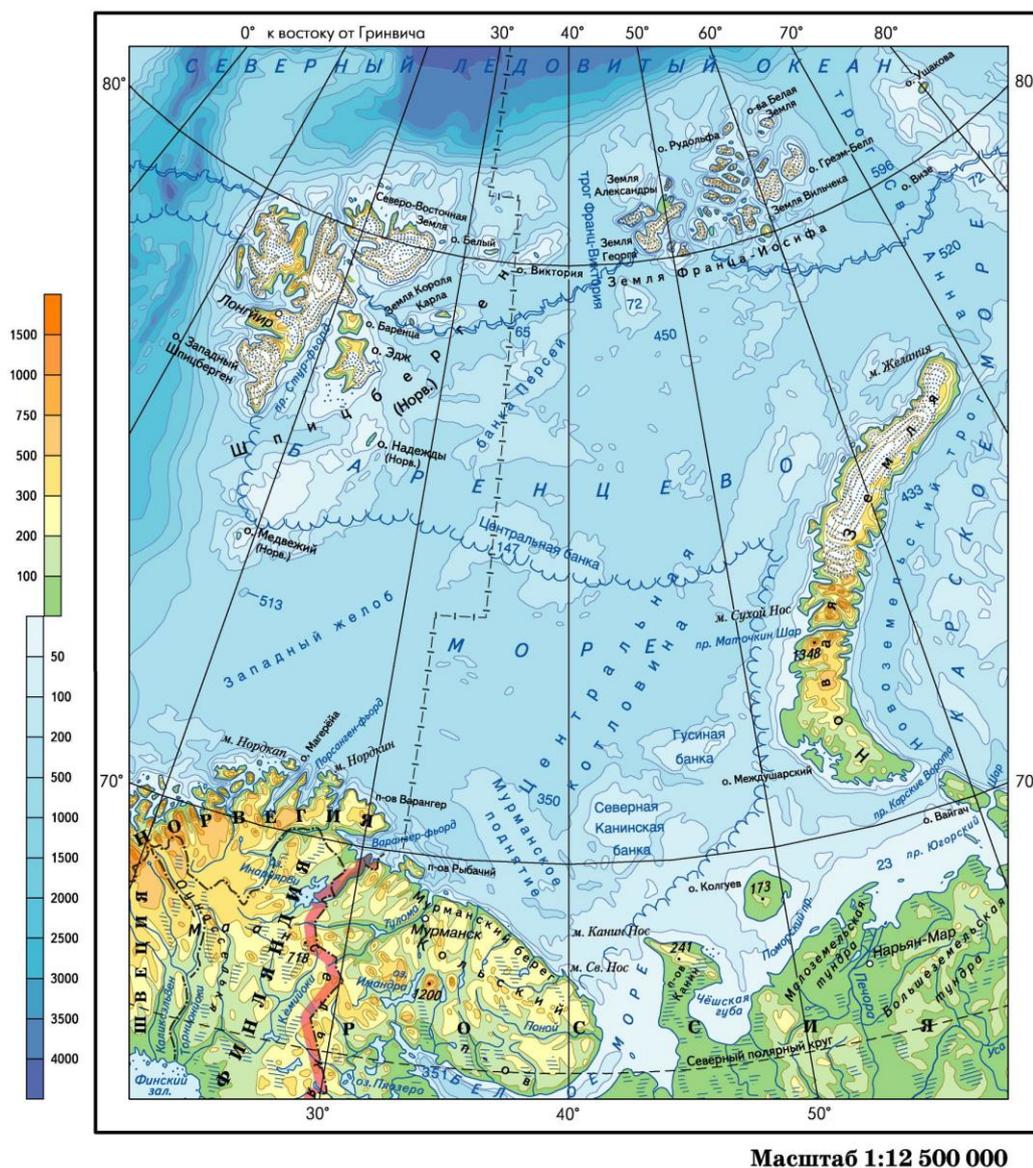


Рис. 1.2.1 Физическая карта Баренцева моря [55]

Сложный рельеф дна по большей части является определяющим условием формирования физических процессов в море [7]. Влияние климата и рельефа на гидрологию моря проявляется в том, что климатические условия в данном месте характеризуются как морские полярные, с коротким летом и продолжительной зимой. В акватории моря наблюдаются колебания погодных условий, которые напрямую связаны с поступлением холодных вод арктического бассейна и

тёплых вод из Атлантики. Именно это явление создаёт неустойчивость климатической обстановки.

Самым холодным месяцем считается март, именно в марте температура достигает значения -22°C . В течение зимы характерно присутствие штормовых ветров. Суровость климатических условий имеет направление возрастания с юга на север и с запада на восток, считается, что Баренцево море отличается в наибольшей степени тёплыми погодными условиями наряду с остальными шельфовыми морями бассейна Северного Ледовитого океана. Самым тёплыми месяцами являются июль-август, когда температура воздуха над морем прогревается до значений $8-9^{\circ}\text{C}$. Однако стоит заметить, что в мае-июне и октябре-ноябре над акваторией моря регистрируется развитие сильных ветров, которые в большей степени сопровождаются осадками, представленными дождём или снегом [53].

На Баренцево море существенно оказывают влияние течения Гольфстрим, в следствие чего, только $\frac{3}{4}$ от всей территории покрывается льдом, не замерзают практически западная и южная части моря. Для акватории данного моря характерен термоклин, который отмечается на глубинах 25-50 м. Распределение температуры происходит непосредственно вертикально, но зависит от рельефных образований дна, охлаждения в зимний период, а также от поступления тёплых вод Атлантики. Важная роль в климатообразовании Баренцева моря отводится как раз-таки поступающей тёплой атлантической воде, которая обуславливает формирование погодных условий, изменчивости значений солёности и температурных колебаний, кроме этого, тёплые воды несут с собой биогенные элементы и создают условия проникновения водных биологических ресурсов, обеспечивая тем самым, данный район высокой биологической продуктивностью. Солёность баренцевоморской воды имеет значения в диапазоне 32-35‰, в зависимости от района акватории [53].

Гидрологические процессы, протекающие в Баренцевом море, зависят от сочетания тёплых вод Атлантики и вод арктического бассейна. В районе влияния вод, приносимых североатлантическими течениями и реками, отмечаются

положительные температурные значения на протяжении всего года, отсутствие ледового покрова, а также повышение штормовой активности, за год приток составляет порядка 74 тыс. км³. Относительно района, где воздействие оказывают полярные и субполярные воды, температура зимой имеет отрицательные значения, ледовый покров встречается на протяжении всего года. В целом мощность ледового покрова чаще всего не достигает даже 1 м. В Северной части акватории Баренцева моря регистрируется наличие айсбергов и плавучих льдов, однако припай, в целом на территории моря, развит слабо.

Речной сток относительно небольшое вносит значение в формирование гидрологических процессов моря, объёмы материкового стока имеют небольшие значения и не достигает 300 км³/год. Основная же роль в становлении гидрологического режима отводится водообмену с примыкающими акваториями, тёплые и холодные водные массы способствуют образованию фронтальных зон в условиях циклонического движения [7].

В Баренцевом море отмечаются полусуточные приливы, которые имеют высоту, превышающую 6 м. У Кольского побережья и в районе Шпицбергена наблюдаются выраженные сгонно-нагонные колебания водной поверхности от 1 до 3 м.

2 Биологическая характеристика горбуши (*Oncorhynchus gorbusha*), как объекта исследования

2.1 Биология вида

Одним наиболее ярким представителем тихоокеанских лососей является – *Oncorhynchus gorbusha*, которая считается быстрорастущим и самым многочисленным видом среди остальных представителей рода, однако она считается самой наименьшей по размерам. Абсолютная максимальная длина, которой достигает рыба приходится на 68 см, в среднем горбуша имеет зоологическую длину порядка 45-50 см, масса тела колеблется в пределах от 1,4 до 2,3 кг, в среднем, однако самцы, как правило, крупнее самок [40]. Отмечается закономерность изменения абсолютной длины в зависимости от численности популяции, так в годы с малой численностью зоологическая длина рыб на 2,5 – 5,7 см больше, чем в годы высокой численности [6]. Кроме этого, отличительной чертой от всех остальных представителей тихоокеанских лососей является резкое варьирование в показателях размера и веса время от времени. Популяционная биология горбуши вращается вокруг двухлетнего жизненного цикла, причём половозрелости рыба достигает только на втором году жизни [50].

На теле горбуши имеется ещё один плавник, характерный для всех лососёвых (*Salmonidae*), который получил название «жировой», располагается он между спинным и хвостовым плавниками. Тело покрыто мелкой, циклоидной чешуёй. Устанавливается 170 поперечных рядов в боковой линии. Хвостовой стебель имеет форму равнолопастную. Лобовая часть узкая, голова имеет небольшие размеры. На челюстях хорошо развиты зубы, рот имеет конечную форму.



Рис. 2.1.1 Внешний вид объекта исследования [11]

В период созревания горбуша, когда рыба нагуливается в океане, обладает окраской спины от голубого до сине-зелёного, серебристыми боками, белым брюхом. В период нерестовой миграции окрас меняется [50].

2.2 Распространение *Oncorhynchus gorbusha*

Горбуша широко распространена в Северной части Тихого океана на североамериканской стороне. Ранее она встречалась в реках от реки Сакраменто, Калифорния (38° северной широты) до северной оконечности Аляски (71° северной широты) и вокруг неё. В реках Евразийского континента она была зарегистрирована от Кореи (37° северной широты) до реки Лена в Сибири (73° северной широты). Однако наиболее многочисленная популяция обитает в Северной части этого района от Аляски до Пьюджет-Саунда (48° северной широты) и от Сибири до южного Сахалина (40° северной широты). Что касается нерестового ареала, горбуша отмечается в реках азиатского побережья, таких как Лена, Яна, Амур, Индигирка, Колыма и другие, а также регистрируется в реках Северной Америки – Колвиль, Маккензи, Сакраменто. В 2001 г. Был зарегистрирован вылов горбуши в р. Пясины.



Рис. 2.2.1 Среда обитания горбуши (лат. *Oncorhynchus gorbuscha*). Зелёный цвет обозначает современные места нереста, оранжевый – места ограниченного нереста, красный – реликтовый ареал, синий – области распространения в морях [10]

Горбуша отдаёт предпочтение в большей степени холодным водам и располагается близ прибрежной зоны или возле устьев рек, по которым пойдёт на нерест вверх по руслу. В большинстве случаев большинство стад аккумулируются в северной части Тихого океана на небольших глубинах, однако во время нагула происходит объединения стад азиатского и американского побережий [64].

Данный вид был интродуцирован в Северной Атлантике, в Белом и Баренцевых морях. Популяции горбуши фиксируются на побережьях Норвегии, Исландии, Швеции, Дании, Британских островов, в нерестовый период распространяется в реках от Мурманска до Ямала.

2.3 Образ жизни тихоокеанской горбуши

Взрослые особи горбуши – самые маленькие из пяти видов тихоокеанских лососей, обитающих в западной части Тихого океана. Горбуша также является наиболее многочисленным из этих видов и составляет значительную долю коммерческой ценности лососёвого промысла во всем мире [64]. Двухлетняя история жизни горбуши приводит к образованию временно изолированных популяций, которые нерестятся либо в чётные, либо в нечётные годы. Горбуша является представителем анадромных, т.е. проходных, видов рыб, жилых форм не образует. Как было отмечено ранее, данный представитель семейства лососёвых растёт и созревает достаточно быстро, поскольку весь жизненный цикл составляет 1,5 года. Половое созревание протекает в морской воде, а нерестится рыба в реках. Иногда нерест происходит в ручьях, которые покрыты морскими приливными водами. Нерестилища горбуши на Севере Америки простираются от центральной Калифорнии до р. Маккензи в арктической Канаде и на азиатской стороне от рек Северной Кореи до рек Лена и Яна и др. Поздней осенью и зимой популяции встречаются в южных частях океанского ареала распространения, ближе к весне, с потеплением, особи начинают перемещаться на север с последующим заходом в нерестовые реки [64]. Нерестовая миграция начинается летом и продолжается до осени, собственно нерест происходит в период с июля по сентябрь.

У горбуши, как у других представителей рода, развит инстинкт возврата в реки, так называемые «родные реки», данный инстинкт имеет название «хоминг», что значит от английского слова дом – home [10]. Однако стоит заметить, что данное чувство у горбуши развито слабее, чем у других тихоокеанских лососей, предполагается, что это связано с тем, что продолжительность пребывания в реках значительно мала. Поскольку имеются сведения захода рыб не только в места, откуда она скатились в море, но в реки, которые далеко удалены от места своего рождения. За этим инстинктом у горбуши наблюдал и проводил исследования ихтиолог из Москвы Кляшторин Л.Б., в своих исследованиях он использовал для полноты картины сведения из разных регионов. Эксперименты проводились путём мечения мальков, с

последующим мониторингом их возврата, такой способ дал основания заключить о высоко развитом чувстве хоминга у горбуши. Исследования начали проводиться ещё в 60-х годах прошлого века, так исследуя побережье Канады, был отмечен высокий возврат производителей в «родные» реки и составил 96,6-99,6% [49]. Эксперимент, проводимый на берегах Аляски, показал, можно сказать, стопроцентный результат, возврат 67 млн. из 67 млн. меченных мальков в разных реках. Но стоит заметить, что возвраты не всегда были такими точными, некоторые специалисты отмечают наличие стрэинга, это обратное явление хомингу, т.е. блуждание. Вопрос «Как особи находят свою реку?» до сих пор остаётся неизученным полностью, однако есть разного рода предположений и аксиом на этот счёт. Так, например, некоторые учёные утверждают, что рыбы используют особенности рельефа дна и течения, другие – ориентир по солнцу и луне [10]. По сравнению с другими видами лососёвых, горбуша все чаще и чаще «сбивается с пути», иначе говоря, блуждает, что демонстрирует менее устойчивые поведенческие реакции на обонятельные сигналы и в меньшей степени чувствительна к изменениям температуры.

Распространение недавних исследований, особенно лососёвых, показало, что рыбы могут использовать магнитное поле Земли не только как источник информации о направлении для поддержания постоянного курса, но и как своего рода карту для определения местоположения в море и для возвращения в родные районы. Несмотря на значительные достижения, многое в магниторецепции у рыб остаётся загадочным [77].

В 2018 г. В Вашингтоне были проведены исследования относительно магнитного перемещения горбуши с целью проверки различает ли молодь два магнитных поля, которые существуют в разных точках их океанического миграционного пути. В ходе эксперимента удалось установить, что горбуша воспринимает картографическую информацию магнитного поля Земли и использует её для ориентации. Ориентация молоди горбуши, которая подверглась воздействию северных и южных магнитных смещений, значительно

различалась, что в свою очередь и послужило основанием заключить, что особи используют «магнитную карту» [58].

В ходе проведения эксперимента была получена картографическая информация ориентирования молоди горбуши, которая представлена в виде рисунка (Рис.2.3.1), где (А) картографическая информация, получаемая из геомагнитного поля на северо-востоке Тихого океана. Цветные полосы указывают общую напряжённость поля; черные линии показывают изолинии угла наклона. Белая звезда указывает место, где горбуша выращивалась и тестировалась. Белыми кружками обозначены местоположения, из которых были получены значения магнитного поля для двух магнитных смещений. Учитывая, что градиенты интенсивности и наклона в этом регионе неортогональны, в зависимости от остроты их чувств, лосось может воспринимать эти магнитные сигналы как отдельные точки или "полосы", простирающиеся на пару сотен километров [58]. Под буквой (Б) представленная карта гипотетического миграционного маршрута горбуши и ориентирование молоди горбуши в ответ на магнитные смещения. Светло-синие стрелки показывают миграционные перемещения горбуши в течение первого года пребывания в море; темно-синие стрелки показывают их гипотетические перемещения в течение второго года. Круговые графики показывают ориентацию молоди горбуши по магнитным полям, которые существуют в соответствующих местах. Треугольники показывают среднее направление особей. Значения нанесены относительно северного магнитного поля (0 град). Средний курс, который молодь горбуши выбрала в ответ на магнитные смещения, совпадает с направлением миграции в тех местах, которые были получены из данных улова и мечения [58].

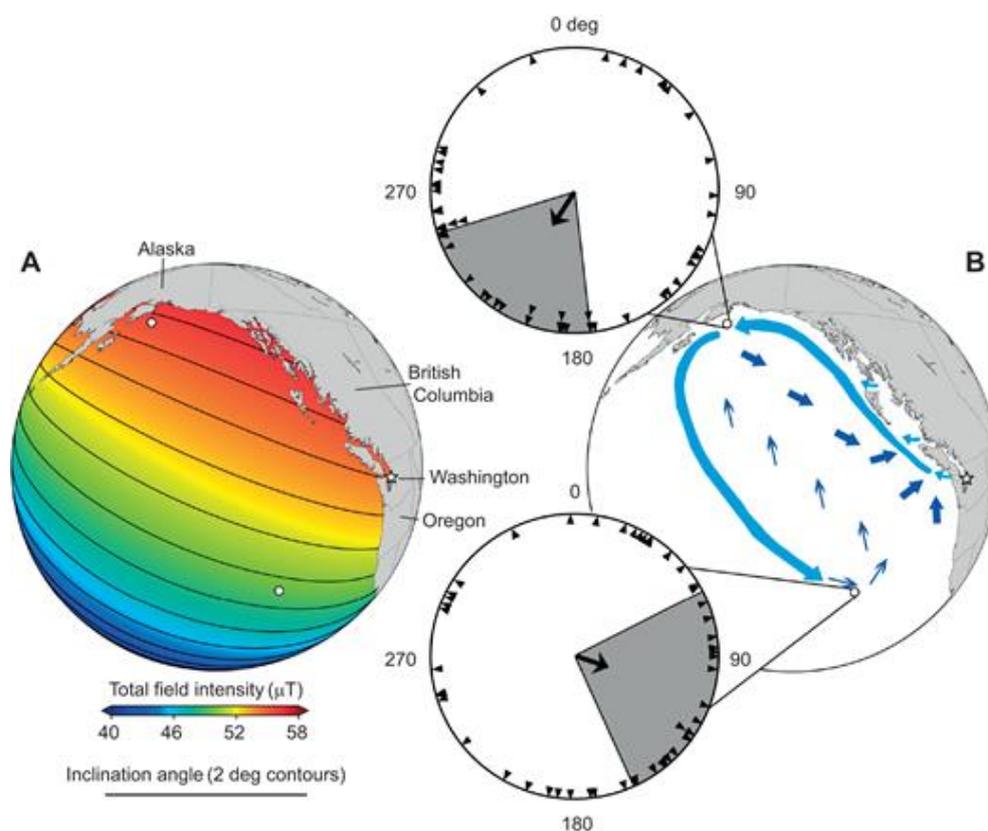


Рис. 2.3.1 Ориентирование молоди горбуши по информации магнитной карты [58]

Океаническая миграция в основном связана с геомагнитным отпечатком. Так если маршрут миграции, основанный на земном магнетизме, запечатлён у смолтов и постсмолтов горбуши по пути в море, то самонаведение в акклиматизированных популяциях должно быть примерно таким же хорошим, как в естественных популяциях [83].

Полученные результаты проводимых исследований дают основание предполагать, что сигналы магнитной карты используются для руководства всей морской миграции у рассматриваемого вида. Этот эксперимент продемонстрировал, что горбуша воспринимает картографическую информацию из магнитного поля Земли и использует её для ориентации [58].

По мере приближения нереста косяки горбуши начинают появляться в заливах и устьях небольших ручьёв и прибрежных водоёмах, находящихся под влиянием крупных рек. По срокам промысла азиатскую горбушу подразделяют на три региональные группы, так миграции в японо-морской группе, включая

западный Сахалин, Приморье и Амур, протекают в июне и июле, в восточно-камчатской группе (в основном по побережью Берингова моря) происходят прибрежные миграции в июле, что касается третьей группы – охотоморской (северо-охотоморское побережье, западная Камчатка, восточная часть о-ва Сахалин, южные Курильские о-ва и Хоккайдо), то миграции этой группы наблюдаются преимущественно в июле-августе.

В Северной Америке в июне не происходит значительной прибрежной миграции горбуши. Заходы в западной Аляске отмечаются в конце июля, а собственно, время нереста приходится на август, чаще всего нерест протекает раньше в северных районах, чем в южных [64].

Входя в пресные водоёмы, рыба перестаёт питаться. В морфологии и физиологии происходят изменения, особенно эти изменения видны у самцов [6]. Так, у самцов изменяется окрас тела, вырастает килеобразный горб, увеличивается в размерах рыло, челюсти имеют более вытянутую форму, а туловище уплощается с боков, данные характеристики и послужили причиной народного названия горбуши в некоторых регионах. Окрас сменяется на тёмно-коричневый на спине, по бокам виднеется красноватый оттенок, кроме изменения окраса в преднерестовых изменениях характерно появление пятен неправильной формы [10]. Что касается самок, то преднерестовые изменения морфологические изменения не такие масштабные, как у самцов, у самок также меняется цвет тела, спина становится тёмного цвета. Больше всего изменения происходят в контексте физиологии, так уменьшается количество жировых отложений, мышечная масса имеет водянистый и дряблый вид, поскольку производители в этот период перестают питаться, в следствие этого происходят изменения в пищеварительной системе, пропадает кормовой инстинкт, желудок с кишечником прекращают выделять ферменты и сжимаются, а печень не вырабатывает желчь [10].



Рис. 2.3.2 Преднерестовые изменения, характерные для самца горбуши [13]

На ход нереста непосредственное влияние оказывают температурные условия, так холодные температуры ускоряют темпы, и нерест протекает в более холодных местах ранее, чем в низовьях рек, где воды теплее из-за поступления морских водных масс. Так же на сроки нереста влияет повышение уровня водотоков, так по мере повышения уровня ускоряется ход икрометания.

Миграционный путь зависит от некоторых показателей, в зависимости от этого может он может иметь различия, на протяжённость влияет значение уровня воды, скорость течения. Мигрируя к местам нереста, производители отдают предпочтение участкам рек со скоростью течения 20-30 см/с [12].

На японском побережье острова Хоккайдо, Япония, самыми южными нерестовыми реками являются реки Тэсио и Титосэ. На тихоокеанском побережье Японии горбуша нерестится вплоть до р. Юраппу на юге Хоккайдо. На Азиатском побережье южным пределом нереста горбуши считают реку Северный Нандай в Северной Корее и реку Тюмень на границе Кореи и США. Самый Южный нерест в Северной Америке происходит в р. Сакраменто, Сан-Лоренцо и других реках северо-центральной Калифорнии, горбуша нерегулярно встречается в ручьях вдоль побережий Вашингтона [64].

В реки азиатского побережья, в частности в р. Амур половозрелые особи мигрируют от прибрежных районов Японии, из Берингова моря стада

ориентированы через Курильские острова на водотоки, расположенные на Камчатке [57].

Горбуша нерестится в быстро текущих ручьях и реках на перекатах, обычно большими группами на одном перекате с галечно-песчаным грунтом при течении 0,2 – 1,0 м/с., иногда бывают случаи, что нерестилища могут располагаться в приливно-отливной зоне и недалеко от устья. Стоит отметить, что самки, прежде чем начать метать икру, обустроивают гнёзда, во время создания гнезда самка держится в водной толще против течения и с головой, направленной вниз. Расчищают грунт они сильными движениями хвоста, после чего раскапывают ямы, параметры обустроенного гнезда могут различаться по размерам, формам, поскольку на данный процесс оказывают влияние масса факторов [57,6,40]. Так, в зависимости от анатомического размера самки может изменяться ширина нерестилища, кроме этого, влияют: скорость течения, глубина, а также что является немаловажным фактором и условием обустройства – состав грунта. Как правило, самки выбирают глубину 0,2 – 0,5 м. с оптимальной температурой 6-14°C, причём в большинстве своём, отдают предпочтение местам у подножия порогов, что определяет повышенное содержание кислорода в буграх. По мере обустройства мест для нереста, производители приступают к икрометанию, обычно рядом с самкой находятся несколько самцов, так по мере откладывания икры, самец поливает её молоками, преимущественно процесс происходит в ночное время суток. Но, прежде чем оплодотворить икру, между самцами происходит конкуренция за право осеменения. Каждая особь откладывает икру порционно в 2-3 гнезда в среднем, что способствует разнообразию генотипов. Плодовитость самок варьирует в диапазоне от 800 до 2400 шт. икринок [6]. Нерест может длиться до 8 дней. После икрометания самки закапывают нерестилище, тем самым образуется так называемый бугор. Производители же после нереста погибают в реках, где протекало икрометание, течение прибывает их к берегам, либо выносит к устью, некоторые, более истощённые, погибают уже на нерестилищах.

Небольшой процент икринок уносится течением, поедаются другими представителями ихтиофауны, часть погибает от механических повреждений и часть остаётся неосеменённым в силу разных причин [6]. Чаще всего икру горбуши поедают ленок, мальма, хариус и другие представители тихоокеанских лососей.

Развитие икры происходит на протяжении 110-130 дней с выживаемостью порядка 60%. Выход личинок начинается в период конец октября – начало января, время выхода во многом определяется местом и сроками нереста [6].

После вылупления молодь быстро мигрирует в море в мае-июне и быстро растёт, совершая обширные кормовые миграции, однако поскольку молодь скатывается в море достаточно рано, из-за суровых климатических условий не исключается вероятность гибели мальков, вплоть до целого поколения. Питание преимущественно ориентировано на личинки насекомых и мелких ракообразных. Первые месяцы после выхода лосося в океан — критический период в их жизненного цикла. Выживание на этой ранней морской фазе в прибрежном океане может в конечном итоге быть ответственным за межгодовую изменчивость и долгосрочные колебания запасов [81]. Выделены ключевые аспекты ранней истории морской жизни, которые, как ожидается, повлияют на рост, здоровье и, в конечном итоге, на выживание молоди рыб:

- Пространственная и временная изменчивость морской среды обитания молоди лосося;
- Влияние условий океана на доступность добычи зоопланктона в пространстве и времени, а также на количество и качество этой добычи зоопланктона;
- Влияние выбора времени, количества и качества добычи на рост молоди лосося;
- Видоспецифическая биология питания и конкурентные взаимодействия молоди лосося;
- Динамика заражения возбудителями и паразитами;

- Как миграционное поведение определяет опыт ранней истории морской жизни;
- Взаимное влияние вышеизложенного на смертность молоди лосося.

Молодь, мигрировавшая в море, демонстрирует сильное стайное поведение в качестве основной защиты от хищников. Стайное поведение ослабевает в период пелагической-морской стадии жизненного цикла, а затем становится снова выраженным по мере приближения производителей к местам нереста [64].

В кормовой базе молоди преобладают ракообразные и разного рода планктон и молодь других рыб, встречается в рационе мелкий бентос, криль (См.Рис.2.3.3).

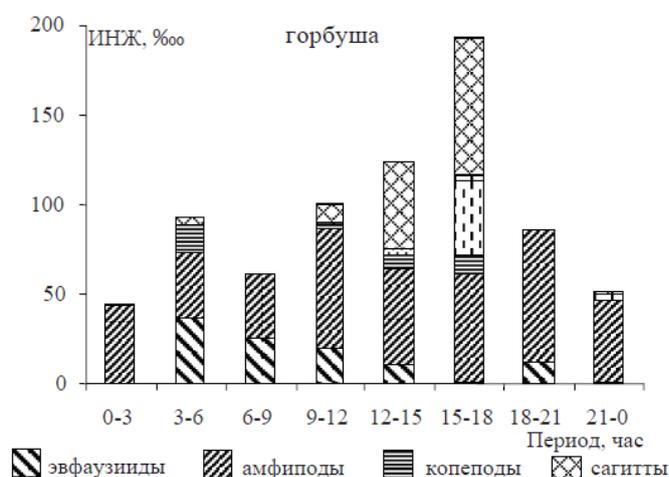


Рис. 2.3.3 Суточная ритмика питания сеголеток в центральной котловине Охотского моря в октябре-ноябре 2012 г. [36]

За периодом скатывания следует морской период, когда рыба покидает прибрежные воды и непосредственно нагуливается в морской толще. В морской период горбуша распределяется по районам, выделяется три района, которые считаются основными, это – западный, центральный и восточный. Собственно, в центральном и западном в большинстве своём аккумулируются стада азиатского происхождения, а восточный район (побережье Америки) концентрирует американские популяции [57].

Нагулявшись в море, пройдя все стадии полового созревания горбуша возвращается в пресноводные водотоки на нерест через год-полтора.

Отличительной особенностью обладает горбуша, на момент вылупления все личинки являются самками, смена пола, в определённом соотношении происходит в период выхода особей из мест нереста, так называемых бугров, на этом этапе личинки становятся самцами [50].

У горбуши выделяют две репродуктивно изолированные популяции, которые раздельно размножаются в чётные и нечётные годы. Эти группы называются «чётные» и «нечётные» линии. Важно отметить, что представители разных популяций имеют существенные отличия и никогда не скрещиваются с рыбами другой линии. [65]. Кроме этого, «чётные» популяции позже заходят на нерест, по численности наблюдается явное отставание от количественного состава «нечётной» линии, также имеются различия в хромосомных наборах линий. Учёные, основываясь на всех уже известных экологических и генетических различиях, формально выделяют эти расхождения в видовые, при условии того, что различия, с точки зрения морфологии, отсутствуют [20].

Изучая видоспецифические особенности горбуши, Овчинников В.В. выделяет ещё одну, давая повторяющиеся в течение некоторого периода вспышки численности популяции и такой же быстрой скоростью впадать в депрессивное состояние относительно количественного состава, отчасти это связано с полугодовым циклом жизни [42].

5 Взаимодействие вселенца с другими гидробионтами

Потенциал колонизации лососёвых зависит не только от изменений условий окружающей среды, но и от воздействия сообщества видов в окружающей среде. Изменение климата потенциально может привести к взаимодействию между тихоокеанским и атлантическим лососем по мере его распространения в арктической экосистеме (Рис. 5.1).

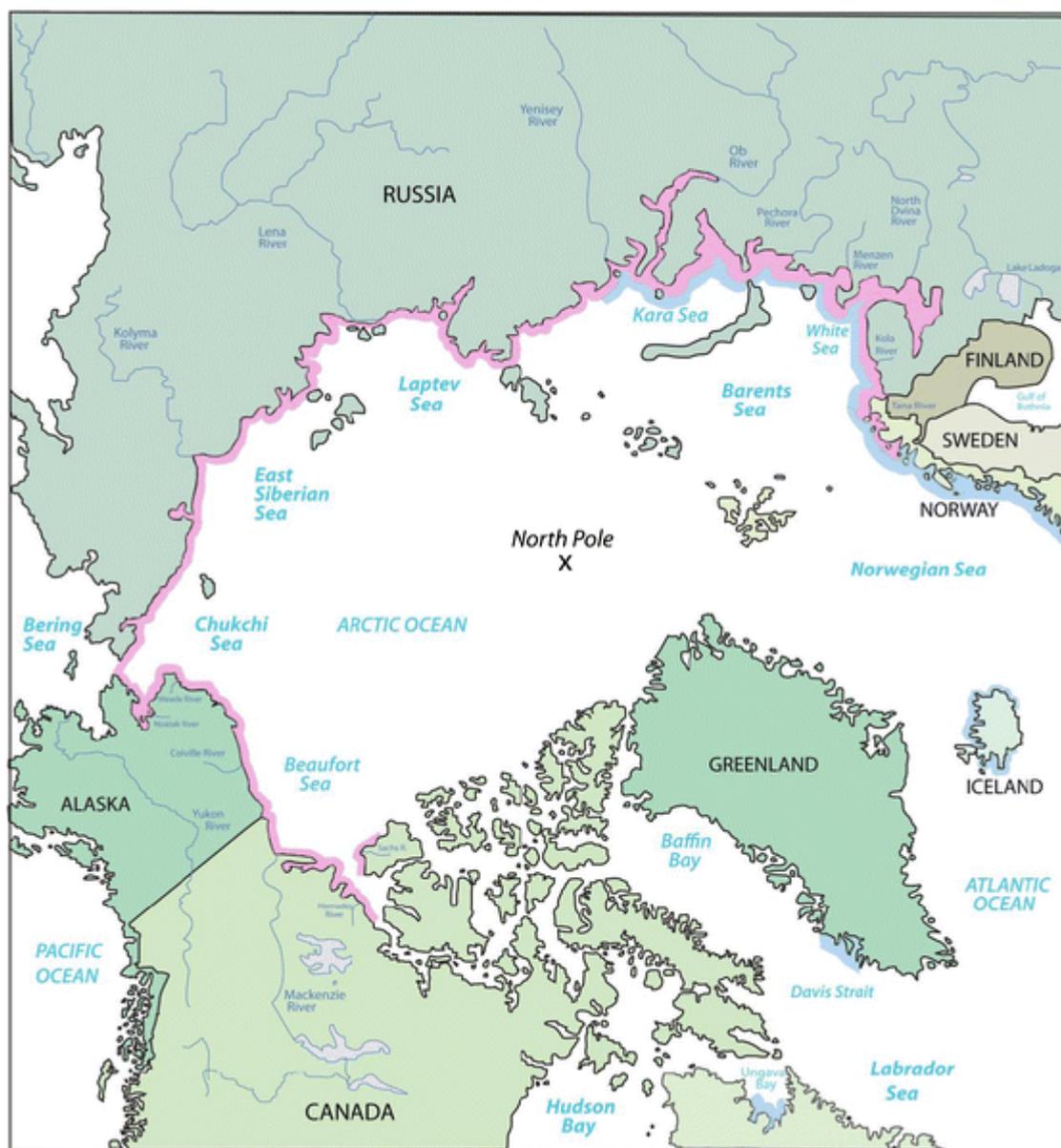


Рис. 5.1. Карта с прибрежным распределением тихоокеанского и атлантического лосося в Северном Ледовитом океане на основе документально

подтверждённых случаев появления анадромного лосося в арктических реках и прибрежных экосистемах [59]

В ходе проведения интродукции возник вопрос, который носит острый характер, речь идёт о конкуренции горбуши – вселенца с атлантическим лососем. Для решения этого вопроса было принято решение о подписании Конвенции о недопущении вселения новых лососёвых видов рыб в места ареалов обитания атлантического лосося в 2005 г. [41]. Многие учёные считают, что на протяжении поколений естественно воспроизведённая горбуша может использовать те же районы, что и атлантический лосось из рек северо-запада России и северной Норвегии. Океаническая среда обитания и морской рацион горбуши в некоторой степени пересекаются с атлантическим лососем в Баренцевом море и Северной Атлантике [83]. Потенциальное взаимодействие будет включать стадию молоди, нереста и предпочтения относительно кормовой базы. Считается, что горбуша очень агрессивна в местах нереста, что может привести к негативному воздействию на атлантического лосося. Подтверждение нападения самцов и самок горбуши на сёмгу, которая находится в местах нереста и готовится к икрометанию, имеет документальное обоснование. Таким образом происходит перемещение атлантического лосося к менее подходящим местам нереста. Перемещение из оптимальных районов содержания негативно сказывается на атлантическом лососе, особенно если это вызывает скопление большого количества в меньших участках рек, где они подвержены термическому стрессу, хищничеству, истощению энергии, передаче патогенов или браконьерству.

Кроме этого, имеются сведения, подтверждающие схожесть рациона питания. Исследуя паразитофауну горбуши, выловленной в р. Кереть, отмечено преобладание трематод, цестод и нематод морского происхождения, передающихся по пищевым сетям, и она аналогична паразитофауне взрослого атлантического лосося, что даёт основание обосновать аналогичность пищевых предпочтений.

Конкурентное преимущество, по оценкам учёных, на стороне тихоокеанского лосося, однако успешная колонизация может в конечном счёте зависеть от адаптации к арктическим средам обитания и особенностей жизненного цикла исследуемого объекта.

Многие учёные обеспокоены уже имеющимся взаимодействием горбуши с атлантического лосося. Массово перемещение горбуши оказывает влияние на атлантического лосося, который находится в местах нереста. В 1995 году было обнаружено, что численное превосходство горбуши имело пагубное воздействие на популяцию сёмги, появление большого количества розового лосося в местах нереста голубого лосося вызвало беспокойство, так как в некоторых случаях горбуша могла вытеснить менее численную популяцию сёмги, что в конечном итоге могло привести к подавлению или к исчезновению атлантического лосося, считаемого ценным видом биологических ресурсов.

Исследователи обращают своё внимание на взаимодействие «розового лосося» с другими гидробионтами, преследуя цель определения воздействия взаимосвязей и взаимодействий на биоразнообразие в акваториях регионов Северной Атлантики.

Заключение

Горбуша – проходной лосось, жизненный цикл преимущественно длится два года. Нерестится откладывает икру на гальке в речных или приливно-отливных зонах. Молодь, появившаяся на свет от прибрежных популяций, лучше адаптируется к морской среде. Процесс нереста происходит с середины июля до конца октября, вылупление икринок обычно протекает с конца декабря до конца февраля. После вылупления аlevины остаются в гравии до тех пор, пока не будет поглощён желточный мешок. После чего они мигрируют в море, но в начале миграции мальки могут некоторое время оставаться в прибрежных водах, прежде чем отправиться нагуливаться в открытое море.

С 1956 года были начаты работы по интродукции горбуши в бассейны Белого и Баренцева морей. Этот процесс проходит в два этапа. Первый этап, который продолжался с 1956 по 1984 гг., можно считать неудачным, поскольку возвраты не характеризовались стабильными и значительными по количественному составу по ряду объективных причин. Однако, второй этап, начиная с 1985 года и до настоящего времени, показывает положительные результаты в отношении численности подходов горбуши.

После вселения донорской популяции в акватории водоёмов Европейского Севера, горбуша постепенно создала естественные популяции, как в России, так и в других странах, таких как Норвегия, Швеция и Дания. Современная популяция горбуши в северо-восточной Атлантике обусловлена началом проведения второго этапа интродукции в 1985 году из р. Ола Магаданской области. Результатом второго этапа явилось появление самовоспроизводящейся популяции нечётной линии, которая охватывает более восемнадцати поколений и продолжает существовать до сегодняшнего дня.

Было обнаружено, что «беломорская» горбуша отличается от исходной магаданской популяции. Интродуцированная горбуша имеет больший вес и высокую плодовитость, чем донорская популяция, что подтверждает наличие отбора и наследственных изменений в популяции после трансплантации. Кроме того, наблюдаются важные изменения в миграции мальков и размерности

взрослой рыбы. За последние десятилетия отмечено увеличение в весе с 1,3 до 1,9 кг, что подтверждает наличие значительных фенологических изменений в популяции.

Горбуша является одним из пластичных видов лососёвых, что делает её более способной адаптироваться к изменениям окружающей среды. Изучение её экологии требует широкого анализа, включающий знания и данные не только Тихоокеанского региона, но и отчёты об исходном населении в западной части России. В сравнении с другими представителями семейства лососёвых, научные знания о горбуше относительно ограничены, это связано, в частности с их меньшей экономической ценностью, по сравнению с атлантическим лососем, чавычой, неркой, кижучом и другими лососёвыми. По мнению учёных, лосось уже находится на пути быстрой адаптации к новым условиям обитания в Европе. В настоящее время количественная динамика горбуши в Атлантическом океане циклична. Нечётная линия имеет большую численность, чем чётная, но нельзя исключать, что в будущем и чётная линия будет многочисленной.

Медленное развитие превратилось в быстрое, регистрировалось повсеместное увеличение распространения численности горбуши в Северной Атлантике в 2017. В последующие годы численность сохраняла высокий уровень, особенно велико значение было в акватории Белого моря. В 2021 году было зафиксировано ещё более существенное возрастание популяции.

Горбуша распространилась во многие реки северной и южной Европы, восточного побережья Канады, Исландии и даже Гренландии, что подтверждается данными по уловам в 2017 году. Удалённость некоторых рек, где регистрировались заходы интродуцента, составляла порядка 5000 км от Белого моря, что, собственно, демонстрирует огромный потенциал повсеместного распространения вида по всей Северной части Атлантического океана, а также в Северный Ледовитый океан.

Ключевую роль в размерности ареала обитания играют факторы неживой природы. Кроме того, значительное влияние сказывается на формировании

различных биолого-промысловых характеристик изучаемых водных объектов. Что касается биотических факторов, то они играют второстепенную роль в колебаниях численности популяции.

Основное влияние на выживание, развитие, скат в открытое море, рост, созревание горбуши в морской период нагула оказывают термические условия в первый период нагула и срок миграции в морское пространство, а также время наступления осенне-зимнего похолодания.

Гидрологический режим рек основных районов распространения и воспроизводства интродуцента на Европейском Севере наиболее близок к условиям нативного ареала, расположенного в северной части Охотского моря.

Изменение климата приводит к увеличению сроков нереста, ускоренному развитию икры, к более раннему наступлению миграций, сдвигам ареала обитания, что, в свою очередь, может способствовать несоответствиям уровня добычи и продуктивности популяции в новом ареале обитания.

По результатам проведённого корреляционного анализа и множественной линейной регрессии наиболее значимыми факторами, оказывающими влияние на динамику численности популяции горбуши в пределах Белого и Баренцева морей, являются термический режим и вселение заводской молоди в реки Европейского Севера.

Практические рекомендации

Вторжение горбуша в атлантические бассейны в конечном итоге является масштабным экологическим экспериментом и одним из первых примеров серьёзного изменения фауны в Северной части Атлантического океана, которая уже переживает быстрое изменение под воздействием других антропогенных факторов.

Освоение лососем арктических мест обитания происходит с участием человека и без него. Наилучшей стратегией сохранения может быть мониторинг расширения ареала и эволюция генетического и фенотипического разнообразия горбуши в естественных условиях Арктики, а также поддержка усилий по сохранению структуры популяции в быстро деградирующих, сильно фрагментированных группах. Будущее тихоокеанского лосося будет зависеть от скорости изменения и направления условий обитания, показателей жизнедеятельности, лежащих в основе физиологической адаптации и потенциала роста, масштабов циклов колонизации, а также от политики управления в области сохранения вида. Сам по себе анализ изменения климата не позволит точно предсказать конечный ареал обитания горбуши в Арктическом регионе по причине имеющихся сложностей адаптивных реакций и биологических взаимодействий, влияющих на успех колонизации. Мало вероятно, что какое-либо экстремальное событие или явление, связанное с изменением климата. Будет предопределять успех или неудачу горбуши в Арктике. Адаптация к арктическим условиям обитания, вероятнее всего будет эпизодической и распределённой по разным временным и пространственным масштабам. Любое изменение в распределении не останется без последствий для арктических экосистем, но отделить последствия расширения ареала горбуши от общих изменений в сообществах, вызванных климатом, будет сложно, поскольку в Арктике уже происходит изменение сложной динамики границ и имеются ограниченные исходные данные. Необходим многогранный подход, который свяжет физические, экологические факторы с расширением ареала обитания лосося на видовом, популяционном и индивидуальном уровнях.

Траектория развития горбуши в пределах Северной Атлантики в ближайшие годы будет являться предметом для моделирования, поскольку уже в настоящее время имеется необходимость в понимании дальнейшего распространения горбуши и увеличения границ ареала, что позволит считать этот вид более заметным и значимым элементом морских и пресноводных экосистем в Арктическом регионе.

Полученные сведения могут лечь в основу разработки стратегий по сохранению биологического разнообразия и рационального использования водных биологических ресурсов в Белом и Баренцевом морях. Однако имеющиеся знания о потенциальном воздействии изучаемого вида на местные экосистемы недостаточны, что является ограничением возможности для обоснованной подготовки и принятия мер со стороны заинтересованных сторон. Необходимо обобщение литературных данных о горбуше на разных стадиях развития её жизненного цикла в естественном ареале обитания, а также об акклиматизированной на Европейском Севере с целью лучшего понимания потенциальных угроз, создаваемых интродуцентом в Арктическом регионе.

Возникает вопрос об окончании натурализации горбуши в акватории Белого и Баренцева морей. Завершение натурализации – возникновение более устойчивой самовоспроизводящейся популяции. Данный вопрос имеет решение при условии продолжения всестороннего мониторинга. Помимо натурализации важен вопрос влияния горбуши на состояние и естественное воспроизводство атлантического лосося. Поскольку у проекта по акклиматизации горбуши изначально был ряд недостатков, главный из которых – не изученность вопроса взаимоотношений горбуши с сёмгой, кроме того, не было предусмотрено мнение и реакция соседних стран и международных организаций.

Проблема взаимоотношений между горбушей и атлантическим лососем заключается в том. Что они используют одни и те же места для нереста. Горбуша предпочитает нереститься в местах с грунтом меньшим по размерности, но таких мест в районе интродукции довольно мало, поэтому конкуренция за места икротетания имеет быть в данной ситуации. Кроме конкуренции за

нерестилища, между молодью горбуши и сёмги может возникнуть пищевая конкуренция. В связи с этим также необходимо проводить мониторинг по выявлению какого-либо влияния и отслеживать состояние популяции этих двух видов. Существует необходимость принятия решения о дальнейшем статусе «атлантической» горбуши по той причине, что имеется существенное количество проблем, возникших в результате акклиматизации.

Имеется необходимость в принятии мер по защите и восстановлению местообитаний для уязвимых видов, а также в привлечении финансирования из федерального бюджета на проведение исследований.

Необходимо проведение научных исследований и мероприятий по мониторингу изменений, протекающих в популяциях горбуши, что будет включать охрану и восстановление мест обитания, контроль за их численностью, прогнозирование в целях обеспечения экологической безопасности, в Арктике. Проведение исследований способствует привлечению общественности к вопросам охраны окружающей среды и поможет решить другие экологические проблемы. Акклиматизация - проект, который является важным шагом в сохранении и увеличении биологического разнообразия Белого моря.

Список использованных источников

1. Агапов В.С. Биология горбуши *Oncorhynchus Gorbusha Walbaum* интродуцированной на европейский север СССР: Автореф. дис. на соиск. учен. степ. канд. биол. наук: (03.00.10) / ВНИИ мор. рыб. хоз-ва и океанографии. – М., 1987. – 23 с.
2. Алексеев М.Ю., Ткаченко А.В. Распространение, эффективность нереста и возможность промысла интродуцированной горбуши (*Oncorhynchus gorbusha Walbaum*) в Мурманской области. – Полярный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии им. Н.М. Книповича. 2019. – 12 с.
3. Атлас СССР. - Москва: Главное управление геодезии и картографии при Совете министров СССР, 1983.
4. Бабков А.И., Голиков А.Н. Гидробиокомплексы Белого моря. Ленинград: Изд. Зоол. ин-та РАН, 1984. 104 с.
5. Биологическое загрязнение Баренцева моря [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://pandia.ru/text/78/143/61941.php> – (Дата обращения 03.04.2023)
6. Биологическое обоснование искусственного воспроизводства горбуши на Камчатке [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://www.ref.by/refs/10/055794/1.html> – (Дата обращения 02.09.2023)
7. Булавина А.С. Воздействие материкового стока на водные массы заливов Белого и юго-востока Баренцева морей. Мурманск, 2020. - 184 с.
8. Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Т. 1. Баренцево море. Вып. 1. Гидрометеорологические условия. Л.: Гидрометеиздат, 1990. 280 с.
9. Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Т. 2. Белое море. Вып. 1. Гидрометеорологические условия. Л.: Гидрометеиздат, 1991а. 240 с.
10. Горбуша (*Oncorhynchus gorbusha*) [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://www.cnsnb.ru/AKDiL/0023/base/k0420001.shtm> – (Дата обращения 04.03.2023)

11. Горбуша [Электронный ресурс]. Режим доступа <https://poklevka.com/ryby/142-gorbusha.html> – (Дата обращения 02.03.2023)
12. Горбуша [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://fishinginrus.ru/stati/nakhlyst/ikhtiologiya/1991> – (Дата обращения 15.09.2023)
13. Горбуша [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://oxotskoe.arktifiksh.com/index.php/ryba-okhotskogo-morya/76-gorbusha> – (Дата обращения 15.09.2023)
14. Гордеев И.И., Прусов С.В., Торцев А. М., Боркичев В.С., Беляев В. А. Европейская горбуша — угроза или преимущество? Материалы I Международной научно-практической конференции (28-29 марта 2023 г., г. Москва), ФГБНУ «ВНИРО» / Под редакцией Колончина К.В., Булатова О.А., Харенко Е.Н., Трубы А.С. М.: Изд-во ВНИРО, 2023. с. 108-114.
15. Гордеева Н. В., Салменкова Е.А. Результаты генетического и морфоэкологического исследования горбуши, акклиматизированной на Европейском Севере России // Материалы конференции "Генетика, селекция, гибридизация, племенное дело и воспроизводство рыб", СПб, 2013. С. 136–144.
16. Гордеева Н.В. Беломорская горбуша: итоги и перспективы акклиматизации// «Рыбное хозяйство». 2010. № 5. С. 65-67.
17. Гордеева Н.В., Салменкова Е.А., Алтухов Ю.П. Сравнительный анализ акклиматизации четной и нечетной линии горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в бассейне Белого моря по данным морфологии и популяционной генетики// Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря. Материалы IX международной конференции 11-14 октября 2004 г., Петрозаводск: 2005. С. 76-80.
18. Гриценко О.Ф., Бакштанский Э.Л. Перспективы акклиматизации тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus*// Труды ВНИРО. 1975. Т. 106. С. 114–122.

19. Дальневосточный лосось Белого моря (Горбуша) <https://varzuga.su/o-gorbushe/> 29.09.2023
20. Дорофеева Е.А., Алексеев А.П., Кулачкова В.Г. Актуальные проблемы акклиматизации горбуши в Белом море// Материалы IX международной конференции 11-14 октября 2004., Петрозаводск, Карелия, Россия. – Петрозаводск, 2005. – С. 105-109.
21. Дорофеева Е.А., Алексеев А.П., Зеленников О.В. Иванова Т.С. Акклиматизация дальневосточной горбуши в бассейне Белого моря: итоги и перспективы/ Зоологический институт. Отчетная научная сессия по итогам работ 2003 г. – СПб., 2004. – С. 24-25.
22. Дягилев С.Е., Маркевич Н.Б. Разновременность созревания горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) четных и нечетных лет как основной фактор, определивший различные результаты ее акклиматизации на севере Европейской части СССР// «Вопросы ихтиологии». 1979. Т. 19, вып. 2. С. 230–245.
23. Житний Б.Г. Биологические ресурсы Белого моря. Теоретические и прикладные основы их восстановления и рационального использования: Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук. – Москва. 2005 – 56 с.
24. Зеленников О.В. К вопросу об изменении горбуши после ее интродукции в бассейн Белого моря. Комплексные исследования в рыбохозяйственной отрасли // Материалы VII Международной научно-технической конференции студентов, аспирантов и молодых ученых. Дальневосточный государственный технический рыбохозяйственный университет. Владивосток, 2022. С. 66-69.
25. Зубченко А., Кузьмин Д. Состояние запасов и управление промыслом горбуши на севере России// Материалы международного семинара по обмену знаниями между экспертами, органами управления и обладателями прав на рыболовство в Норвегии, России и Финляндии «Горбуша в Баренцевом регионе». ПИНРО-Мурманск. – С. 22.

- 26.Зубченко А.В., Ткаченко А.В., Алексеев М.Ю., Самохвалов И.В. Новые данные о биологии и численности горбуши *Oncorhynchus gorbusha* (Walbaum) в водоёмах Кольского п-ова. – Сборник материалов II научной конференции «Водные биологические ресурсы России: состояние, мониторинг, управление». Петрозаводск, 2022. С. 21-25
- 27.Иванов А.П. Рыбоводство в естественных водоёмах. / А.П. Иванов. – М.: Агропромиздат, 1988. – 366 с.
- 28.Иешко Е.П., Митенев В.К. Паразитофауна горбуши *Oncorhynchus gorbusha* (Walbaum, 1792) в реках водосборного бассейна Белого и Баренцева морей// Материалы международного семинара по обмену знаниями между экспертами, органами управления и обладателями прав на рыболовство в Норвегии, России и Финляндии «Горбуша в Баренцевом регионе». ПИНРО-Мурманск. – С. 14-15.
- 29.Исаев А.И., Карпова Е.И. Рыбоводство. М.: Агропромиздат. 1991. – 96 с.
- 30.Камышная М.С., Смирнов А.И. Воспроизводство горбуши, интродуцированной в бассейны Баренцева и Белого морей// Современные проблемы ихтиологии. М.: Наука, 1981. С. 196–225.
- 31.Карпевич А.Ф., Агапов В.С., Магомедов Г.М. Акклиматизация и культивирование лососевых рыб – интродуцентов. М.: ВНИРО. 1991. 208 с.
- 32.Кудерский Л.А. Работы по акклиматизации горбуши *Oncorhynchus gorbusha* (Walbaum, 1792) в России// Материалы IX международной конференции 11-14 октября 2004., Петрозаводск, Карелия, Россия. – Петрозаводск, 2005. – С. 172-183.
- 33.Кудерский Л.А. Работы по акклиматизации горбуши *Oncorhynchus gorbusha* (Walbaum, 1792) в России // Материалы IX международной конференции 11-14 октября 2004., Петрозаводск, Карелия, Россия. – Петрозаводск, 2005. С. 172-183.
- 34.Кудерский Л.А., Бакштанский Э.Л., Леонтович Д.П., Петренко Л.А., Шуркс Э.Д. Работы по акклиматизации дальневосточных лососей в

- бассейнах Баренцева и Белого морей// Труды Карельского Отделения ГосНИОРХ. 1968. Т. 5. Вып. 2. С. 34-69.
35. Кузьмин Д. Горбуша и взаимодействие с эндемичными видами-конкурентами, эпидемиология и другие аспекты// Материалы международного семинара по обмену знаниями между экспертами, органами управления и обладателями прав на рыболовство в Норвегии, России и Финляндии «Горбуша в Баренцевом регионе». ПИНРО-Мурманск. – С. 13.
36. Лаженцев А.Е., Мазникова О.А. Сеголетки горбуши и кеты южной части охотского моря в позднеморской период (август-октябрь 2012 г.). Распределение, питание, закономерности роста. Известия ТИНРО, 2014 – Т. 176. – С. 51-61
37. Лоенко А.А., Берестовский Е.Г., Лысенко Л.Ф., Неклюдов М.Н. Горбуша в реках Кольского полуострова// Виды-вселенцы в европейских морях России. Апатиты: КНЦ РАН. 2000.
38. Национальный атлас России [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://национальныйатлас.рф/cd1/322-323.html> – (Дата обращения 07.09.2023)
39. Нерест горбуши на реке Умба: сроки и особенности [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://investim.guru/gaydy-i-sovety/nerest-gorbushi-na-reke-umba-sroki-i-osobennosti> – (Дата обращения 27.09.2023)
40. Никольский Г.В. Частная ихтиология. М.: Высшая школа, 1971. – 468 с.
41. Новосёлов А.П. Новые виды рыб в водоёмах Европейского Северо-Востока России // Экология, № 6, 2020. С. 457-464.
42. Овчинников В.В., Смирнов А.А., Волобуев В.В. Основные промысловые рыбы Магаданской области: биология, экология, запасы, уловы. – Магадан. 2018. – 156 с.
43. Отчет о горбуше в белом море 2023: новости, прогнозы, подводная экосистема [Электронный ресурс]. Режим доступа:

- <https://dagac.ru/posty/otchet-o-gorbushe-v-belom-more-2023-novosti-prognozy-podvodnaya-ekosistema.html> – (Дата обращения 23.09.2023)
44. Павлов Д.С. Полиморфизм смолтов горбуши *Oncorhynchus gorbusha* в реке Индера (Кольский полуостров) // Материалы международного семинара по обмену знаниями между экспертами, органами управления и обладателями прав на рыболовство в Норвегии, России и Финляндии «Горбуша в Баренцевом регионе». Институт экологии и эволюции РАН имени А.Н. Северцова. – С. 6.
45. Павлов С.Д., Шарманкин В.А., Габаев Д.Д. Результаты акклиматизации дальневосточной горбуши в Европе и о стабилизации уловов // Рыбное хозяйство, №2, 2014. С. 85-88.
46. Рафиков Р.Р., Захаров А.Б. Горбуша *Oncorhynchus gorbusha* (Walbaum, 1792) в реках Европейского северо-востока России // Вестник ИБ КОМИ НЦ УрО РАН, №2, 2019. С. 16-20.
47. Рюне Муладаль. Нерестовые запасы анадромных лососевых рыб в Северной Норвегии в контексте вопроса о горбуше// Материалы международного семинара по обмену знаниями между экспертами, органами управления и обладателями прав на рыболовство в Норвегии, России и Финляндии «Горбуша в Баренцевом регионе». «Нетюртенестер и Норд»/«БаренцБио». – С. 10.
48. Салменкова Е.А. Механизмы хоминга лососевых рыб // Успехи современной биологии. Т. 136. № 6. 2016. С. 593-607.
49. Самая загадочная из лососей – горбуша [Электронный ресурс]. Режим доступа: http://www.npacific.ru/np/magazin/2-98_r/np6009.htm – (Дата обращения 14.09.2023)
50. Смирнов А.И. Биология размножения и развитие тихоокеанских лососей. М.: Изд-во МГУ, 1975. 335 с.
51. Стейнар Кристерсен. Промыслы лосося в Финнмарке// Материалы международного семинара по обмену знаниями между экспертами, органами управления и обладателями прав на рыболовство в Норвегии,

- России и Финляндии «Горбуша в Баренцевом регионе». Уголье Финнмарк (Finnmarkseiendommen/ FeFo). – С. 8-9.
52. Степатьян О.В. Влияние нефтяного загрязнения на макрофиты Баренцева, Черного, Азовского и Каспийского морей в условиях современных климатических изменений. Ростов н/Дону, 2020. 265 с.
53. Толстикова А.В. Изменчивость температуры поверхностного слоя Белого моря. – М.: ГЕОС, 2016. 212 с.
54. Физическая карта Баренцева моря. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://barenzevo.arktifik.com/karty-barentseva-morya/fizicheskaya-karta-barentseva-morya> – (Дата обращения 12.09.2023)
55. Филатов Н. Н., Тержевик А. Ю. Белое море и его водосбор под влиянием климатических и антропогенных факторов. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. 349 с.
56. Хованский И.Е. Акклиматизация северо-охотоморской горбуши на Европейском Севере// «Рыбное хозяйство». 2000, № 2. С. 38-39.
57. Шунтов В.П., Радченко В.И., Лапко В.В., Полтев Ю.Н. Распределение лососей в западной части Берингова моря и сопредельных водах Тихого океана // Вопр. Икhtiологии, 1993. – Т.33, вып. 3. – С. 337-347.
58. A sense of place: pink salmon use a magnetic map for orientation [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://journals.biologists.com/jeb/article/223/4/jeb218735/223839/A-sense-of-place-pink-salmon-use-a-magnetic-map> – (Дата обращения 14.09.2023)
59. Adaptive strategies and life history characteristics in a warming climate: Salmon in the Arctic? [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://link.springer.com/article/10.1007/s10641-012-0082-6/figures/1> – (Дата обращения 23.10.2023)
60. Adger WN, Arnell NW, Tompkins EL (2005) Successful adaptation to climate change across scales. *Glob Environ Chang* 15:77–86
61. Alkire MB (2010) Differentiating freshwater contribution and their variability to the surface and halocline layers of the Arctic and subarctic seas.

- [Электронный ресурс]. Режим доступа:
https://ir.library.oregonstate.edu/concern/graduate_thesis_or_dissertations/jd4731705 – (Дата обращения 18.09.2023)
62. Berger, V., Dahle, S., Galaktionov, K., Kosobokova, X., Naumov, A., Rat'kova, T., Savinov, V., T., S. White Sea. Ecology and Environment. St-Petersburg-Tromso, 2001. 157 p.
63. Broennimann O, Treier UA, Muller-Scharer H, Thuiller W, Peterson AT, Guisan A (2007) Evidence of climatic niche shift during biological invasion. *Ecology Letters* 10(8):701-709
64. C. Groot, L. (1991) Margolis Pacific Salmon Life Histories. UBC Press, 393 p.
65. Cowx, I. G. (2019). Risk assessment of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*). GB Non-native Species Secretariat orientation [Электронный ресурс]. Режим доступа:
www.nonnativespecies.org/assets/Uploads/Oncorhynchus_gorbuscha_pink_salmon_RA-1.pdf – (Дата обращения 18.09.2023)
66. David Gremillet, Sebastien Descamps (2023) Ecological impacts of climate change on Arctic marine megafauna. *Trends in Ecology and Evolution* 38(8)773-783
67. Dunlop, K., Eloranta, A. P., Schoen, E., Wipfli, M., Jensen, J. L. A., Muladal, R., & Christensen, G. N. (2021). Evidence of energy and nutrient transfer from invasive pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) spawners to juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*Salmo trutta*) in northern Norway. *Ecology of Freshwater Fish*, 30, 270–283
68. Pink salmon distribution in Sweden The calm before the storm? [Электронный ресурс]. Режим доступа:
https://www.researchgate.net/publication/362717679_Pink_salmon_distribution_in_Sweden_The_calm_before_the_storm – (Дата обращения 18.09.2023)

69. Eliasen, K., Johannesen, U. V. (2021). The increased occurrence of *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) in The Faroe Islands. *BioInvasions Records* 10(2):390-395
70. Falk-Peterson S, Pavlov V, Timofeev S, Sargent JR (2006) In: Orback JB, Kallenbor R, Tombre I (eds) *Arctic Alpine ecosystems and people in a changing environment*. Springer Verlag, Berlin 147–166
71. García-Ramos G, Rodríguez D (2002) Evolutionary speed of species invasions. *Evolution* 56:661–668
72. Irvine JR, Macdonald RW, Brown RJ, Godbout L, Reist JD, Carmack EC (2009) Salmon in the Arctic and how they avoid lethal low temperatures. *N Pac Anadromous Fish Comm Bull* 5:39–50
73. John D. Armstrong, Colin W. Bean, Alan Wells (2018) The Scottish invasion of pink salmon in 2017 3:8-11
74. John Iwan Jones (2023) Evidence of potential establishment of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* in Scotland, *Journal of Fish Biology* 102 (3):721-726
75. Jonsson B, Jonsson N (2009) A review of the likely effects of climate change on anadromous Atlantic salmon *Salmo salar* and brown trout *Salmo trutta*, with particular reference to water temperature and flow. *J Fish Biol* 75:2381–2447
76. Litzow MA, Ciannelli L (2007) Oscillating trophic control induces community reorganization in a marine ecosystem. *Ecol Lett* 10:1124–1134
77. Magnetoreception and magnetic navigation in fishes: a half century of discovery [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/35031832/> – (Дата обращения 14.09.2023)
78. Metcalfe NB (2011) The interaction between behavior and physiology in determining life history patterns in Atlantic salmon. *Can J Fish Aquat Sci* 55(S1):93–103
79. Moss JH, Murphy JM, Farley EV Jr, Eisner LB, Andrews AG (2009) Juvenile pink and chum salmon distribution, diet, and growth in the northern Bering and Chukchi seas. *N Pac Anadromous Fish Comm Bull* 5:191–196

80. Nielsen J, Rosing-Asvid A, Meire L, Nygaard R. (2020) Widespread occurrence of pink salmon (*Oncorhynchus gorbusha*) throughout Greenland coastal waters. *J Fish Biol.*; 96(6):1505-1507
81. Pacific Salmon Ecology [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://pelagicecosystems.oceans.ubc.ca/research/juvenile-salmon-survival/> – (Дата обращения 18.09.2023)
82. Pankhurst NW, King HR (2010) Temperature and salmonid reproduction: implications for aquaculture, *J Fish Biol* 76:69–85
83. Pink salmon in Norway: the reluctant invader [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://link.springer.com/article/10.1007/s10530-018-1904-z> – (Дата обращения 23.10.2023)
84. Prospects for the future of pink salmon in three oceans: From the native Pacific to the novel Arctic and Atlantic [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/faf.12760> – (Дата обращения 23.10.2023)
85. Prowse TD, Wrona FJ, Reist JD, Gibson JJ, Hobbie JE, Lévesque LMJ, Vincent WF (2009) Climate change effects on hydroecology of Arctic freshwater ecosystems. *Ambio* 35:347–380
86. Sandlund, O.T., Berntsen, H.H., Fiske, P. et al. (2019). Pink salmon in Norway: the reluctant invader. *Biol Invasions* 21:033–1054
87. Sherman K. A global movement toward an ecosystem approach to management of marine resources / K. Sherman, M. Sissenwine, V. Christensen, A. Duda, G. Hempel, C. Ibe, S. Levin, D. Llunch-Belda, G. Matishov, J. McGlade, M. O’Toole, S. Seitzinger, R. Serra, H.-R. Skjoldal, Q. Tang, J. Thulin, V. Vandeweerd, K. Zwanenburg // *Marine Ecology – Progress Series*. – 2005. – Vol. 300. – С. 275-279.
88. Staveley, T. A. B. , & Ahlbeck Bergendahl, I. (2022). Pink salmon distribution in Sweden: The calm before the storm? *Ecology and Evolution*, 12, e9194. [10.1002/ece3.9194](https://doi.org/10.1002/ece3.9194)

- 89.96. Stroeve J, Serreze M, Drobot S, Gearheard S, Holland M, Maslanik J, Meier W, Scambos T (2008) Arctic sea ice extent plummets in 2007. *EOS Trans* 89:13–14
90. Tor A. Mo, Eva B. Thorstad, Odd T. Sandlund, Henrik H. Berntsen, Peder Fiske, Ingebrigt Uglem (2018) The pink salmon invasion: a Norwegian perspective, *Journal of Fish Biology* 93 (1):5-7
91. Thomas Staveley, Ida Ahlbeck Bergendahl (2022) Pink salmon distribution in Sweden The calm before the storm? *Ecology and Evolution* 12(8):1-5
92. Unprecedented widespread occurrence of Pink Salmon *Oncorhynchus gorbuscha* in Ireland in 2017 [Электронный ресурс]. Режим доступа: https://www.researchgate.net/publication/332782266_Unprecedented_widespread_occurrence_of_Pink_Salmon_Oncorhynchus_gorbuscha_in_Ireland_in_2017 – (Дата обращения 18.09.2023)
93. Welch DW, Ishida Y, Nagasawa K (1998) Thermal limits and ocean migrations of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*): long term consequences of global warming. *Can J Fish Aquat Sci* 55:937–948
94. Wrona FJ, Prowse TD, Reist JD, Hobbie J, Lévesque MJ, Vincent WF (2006) Climate impacts on Arctic freshwater ecosystems and fisheries: background, rationale and approach of the arctic climate impact assessment (ACIA). *Ambio* 35:326–329
95. Официальный сайт ВНИРО [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://www.vniro.ru/ru/> – (Дата обращения 07.10.2023)
96. Официальный сайт ЕСИМО [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://esimo.ru/portal/> – (Дата обращения 09.10.2023)
97. Официальный сайт ЦУРЭН [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://tsuren.ru/> – (Дата обращения 07.10.2023)
98. Официальный сайт ФАО [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://www.fao.org/fisheries/ru/> – (Дата обращения 05.10.2023)
99. Официальный сайт Федеральное агентство по рыболовству [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://fish.gov.ru/> – (Дата обращения 05.10.2023)

100. Официальный сайт NASA рыболовству [Электронный ресурс].
Режим доступа: <https://www.nasa.gov/> – (Дата обращения 01.10.2023)
101. Официальный сайт ICES [Электронный ресурс]. Режим доступа:
<https://www.ices.dk/Pages/default.aspx> – (Дата обращения 04.10.2023)
102. Официальный сайт NASCO [Электронный ресурс]. Режим доступа:
<https://www.nasco.com/> – (Дата обращения 06.10.2023)