

Магаданский филиал Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии» (ФГБНУ «ВНИРО» («МагаданНИРО»))

На правах рукописи

Изергин Лев Игоревич

**БИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ, ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ
И МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ КАРТИНА КРОВИ МОЛОДИ КЕТЫ
(ONCORHYNCHUS KETA, 1792) В УСЛОВИЯХ СМЕНЫ ТИПА ЭСТУАРИЯ
(НА ПРИМЕРЕ Р. ОЛА, ТАУЙСКАЯ ГУБА ОХОТСКОГО МОРЯ)**

03.02.06 – Ихтиология (биология)

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель
д.б.н. А.А. Смирнов

Петропавловск-Камчатский – 2020

Оглавление

ВВЕДЕНИЕ	3
ГЛАВА 1. ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ МОЛОДИ ЛОСОСЕВЫХ В ЭСТУАРНО-ПРИБРЕЖНЫЙ ПЕРИОД (ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР)	11
1.1. Распределение молоди в прибрежье	11
1.2. Факторы, влияющие на распределение молоди	13
1.3. Факторы, влияющие на выживаемость молоди в прибрежье	17
1.4. Система крови и гемопоэз костистых рыб	21
1.5. Смолтификация лососевых	28
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ	38
ГЛАВА 3. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И БИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ МОЛОДИ КЕТЫ В ЭСТУАРИИ СОБСТВЕННО ЛАГУННОГО ТИПА	46
3.1. Абиотические показатели исследуемой акватории	46
3.2. Длина и масса тела молоди кеты	51
3.3. Анализ динамики уловов молоди кеты	57
ГЛАВА 4. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И БИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ МОЛОДИ КЕТЫ В ЭСТУАРИИ, СМЕНИВШЕМ ТИП С «СОБСТВЕННО ЛАГУННОГО» НА «СОБСТВЕННО МОРСКОЙ»	65
4.1. Абиотические показатели исследуемой акватории	66
4.2. Распределение молоди кеты	71
4.3. Длина и масса тела молоди кеты	74
4.4. Особенности распределения молоди лососевых в условиях влияния аномальных абиотических факторов	77
ГЛАВА 5. ГЕМАТОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ	82
5.1. Изменения в морфологической картине крови молоди кеты	82
5.2. Анализ влияния абиотических факторов на выживаемость молоди в эстуарно-прибрежный период	97
5.3. Практическое применение	103
ВЫВОДЫ	105
ЛИТЕРАТУРА	107

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования. Тихоокеанские лососи являются важными промысловыми рыбами, имеющими высокую пищевую ценность и большое экономическое и социальное значение, поэтому особое внимание уделяется изучению особенностей формирования численности поколений этих видов. На материковом побережье Охотского моря, кета, после горбуши, является вторым по значимости видом. Одними из самых важных этапов в формировании численности поколений кеты, являются пресноводный, эстуарно-прибрежный, и ранний морской периоды жизни. Существует достаточно большое количество исследований подробно характеризующих особенности пресноводного и раннего морского периода жизни молоди лососей как на Азиатском, так и на Североамериканском побережьях Тихого океана (Черешнев и др., 2002; Каев, Струков, 1999; Каев, 2003; Sano, 1966; Kobayashi, Kurohagi, 1968; Martin et al., 1986; Гриценко и др., 1987; Воловик, 1967 а,б; Костарев, 1970а; Шершнев, Жульков, 1979; Чупахин, 1975; Рослый, 2002; Волобуев, 1984; Сметанин, 1991; Волобуев, Волобуев, 2000; Neave, 1955; Hunter, 1959; McDonald, 1960; Kobayashi, Ishikawa, 1964; Koski, 1975; Martin et al., 1986; Salo, 1991 и др.). В то же время, в связи с определенными методическими сложностями, изучению эстуарно-прибрежного периода посвящено значительно меньшее количество исследований. Большой вклад в изучение этого вопроса внесли исследования, проводимые Карпенко В.И., в прибрежных водах п-ова Камчатка (Карпенко, 1983а, 1994, 1998; Karpenko, 1991). Однако специализированные исследования по эстуарно-прибрежному периоду жизни кеты и горбуши в северной части Охотского моря и, в частности, на материковом побережье Магаданской области, не проводили.

Период адаптации в эстуарно-прибрежной зоне и переход в воду морской солености сопровождается гибелью значительной части скатившейся из пресноводных водотоков молоди лососей. Считается, что этот этап в жизненном цикле тихоокеанских лососей является одним из наиболее уязвимых. По оценкам ряда исследователей, общая смертность молоди от различных причин (низкие

температуры в прибрежье, нарушения механизмов осморегуляторной адаптации, высокий уровень ледовитости в прибрежье, недостаточная кормовая база, выедание хищниками и др.) в эстуарно-прибрежный, ранний морской периоды жизни может достигать 95-98% (Neave, 1953; Foerster, 1955) или даже 98-99% (Леванидов, 1969; Марченко, Волобуев, 2011). Многочисленные работы по оценке выживаемости лососевых рыб в различные периоды онтогенеза свидетельствуют о том, что в открытом море элиминация лососей идет с постоянной скоростью, которая значительно ниже скорости элиминации молоди в эстуарно-прибрежный период. В связи с этим можно заключить, что формирование численности поколений у лососей фактически происходит в основном в короткий период прибрежной жизни после выхода молоди из устьев рек в море, то есть в период смолтификации. Для достоверной оценки влияния эстуарно-прибрежного периода на выживаемость молоди кеты необходим комплексный подход, включающий в себя, с одной стороны исследования особенностей распределения молоди, а с другой – оценки физиологического статуса молоди.

Особенностью организма молоди, обеспечивающей ее выживаемость в этот период, является способность адаптироваться к условиям нарастающей солёности. Большое количество работ посвящено функциональным изменениям системы водно-солевого обмена, липидного, белкового и углеводного метаболизма, изменениям активности нейроэндокринной и эндокринной систем в период смолтификации (Краюшкина, 1976; Калюжный, 1977; Наточин, Лаврова, 1984; Варнавский, 1990; Смирнов, 1990; Черницкий, 1988, 1993; Павлов и др., 2007; Mead et al., 1960; Sheridan et al., 1983). Большинство исследований, в той или иной степени связанных с проблемой оценки физиологического состояния лососевых в раннем онтогенезе по гематологическим параметрам, касались молоди, полученной при искусственном воспроизводстве на рыбопроизводных заводах, и молоди от естественного нереста, выловленной в пресных водах (Остроумова, 1964; Чистова, 1967; Канидьев, 1970; Глаголева, 1975; Смирнов, Кляшторин, 1990; Хованский, 1992, 1997; Краюшкина и др., 1995; Смирнов, Максимович, 2000; Запорожец, 2002; Крупина, 2002.; Кальченко, 2010).

Публикации по исследованиям крови природной молоди лососевых в эстуарный период в отечественной и зарубежной научной литературе встречались единично (Серков, 1996; Калинина, 1997б; Хованский, 1997; Карпенко, 1998; Пустовит, Пустовит 2005; Parry, 1961; Ewing et al.1980; Clarke, Shelbourn, 1985, 1986).

Исследования адаптивных возможностей сеголетков в эстуарно-прибрежный период невозможны без оценки физиологического состояния рыб с помощью различных методов, одним из которых является морфологический анализ крови.

Необходимо отметить, что до настоящего времени проводилось чрезвычайно мало исследований (Карпенко, 1998; Марченко, Волобуев, 2011), в ходе которых одновременно изучались как динамика распределения молоди в эстуарно-прибрежный период с учетом влияния комплекса абиотических факторов, так и закономерности изменений в картине периферической крови, отражающей физиологический статус молоди в период смолтификации. Помимо этого, представляет практический интерес проведение исследований, направленных на возможные сходства или различия в распределении и особенностях адаптивных реакций в период смолтификации у нативной и искусственной частей популяций промысловых лососевых.

Как известно (Карпенко, 1998), в эстуариях различного типа распределение и адаптация молоди к изменяющимся условиям среды имеют свои особенности, выявление которых важно для оценки выживаемости молоди. Именно поэтому чрезвычайный интерес представляют исследования эстуарно-прибрежного периода в уникальных условиях смены типа эстуария.

Все сказанное выше демонстрирует актуальность проведенных нами исследований и определяет его цель и задачи.

Цель работы – Определение закономерностей распределения, изменения биологических показателей и морфологической картины крови молоди кеты в эстуарно-прибрежный период в условиях смены типа эстуария. Для выполнения данной цели поставлены следующие **задачи**:

1. Определить особенности пространственного и темпорального

распространения молоди, динамику изменений биологических параметров, а также оценить влияние абиотических факторов на распределение молоди кеты в эстуарии собственно лагунного типа.

2. Осуществить сравнительный анализ пространственного распределения нативной и искусственно воспроизведенной (заводской) молоди кеты в эстуарии лагунного типа.

3. Установить изменения в пространственном и темпоральном распространении молоди, динамике изменений биологических параметров, а также оценить влияние абиотических факторов на распределение молоди кеты в условиях смены типа эстуария с «собственно лагунного» на «собственно морской».

4. Выявить закономерности изменений в морфологической картине крови молоди лососевых в период смолтификации, как показателя физиологического статуса (адаптивных возможностей).

5. На основе анализа всех полученных данных провести оценку возможного влияния смены типа эстуария на выживаемость молоди кеты в эстуарно-прибрежный период.

Для наиболее полного понимания процессов, влияющих на биологию, распределение и выживаемость молоди кеты в эстуарно-прибрежный период, исследования проводились и в отношении молоди горбуши, так как «сочетание анализа изменчивости параметров на внутривидовом и межвидовом уровнях позволяет эффективнее характеризовать исследуемые процессы» (Каев, 2002).

Научная новизна. Выявлены особенности пространственного распределения молоди кеты в эстуарно-прибрежных акваториях лососевых рек материкового побережья северной части Охотского моря (Тауйская губа), определены особенности распределения молоди в эстуариях различного типа.

Впервые получены данные, отражающие различия в распределении молоди кеты естественного и искусственного происхождения в эстуарно-прибрежный период.

Разработана и успешно применена методика использования малых

кошельковых мальковых неводов при проведении учетных работ по молоди лососевых в литоральной зоне моря в непосредственной близости от уреза воды.

Получены уникальные данные о распределении и физиологическом статусе молоди кеты при смене типа эстуария с «собственно лагунного» на «собственно морской».

Впервые получены данные, отражающие изменения морфологической картины крови молоди лососевых естественного происхождения с коротким пресноводным периодом жизни на всех этапах смолтификации.

Определены соотношения форменных элементов периферической крови, позволяющие оценить физиологический статус, а, следовательно, и адаптационный потенциал молоди кеты и горбуши в эстуарно-прибрежный период жизни.

Теоретическая и практическая значимость. Результаты проведенного исследования раскрывают закономерности распределения молоди кеты различного происхождения в эстуариях разного типа.

Определены закономерности изменений в морфологической картине крови лососевых на всех стадиях смолтификации.

Установленные особенности в поведенческих реакциях молоди кеты искусственного происхождения в эстуарно-прибрежный период могут быть использованы для корректировки деятельности лососевого рыбноводного завода, в целях повышения эффективности искусственного воспроизводства.

Установленные закономерности изменений морфологической структуры крови в процессе смолтификации могут быть использованы для оценки выживаемости поколений молоди лососевых в эстуарно-прибрежный период жизни, формирования численности поколений и разработки прогноза возвратов лососей.

Методология и методы исследований. В основу методологии проведенных исследований положен системный подход, а также методы сравнения. Сбор материалов по абиотическим показателям проводился при помощи многопараметрового анализатора, сбор ихтиологической информации – в

соответствии со стандартными методиками. Для изучения физиологического статуса, в качестве основной методики был выбран анализ морфологической картины крови молоди лососевых по мазкам.

Положения, выносимые на защиту.

1. Различия в распределении молоди кеты под влиянием комплекса абиотических факторов в эстуариях разного типа носят существенный характер.

2. Миграции и распределение молоди кеты естественного и искусственного происхождения в эстуарно-прибрежный период жизни характеризуются значительными различиями.

3. Особенностью распределения молоди кеты в эстуариях «собственно лагунного» типа являются последовательные миграции молоди на участки с повышающейся соленостью (с переходом от олигогалинных участков к мезогалинным, а впоследствии и полигалинным) с постепенной адаптацией к изменяющимся условиям среды.

4. Особенностью распределения молоди кеты в эстуарии, сменившем свой тип с «собственно лагунного» на «собственно морской», являлось то, что одна часть молоди, скатываемая из реки, распределялась на значительном участке побережья без образования скоплений, а другая часть образовывала скопления на участках акватории, наиболее приближенных по совокупности гидрологических параметров к показателям участков лагуны до изменения типа эстуария.

5. Морфологическая картина крови молоди кеты, изменяющаяся в процессе смолтификации, является показателем адаптивных возможностей молоди и отражает ответную реакцию на меняющуюся соленость воды.

Личный вклад автора. При непосредственном участии автора в период с 2004 по 2014 гг. проведен сбор ихтиологического и гематологического материала по молоди тихоокеанских лососей в акватории Тауйской губы Охотского моря и его последующая камеральная обработка. Анализ, теоретическое обобщение полученных данных, подготовка публикаций, формулирование положений и выводов выполнены автором.

Степень достоверности результатов и апробация работы. Достоверность и обоснованность представленных в работе научных положений и выводов определяются многолетним систематизированным сбором материалов, репрезентативностью выборок, статистической обработкой полученных данных, использованием общепринятых и рекомендованных методов ихтиологических исследований.

Основные результаты диссертационного исследования были представлены на отчетных сессиях по результатам научных исследований ФГУП «МагаданНИРО» 2005-2014 гг., на третьем международном семинаре по механизмам миграции и выживания молоди тихоокеанских и стальноголовых лососей в экосистемах океана (NPAFC Third International Workshop on Migration and Survival Mechanisms of Juvenile Salmon and Steelhead in Ocean Ecosystems) (Гонолулу (США), 2013). Основные результаты диссертационной работы включены в отчеты о научной деятельности ФГУП «МагаданНИРО» в рамках выполнения государственного задания (2005-2014). Материалы исследований использовались при написании прогнозов возврата производителей тихоокеанских лососей.

Публикации. По теме диссертации опубликованы 7 работ: 1 монография, 6 статей, в том числе 2 работы в изданиях, включенных в перечень ВАК РФ.

Объем и структура работы. Текст диссертации изложен на 126 страницах машинописного текста, состоит из введения, 5 глав, выводов и списка литературы, включает 61 рисунок и 8 таблиц. Список литературы включает 217 публикаций, из них 63 иностранных.

Благодарности. Автор благодарен своему научному руководителю, д.б.н. А.А. Смирнову за всестороннюю поддержку и помощь во время написания настоящей диссертации. Выражаю глубокую и искреннюю благодарность И.Л. Изергину и Е.Е. Изергиной, оказавшим существенное влияние на формирование моего научного мировоззрения, а также за неоценимую помощь на всех этапах выполнения данного исследования. Автор также признателен за ценные советы и замечания, возникшие за время прочтения рукописи и в ходе обсуждения

результатов работы к.б.н. М.Н. Белому. Выражаю искреннюю благодарность сотрудникам лаборатории экологии рыбохозяйственных водоемов за помощь в сборе материала. Отдельно хочется поблагодарить А.И. Бальзам за помощь, поддержку и мотивацию на всех этапах выполнения данной работы.

ГЛАВА 1. ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ МОЛОДИ ЛОСОСЕВЫХ В ЭСТУАРНО-ПРИБРЕЖНЫЙ ПЕРИОД (ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР)

«На материковом побережье Охотского моря, кета, после горбуши, является вторым по значимости видом. В Охотском рыбопромысловом районе постоянные мониторинговые исследования этого вида начаты в 1954 г. на базе Охотской ихтиологической лаборатории Магаданского отделения ТИНРО. Изучение биологии, динамики численности и запасов кеты на побережье северной части Охотского моря началось с 1959 г. Значительный вклад в исследования, биологической структуры популяций, экологии, условий формирования поколений и оценки запасов, выживаемости охотоморской кеты внесли такие ученые как В.Л. Костарев (1964 а, б, 1967, 1970 а, б, в, 1975, 1983) и В.К. Клоков (1970, 1973 а, б, 1974, 1975, 1976). Материковое побережье Охотского моря, по уровню подходов кеты, занимает одно из ведущих мест наряду с другими регионами Дальнего Востока. Доля кеты материкового побережья Охотского моря за последние 15 лет достигала 63%, составив в среднем 32,9%, от ее общего вылова по Дальнему Востоку.» (Марченко, Волобуев, 2011).

1.1. Распределение молоди в прибрежье

Молодь кеты впервые попадает под влияние морской воды в эстуариях. Огромную работу по изучению и обобщению имеющейся информации по распределению молоди кеты в эстуарных зонах лососевых водоемов Камчатки проведены В.И Карпенко. По его данным, в эстуариях различного типа, молодь кеты распределяется по-разному (Карпенко, 1983а). В сильно стратифицированных эстуариях молодь нагуливается непродолжительный период. Она либо сразу же, в первые часы, выносится в соленые воды залива, либо на 3 – 5 дней задерживается вблизи устья, в зонах влияния речного стока. Значительное влияние на поведение и распределение рыб здесь оказывают приливно-отливные явления, регулирующие продолжительность адаптации

молоди к морской воде. В полный прилив молодь способна заходить в реки, однако, меньшими стайками, чем в эстуариях с нестратифицированными водными массами.

В эстуариях с гомогенными водными массами молодь лососей нагуливается более длительный период, составляющий две и более недели. В прилив она обычно заходит в устья рек. Наиболее подробно распределение молоди в эстуариях с гомогенными водными массами рассмотрено в работах В.И. Карпенко на примере р. Анапка (Карпенко, 1983а, 1994, 1998; Karpenko, 1991). Плотность скоплений молоди кеты в эстуарии р. Анапка определялась динамикой приливов и отливов и сменой солености воды, а не изменениями температуры воды в прибрежной зоне. В прилив при поступлении соленых морских вод кета концентрировалась вблизи устья реки, а некоторые стайки заходили во внутреннюю лагунную часть эстуария. В малый отлив молодь обычно выходила из реки, скапливаясь в зоне смешения речных и морских вод. В этот период плотность ее скоплений была максимальной, что имеет большое поисковое и защитное значение (Радаков, 1972). В малый прилив скопления несколько рассеивались, их плотность становилась такой же, как и в полный прилив. В полный отлив большая часть стаек кеты выходила из лагунной части эстуария, выносилась речным течением в залив Уала и рассеивалась по широкой опресненной зоне (Карпенко, 1983а). Оставшаяся в лагуне молодь концентрировалась и продолжала активно питаться. Автором установлено, что в зависимости от различий в колебаниях уровня воды в разные годы исследований (1,6 м в 1979 г. и 1,9 м в 1975 г.) распределение молоди в течение приливно-отливного цикла незначительно отличалось. Плотность скоплений кеты с морской стороны косы в полный и малый прилив была несколько выше, чем в 1975 г. Кроме того, в полный отлив, из-за более высокого уровня воды, часть молоди задерживалась с морской стороны косы. Такие задержки регулярно отмечались и в другие годы, когда разность уровней в приливно-отливном цикле была менее 1,6 м. Периодические миграции молоди кеты в мористые участки побережья и ее возврат в пресную воду, отмеченные во многих районах воспроизводства

(Шершнеv, 1970, 1973б; Каев 2002; Ведищева, Гриценко 2015), способствуют адаптации к жизни в морской воде. При резком переходе в морскую воду молодь лососей теряет двигательную активность и становится легко доступной для хищников (Карпенко, 1998; Каев, 1992).

1.2. Факторы, влияющие на распределение молоди

Температура. Воспроизводство тихоокеанских лососей приурочено к умеренно-бореальной и арктической областям с относительно холодными пресноводными и морскими водоемами. Оптимальными районами являются те, где температура воды не превышает 15 °С. Минимальный температурный порог в прибрежных водах находится в пределах 4 –6 °С, а в открытых водах даже ниже – около 0 °С (Brett, Alderdice, 1958). Верхняя граница распределения лососей в открытых водах Тихого океана так же ограничена более низкими изотермами: у горбуши и кеты – 10,4 °С, кижуча – 9,4 и нерки – 8,9 °С (Welch et al., 1990, 1995).

Молодь лососей в прибрежных водах встречается в основном при температуре от 6 до 14 °С. Оптимальной для всех видов является температура от 8 до 12,5 °С, что установлено исследователями в разных частях ареала лососей: Японии (Irie, 1990), Южных Курил (Иванков, Шершнеv, 1968; Чупахин, Каев, 1980), Юго-Западного (Шершнеv, 1970, 1973б, 1974, 1975б) и Восточного Сахалина (Шубин, 1994; Шубин и др., 1994а), материкового побережья Охотского моря (Марченко, Волобуев, 2011), Приморья (Горайнов, 1991), Камчатки (Карпенко, 1983а, 1994; Карпенко, 1991) и Северной Америки (Mason, 1974; Pearcy, 1992; Blackbourn, Nyatt, 1992).

В прибрежных водах Камчатки температура воды в летний период отличается малой изменчивостью. Обычно от июня к июлю она повышается на 2 –4 °С, хотя в некоторые годы (1981 г. и 1986 г.) максимальный прогрев прибрежных вод благоприятствовал хорошему развитию зоопланктона, росту и выживанию скатившейся молоди лососей. Отрицательное воздействие низких

температур, вызывающее гибель молоди, отмечались сравнительно редко (например для прибрежных вод Камчатки, лишь четырежды в течение периода наблюдений – в 1977, 1980, 1987 и 1990 гг (Карпенко, 1998)), когда наблюдалась длительная задержка льда у берегов. Это вызвало как прямое воздействие низкой температуры на молодь лососей, так и задержку развития кормовых ракообразных.

Известно, что молодь лососей способна выдерживать достаточно высокую температуру воды (около 20 °С) как в искусственных (Зиничев, Зотин, 1988 а,б; Зиничев, Варнавский, 1988; Varnavsky et al., 1991), так и в естественных условиях (Шершнева, 1970; Карпенко, 1983а; Karpenko, 1991). В природе в воде с высокой температурой встречаются преимущественно кета и кижуч. Обычно это довольно крупные рыбы, имеющие серебристую морскую окраску. Длина молоди кеты превышает 5 см, кижуча 12 см, а масса тела – 1,5 и 13 г соответственно. Высокая температура губительна лишь для мелких рыб (Bishai, 1960), поскольку термоустойчивость их по мере роста повышается (Spaas, 1960). Тем не менее, она неблагоприятна для молоди лососей (Cherry et al., 1977), что подтверждает низкая двигательная и пищевая активность рыб.

Прогрев вод в литоральной зоне стимулирует миграцию молоди лососей в более открытые и относительно холодные воды бухт и заливов, что наблюдается повсеместно (Шершнева, 1970; Карпенко, 1983а; Горайнов, 1991; Irie, 1990; Марченко, Волобуев, 2011; Каев, 2002).

Соленость. Большое значение в выживании молоди лососей имеет соленостный режим прибрежных вод. Огромную роль в этом играют эстуарии рек (Карпенко, 1998). Способность осморегуляторного аппарата молоди лососей быстро перестраиваться при переходе из пресных вод в морские определяет выживание поколений. Смена среды обитания требует определенного физиологического состояния (Houston, 1957), которое обычно формируется к началу ската (Закс, Соколова, 1961; Бочаров, 1966; Штерман, Шеффер, 1976; Зиничев, Варнавский, 1988; Смирнов, Кляшторин, 1989, 1990, 1991; Кляшторин, Смирнов, 1990; Варнавский, 1984, 1990; Смирнов, Запорожец, 1992; Waggeyman,

1960; Houston, 1961; Otto, McInerney, 1970; Bailey, 1971; Clark et al., 1978; Clark, Shelbourn, 1982; Varnavsky et al., 1991, 1993). Гибель молоди лососей происходит лишь при крайне резких изменениях солености (Бочаров, 1961, 1963, 1964; Bishai, 1961; Coche, 1967; Heifetz et al., 1989), причем в первую очередь погибает физиологически неподготовленная молодь.

Следует отметить, что, по мнению многих авторов, лучшие условия выживания молоди наблюдаются в те годы, когда паводок в реках протекает в середине – конце июня и воды прибрежий опреснены. Если опреснение вод происходит в июле, то значительная часть покатников, видимо, погибает вследствие стрессовых ситуаций, складывающихся в эстуариях рек (Кляшторин, 1982; Кляшторин, Смирнов, 1990; Кляшторин и др., 1990; Варнавский, 1990, 1993; Варнавский, Кинас, 1990).

После выхода из эстуария соленые воды оказывают на молодь лососей ориентирующее влияние (McInerney, 1964; Iwata, Komatsu, 1984), определяя ее распределение и поведение в прибрежной зоне. Сходную роль играют температурные градиенты (Straty, 1974; Groot et al., 1975; Straty, Jaenicke, 1980; Fisher, Pearcy, 1987).

Межгодовые изменения солености вод эстуариев и прибрежий Корфо-Карагинского района незначительны и составляют в июне от 3,5 до 16 ‰, а в июле – от 5 до 15 ‰. Они в значительной степени обусловлены временем прохождения первого паводка в реках региона. В северной части, включающей север Карагинского залива и залив Корфа, паводок проходит обычно в первой половине июня, и соленость здесь ниже, чем в южной части, где паводок приурочен к концу июня и в некоторые годы даже к началу июля. Среднемноголетнее значение солености в июне в северной части залива почти в три раза ниже, чем в южной. Речной сток в этом районе не только опресняет воды, но и понижает их температуру (Карпенко, 1998).

Длина и масса тела молоди. Зависимость выживаемости кеты от размеров скатывающейся молоди отмечалась многими авторами (Леванидов, 1964; Parker, 1962; Ricker, 1966). На этом базируется биотехника искусственного разведения

лососей и мониторинг естественных популяций. Скатившаяся из рек азиатского побережья молодь кеты в большинстве районов имеет сходные размеры (Шершневу, 1973а; Карпенко, 1987а), только из таких крупных рек, как Амур и Анадырь, скатывается более крупная молодь.

В прибрежных водах Карагинского залива скатившаяся молодь кеты имеет длину 3 – 5 см и массу 0,25 – 1,5 г. Сходные размеры имеет молодь у берегов островов Хоккайдо и Хонсю (Irie, 1990), о. Итуруп (Иванков, Шершневу, 1968; Чупахин, Каев, 1980; Каев, Чупахин, 1982), Приморья (Горайнов, 1991), Юго-Западного (Шершневу, 1973а) и Северного Сахалина (Бирман, 1969; Гриценко и др., 1987), в Кандалакшском заливе (Бакштанский, Нилова, 1965). В прибрежных водах Британской Колумбии встречаются более крупные рыбы (Foskett, 1951; Murvel, 1958; Nealey, 1980а). Осенью, ко времени откочевки в районы зимнего нагула, кета повсеместно имеет сходные размеры: длину 18 – 21 см и массу 60 – 90 г (Карпенко, 1987а).

По данным В.И. Карпенко и А.М. Каева, первыми скатываются крупные рыбы, которые и доминируют в прибрежье в первых стаиках молоди (Карпенко, 1998; Каев, 2002). Позднее в прибрежье встречается наиболее разноразмерная молодь, что обусловлено различными причинами: длительностью ската, паводками, разнокачественностью родителей, условиями питания в пресных водах и т.п. Это проявляется в волнообразности появления стаек молоди в прибрежье, отмеченном выше, и даже во внешних отличиях молоди. Так, в прибрежных зонах, прилегающих к относительно крупным рекам, например к р. Анапка, встречается молодь кеты с различной окраской (Карпенко, 1998). У одной части молоди наблюдался более темный и серебристый цвет тела, а у другой – преобладали светлые, оранжево-рыжие тона. Первые обычно имеют более высокую упитанность при сходных размерах со вторыми. В одном улове чаще доминируют особи с одинаковой окраской, хотя нередки и смешанные уловы. В июне в уловах в прибрежье первоначально преобладают рыбы с темной окраской, а позднее появляются светлые особи. Кроме того, светлые мальки доминируют в уловах во внутренних местах эстуариев, а темные – во внешних. Наличие двух

групп мальков, отличающихся как внешне, так и своим поведением, отмечали некоторые исследователи в период покатной миграции в реках (Рослый, 1975; Гриценко и др., 1987; Рослый, Новомодный, 1991, 1996). В прибрежные воды эта молодь мигрирует в разные сроки.

В июле, из-за продолжительного ската, в прибрежье встречается более разнокачественная, даже по сравнению с горбушей, молодь кеты. Причем высокая вариабельность размеров наблюдается как в четные, так и нечетные годы, независимо от численности поколения. Диапазон изменчивости рыб увеличивается в конце июля – начале августа, когда молодь мигрирует в открытые воды бухт и заливов. В этот период у кеты он даже выше, чем у горбуши. Позднее, в сентябре, в открытых водах Карагинского залива и мористее вариабельность размеров молоди снижается. К октябрю кета достигает длины 25 см и массы около 200 г. Однако средние размеры кеты в этот период обычно меньше, чем горбуши, что свидетельствует о более низком темпе ее роста в прибрежный период жизни (Карпенко, 1998, 1983а, 1983г).

1.3. Факторы, влияющие на выживаемость молоди в прибрежье

Смертность молоди лососей в ранний морской период жизни определяется в основном влиянием гидрологического режима прибрежных вод, состоянием кормовой базы и выеданием хищными рыбами, а также паразитарными заболеваниями молоди. Наибольшее их воздействие проявляется на выживании горбуши и кеты, скатывающихся в море.

Для оценки влияния гидрологического режима на выживание молоди лососей, исследователи в основном используют корреляционные связи между температурой или соленостью в определенных зонах обитания молоди и промысловыми возвратами лососей соответствующих поколений. По сводным данным В.И. Карпенко, отрицательная корреляция между поверхностной температурой в проливе Джорджия и уловами горбуши в следующем году ($R = -$

0,86) впервые была отмечена E. Vernon (Карпенко, 1998, Vernon, 1966). Сходные результаты, но с противоположным знаком, получены для горбуши Карагинского района ($R = 0,82$). Температура воды в период нагула молоди влияет на выживаемость кеты Юго-Западного Сахалина ($R = -0,61$) (Шершнева, 1975) и о. Итуруп ($R = -0,62$) (Каев, 1983). Причем большую связь численность поколений имеет с температурами, предшествующими основному периоду нагула в прибрежных водах, т.е. в самый начальный период морской жизни. Для Юго-Западного Сахалина – это апрель – май, у о. Итуруп – конец мая – июнь, в Карагинском заливе – май – июль. Неблагоприятное влияние низкой температуры и высокой солености прибрежных вод на выживание молоди кеты отмечали А.А. Горяинов (1991) и Т. Irie (1990) у берегов Южного Приморья и о. Хоккайдо, предлагая учитывать это обстоятельство при выпуске заводской молоди в море. Зависимость между численностью поколений и гидрологическими условиями в прибрежье установлена для кеты р. Анадырь (Путивкин, 1988) и горбуши о. Кодьяк (Donnelly, 1983). Необходимо отметить работу Т.А. Шатиловой с соавторами по влиянию аномальных гидрометеорологических условий на выживаемость горбуши, и применения метода интервального распознавания, с помощью которого можно по комплексу гидрометеорологических параметров выявить локальные экстремальные условия, что позволяет существенно сократить усилия при анализе воздействия гидрометеорологических условий на жизненные циклы лососевых (Шатилова и др. 2018).

Как отмечалось В.И. Карпенко: «Воздействие температуры и солености на выживание молоди лососей вряд ли можно считать прямым, что происходит лишь при аномальных их отклонениях и встречается крайне редко. Чаще оно проявляется опосредованно, через развитие кормовых организмов, проследить которое легче. Ранее уже отмечалось, что в годы задержки биологической весны биомасса планктонных животных низка и не удовлетворяет пищевые потребности скатившейся молоди. В годы раннего ската молоди, при несовпадении его со сроками массового развития зоопланктона, происходит высокая элиминация

молоди из-за недостатка пищи, отмеченная для поколений горбуши 1976, 1978, 1984 гг.» (Карпенко, 1994).

Неоднозначность влияния обеспеченности пищей на выживание поколений иллюстрирует факт, отмеченный В.И. Карпенко: «При высокой биомассе зоопланктона в 1979 (424,2 мг/м³) и 1983 (708,2 мг/м³) гг. следовало ожидать высокого возврата горбуши в 1980 и 1984 гг. Тем не менее, в результате раннего ската молоди и позднего развития зоопланктона, возврат горбуши в 1980 г. был низким. В 1983 г. ход обоих процессов совпал, и возврат горбуши в 1984 г. был очень высоким. Совпадение этих процессов оказало благоприятное влияние на формирование наиболее урожайного поколения горбуши 1987 г., которое при относительно невысоком уровне пищевой обеспеченности и низком темпе роста молоди в 1988 г. дало хороший возврат в 1989 г.» (Карпенко, 1998).

Выживание молоди лососей зависит от степени развития кормового зоопланктона – обилия копепод и пелагических личинок донных животных, являющихся основными пищевыми объектами (Каев, 2002, Карпенко, 1982в). Как правило, вследствие повышения температуры воды и массового развития копепод, доминирующих как по численности, так и по биомассе (до 80 %), общая биомасса мезопланктона увеличивается от июня к июлю. Если ее величина в июне достигает 200 мг/м³, а в июле – 400 мг/м³, то условия нагула и выживания молоди можно считать благоприятными. При низкой температуре воды (задержка льда), сроки наступления биологической весны в прибрежье не совпадают со сроками ската молоди, и биомасса зоопланктона в июне низка (до 70 мг/м³), что приводит к гибели значительной части молоди от недостатка пищи. Сходная ситуация возможна и в более поздний период – в июле.

В некоторые годы значительную роль в уровне выживания молоди лососей играют хищные рыбы, изымающие часть генерации. В связи с тем, что выедание молоди лососей не всегда является регулирующим фактором, а чаще всего проявляется эпизодически, размеры изъятия значительно различаются по годам даже в одном и том же регионе или эстуарии конкретной реки (Карпенко 1982в).

Результатом комплексного влияния факторов среды является изменчивость коэффициента возврата поколений, на оценке которого основывается рациональное использование запасов. Для разных видов тихоокеанских лососей степень воздействия лимитирующих факторов неодинакова в связи с различиями экологии видов в ранний морской период жизни. Их роль наиболее важна при формировании урожайности поколений горбуши и кеты. Необходимо отметить, что относительно точная оценка величины смертности может быть получена по данным учета численности кеты на разных этапах катадромной миграции: в реке, в прибрежье, в открытых водах морей и в районах зимовки. Провести подробные исследования во всех указанных местах для одного поколения, а тем более для ряда поколений рыб, весьма трудоемкая и часто невыполнимая задача как в технико-организационном, так и в методическом отношении. (Карпенко, 1998), в связи с чем исследователи чаще всего обладают данными лишь для небольших популяций лососей, ограничивая к тому же периоды оценок смертности рыб. И зачастую такое ограниченное количество данных приводит к ошибкам в прогнозах возврата. Так, согласно исследованию по изучению раннего морского периода жизни кеты в прибрежных водах острова Хоккайдо, отмечен факт того, что поколение кеты 2000 года рождения, характеризующееся высокой численностью, высокими темпами роста, а также хорошими соматическими условиями в период нагула в прибрежной зоне, должно было обеспечить самый высокий коэффициент возврата. Однако величина подходов производителей от этого поколения оказалась чуть ли не самой низкой за продолжительный период наблюдений (Saito et al., 2010).

Судить о жизнестойкости молоди лососевых (а, следовательно, и прогнозировать возвраты производителей), как естественного, так и искусственного происхождения, по одним биологическим показателям, как правило, не представляется возможным (Канидьев, 1970; Глаголева, 1975; Naar, 1976).

В научной литературе уже давно существует мнение о необходимости применения физиологической оценки молоди, т.к. именно физиологическое

состояния определяет в дальнейшем успех или неблагоприятный исход онтогенеза лососей (Коржуев, 1964; Канидьев, 1967).

Среди физиологических критериев одним из наиболее доступных и информативных является гематологический метод оценки качества молоди (Остроумова, 1964, Канидьев, 1967, 1970; Канидьев и др., 1980; Рыжков и др., 1977). При этом принимается, что кровь является надежным индикатором состояния организма рыб и условий их существования (Крылов, 1980; Иванова, 1983; Житенева и др., 1989; Головина, 1996).

1.4. Система крови и гемопоэз костистых рыб

Подробно анализ литературных данных о структуре и морфологических особенностях клеток крови рыб показан в «Атласе клеток крови рыб» Н.Т. Ивановой, изданном в 1983 г. В нём собран и отражен огромный материал по крови взрослых особей костистых и хрящевых рыб, обитающих в основном в пресных водоёмах. Несмотря на то, что за прошедшие годы появилось много новых сведений о функциях клеток крови, собранные автором в данном издании сведения до сих пор актуальны.

Система крови рыб, так же, как и высших животных и человека, представлена периферической кровью и органами кроветворения, где клетки крови проходят сложный цитогенез от родоначальной стадии до зрелости. Кроветворение у рыб специфично не только по интенсивности, но и по локализации процесса. У них отсутствует красный костный мозг – основной орган кроветворения высших позвоночных, поэтому функция гемопоэза возложена на другие органы. Большую роль в этом процессе играют селезенка и почки (Иванов, 2003). Почки рыб выполняют не только выделительную, как у других позвоночных, но и кроветворную функцию. Например, у сеголетков карпа в гистоструктуре почек 60% площади приходится на ретикулярный синцитий и только 40% – на выделительные каналцы. Селезенка обеспечивает образование

клеток эритроидного ряда. Поэтому селезенка рыб функционально напоминает красный костный мозг высших позвоночных. Многие исследователи считают селезенку и органом лимфогранулопоэза (Иванова, 1983). В селезенке также происходит разрушение старых эритроцитов.

В процессе образования лейкоцитов важное место отводится тимусу (вилочковая железа) и лимфоидному органу. У разных видов рыб тимус имеет различное расположение и морфологию. Так, например, у скатов он хорошо оформлен и расположен позади брызгальца, а у щуки и угря тимус представлен уплотнением медиальной стенки жаберной полости. Этот орган имеет корковый и мозговой слои. Мозговой слой отвечает за образование Т-лимфоцитов. Лимфоидный орган представляет собой скопление лимфоидной ткани и располагается у костистых рыб за черепом, перед почками. Элементы лимфоидного органа заполняют пространство между позвонками и укрыты соединительной тканью. На гистосрезках лимфоидного органа всегда присутствуют нейтрофилы, эозинофилы, базофилы, тромбоциты и даже незрелые эритроциты, т. е. лимфоидный орган причастен к процессу формирования всех клеток крови (Иванов, 2003). У рыб функцию гемопоэза также осуществляют жаберный аппарат, сердце, кишечник, эндотелий сосудов и другие органы, в состав которых входит гемопоэтическая (ретикулярная ткань).

Интенсивность гемопоэза зависит от внешних и внутренних факторов: физиологического состояния организма, нейрогуморальной регуляции, сезонных колебаний условий внешней среды, индивидуальных особенностей организма, сформировавшихся в процессе филогенеза. Так, при дефиците кислорода наблюдается усиление эритропоэза; пониженная температура воды и ее загрязненность органическими веществами стимулируют лейкопоэз за счет фагоцитирующих форм.

Кровь – это чрезвычайно сложная по своему химическому составу жидкая ткань, выполняющая разные физиологические функции. Она вместе с тканевой жидкостью и лимфой является внутренней средой организма, и поддерживает

гомеостаз, благодаря чему клетки могут нормально осуществлять свой метаболизм.

Кровь служит, прежде всего, для питания и дыхания тканей, регуляции между отдельными клетками, тканями и органами (гуморальная связь), а также выполняет защитную функцию. Для осуществления этих функций она находится в постоянном движении, при котором осуществляется перенос газов и питательных веществ от одних участков тела к другим, распределение запаса питательных веществ, а также выделение продуктов обмена.

Кровь состоит из плазмы и форменных элементов. Плазма крови характеризуется определенным постоянством качественного состава и представляет собой сложную смесь белков, аминокислот, углеводов, жиров, солей, гормонов, ферментов, антител, растворенных газов и продуктов распада белка.

На долю форменных элементов крови приходится от 10 до 50% всей массы крови рыб. Форменные элементы крови – это эритроциты, лейкоциты и тромбоциты. Они весьма многообразны и сложны по своему строению, что обусловлено их многосторонней функциональной деятельностью. Так, эритроциты в основном выполняют дыхательную функцию, осуществляя перенос газов, лейкоциты и тромбоциты – разнообразную защитную роль. Под влиянием внешних и внутренних факторов морфологический состав периферической крови постоянно меняется. Одни форменные элементы проникают в различные органы и ткани в соответствии с потребностями организма или вовсе отмирают, другие из органов кроветворения и тканей поступают в периферическую кровь. При этом, благодаря нейрогуморальной регуляции и другим факторам, клеточный состав периферической крови поддерживается на строго определённом уровне и соотношении (Иванова, 1983).

Морфология клеточных элементов крови рыб, в отличие от крови человека, изучена недостаточно полно. Затруднения в ее изучении вызывает то обстоятельство, что у рыб, в связи с приспособлением к различным условиям среды, имеются сильно выраженные морфологические различия клеток крови, а

также тот факт, что в периферическом русле крови содержится много молодых форм клеток. Морфологическая пестрота клеточных форм и субъективность их оценок разными исследователями породили многообразие терминологии в обозначении форменных элементов крови рыб, что явилось одной из причин возникновения различных систем их классификации (Пучков, 1954; Остроумова, 1957; Пестова, 1957; Иванова, 1970; Ellis, 1977). Запутанность терминологии, связанная с номенклатурой клеток, особенно лейкоцитов, наряду с самыми разнообразными методами окрашивания мазков, крайне затрудняет анализ литературы и сопоставление результатов, полученных разными исследователями.

Установление способности кроветворных клеток к самоподдержанию, явилось причиной возникновения различных теорий кроветворения (унитарной, дуалистической, триалистической и полифилетической). В настоящее время полное признание получила унитарная теория А.А. Максимова (1918), который на экспериментальном материале эмбрионального и постэмбрионального периодов кроветворения показал, что все кроветворные клетки развиваются из единого начала (Иванова, 1983). Согласно этой теории родоначальником всех клеток крови считалась тканевая клетка лимфоидно-ретикулярного ряда – гемогистобласт. В настоящее время при идентификации клеток крови костистых рыб успешно используется классификация Н.Т. Ивановой (1970), в которой структурные особенности клеток крови и последовательность их развития представлены с учетом морфологического метода исследования – классического принципа систематизации, широко применяемого и в настоящее время в медицинской практике. Данная систематизация основана на избирательных свойствах цитоплазмы в отношении красителей и таким образом, чтобы полученные данные не входили в противоречие с основными принципами развития, сопровождающимися новообразованием клеточных структур, а также отражали морфологические особенности клеток крови рыб на всех стадиях развития. Классификация форменных элементов крови по Н.Т. Ивановой показана на рисунке 1.

Дальнейшие исследования подтвердили правильность унитарной теории, однако, согласно современной цитологии, понятия гемоцитобласта и гемоцитобласта, как первичных клеток крови, в наибольшей степени соответствуют полипотентным стволовым клеткам.

По степени развития и функциональной дифференциации лейкоцитарного и эритроцитарного пулов, клетки крови подразделяют на четыре класса (Иванова,1983; Головина,1987; Козинец,1997).

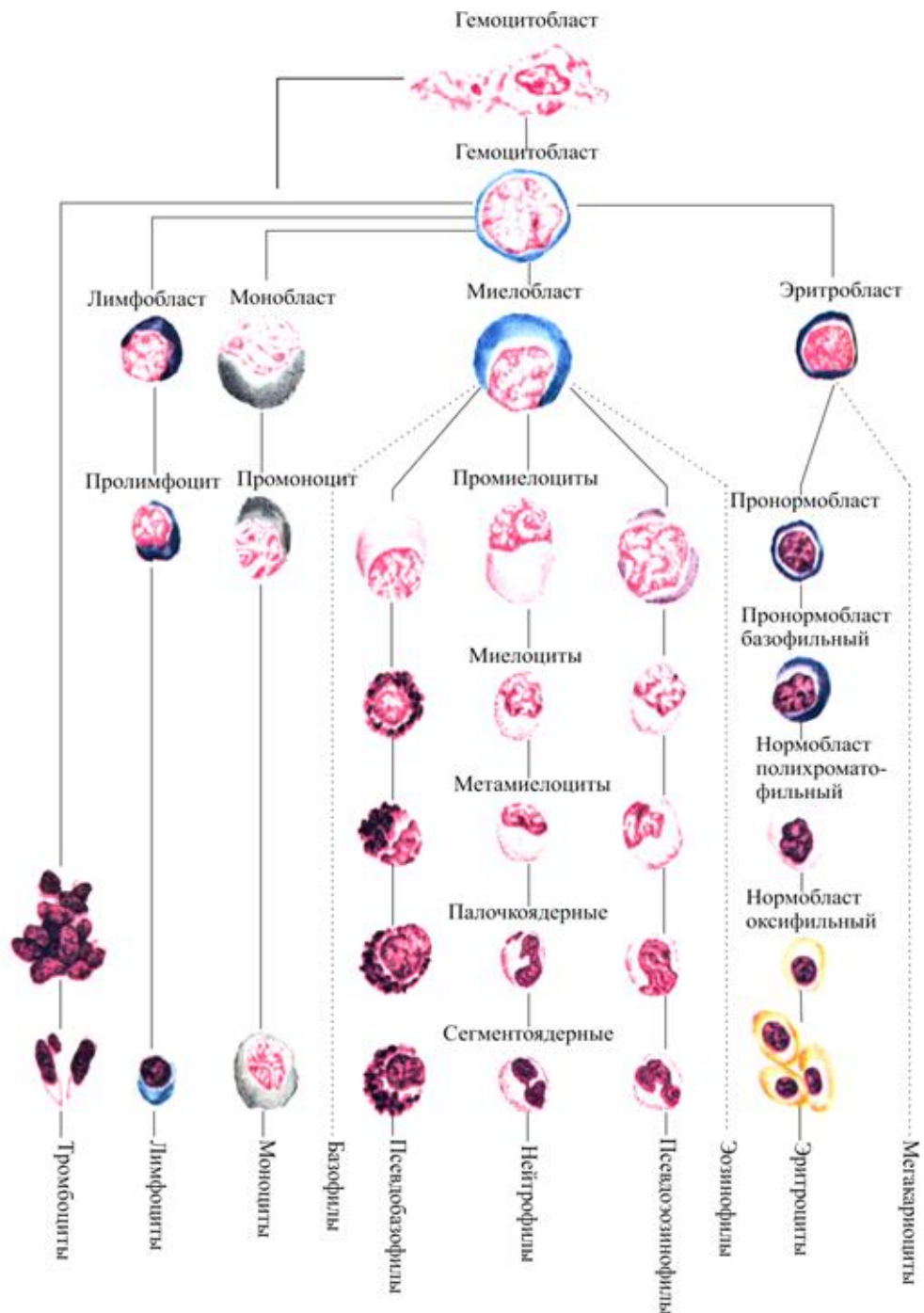


Рисунок 1. Схема кроветворения костистых рыб (Цит.по Ивановой, 1983)

Первый класс полипотентных стволовых клеток крови рыб морфологически не идентифицирован. Выявлены клетки, которые до последнего времени в медицине именовались как *гемогистобласты* и *гемоцитобласты*. Морфология их точно не охарактеризована. Пролиферативная активность стволовых клеток в условиях нормального кроветворения невысока. Из стволовых клеток в процессе кроветворения появляются частично детерминированные полипотентные клетки-предшественники (II класс).

Второй класс пролиферирующих клеток представлен такими клетками, как миелобласты, промиелоциты, миелоциты, монобласты, эритробласты. Следующей стадией в процессе развития являются унипотентные клетки-предшественники (III класс).

В третий класс входят клетки-предшественники каждого из рядов форменных элементов крови. Дальнейшее их развитие запускается с помощью индуктора (гормона). Без индуктора они не дифференцируются и быстро погибают. В эту группу отнесены: 1) колониеобразующие в культуре клетки, которые дифференцируются в гранулоцитарном направлении и макрофагальном; 2) эритропоэтин-чувствительные клетки, дифференцируются в направлении эритропоэза; 3) тромбоцитопоэтин-чувствительные клетки – дифференцируются в направлении мегакариоцито- и тромбоцитопоэза; 4) клетки-предшественники В-лимфоцитов и клетки-предшественники Т-лимфоцитов. Третий класс созревающих клеток у рыб является самым многочисленным. Эти клетки утратили способность к пролиферации, но еще полностью не дифференцированы, к ним относятся метамиелоциты, нормобласты (базофильный и полихроматофильный, оксифильный), лимфоциты. Все перечисленные выше группы клеток, начиная от стволовых и заканчивая унипотентными клетками, существующими морфологическими методами не различаются. Известно лишь, что клетки-предшественники всех групп могут находиться в двух состояниях: лимфоцитообразном (спокойном) и бластном (активном) (Головина, 1987).

Очередной стадией дифференциации клеток-предшественников является IV класс – зрелые клетки с ограниченным жизненным циклом. Четвертый класс зрелых специфически функционирующих клеток содержит дифференцированные элементы всех категорий красной и белой крови, способных к выполнению специальных функций.

В процессе развития клетки красного ряда претерпевают целый комплекс последовательных изменений (рисунок 1). Установлено, что у рыб на одном из ранних этапов развития появляются эритробласты. Далее образуются пронормобласты и затем нормобласты – базофильный, полихроматофильный, оксифильный. Заканчивается процесс формированием зрелых эритроцитов. Моноциты развиваются из клеток-предшественников. Сначала появляются монобласты, которые через ряд делений превращаются в пронормоциты, а те, в свою очередь, в зрелые клетки. Гранулоциты крови разных видов рыб аналогичны по своей морфологии и проходят все стадии развития от гемоцитобласта до нейтрофилов, псевдоэозинофилов, эозинофилов, псевдобазофилов, через стадии промиелоцитов, миелоцитов, метамиелоцитов, палочкоядерных и сегментоядерных лейкоцитов (Иванова, 1983).

Отражая многообразные изменения жизнедеятельности организма, исследование морфологического состава крови и ее функций дает возможность судить о характерных особенностях физиологического состояния организма на разных стадиях развития и при разных условиях существования (Пестова, 1957; Канидьева, 1957; 1970; Остроумова, 1958; Коржуев, 1973; Головина, 1996; Серков, 1996; Яхненко, 1980; Житенева и др, 1989). А.А. Заварзин (1953) пришел к выводу, что система крови у костистых рыб на данной ступени эволюции находится в процессе становления, объясняя этим морфологическое разнообразие и многообразие картины крови рыб даже у близкородственных видов. В первую очередь это относится к форменным элементам лейкоцитарного ряда.

Наряду с чертами, характерными для крови костистых рыб, кровь лососевых рыб имеет свои особенности, связанные с их адаптацией к меняющимся в онтогенезе факторам среды (Калинина, 1997б; Izergina et al., 2006). Среди них наличие у молоди лососей в ранний морской период полипотентных стволовых клеток и большого количества созревающих клеток на разных стадиях развития непосредственно в кровяном русле, отсутствие некоторых форм гранулоцитов, появление множества аномальных эритроцитов и разрушенных клеток.

1.5. Смолтификация лососевых

В жизненном цикле проходных лососевых рыб одним из определяющих этапов является переход от речного к морскому образу жизни, заключающийся в освоении принципиально иной среды обитания и реализации миграционной стратегии. Этот период адаптации и перестройки физиологических функций организма молоди называют смолтификацией. При этом изменяется уровень гормонов в крови, увеличивается число хлоридных клеток, повышается активность Na-K-АТФ-азы, изменяется концентрация ионов в плазме, уровень глюкозы и другие биохимические показатели (Баранникова, 1968; Parry, 1966; Virtanen, 1987; Григорьева, 2006), что способствует повышению устойчивости особей к изменению солености воды, развивается адаптация к окружающей среде.

Известно, что способность адаптироваться к солености может существенно варьировать у лососей в зависимости от биотических и абиотических факторов: особенности биологии рыб, их размеров, режима освещения, температуры, солёности воды и др. (Варнавский, 1990; Clarke, Shelbourn, 1985, 1986).

Согласно одной из гипотез, касающихся ранних смолтификационных изменений, у покатной молоди лососей одновременно осуществляется осморегуляция, как по морскому, так и по пресноводному типу и, таким образом, невозможна оптимизация осморегуляторной деятельности до тех пор, пока

молодь полностью не перейдет в морскую среду (Ведемейер и др., 1981; Wedemeyer et al., 1980).

В период смолтификации у рыб развивается система компенсаторных реакций, сопровождающаяся перестройкой адаптационных механизмов организма, определяемая рядом авторов как стресс (Селье, 1970; Мартемьянов, 2000; Iwata et. al., 1990; Eddy, 1981; Wedemeyer, McLeay, 1981). В процессе получения новых знаний понятие стресса постоянно расширялось (Селье, 1979; Adams, 1990). Существует множество различных определений стресса, однако все они сводятся к одному биологическому значению: стресс – это способ поддержания гомеостаза в организме при действии на него любого возмущающего фактора (стрессора). «Стресс – это состояние, вызванное воздействием фактора окружающей среды или какого-либо другого фактора, превышающего адаптивные возможности организма, причем иногда это воздействие до такой степени нарушает нормальное функционирование организма, что шансы животного выжить значительно снижаются» (Ведемейер и др., 1981). В зависимости от силы и продолжительности воздействия стрессора, организм либо адаптируется, либо в нём развиваются патологические процессы, приводящие в конечном итоге к гибели организма.

В результате стресса происходит ряд морфологических, биохимических и физиологических изменений, которые у высших животных образуют общий адаптивный синдром. Его обычно подразделяют на три стадии: 1 – реакция тревоги, 2 – стадия резистентности (адаптация к стрессу) и 3 – стадия истощения (отсутствие адаптации, из-за слишком сильного или длительного воздействия стрессирующих факторов).

Эти три стадии характеризуются рядом неспецифичных изменений в обмене веществ, причем проявляются они одинаково, независимо от характера воздействия (стрессора) (Гаркави, и др., 1977; Ведемейер и др., 1981). За последние десятилетия появилось много работ, указывающих на важную роль центральной нервной системы животных в пусковых механизмах стресса,

реализующей своё влияние на метаболизм через гипоталамические центры (Баранникова, 1975; Баранникова и др., 1978; Запруднова, 1999, 2000).

В общих чертах развитие стресса у рыб происходит по сходной схеме, как у млекопитающих и птиц. В настоящее время общепризнана ключевая роль двух основных систем организма животных в развитии стресса: гипоталамо-симпатико-адреналовой и гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой (Панин, 1983; Чуйко, Подгорная, 2012). У рыб это, соответственно, гипоталамо-симпатико-хромаффинная и гипоталамо-гипофизарно-интерреналовая оси (Wendelaar Bonga, 1997). Если рассмотреть весь процесс упрощённо, это будет выглядеть следующим образом (рисунок 2).

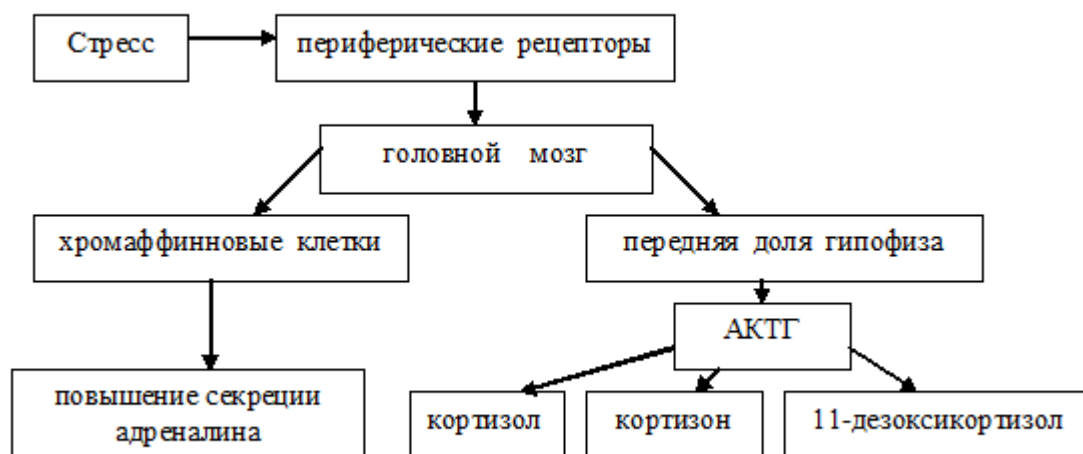


Рисунок 2. Схема развития стресс-реакции у рыб (цит. по (Головина, Тромбицкий, 1989))

Неблагоприятные факторы (стрессоры) воспринимаются органами чувств, которые передают информацию в интегральный орган мозга рыб – гипоталамус. Далее по одним афферентным нервным путям информация передается к хромаффинным клеткам, которые у рыб обычно выстилают стенки задних кардинальных вен или ассоциированы с головной почкой. Хромаффинные клетки, в ответ на возбуждение, секретируют катехоламины: адреналин и норадреналин, повышенное содержание которых в плазме крови регистрируется уже через несколько минут после действия стресс-фактора и на этом уровне может сохраняться несколько часов. Другие нейроны в гипоталамусе передают

информацию кортикотропным клеткам в передней доле гипофиза, которые в ответ на возбуждение стимулируют выброс в кровь адренотропного гормона (АКТГ), который далее по системе периферического кровообращения достигает интерренальной железы, где стимулирует продукцию и выброс в кровь глюкокортикостероидных гормонов (преимущественно кортизола у большинства костистых рыб). Гиперсекреция катехоламинов и глюкокортикостероидных гормонов, обозначаемая как первичный стресс-ответ, по очереди запускает широкий набор биохимических и физиологических изменений, называемых вторичными ответами (рисунок 3), к которым относятся и гематологические показатели.

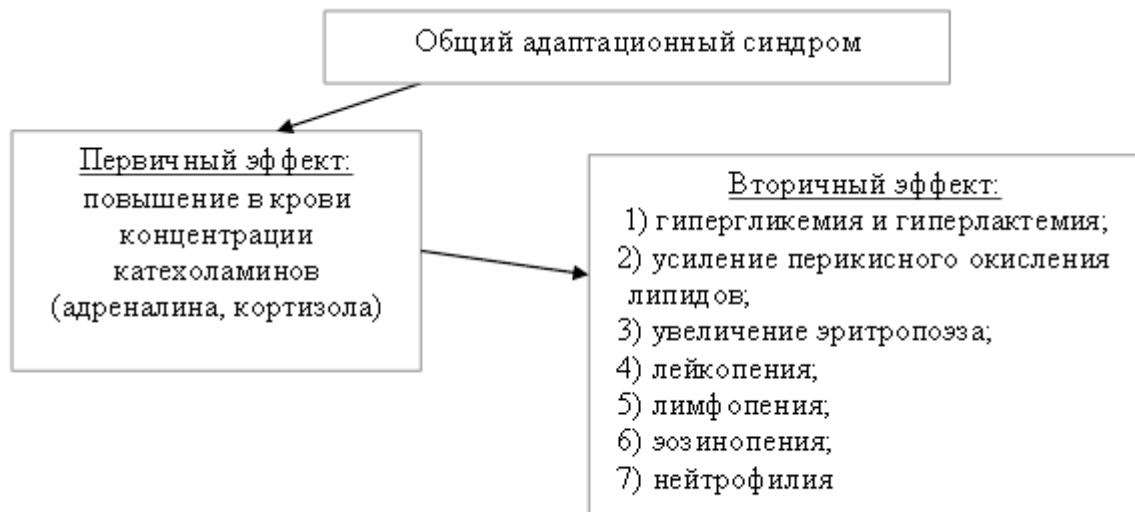


Рисунок 3. Схема развития общего адаптационного синдрома у рыб (цит. по (Головина, Тромбицкий, 1989))

Метаболические ответы включают гипергликемию и гиперлактемию, истощение запасов тканевого гликогена, катаболизм мышечных белков и изменение уровня белков крови, холестерина и свободных жирных кислот, усиление перекисного окисления липидов, изменяют активность ферментов и состав форменных элементов крови. Этот генерализованный эндокринный ответ, в результате которого мобилизуются резервы энергии, разворачивается как адаптивный механизм, позволяющий организму встретить повышенные энергетические запросы при сопротивлении действию стрессора. Обычно такие изменения сохраняются в течение нескольких дней. Одни из гормонов выборочно

меняют кровоток в органах, другие – проницаемость клеточных мембран, третьи – направление транспорта ионов в клетках и тканях (Баранникова, 1975; Аршавский, 1976; Аминева, Яржомбек, 1984). Гормон роста у рыб способствует обводнению, т.е. задержанию воды в организме. Задержку в организме ионов натрия регулирует гипофизарный гормон пролактин. На водно-солевой обмен оказывают влияние гормоны нейрогипофиза: антидиуретический – уменьшающий мочеотделение; гормоны из класса вазотоцинов, вызывающие сужение сосудов. За изменением гормонального уровня следует и сдвиг в составе крови. Прежде всего, в уровне глюкозы и в лейкоцитарной формуле.

В противоположность острому стрессу, хронический, но с достаточным по силе воздействия стрессором, может индуцировать набор патологических изменений на организменном уровне (например отказ или снижение поедаемости корма, замедление роста, снижение общей резистентности организма, включая уменьшение сопротивляемости к физическим энергоемким нагрузкам, к возбудителям болезней, изменению репродуктивной эффективности), что принято называть третьим уровнем стресс-реакций.

Таким образом, смолтификация у рыб представляет собой совокупность процессов, происходящих в течение определённого периода времени и сопровождается изменением целого ряда физиологических и морфологических признаков: потребления кислорода, изменения уровня тироксина, кортизола и гормона роста в плазме, глюкозы в крови, цвета кожных покровов, содержания воды в мышцах, скорости роста, упитанности. (Wedemeyer et al., 1980; Iwata et. al., 1982; Ноар, 1988). Происходят изменения в составе крови молоди лососей, при этом снижается общее количество лейкоцитов, наблюдается снижение доли лимфоцитов и увеличение доли нейтрофилов. Продолжительное воздействие стресс-факторов приводит к усилению эритропоза, что в дальнейшем может привести к истощению организма и его гибели.

Способность адаптироваться к условиям нарастающей солёности является важнейшим фактором, обеспечивающим выживаемость покатной молоди. Многочисленные исследования по оценке выживаемости лососевых в этот период

онтогенеза свидетельствуют о том, что формирование численности поколений у лососей происходит в короткий период прибрежной жизни после выхода молоди из рек в море (Варнавский, 1990; Clarke et al., 1989). В результате смолтификации происходит смена типа осмотической регуляции. Осмотическое давление крови – один из важнейших факторов внутренней среды организма. Принципиальное отличие рыб от наземных животных – постоянно напряженный водно-солевой обмен между организмом рыбы и окружающей ее водной средой. Это делает особенно значимыми в жизни рыб явление диффузии ионов воды и растворенных в ней веществ сквозь тканевые барьеры. С одной стороны, это облегчает выведение из организма азотистых метаболитов, с другой – заставляет постоянно поддерживать осмотический и солевой гомеостаз. Ни у одного вида рыб химический состав крови не соответствует составу растворённых веществ в окружающей их воде. Поэтому почти всегда существует градиент диффузии. Кроме того, рыбы обладают большой, легко проницаемой жаберной поверхностью, и неорганические соли, хотя и медленнее, чем вода и кислород, могут проходить сквозь жаберный эпителий (Аминева, Яржомбек, 1984).

Важную роль в поддержании осмотичности внутренней среды у молоди дальневосточных лососей при смене солёности внешней среды играет содержание в крови низкомолекулярных органических веществ, в частности, глюкозы и аминокислот (Григорьева, 2006). Многие современные исследователи считают, что у молоди дальневосточных лососей при смене среды обитания, когда хлоридные клетки ещё не успели перестроиться в соответствии с солёностью внешней среды, механизм удержания влаги преобразован из процесса стресса и характеризуется увеличением уровня глюкозы в крови, величина которого, определяется запасами углеводов в виде гликогена (Микулин и др., 2001; Григорьева, 2006).

У молоди лососей с длительным (более года) периодом откорма в пресной воде, таких как кижуч и нерка, осморегуляция осуществляется за счёт гликогенолиза. Именно необходимость накопления запасных углеводов из пищи в малокормных реках и определяет длительность пребывания молоди таких рыб в

пресной воде. Молодь с коротким периодом пребывания в пресной воде, таких видов как кета и горбуша, катится в море значительно меньших размеров, чем кижуч, имея, вероятно, иную, более сложную систему осморегуляции. Так как молодь горбуши не питается в пресной воде, то механизм поддержания высокой осмотичности крови у нее основан не на увеличении концентрации глюкозы, а происходит за счёт других осмолитов, вероятнее всего, за счет аминокислот, образующихся из витилина желточного мешка (Микулин и др., 2001; Григорьева, 2006).

Изучением изменений, происходящих на физиологическом и биохимическом уровне в организме рыб в процессе смолтификации, занимаются ученые во всём мире. Большое количество работ посвящено функциональным изменениям системы водно-солевого обмена, липидного, белкового и углеводного метаболизма, изменениям активности нейроэндокринной и эндокринной систем в период смолтификации (Краюшкина, 1976; Калюжный, 1977; Наточин, Лаврова, 1984; Варнавский, 1990; Смирнов, 1990; Черницкий, 1988, 1993; Павлов и др., 2007; Mead et al., 1960; Sheridan et al., 1983).

Большинство исследований, в той или иной степени связанных с проблемой оценки физиологического состояния лососевых в раннем онтогенезе по гематологическим параметрам, касались показателей крови молоди, полученной при искусственном воспроизводстве на рыбозаводных заводах, и молоди от естественного нереста, выловленной в пресных водах (Остроумова, 1964; Чистова, 1967; Канидьев, 1970; Глаголева, 1975; Смирнов, Кляшторин, 1990; Хованский, 1992, 1997; Краюшкина и др., 1995; Смирнов, Максимович, 2000; Запорожец, 2002; Крупина, 2002.; Кальченко, 2010, Бочкова). К сожалению, в перечисленных исследованиях, зачастую оценивались лишь абсолютное количество эритроцитов и лейкоцитов, а также доля лимфоцитов и молодых эритроцитов без приведения и анализа подробных гемограмм. Достаточно подробный анализ морфологической картины крови молоди кеты, проведен Т.М. Сергеевко для двух рек о. Сахалин – р. Найба и р. Тымь. «Данные количественных анализов крови кеты из исследуемых водоемов показали

различия в картине крови молодежи естественного происхождения (таблица 1). В красной крови доля юных эритроцитов составила 27,6% при общем числе эритроцитов 0,94 млн/мкл. Число лейкоцитов было небольшим (2,99 тыс/мкл), а в лейкоцитарной формуле крови нейтрофилы составляли 33,2 %, лимфоциты – 65,4%. У молодежи из р. Найба количество эритроцитов имело более высокие значения – 1,2 млн/мкл, а интенсивность эритропоэза наоборот была меньше (доля молодых эритроцитов составляла 21,2% от их числа) Лейкоцитарная формула на 99% состояла из лимфоцитов.» (Сергеенко, 2007).

Таблица 1.

Морфофизиологическая характеристика кеты естественных популяций (по Сергеенко, 2007)

Показатель	р. Найба	Р. Тымь
Биологические показатели		
Длина тела, мм	38,3 ± 0,1	34 ± 0,15
Вес тела, мг	460,8 ± 26	416 ± 54
Гематологические показатели		
Эритроциты, млн / мкл	1,2 ± 0,031	0,94 ± 0,1
Базофильные эритроциты, %	0,8 ± 0,2	7,4 ± 0,7
Полихроматофильные эритроциты, %	20,1 ± 2,3	20,2 ± 2,0
Всего молодые эритроциты, %	21,2 ± 2,5	27,6 ± 2,5
Лейкоциты, тыс / мкл	14,3 ± 4,8	2,99 ± 0,4
Молодые лейкоциты, %	0,09 ± 0,03	1,4 ± 0,6
Нейтрофилы, %	0,2 ± 0,06	33,2 ± 2,8
Моноциты, %	0,1 ± 0,03	1,4 ± 0,3
Лимфоциты, %	99,2 ± 0,13	65,4 ± 2,9
Тромбоциты, тыс / мкл	9,7 ± 6,9	2,1 ± 0,5

Публикации по исследованиям крови природной молодежи лососевых в эстуарный период в отечественной и зарубежной научной литературе встречались единично (Серков, 1996; Калинина, 1997б; Хованский, 1997; Карпенко, 1998; Пустовит, Пустовит 2005; Parry, 1961; Ewing et al.1980; Clarke, Shelbourn, 1985, 1986, Хованская и др., 2008).

В основном вышеуказанные исследования ограничивались описаниями результатов экспериментов по пересадке молодежи естественного происхождения и выращенной на ЛРЗ в морскую воду различной солености (Хованская, и др., 2008). Краткие данные по морфологической картине крови кеты естественного происхождения выловленной на участке морского побережья п-ва Камчатка и

впадающих в него рек приводятся в работах Карпенко (1998). По их данным, в период ската из рек в крови молоди кеты отмечены все формы клеток эритробластического ряда; причем доля молодых эритроцитов незначительна (0,22 – 1,85 %), что свидетельствует о затухающем эритропоэзе (таблица 2). Среди зрелых эритроцитов амитотические клетки встречались единично (2 – 3 клетки на 500 эритроцитов), безъядерных форм не обнаружено. Белая кровь молоди кеты была представлена лимфоцитами, моноцитами, нейтрофилами и молодыми формами: лимфолейкобластами, миелоцитами и моноцитами. Доля молодых лейкоцитов была достаточно высокой – от 2,3 до 7,86 %. Количество нейтрофилов и моноцитов в течение ската оставалось практически неизменным, тогда как количество лимфоцитов увеличивалось с 70,2 до 81,14 %.

У молоди кеты в прибрежных водах отмечалось достаточно большое количество молодых эритроцитов – 9 %, которое указывает на возобновление эритропоэза (Карпенко, 1998). Лейкоцитарная формула крови этой молоди характеризовалась относительно большим количеством лимфоцитов, малым — сегментоядерных нейтрофилов и отсутствием миелоцитов и молодых форм моноцитов. При этом отмечалось высокое количество лимфо- и лейкобластов, что может свидетельствовать о усилении лейкопоэза в процессе адаптации к условиям повышенной солености. Как указывают авторы, в течение ската и откочевки кеты в море происходит затухание эритропоэза и оживление лимфо- и лейкопоэза.

Таблица 2.

Форменные элементы крови молоди кеты в 1987г. (по Карпенко, 1998)

Место лова	Дата	Скат или нагул	Клетки эритробластического ряда, %					Клетки белой крови, %						Числ о рыб	
			Э	Н	Б	П	Д	Л	Лл	М	Мн1	Мн2	Нп/я		Нс/я
Р.Хайлюля	09.06	Скат	0,05	0,50	0,30	0,80	98,15	71,23	2,41	1,75	0,75	2,33	8,33	13,20	22
Р.Хайлюля	13.06	Скат	0,02	0,18	0,43	0,90	98,48	71,74	3,12	2,43	1,44	2,31	4,22	14,74	38
Р.Хайлюля	15.06	Скат	0,26	0,33	-	-	99,41	79,00	2,67	-	1,67	-	4,58	12,08	40
Р.Хайлюля	19.06	Скат	-	-	0,12	0,48	99,40	70,20	3,80	-	1,20	2,20	3,80	16,80	31
Устье р.Хайлюля	28.06	Нагул	-	0,03	0,17	0,40	99,40	81,14	2,84	0,43	1,55	1,07	4,37	3,60	21
Р.Русакова	09.07	Нагул	-	-	-	0,22	99,78	79,10	2,30	-	1,10	-	4,10	13,40	10
Р.Дранка	10.07	Нагул	-	-	0,10	0,34	99,56	78,90	2,81	-	0,90	-	5,31	12,08	5
Море, траверз р. Хайлюля	24.07	Нагул	0,04	-	0,68	8,28	91,00	81,30	5,30	-	0,40	-	5,10	7,90	5

Примечание. Э – эритробласты; Н – нормобласты; Б – базофильные; П – полихроматофильный; Д – дефинитивные; Л – лимфоциты; Лл – лимфолейкобласты; М – миелоциты; Мн1 – моноциты; Мн2 – моноцитоидные; Нп/я – нейтрофилы палочкоядерные; Нс/я – нейтрофилы сегментоядерные.

Следует отметить, что, как в отечественной, так и в зарубежной научной литературе чрезвычайно мало работ, посвященных непосредственно эстуарно-прибрежному периоду жизни молоди кеты и горбуши. Это касается как закономерностей распределения и динамики биологических показателей, так и изменений в морфологической картине крови молоди лососевых в этот период.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Для оценки влияния различных факторов на онтогенез молоди в эстуарно-прибрежный период жизни и формирование численности поколений основных видов тихоокеанских лососей, был выбран модельный полигон исследований – р. Ола, Ольская лагуна и прилежащая к нему часть побережья Тауйской губы Охотского моря.

Река Ола является одной из крупнейших рек Магаданской области по запасам дальневосточных лососей. До 2007 г. характерной особенностью этой реки было то, что она впадала в крупную лагуну (30 км²), отделенную от моря Ньюклинской косой и цепью островов. Ольская лагуна – акватория миксогалинного типа с чётко дифференцируемыми олигогалинными (солёность 0,5-5‰), мезогалинными (солёность 5-18‰) и полигалинными (солёность 18-30‰) участками акватории.

Сбор первичного материала осуществлялся в июне-июле 2003 – 2014 гг. при проведении комплексных исследований лососевых экосистем (рисунок 4).



Рисунок 4. Карта-схема района исследований

В 2007 г. после размыва Ньюклинской косы произошло смещение устья реки Ола, в результате чего полностью была прекращена связь реки с лагуной. В связи с этим, вся молодь лососевых стала мигрировать из пресной воды непосредственно в прибрежные участки моря солёностью 28-30‰ (рисунок 6).



Рисунок 6. Карта-схема сбора проб для гематологических исследований после размыва Ньюклинской косы

Материал для настоящей работы был собран в июне-июле 2004-2008 гг. в устье р. Ола и Ольской лагуны, на участках с нулевой солёностью (0 ‰), с переменной солёностью (3-18 ‰) и типично морской (22-30 ‰) (рисунки 5, 6). После размыва Ньюклинской косы, ранее отделявшей лагуну от моря, сбор материала проводился в июне-июле 2010-2012, 2014 гг. в прибрежной акватории от м. Ольский до м. Средний, где молодь лососевых р. Ола стала нагуливаться после изменения русла в устьевой части (рисунок 7).



Рисунок 7. Карта-схема сбора проб для гематологических исследований в 2008-2012, 2014 гг.

Для типизации эстуариев использовалась классификация, предложенная В.Н. Михайловым и С.Л. Гориним (Михайлов, Горин 2012), объединяющая учение об устьевых областях рек и устьевых процессах и учение об эстуариях и эстуарных процессах. Согласно этой классификации, акватория Ольской лагуны до изменения устьевой части р. Ола относилась к «собственно лагунным» эстуариям, эстуарная зоны р. Ола после размыва Ньюклинской косы – к «собственно морским» эстуариям.

Обловы до изменения устьевой зоны р. Ола проводили при помощи 15-метрового малькового закидного невода, закидного равнокрылого мотенного невода длиной 70 метров с ячейей 10 мм на крыльях и 3 мм в мотне, после смены типа эстуария в качестве основного орудия лова использовался специально разработанный малый мальковый кошельковый невод длиной 55 м с размером ячеей 3х3 мм.

Переход на использование малого кошелькового невода был обусловлен рядом причин. Ввиду особенностей конструкции и технологии использования закидного невода, точность расчета площади замета в большой степени зависит от ветровых явлений, наличия или отсутствия течения и других влияющих факторов. Таким образом, математический аппарат для получения достоверных данных (Лакин, 1980) чрезвычайно усложнялся расчетом дополнительных поправочных коэффициентов. Также необходимо упомянуть, что особенностью закидных неводов, являются малые значения коэффициентов уловистости, относительно других орудий лова (Трещев, 1983) (таблица 3), что увеличивает общую ошибку при использовании их на участках с разреженными скоплениями гидробионтов в прибрежных морских акваториях.

Таблица 3.

Коэффициенты уловистости основных орудий лова (Карпенко, 1997)

Типы рыболовных комплексов	Коэффициент уловистости
Траловые	0,3
Кошельковые	0,7
Закидные неводные	0,5
Сетные дрифтерные	0,3

Принимая во внимание все вышеуказанные недостатки закидных неводов, нами была разработана методика обловов литоральной зоны моря альтернативным орудием лова. Проанализировав основные орудия лова, используемые на сегодняшний день для проведения ихтиологических исследований, мы пришли к заключению, что наиболее подходящим для работ в прибрежной зоне является кошельковый невод (Андреев, 1964; Коваленко, Кирпунов, 1996). Ранее кошельковые невода уже использовались для проведения учета молоди лососевых сотрудниками «КамчатНИРО», длина невода при этом составляла 400 м, высота 50 м. Данные орудия лова предназначались для использования в зоне от 2 до 15 миль от берега (Карпенко, 1997).

Поскольку использование кошельковых неводов значительной длины невозможно в литоральной зоне моря, нами был сконструирован экспериментальный малый мальковый кошельковый невод с плавающей верхней подборой длиной 55 м, и утяжеленной нижней подборой длиной 70 м и высотой в районе сливной части – 6,5 м. Основная часть невода состояла из дели с ячейей 10x10 мм и 5x5 мм. Сливная часть невода была выполнена 8 метровой вставкой из дели с ячейей 3x3 мм. Нижняя подбора утяжелялась стальными кольцами (через каждые 2 м), через которые был продет стяжной фал, обеспечивающий успешное кошелькование. В результате было получено орудие лова, обладающее рядом преимуществ:

1. Использование малого кошелькового невода не требует значительных технических и трудовых ресурсов (после проведения экспериментальных заметов и небольших доработок, была отработана технология выполнения контрольных обловов данным неводом с использованием одной пятиметровой надувной моторной лодки силами 3-4 человек);
2. Заметыв стало возможно проводить в непосредственной близости к прибойной зоне без необходимости притонения невода на берег;
3. Малые кошельковые невода являются неспециализированным орудием лова, и дают возможность получать данные о видовом разнообразии

гидробионтов, их распространении и структуре скоплений;

4. В отличие от закидного невода, кольцевой замет кошелькового невода лимитируется длиной верхней подборы, следовательно, площадь замета является постоянной величиной.

Координаты точек обловов определяли при помощи спутникового приёмника GPS Garmin-12. В момент проведения контрольных обловов с помощью анализатора качества воды Horiba (Япония), на каждой станции проводились измерения абиотических параметров, которые включали в себя следующие гидрологические и гидрохимические показатели – солёность, мутность, температура, реакцию среды (pH), электропроводность. У всех пойманных рыб были взяты отолиты (sagitta) для проведения анализа их микроструктуры. Дифференциация молоди по стадиям смолтификации проводилась в соответствии с классификацией, использованной В.С. Варнавским (Варнавский, 1990).

Для изучения физиологического статуса, в качестве основной методики была выбрана оценка морфологической картины крови молоди кеты и горбуши по мазкам. Кроме того, определяли количество эритроцитов в единице объёма крови и их осмотическую резистентность. Периферическую кровь у мальков отбирали из хвостовой артерии путём отрезания хвостового стебля. Мазки после высушивания фиксировали абсолютным этиловым спиртом и доставляли в лабораторию института для дальнейшей обработки. Препараты окрашивали азур-эозином по Романовскому (Серпунин, 1986), изучали в проходящем свете с использованием иммерсионного объектива на микроскопе Leuca и фотографировали при помощи Leuca Photomicrographic System Model DFC320 на 1000х увеличении. Соотношение форм эритроцитов устанавливали по 1000 клеткам. Для определения лейкоцитарной формулы в различных участках мазка просчитывали 100 лейкоцитов и оценивали относительное количество тромбоцитов, приходящихся на просмотренное количество лейкоцитов. Клетки крови идентифицировали по классификации, предложенной Н.Т. Ивановой (Иванова, 1983). При подсчете лейкоцитарной формулы, учитывая низкий

процент клеток в рядах дифференцировки, клетки одного ряда были нами объединены. При определении доли форменных элементов все агранулоциты считали как лимфоциты и моноциты, не выделяя лимфобласты и моноцитобласты. В группе гранулоцитов отмечали молодые формы нейтрофилов, объединяя их в группу юных нейтрофилов «миелобласты нейтрофильные», а зрелые клетки учитывали как «сегментоядерные нейтрофилы».

В эритроидном ряду при подсчете отмечали не все стадии развития эритроцитов, описанные Н.Т. Ивановой (Иванова, 1983), а только наиболее четко морфологически различимые при световом микроскопировании. Учитывали юные эритроциты (эритробласты, базофильные нормобласты, полихроматофильные нормобласты) и зрелые эритроциты. Дополнительно отмечали присутствие на мазках крови клеток гемопоэтического ряда (гемогистобластов, гемоцитобластов) и макрофагов.

Общее количество эритроцитов в единице объема крови определяли стандартным методом, используя камеру Горяева (Иванова, 1983). Для разбавления крови применяли раствор Хендрикса (Головина, 1989), в котором эритроциты могут сохраняться при комнатной температуре в течение нескольких месяцев.

Осмотическую резистентность эритроцитов оценивали по общепринятой методике с использованием серии растворов хлорида натрия (концентрация от 0,6% до 0,2%) с шаговым интервалом 0,04% (Веселов, 1962).

Так как исследования проходили в акваториях, в которые выпускалась заводская молодежь с Ольской экспериментальной производственной акклиматизационной базы (ОЭПАБ), у всех обследованных экземпляров кеты препарировали отолиты для дальнейшей идентификации по отолитным меткам.

Для определения готовности покатной молодежи кеты к условиям нарастающей солёности и выявления закономерностей, происходящих в системе крови в процессе смолтификации, были проведены эксперименты по пересадке и выдерживанию покатной молодежи из пресной воды в воду с различной солёностью. Для этого, на участке нижнего течения реки с нулевой солёностью, отлавливали

покатную молодь кеты. Часть этой рыбы была использована для получения фоновых гематологических показателей, а остальная была помещена в три одинаковые ёмкости с водой из естественных водоёмов различной солёности: 0‰; 15‰ и 30‰, соответственно, с плотностью посадки 1 экз./л воды. Температура воды в них колебалась в пределах 5-9°C. В ходе эксперимента гематологические анализы проводили в начале опыта, на 7 и 14 день. Математическая обработка данных проводилась в программах Microsoft Excel и Statistica 6.0. Объем собранного материала представлен в таблице 4.

Таблица 4.

Объем собранного материала

Год	Проведен анализ, экз.	Учтено при обловах, экз.	Взято на анализ морфологической картины крови	
			кета	горбуша
2004	2973	4539	240	87
2005	870	1328	184	–
2006	1559	2381	215	–
2008	3175	4847	118	110
2010	102	102	75	80
2011	468	468	45	75
2012	446	446	50	45
2014	182	182	50	–

ГЛАВА 3. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И БИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ МОЛОДИ КЕТЫ В ЭСТУАРИИ СОБСТВЕННО ЛАГУННОГО ТИПА

3.1. Абиотические показатели исследуемой акватории

Гидрологический режим Ольской лагуны в период с 2004 по 2006 год характеризовался достаточной стабильностью, в связи с чем, при дальнейшем изложении были использованы преимущественно данные полученные в ходе исследований в 2004 году, характеризующемся наибольшим количеством собранного материала.

Основываясь на анализе влияния различных гидрологических и гидрохимических параметров, а также удаленностью от устья р. Ола, были выделены 6 участков акватории лагуны (рисунок 8).

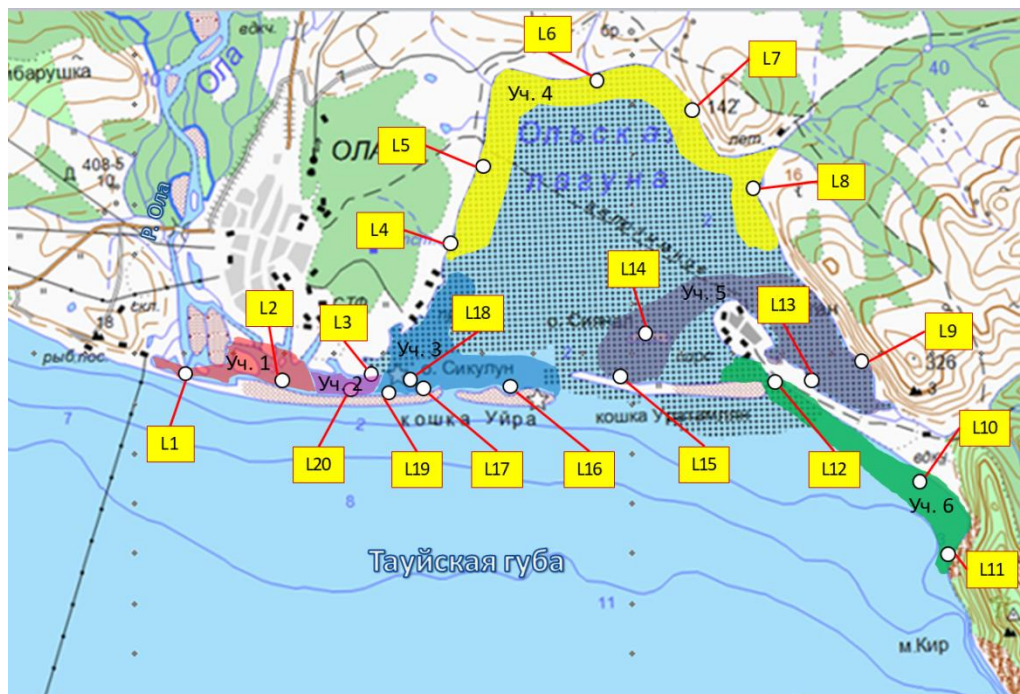


Рисунок 8. Схема станций контрольных обловов и выделенных участков на акватории Ольской лагуны в 2004 г.

По степени влияния того или иного фактора была проведена группировка станций контрольных обловов. В первую группу, где наибольшее влияние оказывало повышение уровня воды в р. Ола, связанное с оттайкой мерзлотных грунтов и влиянием осадков, были включены станции, расположенные на

участках 1, 2 и 3 (станции «L1», «L17», «L18», «L19», «L20», «L3»). Данные по этим станциям представлены на рисунке 9.

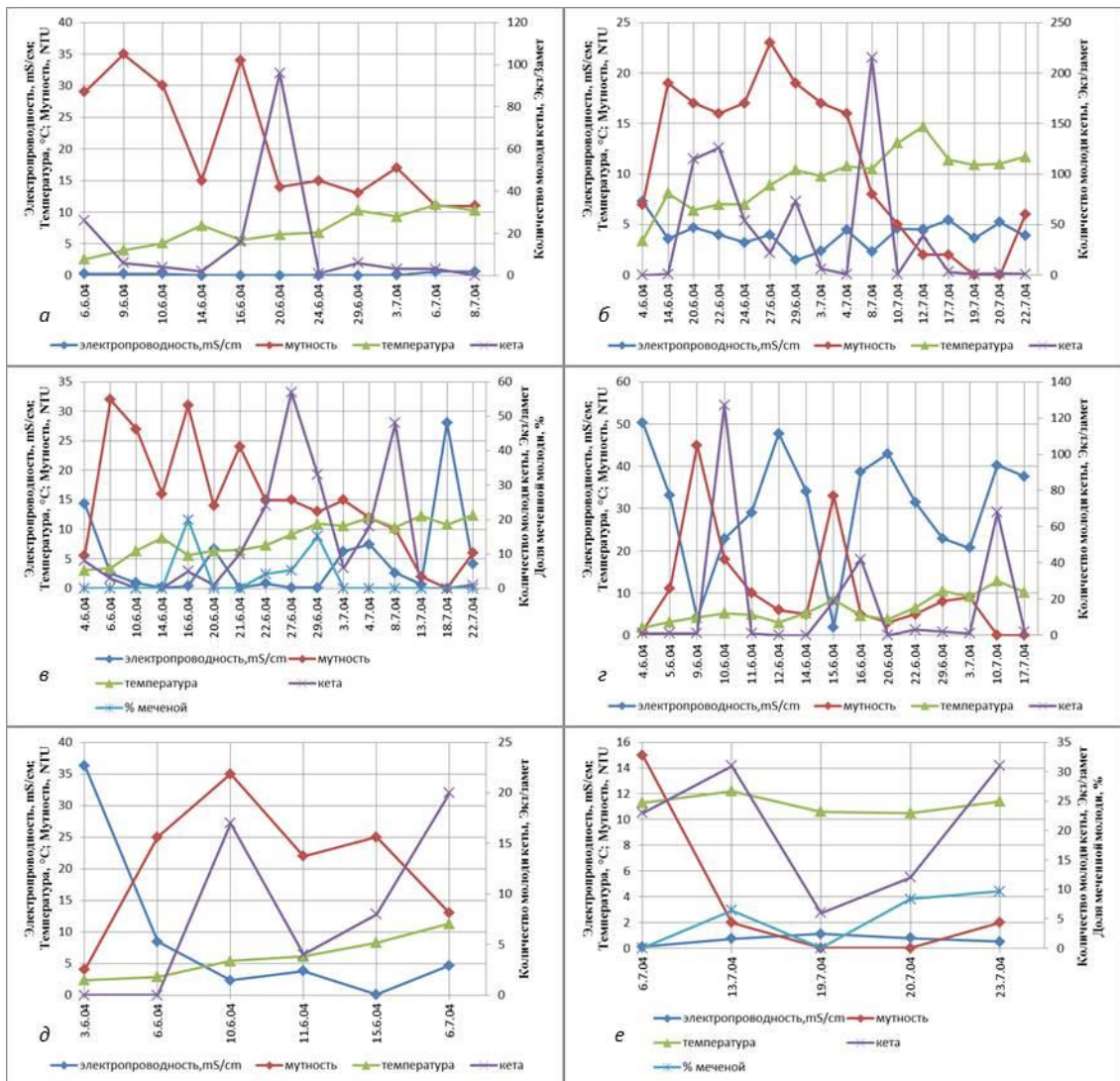


Рисунок 9. Динамика изменений абиотических факторов и уловов молоди кеты по станциям: а – станция «L1», б – станция «L19», в – станция «L3», г – станция «L17», д – станция «L18», е – станция «L20»

Ввиду того, что в условиях влияния приливно-отливных течений, использование гидрологической рейки для учёта изменений урвненного режима в районе устья реки невозможно, в качестве параметра, указывающего на повышение уровня воды в реке, использовался показатель мутности. Проведённые наблюдения показали, что численное увеличение показателя мутности, фиксируемое в условных единицах анализатором «HoriBa», в достаточной степени коррелирует с повышением уровня воды в реке и увеличением стока. Характерной особенностью, которая прослеживается на всех

графиках, является резкое повышение уловов при контрольных обловах через 1-5 суток после повышения уровня воды. Причём корреляция между показателями мутности и количеством экземпляров молоди кеты в уловах, во многих случаях, с учетом темпорального сдвига по оси X, достигала величины 0,98, что указывает на чрезвычайно высокий уровень значимости для биологических объектов. Все участки, для которых указанный гидрологический фактор являлся определяющим, характеризовались географическим расположением либо непосредственно близким к водотоку р. Ола, либо влиянием достаточно выраженной стратификацией пресных и солоноватых вод. Обратная пропорциональная зависимость, наблюдаемая на части графиков (рисунок 9, в-г) между показателями электропроводности (как показателя, характеризующего общую минерализацию воды, включая солёность) и величиной уловов, носит в данном случае вторичный характер, так как увеличение речного стока является первопричиной уменьшения солёности. Динамика температурных изменений, по нашему мнению, не оказывала влияния на величину уловов молоди кеты и отражала лишь особенности гидрологии водоёма и погодные условия текущего года.

Во вторую группу объединены станции, располагавшиеся на участке 4, относящиеся к мезогалинному типу с умеренным влиянием приливо-отливных течений (станции «L16», «L15», «L7», «L6»). Они, по сути, являлись переходной зоной между пресными и морскими водами. Данные, полученные на этих станциях, представлены на рисунке 10.

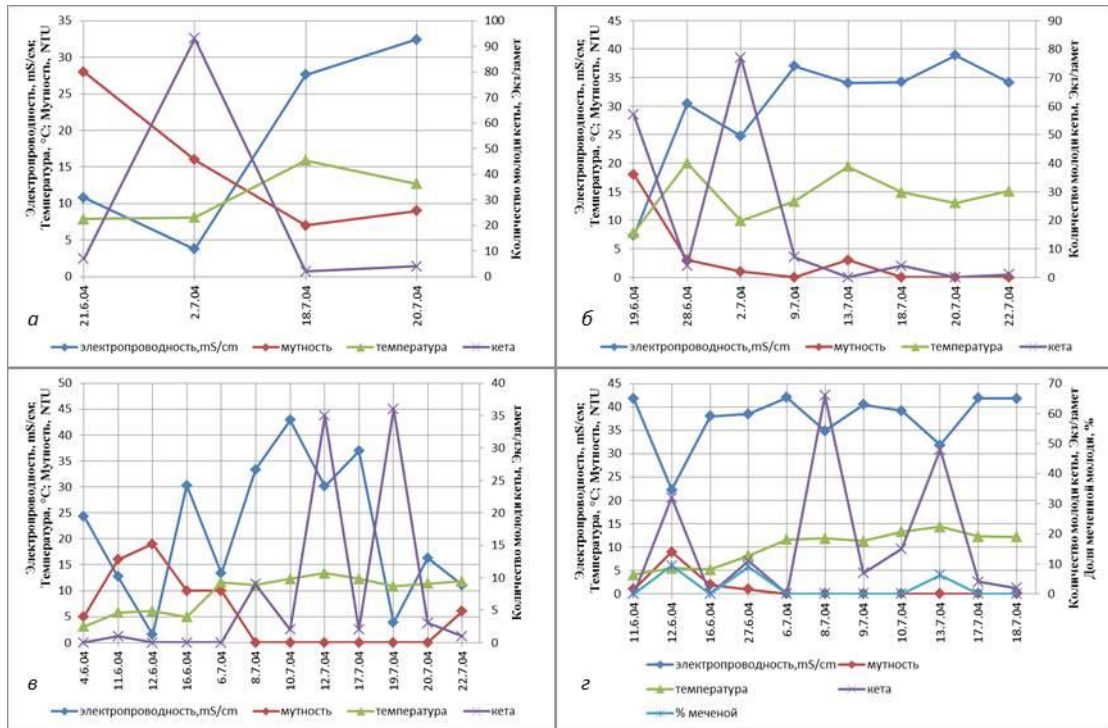


Рисунок 10. Динамика изменений абиотических факторов и уловов молоди кеты по станциям: а – станция «L6», б – станция «L7», в – станция «L16», г – станция «L15»

Из рисунков видно, что на этих станциях ни мутность (как показатель уровня стока), ни температура, не оказывали существенного влияния на количество молоди кеты в уловах. Единственным параметром, с которым прослеживалась связь – это электропроводность, изменения которой на данных участках лагуны были обусловлены влиянием солёных морских вод. Необходимо отметить, что характер этой связи обратно пропорциональный. Такая закономерность, объясняется тем, что молодь кеты, мигрирующая в зону интенсивного перемешивания пресных и солёных вод, по совокупности экстерьерных признаков, находилась в стадии пресмолтов и избегала участков акватории с высокими показателями солёности, близкими к таковым в открытом море. Молодь, пойманная на этих участках, фенотипически являлась переходной между типично речной и морской. Интенсивность пятен на теле была значительно ниже, чем у покатников, тело светлее, а спина имела достаточно интенсивную зеленоватую окраску.

В третью группу были объединены станции 5-го участка («L9» и «L13»). Особенностью гидрологического и гидрохимического режима этих участков

являлись высокие значения солёности. Это связано с удалённостью этих участков от крупных источников пресной воды и особенностями приливно-отливных течений на акватории Ольской лагуны, где за счет Атарганской косы, а также островов в южной части лимана сформировались проливы с сильным течением. Абиотические показатели по этим станциям приведены на рисунке 11 (а, б).

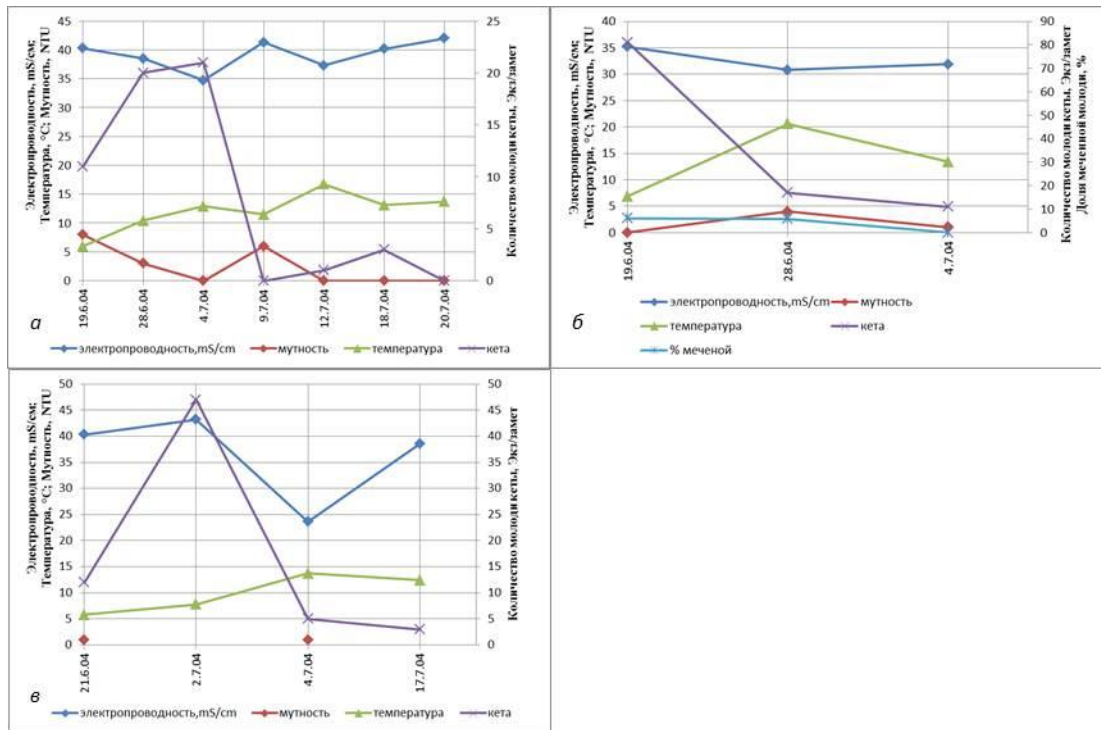


Рисунок 11. Динамика изменений абиотических факторов и уловов молоди кеты по станциям: а – станция «L13», б – станция «L9», в – станция «L12»

Анализ представленных на графиках зависимостей позволяет сделать вывод о приоритетном влиянии температурного режима этих участков на уловы молоди кеты. Молодь кеты, выловленная на этих станциях, имела серебристую окраску, однако парр-пятна оставались дифференцируемыми. Нами было отмечено, что такая молодь избегала участков с повышенной температурой воды. При повышении температуры воды более $10,5^{\circ}\text{C}$, она откочёвывала на другие участки акватории лагуны, оставаясь в зоне высокой солёности воды. Этот факт объясняется значительными изменениями в красной крови, которые происходят к концу смолтификации молоди кеты. Определяющим является уменьшение числа эритроцитов, и, как следствие, низкие адаптивные возможности к гипоксии (Изергин, Изергина, 2018; Изергина, Изергин, 2006). Как известно, при

повышении температуры воды, количество растворённого кислорода в ней резко уменьшается, что и является фактором, вызывающим миграцию смолтов молоди кеты на более холодноводные участки.

В четвёртую группу были включены станции 6-го участка («L12»), находящиеся непосредственно на границе смешения вод Ольской лагуны и открытого моря. Вся молодь кеты на этих станциях имела значительные размеры и типично морскую окраску, являясь, по совокупности всех факторов, полностью смолтифицированной. В отличие от закономерностей, отмеченных для мезогалинных участков лагуны, здесь с уменьшением солёности падали и уловы. Таким образом, полностью смолтифицированная молодь кеты избегала опреснённых участков акватории и совершала откочёвку в прибрежную зону открытого моря. За все время проведения исследований, не было отмечено ни одного случая поимки такой молоди на участках с солёностью менее 25‰.

3.2. Длина и масса тела молоди кеты

Динамика изменений размерных показателей молоди кеты по участкам, характеризующихся совокупностью разных гидрохимических и гидрологических факторов, была различной (таблицы 5, 6).

Таблица 5.

Длина тела молоди кеты по участкам (2004 г.)

Период	Длина тела по Смитту, мм					
	Участок 1	Участок 2	Участок 3	Участок 4	Участок 5	Участок 6
1 декада июня	35,4±0,3 30,0-39,0	33,5±0,6 30,0-37,0	36,6±0,2 32,0-45,0			
2 декада июня	37,8±0,3 32,0-46,0	39,6±1,6 36,0-45,0	38,1±0,2 32,0-47,0	39,2±0,3 34,0-48,0	39,3±0,3 35,0-47,0	
3 декада июня	37,5±1,7 33,0-44,0	40,5±0,3 30,0-50,0	39,1±0,2 30,0-66,0	39,5±0,2 32,0-53,0	41,6±0,4 35,0-52,0	48,0±0,2 40,1-51,1
1 декада июля	40,2±1,1 34,0-49,0	39,8±0,4 34,0-52,0	41,0±0,3 30,0-55,0	41,8±0,3 35,0-55,0	41,7±0,3 31,0-53,0	47,2±0,5 39,0-50,5
2 декада июля		40,8±0,7 35,0-49,0	44,7±0,7 34,0-58,0	46,3±1,6 39,0-52,0	43,8±0,7 33,0-54,0	50,2±2,7 41,0-54,0
Н, экз.	161	303	1076	728	389	266

*Примечание – над чертой среднее и ошибка среднего, под чертой колебания признака.

Масса тела молоди кеты по участкам (2004 г.)

Период	Масса тела, мг					
	Участок 1	Участок 2	Участок 3	Участок 4	Участок 5	Участок 6
1 декада июня	292,08±7,98	240,55±20,91	347,51±6,38			
	205-467	173-407	224-702			
2 декада июня	381,32±9,88	459±64,55	364,67±8,30	451,22±12,64	453,94±13,63	
	232-681	284-675	188-656	238-789	290-860	
3 декада июня	361,67±60,28	492,27±17,02	437,54±11,04	425,58±6,47	545,86±20,54	750,39±5,92
	212-626	141-1173	148-2484	204-1177	268-1106	680-947
1 декада июля	516,46±49,60	490,58±20,78	531,35±13,55	491,65±13,34	598,75±16,95	722,20±22,78
	258-890	228-1081	197-1308	238-1452	209-1132	673-750
2 декада июля		524,73±35,86	772,69±40,60	774,11±71,45	727,33±39,54	784,20±23,49
		229-1036	244-1896	501-1089	209-1423	561-1201
№, экз	161	303	1076	728	389	266

*Примечание – над чертой среднее и ошибка среднего, под чертой колебания признака.

Станция лова «L1», характеризующая участок 1, находилась непосредственно в районе впадения р. Ола в лагуну, на неё не оказывали влияние приливы, то есть независимо от величины приливно - отливных течений, солёность на этой станции всегда была равна 0, а электропроводность, характеризующая количество растворённых ионов, не превышала 0,61 мS/cm, что соответствует пресноводным участкам. Данные по динамике длины и массы тела молоди приведены на рисунке 12.

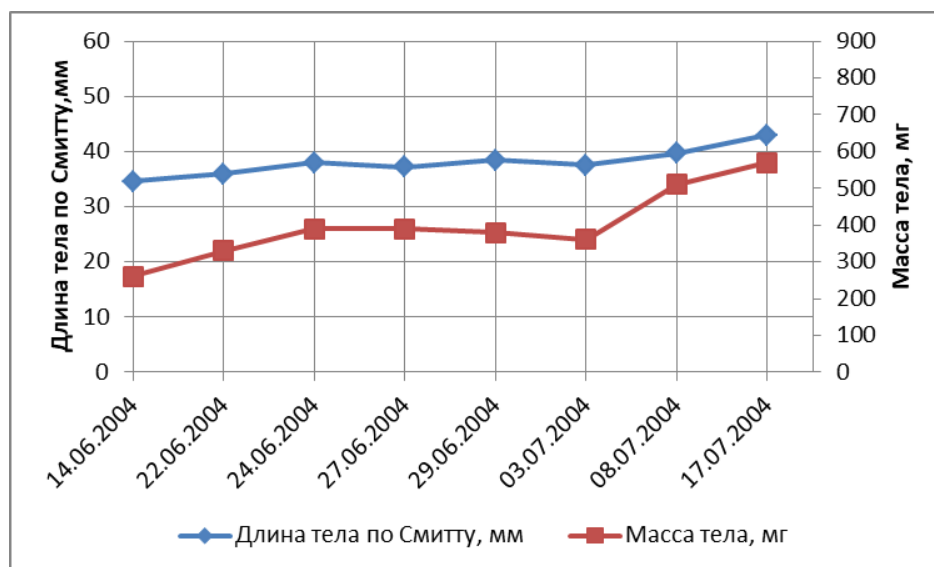


Рисунок 12. Динамика изменений длины и массы тела молоди кеты на участке 1 (станция L1)

Размерные молоди кеты на этом участке достаточно равномерно увеличивались в течение всего периода исследований. Молодь кеты, совершающая покатную миграцию через этот участок, активно питалась в период ската, о чём свидетельствует значительная величина приростов за месяц. Совокупность размерных параметров и результатов анализа микроструктуры отолитов позволяет отнести всю молодь кеты, пойманную на станции «L1», к естественной части популяции.

Станция «L3» (участок 2), расположенная в левобережной западной части Ольской лагуны, являлась типично мезогалинной. Для неё характерно интенсивное смешивание речных и морских вод в период прилива и практически пресные воды в период отлива. Солёность колебалась от 0,02 до 18,9 ‰, составив в среднем 4,05 ‰, электропроводность – 4,73 мS/см. Анализ полученных данных позволяет сделать вывод о том, что вплоть до конца июня динамика изменений длины и массы в целом не отличалась от таковой на станции «L1». В то же время, интенсивность увеличения размеров, была несколько ниже, что объясняется, на наш взгляд, повышенными энергозатратами молоди кеты, которые связаны с адаптивными механизмами в процессе смолтификации. Снижение средних значений длины и массы тела в течение первой декады июля связано, с появлением в лагуне молоди кеты, выпущенной с ЛРЗ (рисунок 13).

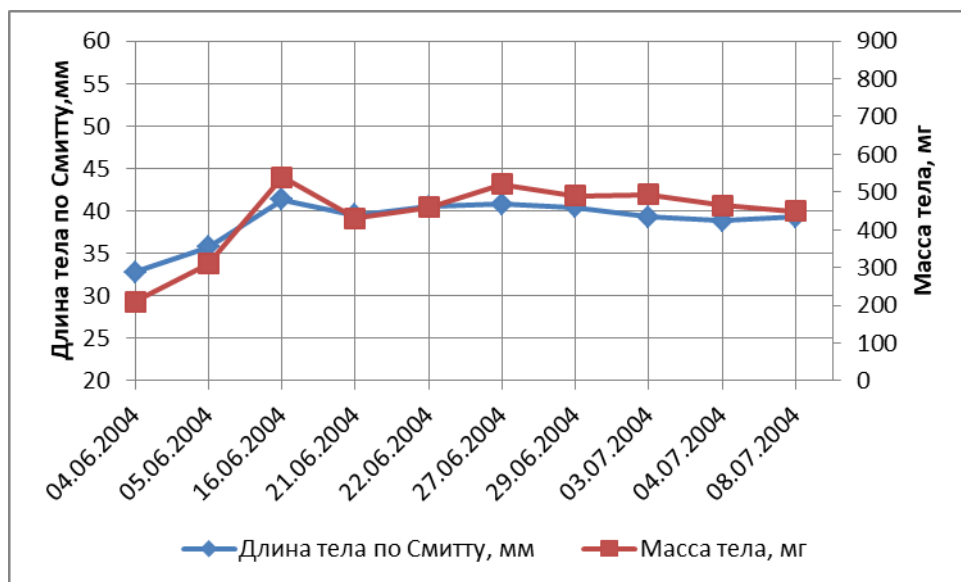


Рисунок 13. Динамика изменений длины и массы тела молоди кеты на участке 2 (станция L3)

Станция «L19» (участок 3) являлась типично олигогалинной по своему типу. Влияние морских вод отмечалось во всех фазах приливно-отливного цикла. Солёность колебалась от 1,1 до 3,7 ‰, составив в среднем 1,85 ‰, электропроводность – 4,04 мS/см. Данные по биологическим характеристикам на этой станции представлены на рисунке 14.

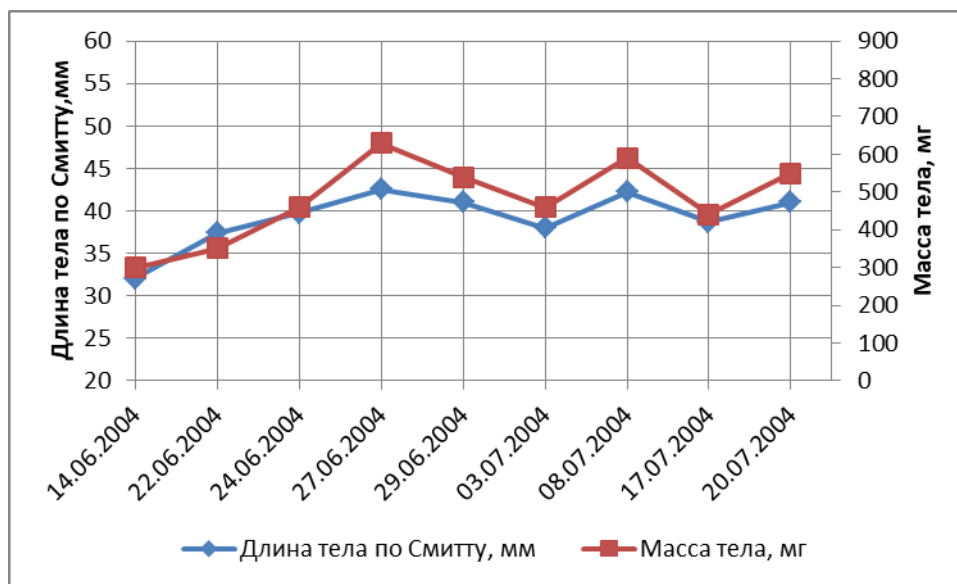


Рисунок 14. Динамика изменений длины и массы тела молоди кеты на участке 3 (станция L19)

Станция «L19» расположена непосредственно в акватории Ольской лагуны возле одной из протоков, соединяющей лагуну с морем. Динамика изменений биологических показателей на этом участке характеризовалась наличием достаточно выраженного пика, приходящегося на 3 декаду июня. Средние показатели для этой даты составляли: длина тела по Смитту – 42,5 мм, масса тела – 630 мг. Наличие в уловах молоди кеты с такими показателями позволяет сделать вывод об окончании покатной миграции «дикой» части популяции кеты. По нашим данным, именно в конце покатной миграции молоди кеты р. Ола в контрольных уловах встречались особи с самой большой массой и длиной, что является следствием длительного времени, проведённого ими в реке в условиях с повышенной температурой и достаточной обеспеченностью кормовой базы.

Таким образом, изменения в динамике длины и массы тела молоди кеты сходны для участков олигогалинного и полигалинного типа. Уменьшение средней длины и массы тела молоди кеты в уловах с конца июня, связано не с покатной

миграцией различных популяционных или экологических групп, а с резким увеличением доли рыб искусственного воспроизводства в акватории лагуны.

Станция «L7», характеризующая участок 4 по своему типу являлась типично мезогалинной. Пресные и морские воды на участках такого типа, оказывали практически одинаковое влияние на гидрологический и гидрохимический режимы (рисунок 15).

Солёность на этом участке колебалась от 3,9‰ до 24,5‰ и составила в среднем 18,72‰, электропроводность – 30,07 мС/см. В Ольской лагуне участки с подобными характеристиками занимали значительную площадь прибрежной части акватории и являлись наиболее продуктивными для нагула и адаптации молоди кеты к морским условиям.

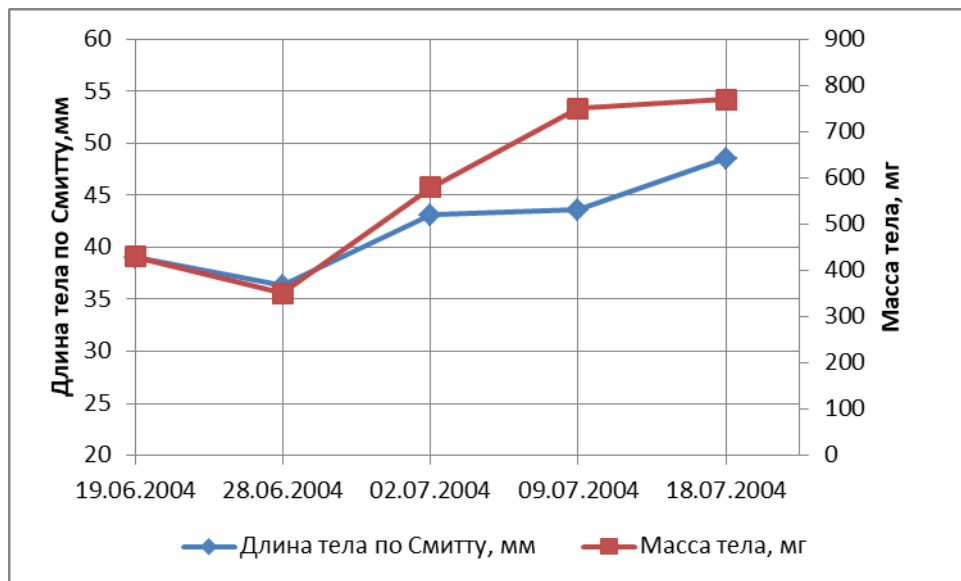


Рисунок 15. Динамика изменений длины и массы тела молоди кеты на участке 4 (станция L7)

Из графика (рисунок 15) видно, что увеличение длины и массы тела молоди кеты на этой станции носили достаточно интенсивный характер. Длина тела по Смитту за период контрольных обловов увеличилась с 39 мм до 48,5 мм, масса - с 430 мг до 770 мг.

Станция L13, являлась типичной для полигалинного участка 5. Значения солености колебались незначительно за весь период наблюдений от 22‰ до 26,3‰.

Большие значения длины и массы тела молоди кеты обусловлены тем, что на данном участке в основном в уловах была отмечена молодь с экстерьерными признаками соответствующими завершению смолтификации. (рисунок 16). «Парр - пятна» были практически неразличимы, плавники с незначительным внедрением гранул меланина на внешнем крае спинного плавника.

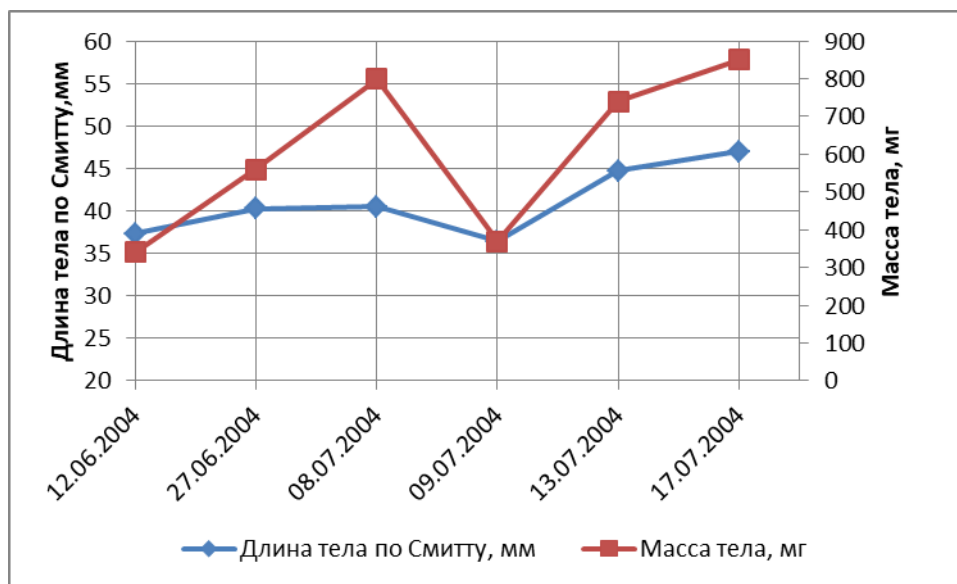


Рисунок 16. Динамика изменений длины и массы тела молоди кеты на участке 5 (станция L13)

Резкое снижение размеров 9.07. было обусловлено миграцией основной части почти полностью смолтифицированной молоди за пределы участка, в связи с повышением температуры воды выше 10°C. Повышение температуры на этом полигалинном участке наблюдалось в период, когда фаза полного отлива с малыми остатками совпадала со значительной дневной инсоляцией.

Наибольшие средние значения длины и массы тела молоди кеты в акватории Ольской лагуны были отмечены на участке 6, в зоне смешения вод лагуны и вод морского побережья (станция L12). Необходимо отметить, что на данном участке, размеры молоди практически не изменялись с течением времени. Это связано с тем, что на данных участках присутствовала только полностью смолтифицированная молодь, мигрирующая к открытым морским участкам (рисунок 17).

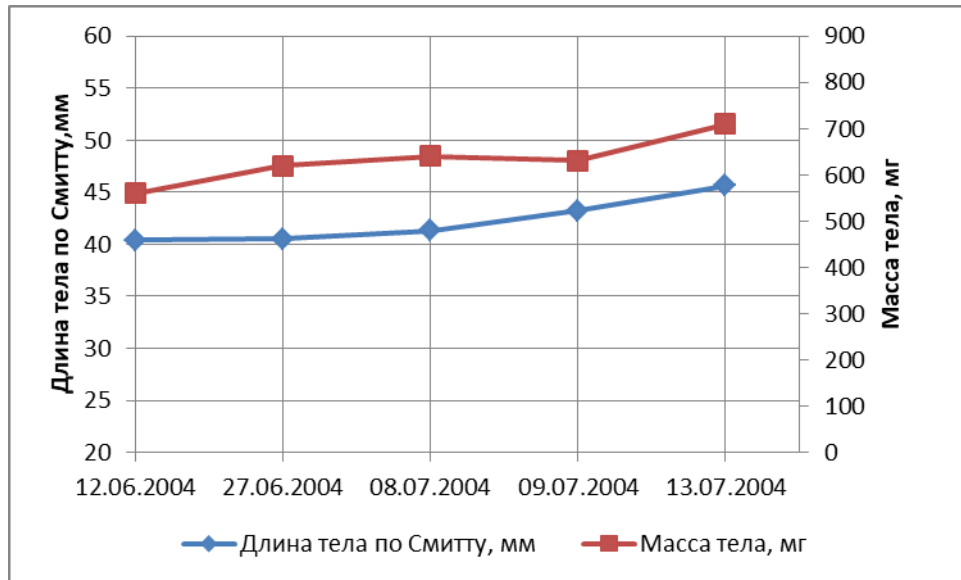


Рисунок 17. Динамика изменений длины и массы тела молоди кеты на участке 6 (станция L12)

Таким образом, установлено, что на большинстве участков внутри лагуны, наблюдался достаточно равномерный рост размеров, отражающий активный нагул молоди в условиях смешанных вод. В то же время, для участков, прилегающих к устьевой части р. Ола (участки 1, 2), в конце июня – начале июля отмечалось снижение средних значений массы тела молоди кеты, что связано с выпуском молоди заводского происхождения. Наибольшие средние значения длины и массы тела молоди кеты отмечались на участках в юго-восточной части лагуны, в зоне смешения вод лагуны и вод морского побережья (участок 6).

В среднем длина и масса тела молоди за время нагула в акватории лагуны с момента ската из реки, до начала откочевки в морское побережье увеличились от 30 мм и 148 мг до 51 мм и 2484 мг.

3.3. Анализ динамики уловов молоди кеты

Динамика изменений уловов мальковым неводом в целом по лагуне отражает закономерности распределения молоди кеты в период от покатной миграции до откочёвки в прибрежную часть открытого моря. На рисунках 18 – 23 представлены значения уловов на усилие по станциям контрольных обловов по декадам.

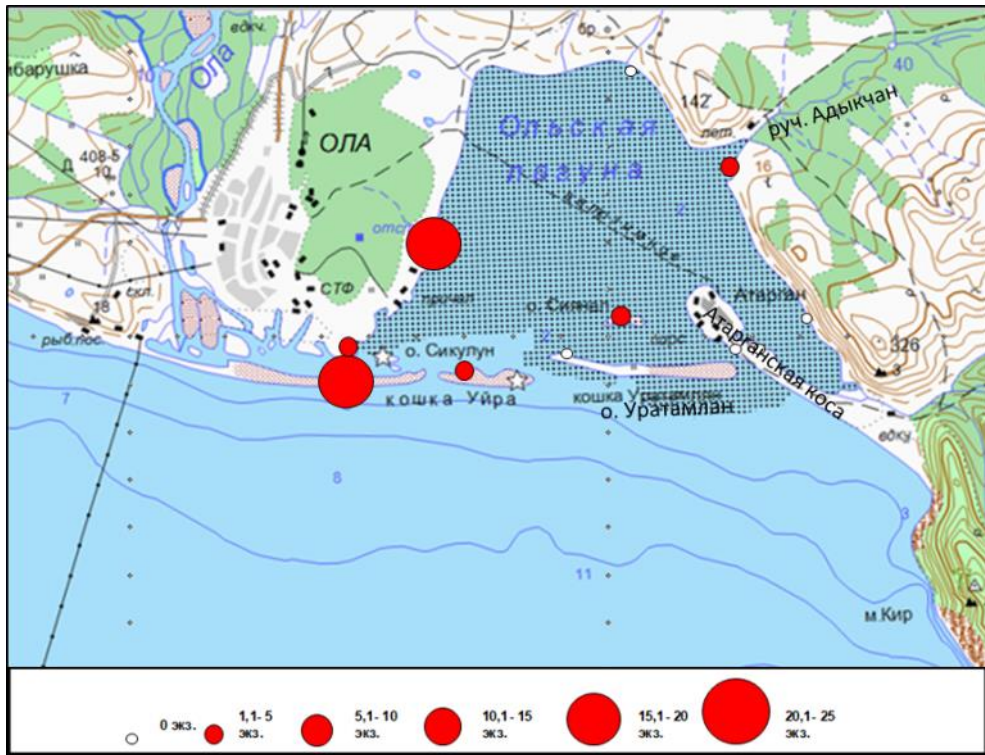


Рисунок 18. Уловы молоди кеты в Ольской лагуне в первой декаде июня 2004 г.

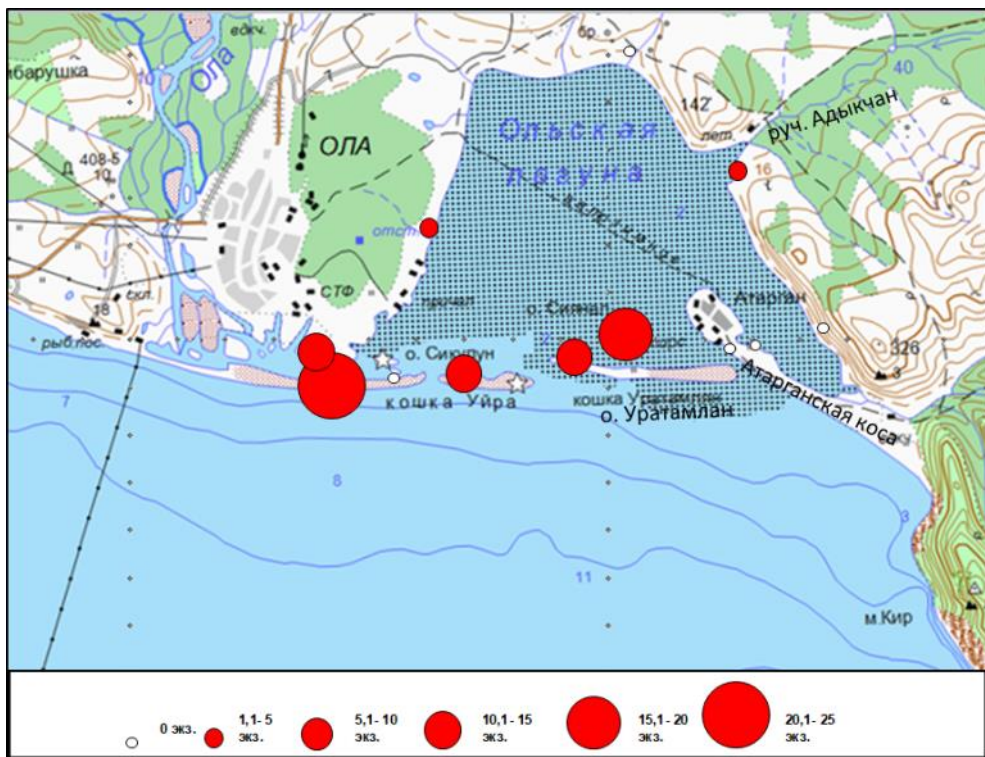


Рисунок 19. Уловы молоди кеты в Ольской лагуне во второй декаде июня 2004 г.

В течение первой декады июня молодь кеты распределялась достаточно равномерно на участках лагуны, непосредственно прилегающих к устьевой части

реки. На распределение оказывали влияние паводковые воды и низкая температура, при которой двигательная активность молоди кеты снижалась. Присутствие в незначительных количествах молоди в самой акватории лагуны свидетельствует о том, что миграция молоди кеты в Ольскую лагуну началась уже в конце мая.

Во второй декаде июня отмечались значительные скопления молоди уже не только в приустьевой части, но и непосредственно в акватории Ольской лагуны на участках олигогалинного и мезогалинного типа. Такое распределение связано с активными миграциями молоди в период первичного нагула и постепенной адаптацией к условиям среды с повышенной солёностью. В то же время небольшое количество молоди в уловах на участках с минимальным влиянием пресных вод свидетельствует о чрезвычайно малом количестве полностью смолтифицированной молоди в этот период.

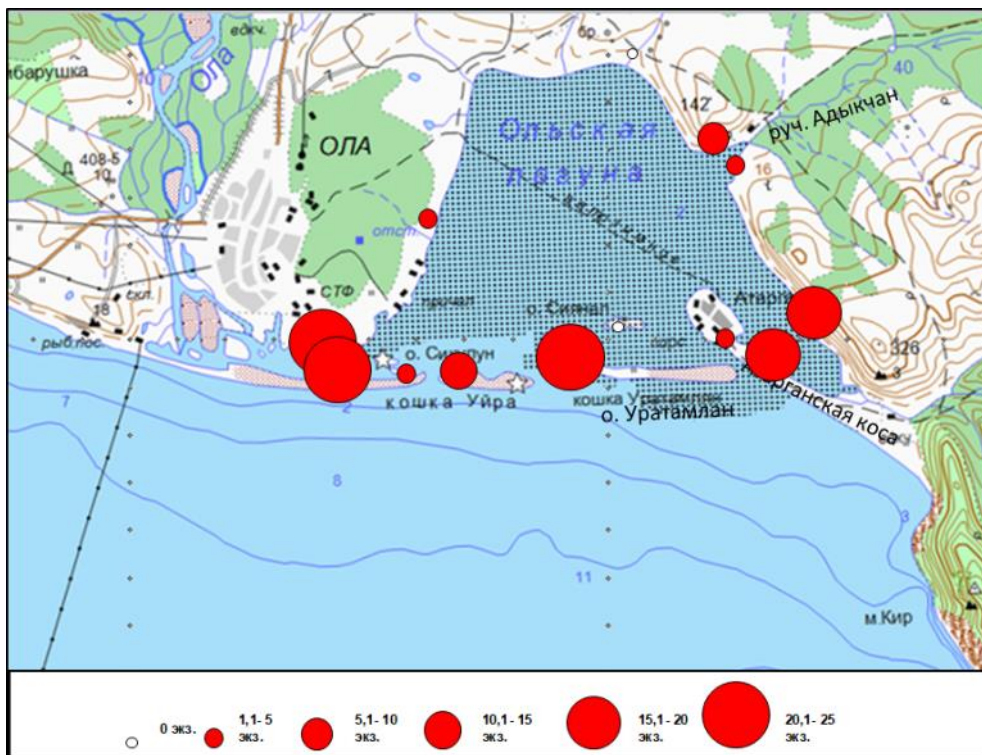


Рисунок 20. Уловы молоди кеты в Ольской лагуне в третьей декаде июня 2004 г.

Распределение молоди кеты по акватории лагуны в третьей декаде июня отличалось значительной неоднородностью. Относительное уменьшение уловов в приустьевой части связано с завершением массовой покатной миграции кеты

естественной части популяции. Эта молодь в течение третьей декады образовывала значительные скопления в северо-восточной и северо-западной частях лагуны на хорошо прогреваемых высококормных участках с солоноватой водой. В этот период в уловах была отмечена в незначительных количествах полностью смолтифицированная молодь на выходе из Ольской лагуны на внешней стороне Атарганской косы.

Характерной особенностью распределения в первой декаде июля было большое количество молодежи кеты на участках, расположенных в зоне выносного течения (южная часть лагуны) и в глубине лагуны на ее северо-восточном побережье (рисунок 21).

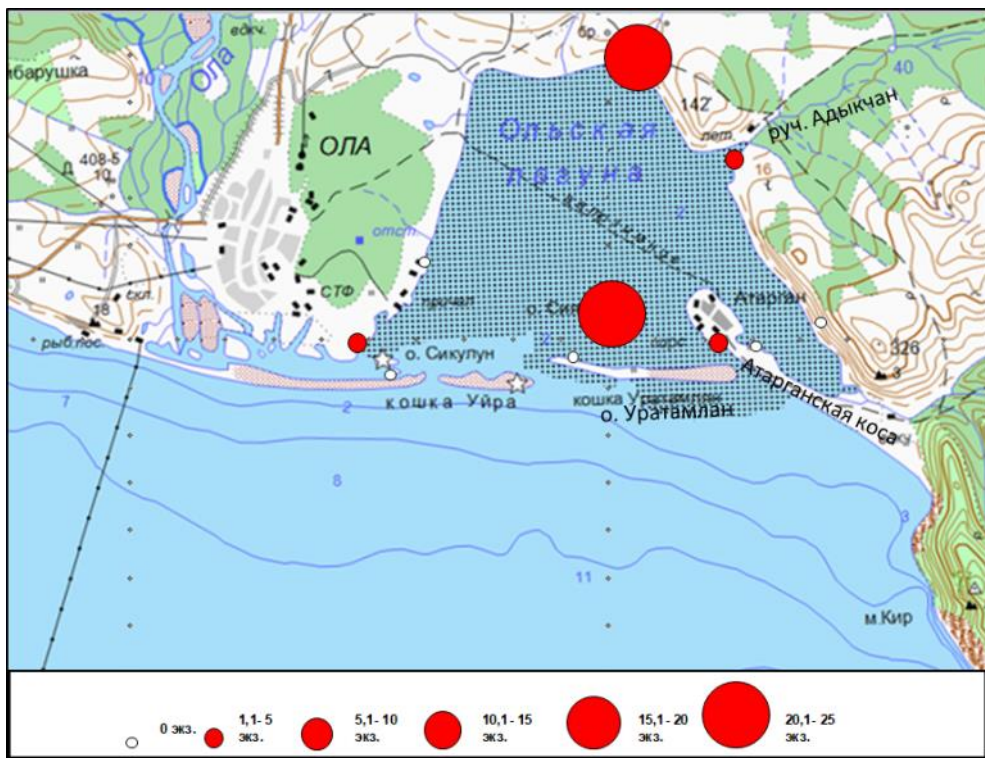


Рисунок 21. Уловы молодежи кеты в Ольской лагуне в первой декаде июля 2004 г.

Наличие двух хорошо идентифицируемых скоплений молодежи кеты на противоположных участках акватории является следствием достаточно растянутого по времени ската из р. Ола, в результате чего в акватории лагуны одновременно присутствовала как молодь на завершающих стадиях смолтификации (на южной стороне акватории Ольской лагуны), так и еще не полностью смолтифицированная молодь (на северо-восточном побережье).

Резкое уменьшение в дальнейшем уловов на участках акватории лагуны, непосредственно примыкающих к устьевой части р. Ола, с одновременным увеличением мигрантов в зоне выносного течения вдоль островов и Атарганской косы, во второй декаде июля (рисунок 22) являются свидетельством окончания покатной миграции молоди кеты р. Ола.

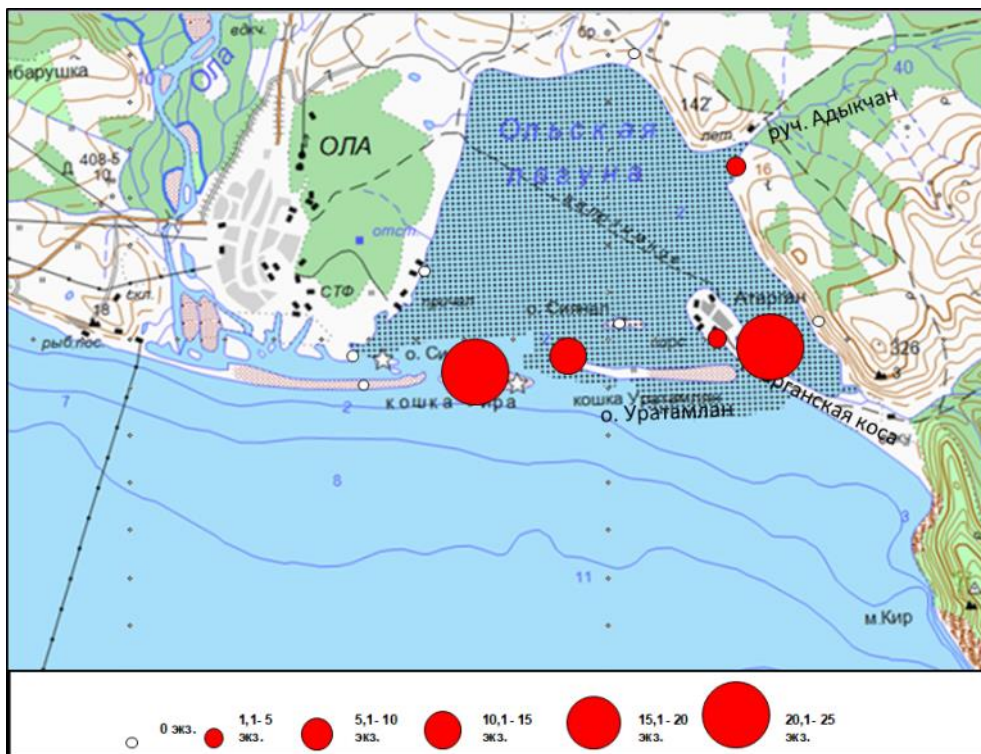


Рисунок 22. Уловы молоди кеты в Ольской лагуне во второй декаде июля 2004 г.

В целом, для всех лет исследований было характерно, что в течение 3-й декады июля готовящаяся к откочевке молодь концентрировалась в восточной части лагуны, при практически полном отсутствии ее в уловах на приустьевой акватории р. Ола.

Однако, ситуация в 2006 году кардинально отличалась от ранее наблюдавшейся: в третьей декаде июля отмечалось значительное увеличение численности молоди в уловах на устьевых участках лагуны (рисунок 23).

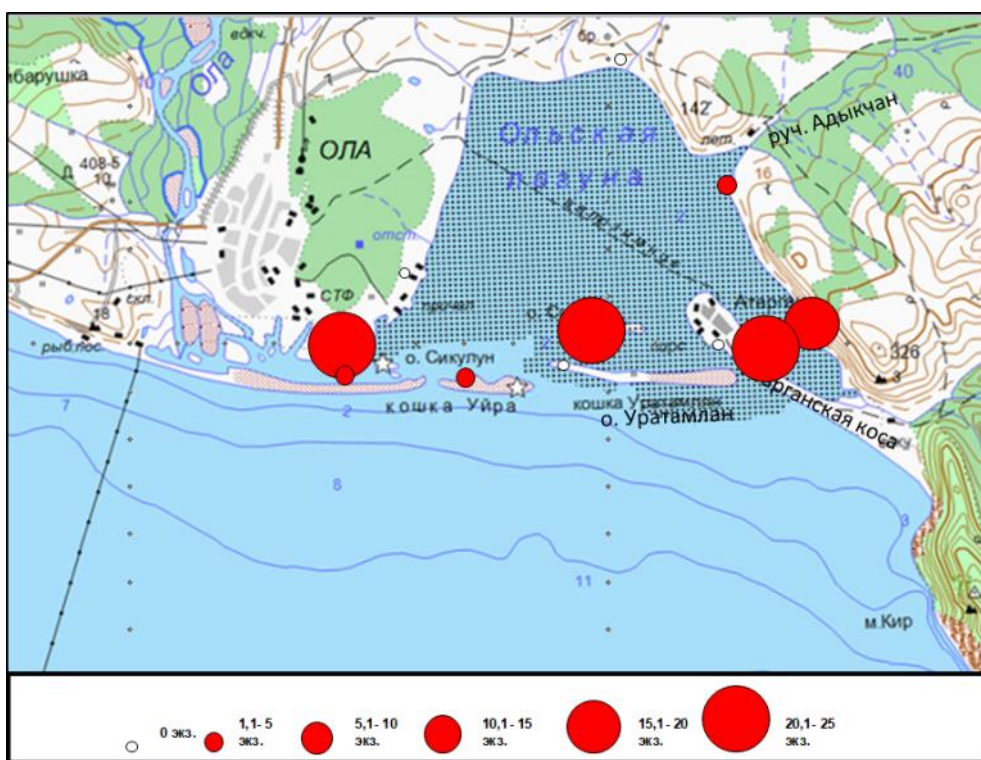


Рисунок 23. Уловы молоди кеты в Ольской лагуна в третьей декаде июля 2006 г.

Подобное явление нами было отмечено впервые за все годы работ. С учетом того, что по результатам многолетних исследований покатная миграция нативной молоди кеты р. Ола к этому времени практически полностью прекращалась, единственной причиной появления значительного количества молоди кеты при обловах в приустьевой зоне, являлся поздний выпуск молоди с ЛРЗ (ОЭПАБ) находящегося в 6 км выше по реке.

Необходимо отдельно остановиться на особенностях распределения молоди кеты искусственного происхождения. Благодаря тому, что у всей отловленной в ходе работ молоди кеты были препарированы отоциты, которые затем подвергались анализу микроструктуры, появилась возможность выявить особенности распределения молоди искусственного происхождения по исследуемой акватории (рисунки 24 - 25).

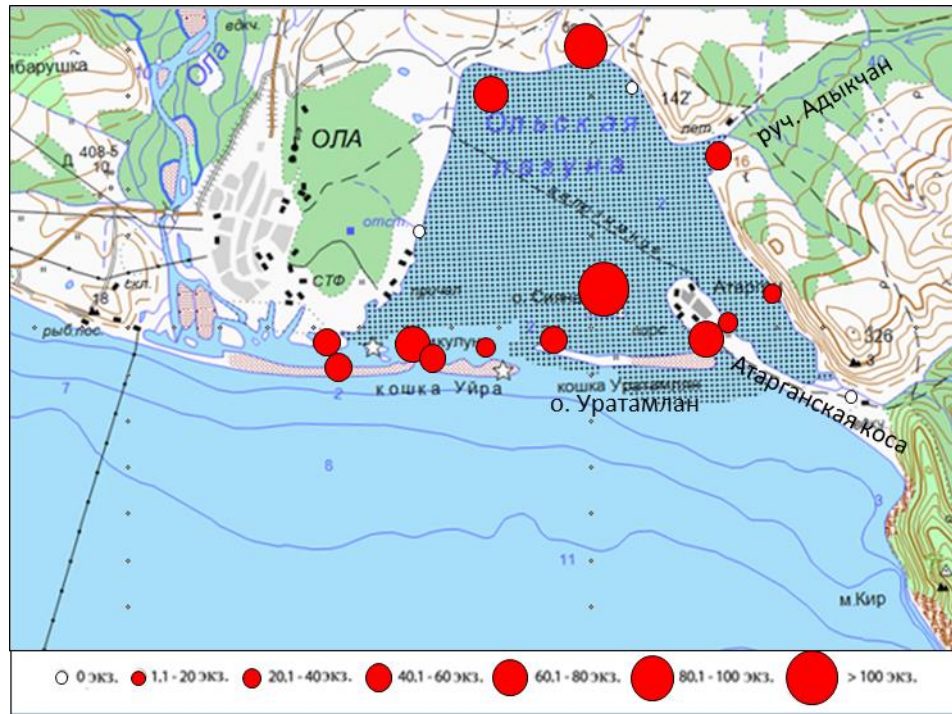


Рисунок 24. Средние уловы молоди кеты естественного нереста в Ольской лагуне в июле 2004 г.

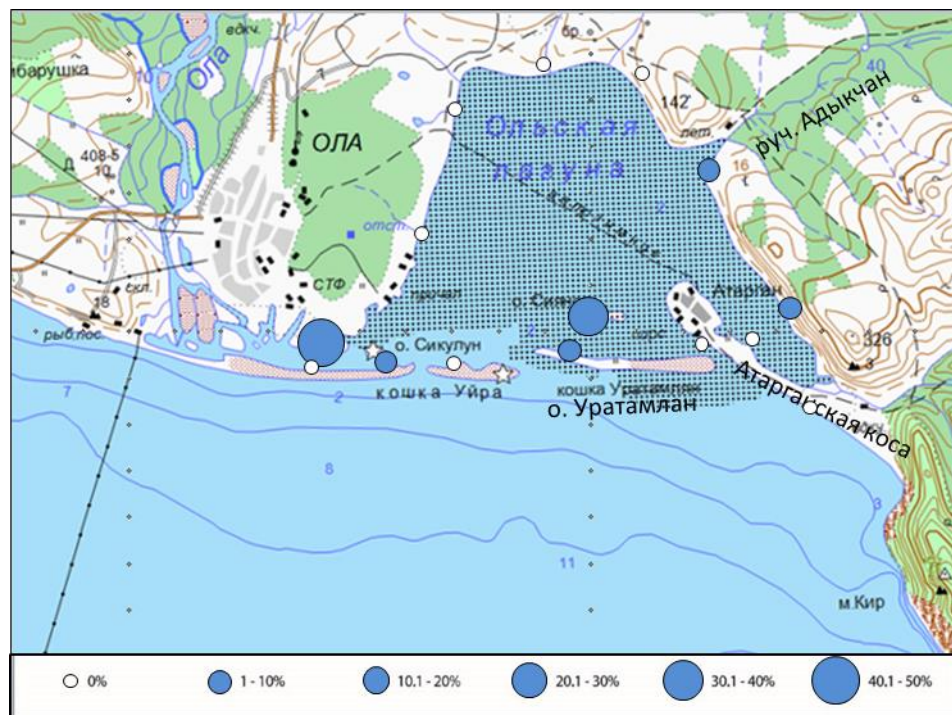


Рисунок 25. Распределение и доля меченой заводской молоди кеты в Ольской лагуне в июле 2004 г.

В отличие от молоди кеты естественного происхождения, характеризующейся активной миграцией в период начального нагула и постепенной адаптацией к условиям среды с повышенной солёностью, молодь

кеты, полученная в результате искусственного разведения и выпущенная с ОЭПАБ, встречалась во внутренней части лагуны лишь в незначительных количествах.

Для попадания в северо-западную и северо-восточную части акватории лагуны, характеризовавшейся достаточным прогревом, активным перемешиванием морских и пресных вод и отсутствием стратификации, молоди кеты было необходимо преодолеть довольно значительное расстояние через зоны встречного течения. Однако полученные в ходе работ данные об особенностях распределения «заводской» молоди, свидетельствовали о том, что для нее был характерен пассивной скат, сначала в зоне влияния пресного водотока (р. Ола), а затем под влиянием прибрежных течений вдоль островов южной части лагуны с выносом в открытое море.

Характерным для всего периода исследований являлось то, что молодь кеты не образовывала моновидовых скоплений, а отмечалась в уловах только вместе с молодьёю горбуши. Распределение молоди горбуши, имело свои особенности. Скатывающаяся из реки молодь горбуши образовывала смешанные скопления с молодьёю кеты на участках акватории лагуны, непосредственно примыкающих к устью р. Ола. В дальнейшем большая часть молоди горбуши, выносилась непосредственно в прибрежную часть Тауйской губы через проливы между островами в южной части лагуны. При нагуле в прибрежной зоне, часть молоди горбуши с приливными течениями заносилась обратно в акваторию лагуны.

ГЛАВА 4. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И БИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ МОЛОДИ КЕТЫ В ЭСТУАРИИ, СМЕНИВШЕМ ТИП С «СОБСТВЕННО ЛАГУННОГО» НА «СОБСТВЕННО МОРСКОЙ»

В 2007 году в период аномального весеннего паводка, началось изменение устьевой части р. Ола. В результате размыва части Нюклинской косы, отделяющей прежнее устье реки и Ольскую лагуну от моря, основной объем стока пресных вод реки оказался направленным непосредственно в акваторию Тауйской губы.

Полное изменение устьевой зоны р. Ола окончательно сформировалось к 2009 году. Анализ результатов обловов показал, что молодь кеты в лагуне присутствовала в незначительных количествах. Помимо этого, согласно полученным в ходе работ значениям абиотических показателей, Ольская лагуна трансформировалась в типично морской водоем, с соленостью соответствующей открытым участкам моря. Ольская лагуна начала заселяться морскими видами гидробионтов, наблюдались так же значительные подходы тихоокеанской сельди на нерест непосредственно в акваторию лагуны, что не было отмечено ранее за весь период наблюдений. Таким образом, Ольская лагуна перестала быть эстуарной зоной р. Ола. В результате молодь, мигрирующая из р. Ола, попадала непосредственно в акваторию Тауйской губы.

Основываясь на данных о распространении зоны распреснения, а также информации, полученной «МагаданНИРО» в ходе проведения летней съемки на НИС «Зодиак» в 2009 году, было установлено, что вдоль берега северо-восточной части Тауйской губы от м. Харбиз до м. Ольский происходит западный перенос вод, вызванный сформировавшимся циклоническим круговоротом. Лишь небольшая ветка течения была направлена в Ольскую лагуну и в прибрежную акваторию в районе мыса Кир (рисунок 26).

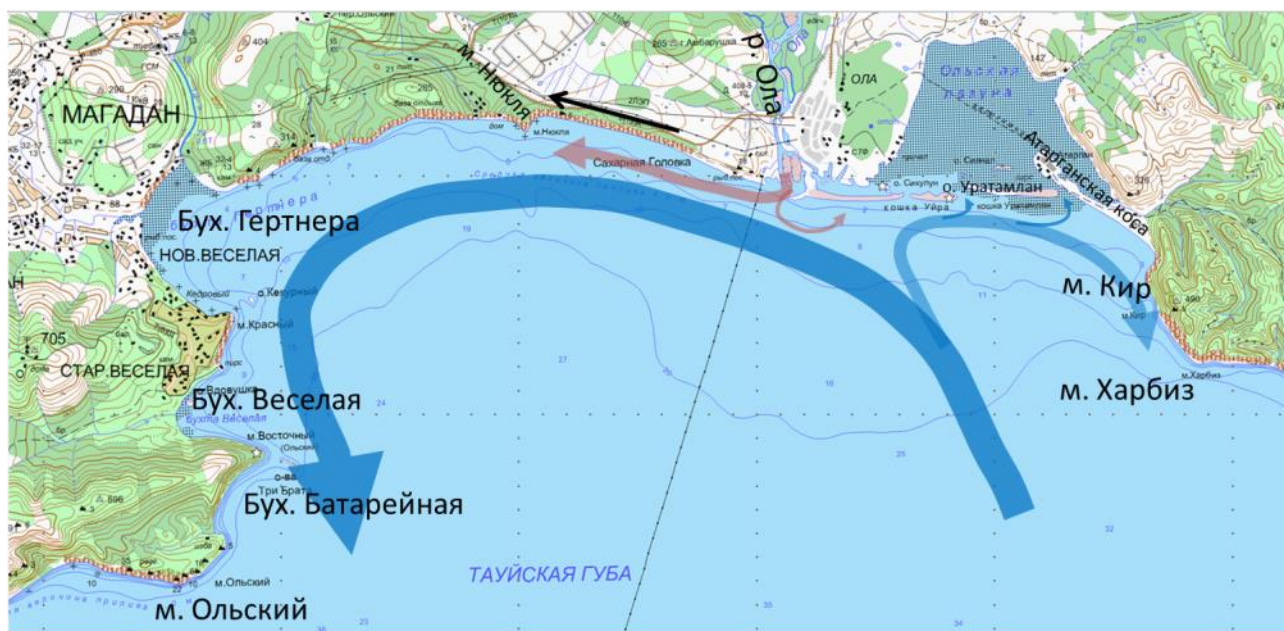


Рисунок 26. Схема течений в акватории исследований

Учитывая особенности переноса пресных вод р. Ола и сформировавшееся устойчивое циклоническое течение, направленное вдоль береговой линии в сторону п-ова Старицкого, для дальнейшего изучения эстуарно-прибрежный периода молоди кеты и горбуши, в качестве модельного полигона был выбран участок Тайгской губы от м. Кир до м. Ольский.

4.1. Абиотические показатели исследуемой акватории

Для дальнейшего представления материала, характеризующего условия нагула молоди после смены типа эстуария, использовались преимущественно данные за 2011 г. с наиболее полным объемом собранного материала.

Для сравнения динамики абиотических показателей, данные с контрольных станций, были сгруппированы в несколько участков (рисунок 27).

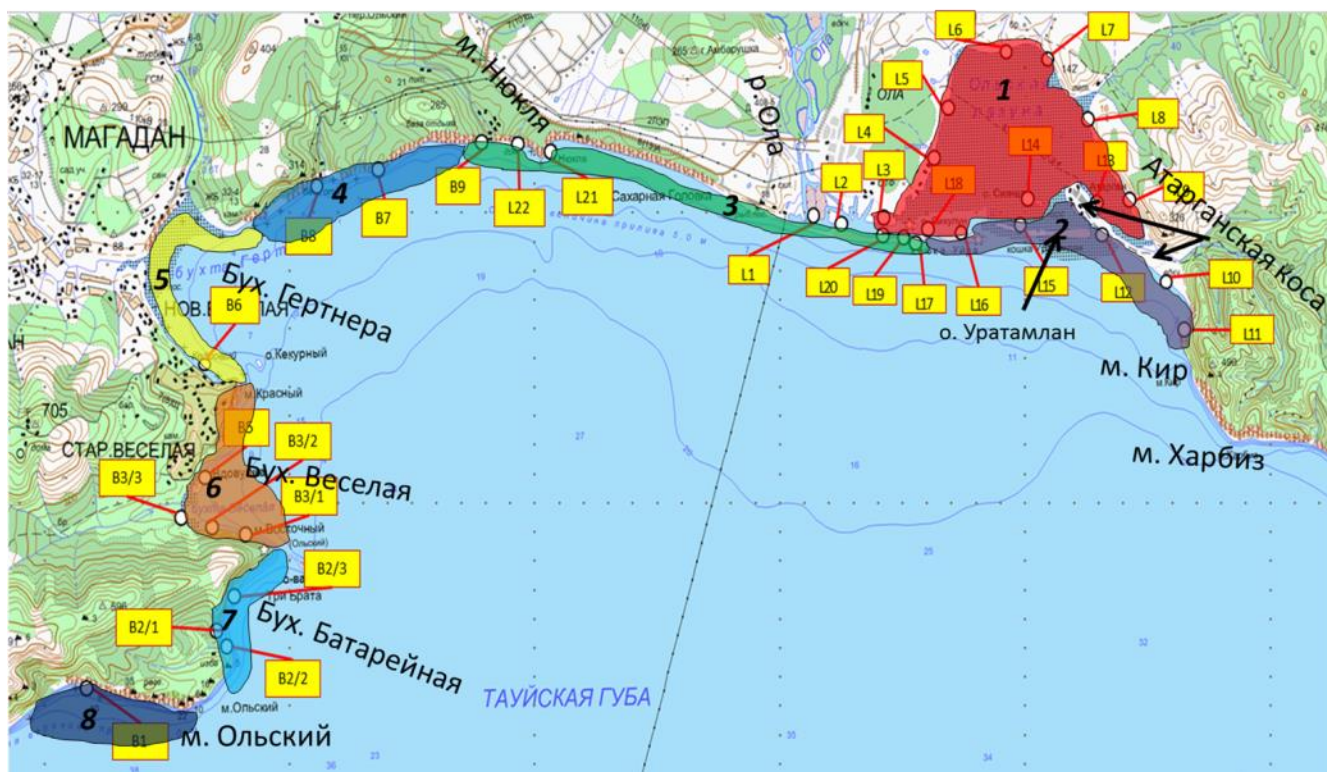


Рисунок 27. Группировка акватории исследований по участкам

В участок № 1 объединены станции, находящиеся внутри Ольской лагуны. Для этого участка характерны небольшие глубины. Во время максимальных отливов наблюдалось значительное осушение дна участка. Дно преимущественно галечное, реже илисто-песчаное.

Станции, находящиеся в непосредственной близости к открытому морю, объединены в участок №2. Влияние приливно-отливных течений – минимально, что обусловлено относительно большими глубинами непосредственно в прибрежной части. Дно – крупногалечное со скальными выходами в районе мысов.

В участок № 3 объединены станции, находящиеся под сильным влиянием пресных вод р. Ола. Участок включает в себя станции, находящиеся как западнее устья р. Ола (м. Нюкля), так и восточнее (крайняя станция «L17» находилась на удалении 4 км от устья р. Ола). Для этого участка характерно преимущественно мелко-галечное дно с незначительными иловыми участками.

Участок № 4 объединяет станции, характеризующие акваторию западнее м. Нюкля до бух. Гертнера. Дно участка песчаное или песчано-каменистое. Уклон

дна незначительный. На данном участке влияние стока с р. Ола значительно снижалось и проявлялось только в периодическом уменьшении солености и увеличении мутности, при увеличении пресного стока во время паводков.

Участок №5 – акватория бухты Гертнера. На этом участке наблюдалось периодическое значительное снижение солености (до 16‰), зависящее от влияния пресного стока рек впадающих в акваторию бухты (р. Магаданка и р. Дукча). Площадь опресненных участков зависела от уровня стока, а также от высоты приливов.

Станции, характеризующие акваторию бух. Веселая, объединены в участок 6. На данной акватории отмечена область смешения пресных и соленых вод в районе впадения ручья в западную часть бухты. Наибольшее влияние ручья Веселый наблюдалось на станции В3/3, которая располагалась в его эстуарной зоне. Значения солености на этой станции варьировали в широких пределах в течение суток (14-22‰). На станциях В3/2 и В5, характеризующих южную и северную части бух. Веселая, влияние ручья было менее значимо, а значение солености составляло 25-29‰. Дно участка – песчано-илистое, со значительным количеством макрофитов. Уклон дна незначительный. Значение мутности изменялось в зависимости от приливно-отливных течений.

Станции В2/1, В2/2 и В2/3 были объединены в участок №7. Они характеризуют акваторию бух. Батарейная. Для станций В2/2 и В2/1 были отмечены суточные колебания солености воды 27,5-29,4‰, обусловленные распреснением вод за счет небольшого ручья, впадающего в юго-западную часть бухты, и приливно-отливными течениями. Значения температуры воды на станциях значительно изменялись в течение суток, но в среднем соответствовали минимальным значениям по всему модельному полигону (6,0-10,2°C). Дно участка – песчано-каменистое или песчано-ракушечное. Уклон дна незначительный.

Участок 8 располагался на южном побережье п-ова Старицкого, восточнее м. Средний. Он характеризовался полным отсутствием распреснения и малыми суточными колебаниями значений солености воды (29,8-31,4‰). Температура

воды соответствовала средним значениям по всему модельному полигону (6-8°C). Рельеф береговой линии сложный. Дно песчано-каменистое. Уклон дна значительный. Значение мутности воды в период работ было равно 0.

Данные о температуре и солености по участкам представлены на рисунках 28 и 29.

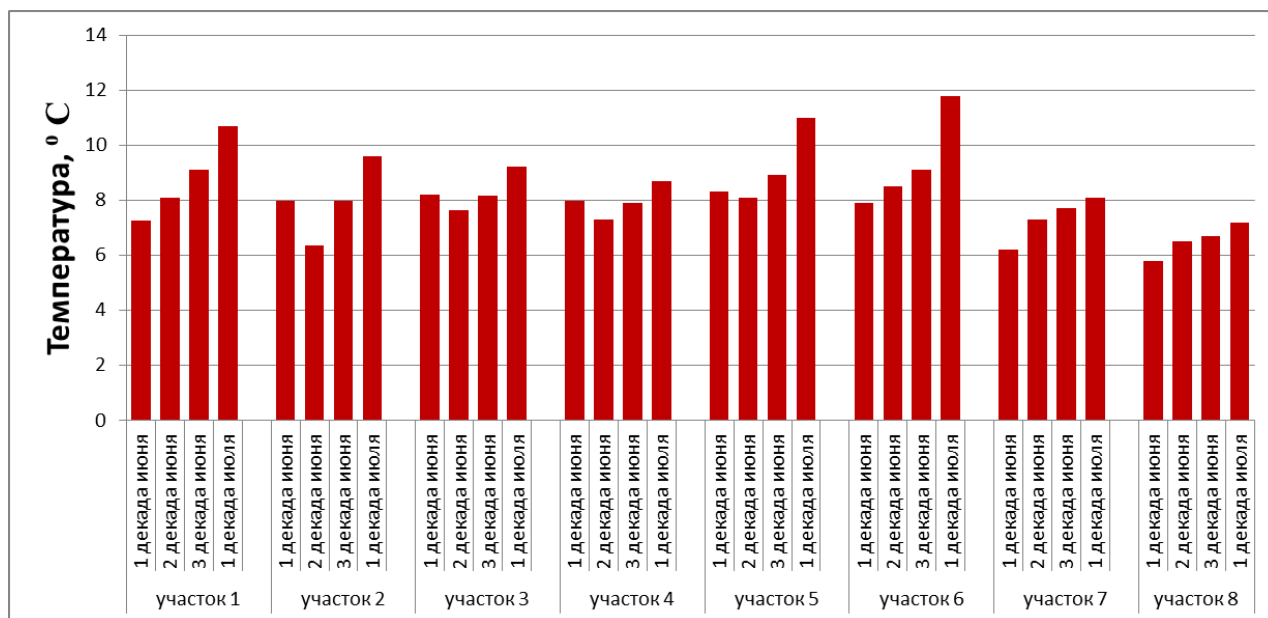


Рисунок 28. Температура воды в акватории исследования по участкам в 2011 г.

Как видно из рисунка, наиболее высокие показатели температуры наблюдались на участках 1, 5, и 6. Малые глубины на этих участках способствуют быстрому прогреванию всей толщи воды за счет инсоляции – в результате осушения значительных участков дна в период отливов, литораль аккумулирует тепло, которое обеспечивает дополнительный прогрев придонных слоев воды во время прилива. Самая низкая температура была отмечена на участках 7,8, что объясняется влиянием морских холодных вод.

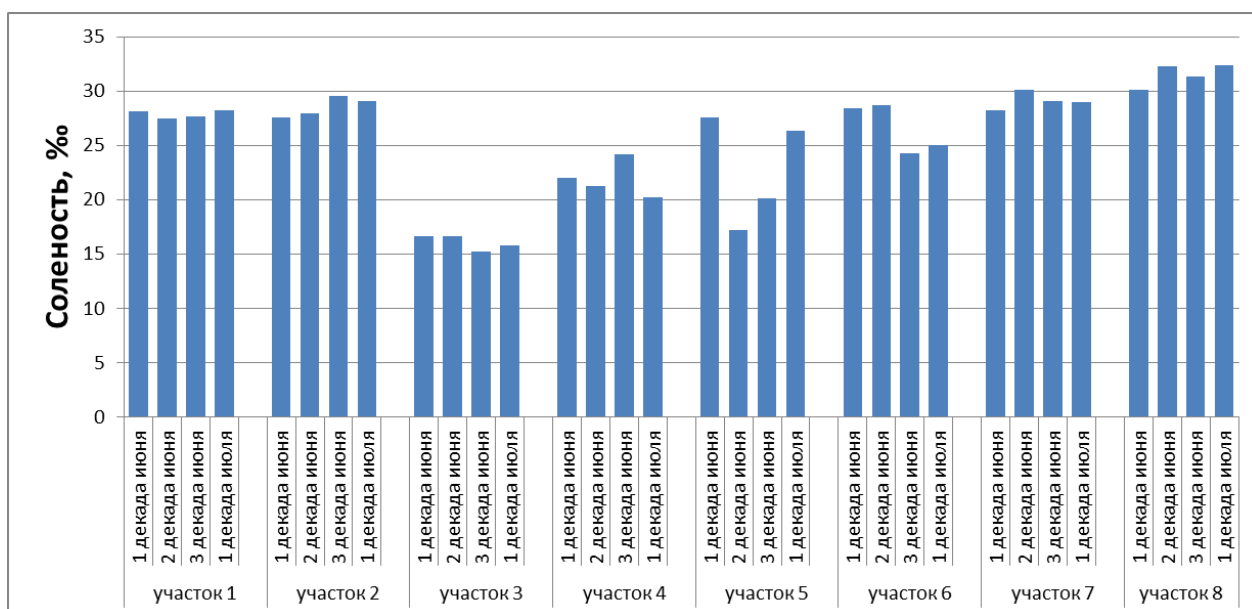


Рисунок 29. Соленость воды в акватории исследования по участкам в 2011 г.

Наиболее низкие показатели солености наблюдались на участках 3, 4, 5 и 6 (рисунок 29). Необходимо отметить, что на участке 3, в течение всего периода исследований, наблюдались значительные (до 12,8‰) различия в показателях солености придонного и поверхностного слоев. Стратификация возникала за счет пресного стока с реки Ола, причем на участке 4, также подверженному влиянию стока с р. Ола, стратификация отсутствовала, а показатели солености зависели от фазы приливо-отливного цикла. Такая же картина наблюдалась на остальных участках с достаточно значительным влиянием пресных вод от впадающих в акватории бухт рек (участки 5 и 6), стратификация по солености отсутствовала, что связано с активным перемешиванием прибрежных вод под влиянием приливо-отливных течений. Участки 1, 2, 7, и 8 по показателям солености были приближены к открытым участкам побережья Охотского моря.

Таким образом, по совокупности абиотических факторов практически все участки исследуемой акватории являлись полигалинными. Незначительное, но постоянное уменьшение солености (до 17 ‰) было отмечено только на участках 5 и 6.

4.2. Распределение молоди кеты

Проведение обловов кошельковым неводом, с неизменной площадью замета, а так же плотная сетка станций, позволили, при помощи специализированной программы «КартМастер v.4.1» разработанной ВНИРО (Бизиков и др., 2007), построить подекадные карты распределения молоди лососевых на модельных полигонах.

Данные по распределению молоди кеты по акватории модельного полигона представлены на рисунках 30 – 33.



Рисунок 30. Распределение молоди кеты в I декаде июня 2011 г.

В 1-й декаде июня наибольшие скопления молоди кеты были отмечены на участках морского побережья западнее устья р. Ола, а также в районе о. Уратамлан. Такое распределение было обусловлено выносным течением пресных вод из р. Ола. Кроме того, значительные по плотности скопления молоди кеты наблюдались в акватории бухты Веселая, в основном на опресненном участке, в районе устья впадающего в бухту ручья (рисунок 30).

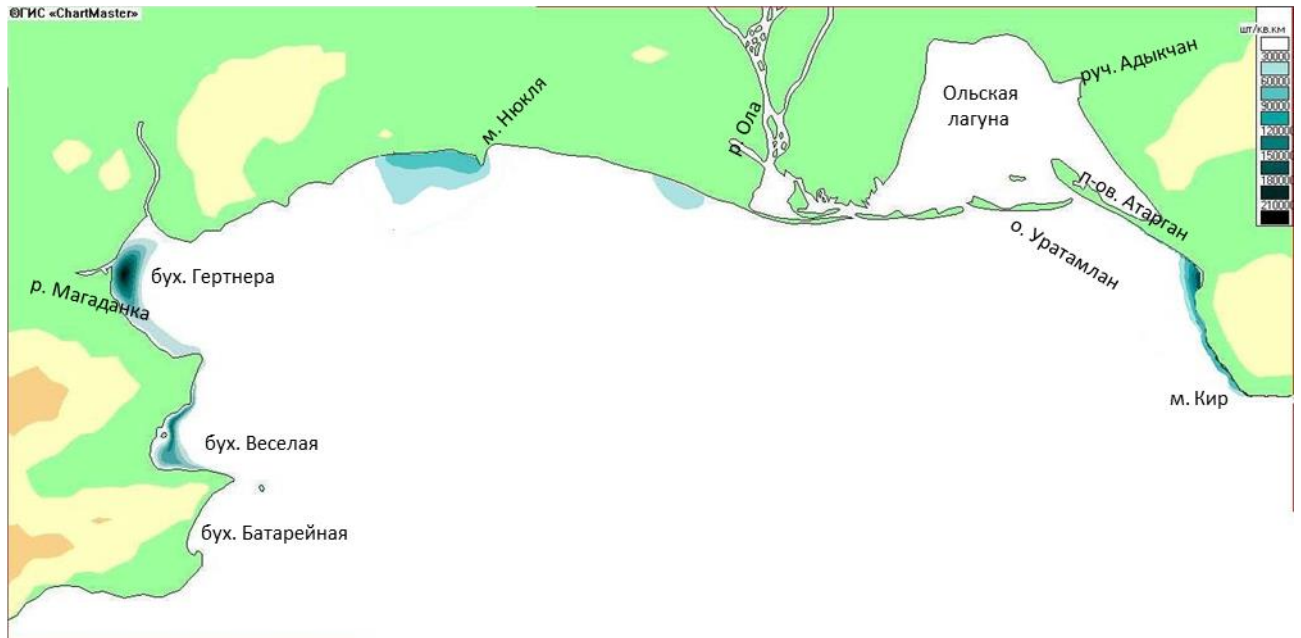


Рисунок 31. Распределение молоди кеты по модельному полигону во II декаде июня 2011 г.

Во 2-й декаде июня самые значительные скопления были отмечены в акватории бухт Гертнера и Веселая, а также в прибрежной акватории севернее мыса Кир. Кроме того, на участке побережья, от устья р. Ола до м. Нюкля, отмечалась молодь, не образующая скоплений высокой плотности. Непосредственно в Ольской лагуне и в районе устья р. Ола молодь практически не наблюдалась (рисунок 31).

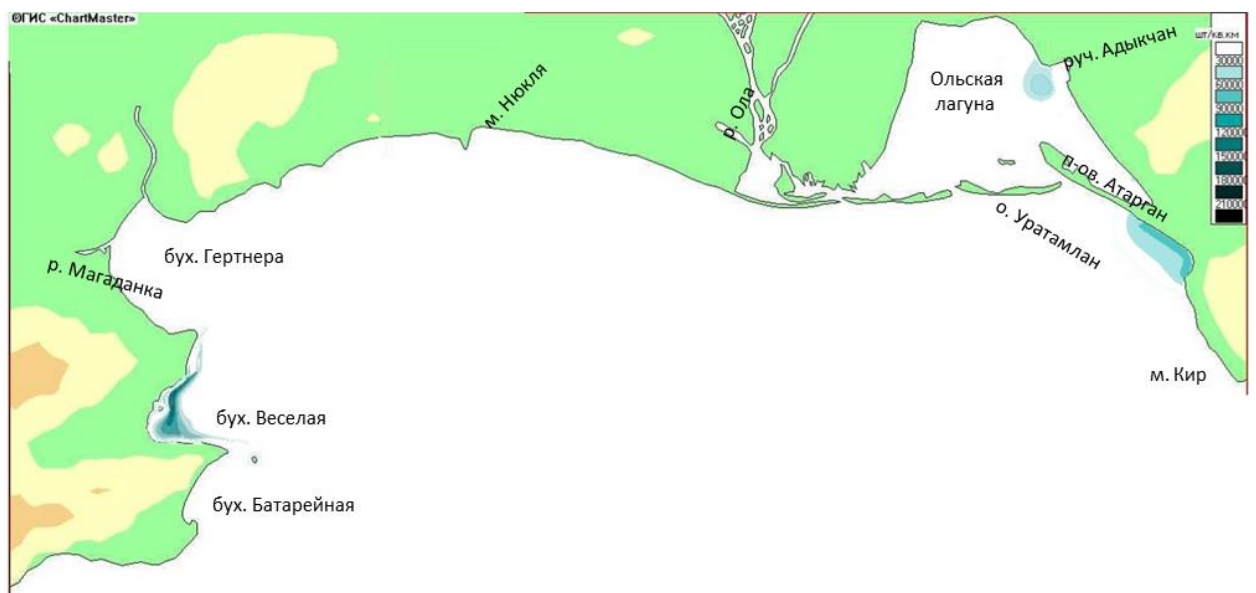


Рисунок 32. Распределение молоди кеты по модельному полигону в III декаде июня 2011 г.

Распределение молоди кеты в третьей декаде июня характеризовалось образованием нескольких локальных группировок: первая, в акватории бухты Веселая, вторая – в районе м. Кир и третья, менее значительная, в районе впадения руч. Адыкчан в Ольскую лагуну (рисунок 32).



Рисунок 33. Распределение молоди кеты по модельному полигону в I декаде июля 2011 г.

В июле кета образовывала значительные скопления только в бух. Батарейная (рисунок 33). Таким образом, распределение молоди кеты, скатывавшейся из р. Ола после изменения устья, формировалось под влиянием стока пресных вод и сложившимися морскими течениями:

– основная часть молоди, непосредственно после ската, распределялась по акватории западнее устья р. Ола в районе влияния пресных вод реки. Затем под влиянием циклонического течения молодь мигрировала к восточному побережью полуострова Старицкого, образуя значительные скопления в районе бухты Веселая. Позднее, одна часть молоди достаточно равномерно, не образуя скоплений, распределялась вдоль побережья на участках с морской соленостью, постепенно смещаясь на участки открытого моря. Вторая часть совершала активные миграции, образуя локальные значительные по плотности скопления на участках акватории, наиболее приближенных, по совокупности абиотических факторов, к Ольской лагуне до изменения ее гидрологического режима. Такими

участками являлись бухты Гертнера и Веселая, характеризующиеся частичным опреснением и большим прогревом. К третьей декаде июля молодь концентрировалась в районе бухты Батарейная, готовясь к откочевке в открытые морские участки.

– незначительная часть молоди кеты сразу после ската из р. Ола под действием второстепенных антициклонических и приливно-отливных течений, распределялась в восточном направлении, образуя локальные скопления непосредственно в акватории Ольской лагуны, а также в районе м. Кир. На данных участках, молодь нагуливалась до конца июня, постепенно откочевывая в сторону м. Харбиз. К началу июля, вся молодь, нагуливающаяся в восточной части исследуемой акватории, мигрировала на открытые морские участки.

Распределения молоди горбуши определялось исключительно сложившимся на данной акватории комплексом течений. Большая ее часть распределялась в зоне влияния основного циклонического морского течения, не образуя скоплений, в то время как незначительная часть молоди, под влиянием восточной ветки течения, заносилась в акваторию Ольской лагуны.

4.3. Длина и масса тела молоди кеты

Длина тела молоди кеты за весь период работ варьировала от 30,4 до 59,6 мм и составляла в среднем 39,6 мм, масса тела – от 139 до 1580 мг и составила в среднем 409,9 мг. Данные по усредненным показателям длины и массы тела молоди кеты из контрольных уловов в акватории работ представлены на рисунках 34 – 36.

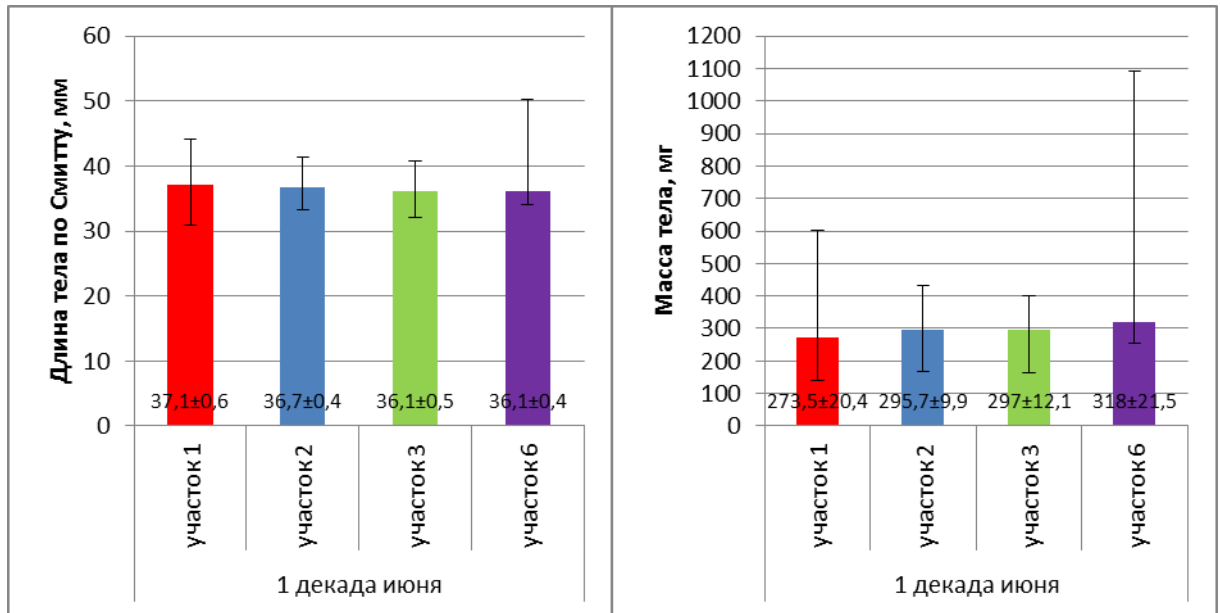


Рисунок 34. Длина тела и масса молоди кеты из разных участков акватории Тауйской губы в 1 декаде июня 2011 г. (Примечание – в подписи данных среднее и ошибка среднего)

В 1-й декаде июня размерно-весовые показатели молоди кеты с разных участков различались незначительно ($t=0,12$; $p>0,05$). При этом вся выловленная молодь имела типично речную окраску, что свидетельствует о том, что в этот период облавливались скопления только что скатившейся молоди кеты.

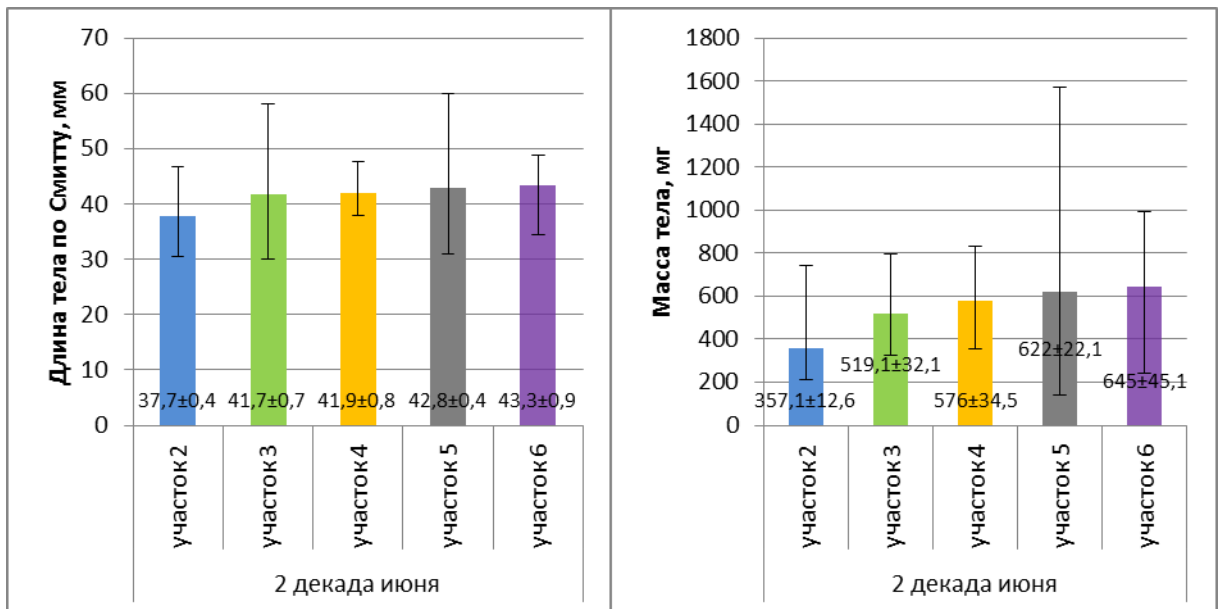


Рисунок 35. Длина тела и масса молоди кеты из разных участков акватории Тауйской губы во 2 декаде июня 2011 г. (Примечание – в подписи данных среднее и ошибка среднего)

Во 2 и 3 декадах июня скопления молоди были представлены рыбами как только что скатившимися, так и нагуливающимися в прибрежье некоторое время,

что делает сравнение средних значений длины и массы не вполне корректным, но, тем не менее, позволяет достаточно четко определить общую тенденцию распределения. На наиболее приближенных к устью р. Ола участках преобладала только что скатившаяся молодь, что определяет транзитный характер этих участков – постоянное пополнение молодь, поступающей из р. Ола, и ее быстрое перемещение на участки нагула (4,5,6), где она смешивалась с более крупной молодь скатившейся ранее. При этом, с течением времени, доля только что скатившейся из реки молоди снижалась.

Незначительные скопления молоди кеты, сформировавшиеся под воздействием второстепенной ветви течения в направлении к Ольской лагуне и прилегающей к ней акватории побережья до м. Кир (участки 1 и 2), также характеризовались одновременным присутствием молоди разных сроков ската (рисунок 36).

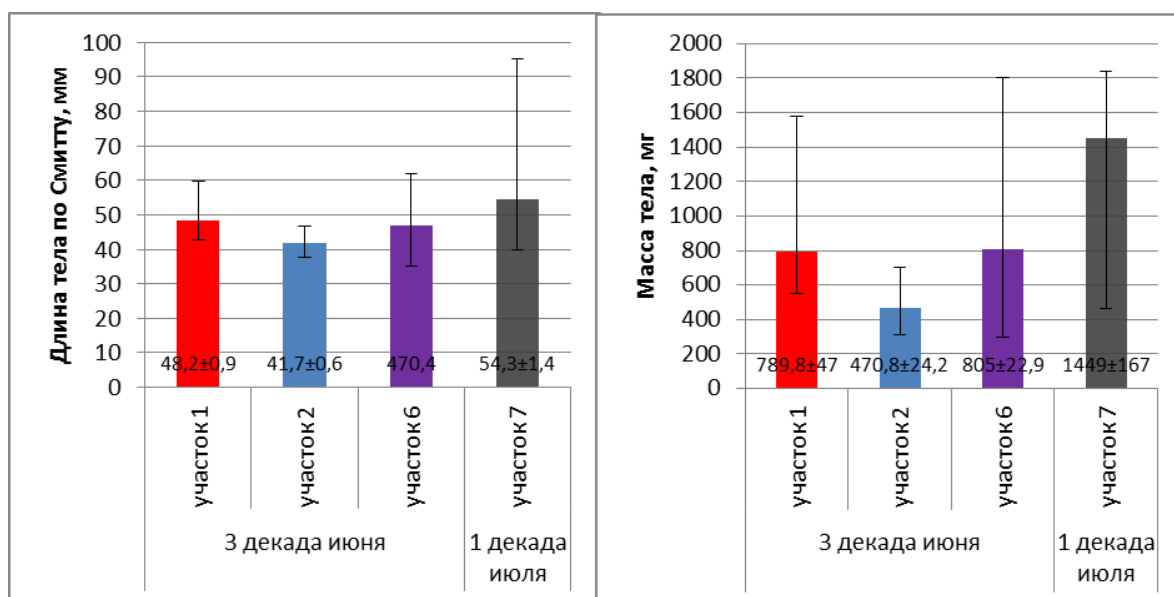


Рисунок 36. Длина тела и масса молоди кеты из разных участков акватории Тауйской губы во 2 декаде июня и 1 декаде июля 2011 г. (Примечание – в подписи данных среднее и ошибка среднего)

Размерные показатели молоди кеты в 1 декаде июля на участке 7, имели максимальные величины. Особенности распределения, фенотипические признаки полностью смолтифицированной молоди кеты свидетельствовали о формировании на данном участке скоплений перед откочевкой к открытым морским участкам.

4.4. Особенности распределения молоди лососевых в условиях влияния аномальных абиотических факторов

Особенностью формирования численности поколений лососевых, является значительное влияние абиотических факторов в эстуарно-прибрежный период. В связи с этим представляет особый интерес анализ влияния периодически возникающих аномальных абиотических условий в прибрежье на выживаемость молоди.

По совокупности абиотических параметров, сложившихся на исследуемой акватории, 2012 год резко отличался от всех предыдущих лет исследований. Основным фактором, повлиявшим на фенологическую и гидрологическую ситуацию в прибрежных участках, стало чрезвычайно большое количество тяжёлых льдов в акватории бухты Гертнера и их длительное распаление – до конца июня.

Влияние, которое оказала тяжелая ледовая обстановка на гидрологию модельных полигонов, хорошо прослеживается на примере двух наиболее характерных участков. Станция В5, расположенная в прибрежной части бухты Весёлая, в другие годы исследований характеризовалась хорошей прогреваемостью, незначительными колебаниями солёности и отсутствием сильных течений, что делало её одной из наиболее благоприятных зон прибрежья для нагула молоди лососевых в эстуарно-прибрежный период.

В 2012 г. такие параметры среды обитания, как солёность и температура воды, претерпели значительные изменения (рисунок 37).

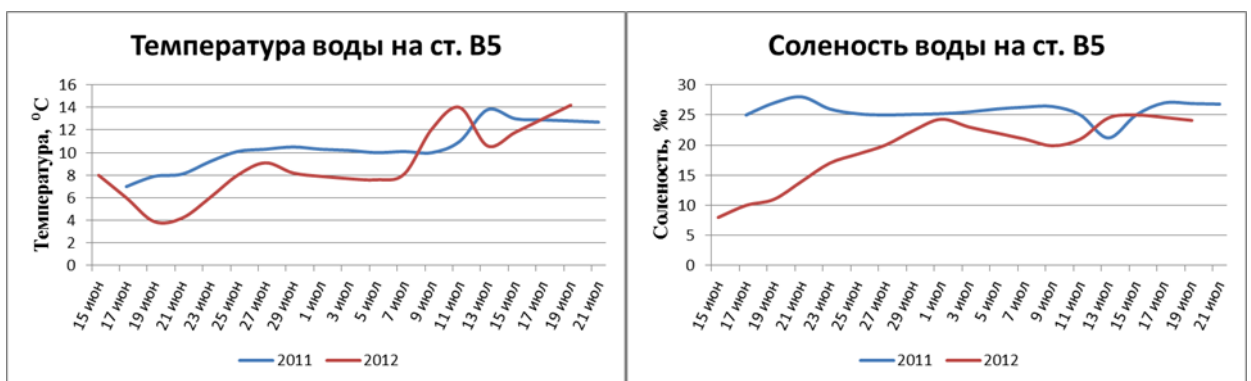


Рисунок 37. Изменения температуры и солёности воды на ст. В5 в 2011 и 2012 гг.

Температура поверхностных вод на станции В5 в 2012 г., была значительно ниже, чем в 2011 г., что вызвано интенсивным таянием льдов. Вплоть до начала июля температура воды на глубине более одного метра была на 6-8° С ниже среднемноголетней. Ещё значительно отличалась солёность на этом участке. Снижение солёности в результате таяния большого количества льдов носило приуроченный к поверхности характер – разница в значениях этого параметра на поверхности и глубине 2,5 м достигала 15‰, что совершенно нехарактерно для этого участка побережья. Таким образом, наличие больших масс льда в раннелетний период 2012 г. вызвало стратификацию прибрежных вод с формированием сильно охлажденного и опресненного верхнего слоя.

Станция В2/2 находится в зоне сильных приливно-отливных течений и влияния открытой части моря, что обуславливало в прошлые годы исследований значительные колебания температуры и солёности воды, близкие к таковым открытой части моря, с изменениями солёности в пределах 25-33‰. В 2012 г. (рисунок 38) при сохранении температурного режима в целом на уровне прошлых лет, отмечалось снижение значений солёности вплоть до начала июля. Причем в начале июня, то есть в период наибольшей концентрации мальков, значение солёности в 2012 г. было ниже на 15‰ в сравнении с предыдущим годом.

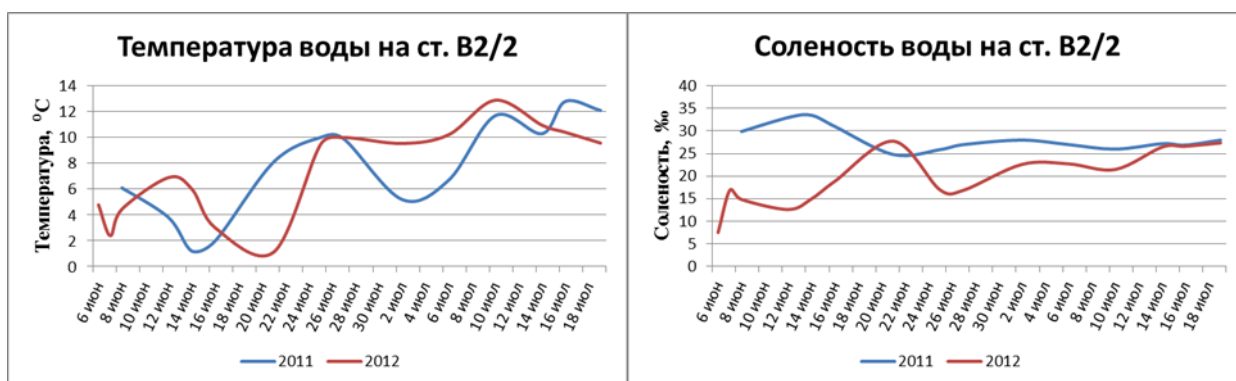


Рисунок 38. Изменения температуры и солёности воды на ст. В2/2 в 2011 и 2012 гг.

Динамика изменений размеров молоди кеты в 2012 г. характеризовалась длительным периодом, в течение которого, практически не происходило увеличения ее длины и массы тела. Только с начала июля, то есть с того момента, когда температура воды и солёность на исследуемой акватории достигли обычных

для этого времени величин, был отмечен резкий рост значений длины и, в особенности, массы молоди (таблица 7).

Таблица 7.

Значения размерных показателей молоди кеты в 2012 г.

Показатель	1 декада июня	2 декада июня	3 декада июня	1 декада июля	2 декада июля
Длина по Смитту	$38,6 \pm 0,1$	$38,3 \pm 0,6$	$44,9 \pm 0,9$	$68,7 \pm 1,5$	$75,7 \pm 0,8$
	33,6-49,0	33,0-46,5	36,5-53,4	52,5-79,0	52,6-100,0
Масса	$302,72 \pm 5,80$	$374,74 \pm 20,27$	$610,03 \pm 41,21$	$2351,59 \pm 167,26$	$2798,60 \pm 128,28$
	135,00-645,00	227,00-611,00	202,00-1157,00	1281,0-3966,0	781,00-7557,00

*Примечание – над чертой среднее и ошибка среднего, под чертой колебания признака.

Также необходимо отметить, что поведенческие реакции молоди в условиях охлажденных и распресненных прибрежных морских вод в местах нагула значительно отличались от типичных. Молодь, которая в другие годы наблюдений распределялась вдоль береговой линии, в 2012 г. держалась плотными стаями вокруг скоплений дрейфующих льдов, была малоактивна и не пряталась даже при попытках её отлова (рисунки 39, 40).



Рисунок 39. Акватория бухты Батарейная 12 июня 2012 г.



Рисунок 40. Молодь лососей у берега среди льдин, бух. Батарейная (ст. В2/2, солёность 14 ‰), I декада июня 2012 г.

Динамика уловов в 2012 г. так же отличалась от таковой в предыдущие годы исследований (рисунок 41).



Рисунок 41. Показатели уловов молоди кеты в 2011 и 2012 гг.

В 2011 г. отмечались два пика численности молоди кеты с совокупной долей около 50% в период с 11 по 27 июня, в то время как в 2012 г. наибольшая доля в уловах приходилась на начало июня, то есть на период повышенной ледовитости акватории. Таким образом, по совокупности абиотических

показателей, динамики изменения размеров и уловов молоди кеты, а так же поведенческих реакций, эстуарно-прибрежный период жизни молоди лососевых в Тауйской губе в 2012 г. можно считать аномальным.

Резюмируя все выше сказанное, можно заключить, что проведенный комплекс исследований позволяет достаточно достоверно оценить влияние абиотических факторов на распределение, изменения длины и массы тела молоди с течением времени, сроки начала и окончания эстуарно-прибрежного периода по совокупности фенотипических признаков свидетельствующих о смолтификации.

Однако на основе только этих данных не представляется возможным определить долю молоди с низкими адаптационными возможностями, а следовательно и оценить ее выживаемость в эстуарно-прибрежный период. Решение этой задачи невозможно без оценки физиологического состояния рыб, одним из методов которой являются исследования периферической крови молоди.

Результаты проведенных гематологических исследований, и оценка выживаемости, определенная на основе комплексного подхода, приведены в следующей главе.

ГЛАВА 5. ГЕМАТОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

5.1. Изменения в морфологической картине крови молоди кеты

Проведение мальковых съёмок с одновременным сбором гематологических данных в рамках НИР «МагаданНИРО» в июне – июле в течение ряда лет на стандартных станциях в акватории Ольского лагуны, позволило проанализировать изменения в морфологической картине крови природной молоди кеты за весь период ската и смолтификации в условиях с различной солёностью.

В результате анализа гематологических показателей было установлено, что общее количество эритроцитов в единице объёма крови у молоди кеты в период миграции из пресноводных участков лагуны в солоноводные уменьшалось по мере увеличения солёности. В пресной воде этот показатель был значительно выше, чем в солёной (у кеты из р. Ола он составил 0,75- 0,9 млн шт. в 1мл крови, у молоди кеты из мезогалинных и полигалинных участков Ольской лагуны – 0,45- 0,65 млн шт. в 1мл крови) (Изергина, Изергин, 2006, 2008, 2011).

Как известно, в ответ на действие стресс-фактора у животных, в том числе и у рыб, усиливается эритропоэз (Остроумова, 1964; Канидьев, 1984), что проявляется в уменьшении доли зрелых эритроцитов и в увеличении доли молодых клеток. В процессе адаптации к солёности в крови у молоди кеты мы наблюдали с одной стороны – увеличение образования новых эритроцитов, а с другой – уменьшение их общего количества в единице объёма. Этот факт, по нашему мнению, можно объяснить интенсивной сменой зрелых эритроцитов, клеточные мембраны которых не приспособлены к новым осмотическим условиям внутри организма рыб при переходе в солёную воду. Об этом же свидетельствовало большое количество разрушенных эритроцитов, наблюдаемое на мазках крови у молоди кеты из участков лагуны с переменной солёностью.

Осмотическая резистентность эритроцитов характеризует состояние клеточных мембран (Смирнова, Говорова, 1974). Мы определяли этот показатель по гемолизу эритроцитов *in vitro* в растворах хлорида натрия возрастающей концентрации. При расчётах учитывалась концентрация растворов, при которой только начинался процесс гемолиза, и концентрация, при которой разрушались

все эритроциты полностью. У молоди кеты из участков лагуны с морской солёностью (в том числе и у взрослой кеты, подошедшей на нерест), эритроциты начинали разрушаться уже при концентрации хлорида натрия 0,5% и полностью разрушались при концентрации 0,42%. Эритроциты крови молоди кеты, выловленной на пресноводных участках, выдерживали значительно меньшую концентрацию используемых растворов. Начало гемолиза происходило при 0,42%, а полный гемолиз – при 0,26% хлорида натрия (Изергина, 2011). То есть, осмотическая резистентность эритроцитов молоди кеты из солоноводных участков была ниже.

Таким образом, было выяснено, что клеточные оболочки эритроцитов у рыб в пресной воде и в солёной имеют разные свойства. Снижение осмотической резистентности эритроцитов в период смолтификации отражает общие процессы изменений, протекающих в крови кеты при адаптации к дальнейшей жизни в море. Известно, что для поддержания постоянного объёма клеток необходимо, чтобы давление во внеклеточном пространстве соответствовало давлению цитозоля. Регуляция данного процесса возможна только в результате захвата или выброса осмотически активных веществ, что регулируется процессом транспорта электролитов (неорганических ионов или органических осмолитов небольшого размера) и сопряжено со значительными энергозатратами (McManus et al., 1995). Изменение осмотической резистентности эритроцитов происходит вследствие изменения структурных и функциональных свойств клеточных мембран (Гительзон, Тересков, 1961; Смирнова, Говорова, 1974). Мембраны эритроцитов у молоди, живущей в пресной воде, т.е. в среде гипотоничной по отношению к крови, обладают большей осмотической резистентностью. Это выработанное природой приспособление направленно на поддержание постоянства объёма клеток. У молоди кеты из морских участков, живущей в гипертонической по сравнению с кровью среде, для поддержания постоянства клеточного тургора, по-видимому, структура мембран изменяется, и показатель осмотической резистентности эритроцитов снижается. Известно, что мембраны клеток, в том числе и эритроцитов, представляют собой сложную структуру (Крепс, 1981;

Владимиров, 1987). Для мембран характерна высокая степень текучести бислоя, обеспечивающая способность липидов и белков к латеральной диффузии. Под бислоем (бимолекулярным липидным слоем) подразумевается термодинамически выгодная форма ассоциации многополярных липидов в водной среде, при которой молекулы липидов ориентированы таким образом, что их полярные головки обращены в сторону водной фазы и формируют две гидрофильные поверхности, а углеводородные цепи расположены приблизительно под прямым углом к этим поверхностям и образуют между ними гидрофобную область (Ленинджер, 1985). Структуризация бислоя (повышенная плотность упаковки) увеличивает сопротивление диффузии молекул, транспортируемых через мембрану, повышает её микровязкость (Панюшкин, Тарусов, 1968). Таким образом, скорость перемещения молекул через мембрану зависит от микровязкости мембран, которая, в свою очередь, определяется относительным содержанием насыщенных и ненасыщенных жирных кислот в составе липидов. Микровязкость мембран меньше, если в составе липидов преобладают ненасыщенные жирные кислоты, и больше при высоком содержании насыщенных жирных кислот (McManus et al., 1995).

Из литературных данных известно, что у смолтов, по сравнению с пестрятками, происходит возрастание доли полиненасыщенных кислот, при переходе что отражает существующую тенденцию к смене жирнокислотного состава у рыб от пресноводного периода к морскому (Варнавский, 1990; Крупина, 2002; Павлов и др., 2007). Помимо этого, изменение состава пищи, особенно её липидной части, быстро приводит к изменению липидного состава мембранных структур. Вероятно, перестройка осмотической системы с гиперосмотической в пресной воде, на гипоосмотическую в морской и успешная смолтификация молоди кеты, невозможна без активного экзогенного питания (Мартемьянов, 1982; 2000; Смирнов, Максимович, 2000). Смена условий среды обитания при изменении солёности у проходных рыб, также изменяет жирнокислотный состав мембранных липидов, приспособляя свойства мембран к условиям среды и новым потребностям организма.

В процессе смолтификации, кроме усиления эритропоэза, также происходят изменения в лейкопоэзе (Калинина, 1997б, Izergina et al., 2006). При адаптации к солёной воде организм рыб, прежде всего, работает на устранение дефицита эритроцитов, т.е. вначале гемопоэз направлен в сторону формирования эритроцитарного ростка, количество лейкоцитов при этом остается на низком уровне, происходит перераспределение форм лейкоцитов: сокращается доля лимфоцитов и увеличивается доля сегментоядерных нейтрофилов и их молодых форм (миелобластов), так как именно они участвуют в фагоцитозе на первом этапе адаптации (Кондратьева, Киташова, 2002). Исследуя гранулоцитопоэз рыб, В.Р. Микряков (1984) отмечает, что существенным свойством этих клеток является высокая способность к пролиферации, при этом гранулоцитарный и эритроцитарный ряды имеют общие исходные (родительские) клетки, которые в зависимости от потребности организма, могут давать начало преимущественно эритроидному или гранулоцитарному ряду клеток. Одна из основных функций гранулоцитов – защитная, против проникновения бактерий (фагоцитоз). Увеличение доли сегментоядерных нейтрофилов в процессе смолтификации, возможно, связано с появлением в крови большого количества разрушенных клеток, утилизация которых, происходит в основном с их участием.

На заключительном этапе смолтификации, когда организм рыб уже адаптировался к новым осмотическим условиям, эритропоэз стабилизируется, а активизируется лейкопоэз (преимущественно лимфопоэз). Периферическая кровь приобретает лимфоидный профиль, что характерно для физиологической нормы рыб.

Рассмотрим количественные изменения в морфологической картине крови молоди кеты р. Ола в различные периоды процесса смолтификации.

Пресноводный период до перехода на экзогенное питание (начало ската из реки Ола).

В периферической крови молоди кеты в начальный период ската юные эритроциты составляют около 2%, зрелые эритроциты – 98%. Число лейкоцитов –

2 - 4 шт. на тысячу эритроцитов (рисунок 42).

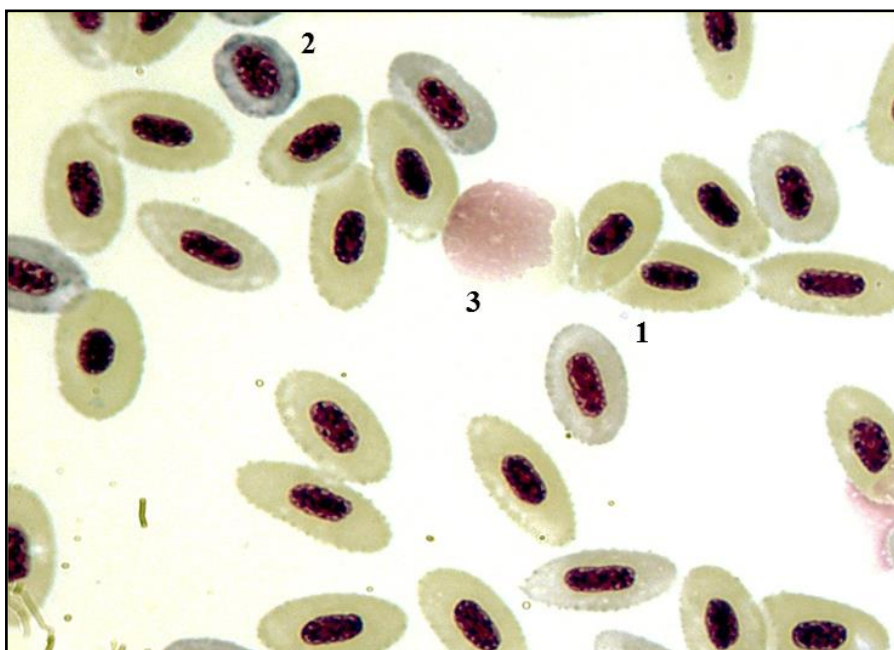


Рисунок 42. Кровь молоди кеты. Пресноводный период до перехода на экзогенное питание. Зрелый эритроцит (1), нормобласт базофильный (2) гемолиз эритроцита (3), увеличение 3000×

Лейкоциты на 90% представлены лимфоцитами, остальные лейкоциты- моноциты (1-2%), юные нейтрофилы (миелобласты) (1%) и сегментоядерные нейтрофилы (8%), тромбоциты встречаются единично.

Пресноводный период после перехода на экзогенное питание (скат из реки Ола).

С переходом на экзогенное питание в пресной воде, то есть ещё в реке, у молоди кеты начинается процесс образования новых эритроцитов, доля которых увеличивается до 15-20%. Доля лимфоцитов снижается до 80%, увеличивается доля сегментоядерных нейтрофилов и их предшественников («юные нейтрофилы» в нашем исследовании). В кровяном русле появляются гемопоэтические стволовые клетки гемоцитобласты, то есть клетки дифференциация которых, может быть направлена как на образование эритроцитов, так и на одну из форм лейкоцитов. Число лейкоцитов на тысячу эритроцитов снижается до 1-2 шт. (рисунок 43 –46).

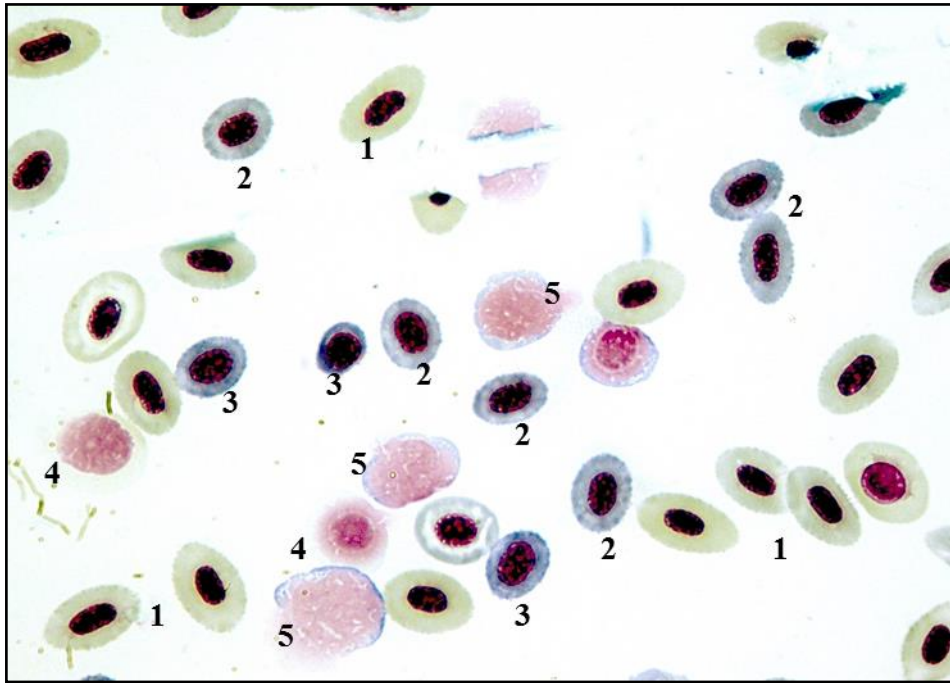


Рисунок 43. Кровь молоди кеты. Пресноводный период, после перехода на экзогенное питание. Зрелый эритроцит (1), нормобласт полихроматофильный (2), нормобласт базофильный (3), разрушенные клетки (4), гемоцитобласт (5)

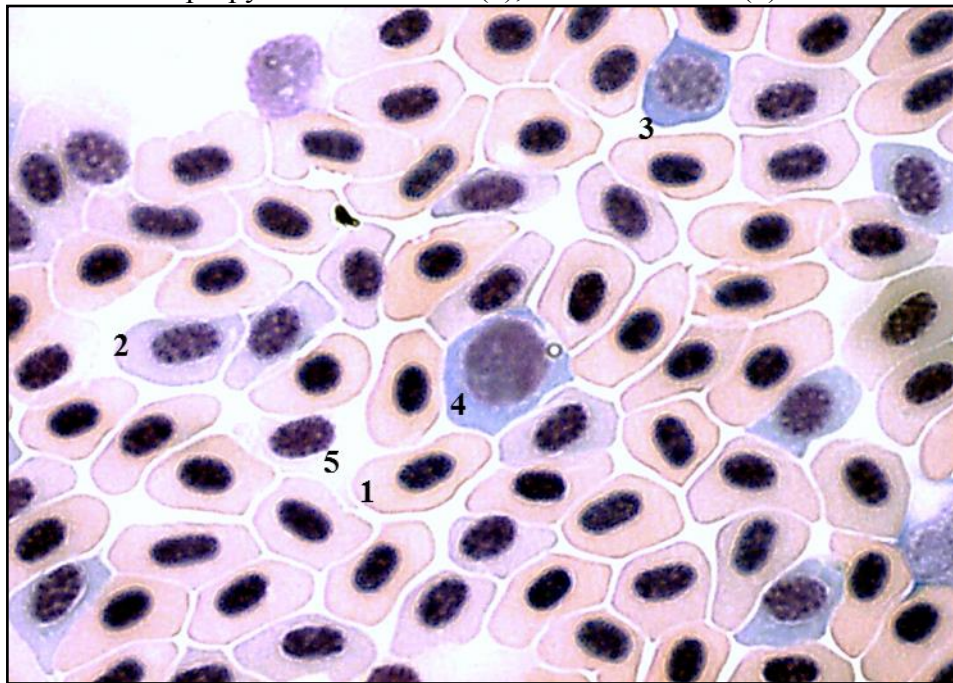


Рисунок 44. Кровь молоди кеты. Пресноводный период, после перехода на экзогенное питание. Зрелый эритроцит (1), нормобласт полихроматофильный (2), нормобласт базофильный (3), эритробласт (4), тромбоцит (5)

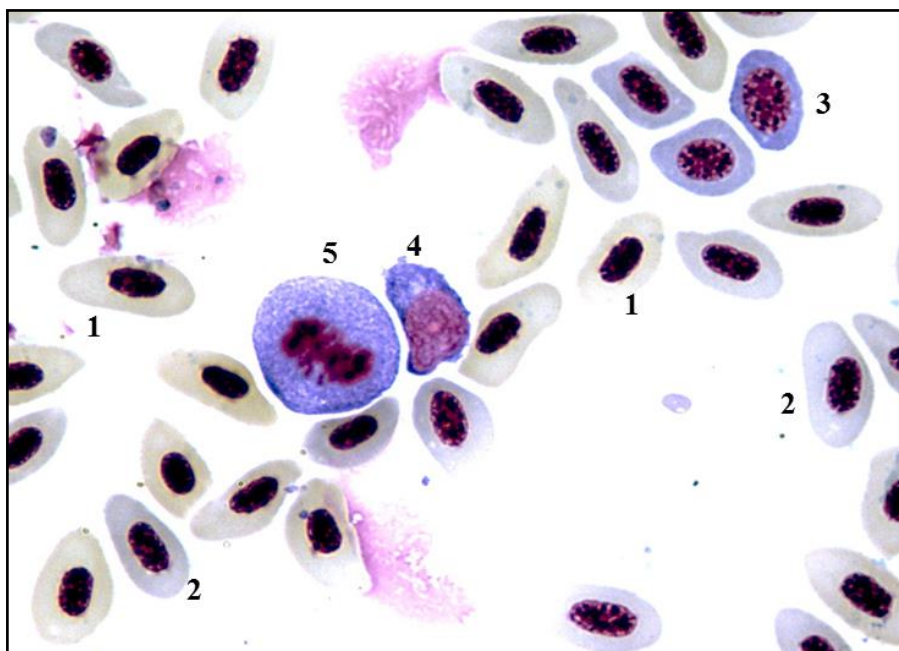


Рисунок 45. Кровь молоди кеты. Пресноводный период, после перехода на экзогенное питание. Зрелый эритроцит (1), нормобласт полихроматофильный (2), нормобласт базофильный (3), миелобласт (4), миелобласт в стадии митотического деления (5)

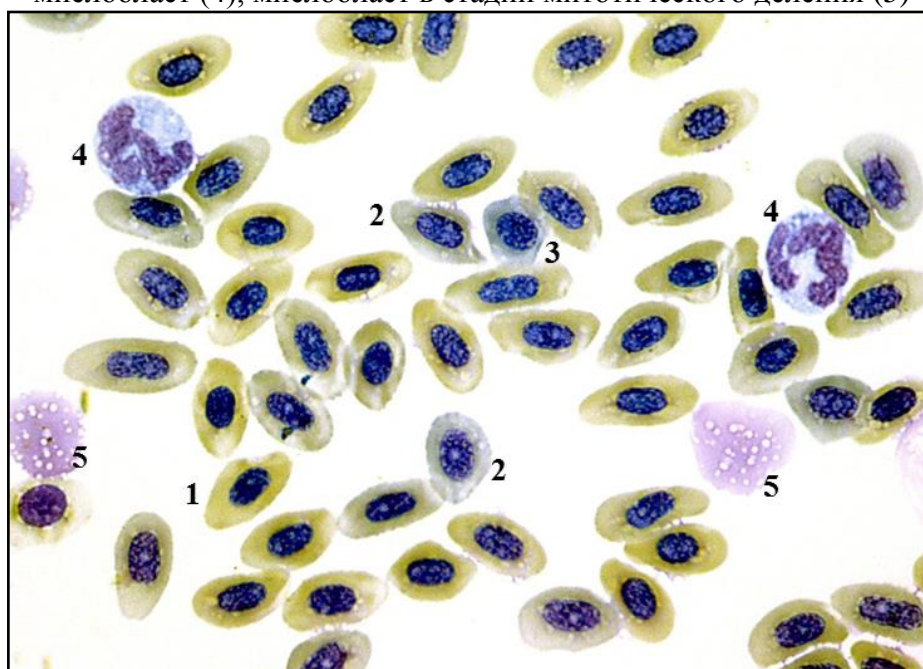


Рисунок 46. Кровь молоди кеты. Пресноводный период, после перехода на экзогенное питание. Зрелый эритроцит (1), нормобласт полихроматофильный (2), нормобласт базофильный (3), нейтрофил сегментоядерный (4), гемолиз эритроцитов (5)

Солоноватые воды, начало смолтификации (акватория Ольской лагуны, олиго- и мезогалинные участки).

При попадании молоди кеты в воду с переменной солёностью под действием осмоса происходит процесс разрушения части клеток крови. На мазках крови отмечается большое количество тромбоцитов (рисунки 47 – 52).

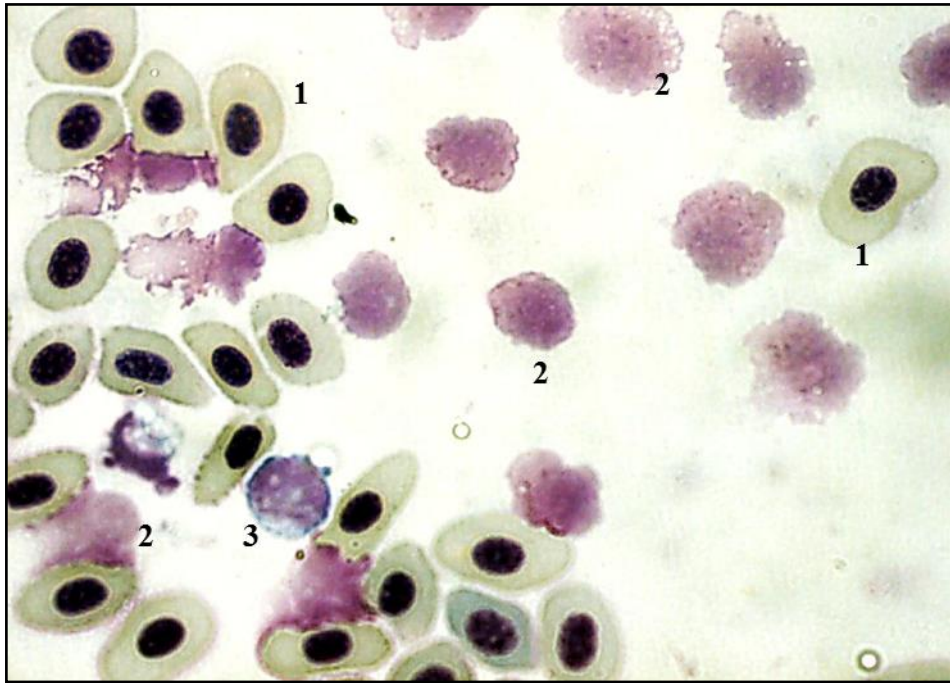


Рисунок 47. Кровь молоди кеты. Соленоватые воды, начало смолтификации.
Зрелый эритроцит (1), гемолиз эритроцитов (2), миелобласт (3)

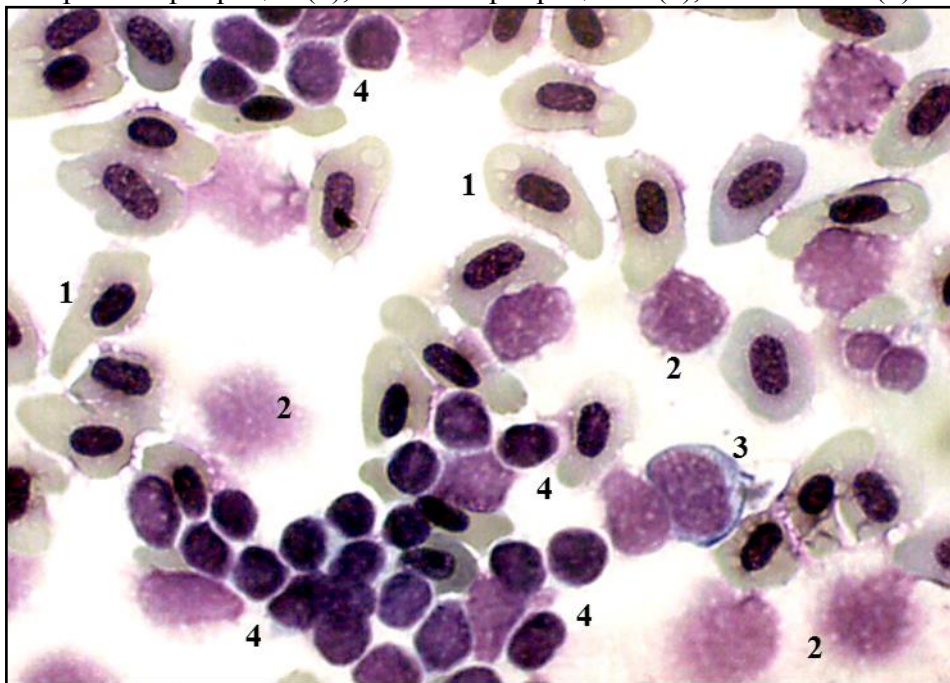


Рисунок 48. Кровь молоди кеты. Соленоватые воды, начало смолтификации.
Зрелый эритроцит (1), гемолиз эритроцитов (2), эритробласт (3), скопление тромбоцитов (4)

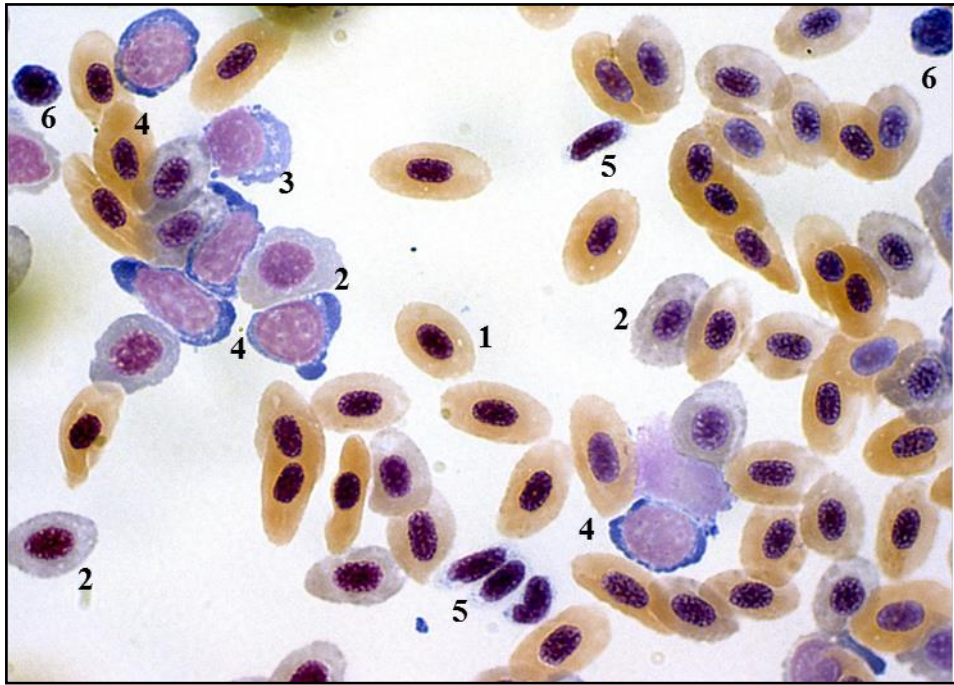


Рисунок 49. Кровь молоди кеты. Соленоватые воды, начало смолтификации. Зрелый эритроцит (1), нормобласт полихроматофильный (2), миелобласт (3), эритробласты (4), тромбоциты (5), лимфоциты (6)

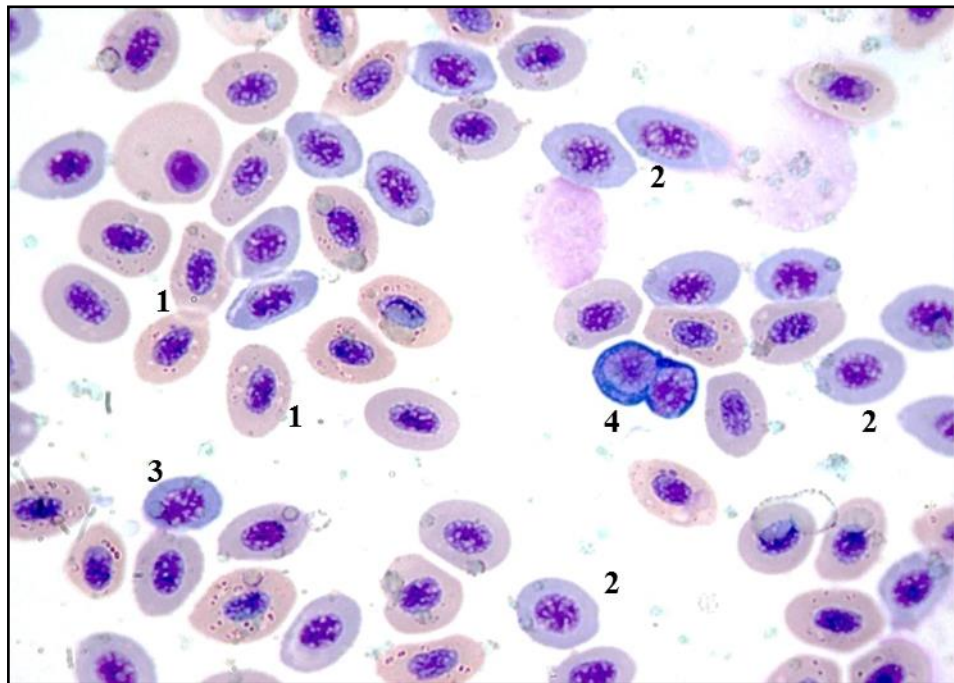


Рисунок 50. Кровь молоди кеты. Соленоватые воды, начало смолтификации. Зрелый эритроцит (1), нормобласт полихроматофильный (2), нормобласт базофильный (3), нормобласт в стадии amitotического деления (4)

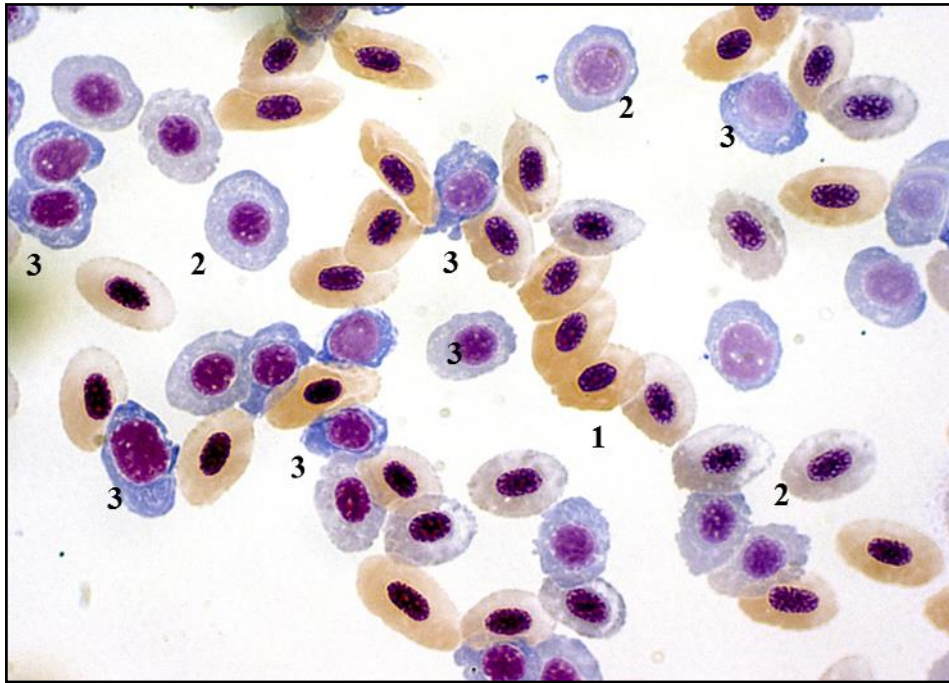


Рисунок 51. Кровь молоди кеты в процессе смолтификации. Соленоватые воды.
Зрелый эритроцит (1), нормобласт полихроматофильный (2),
нормобласт базофильный (3)

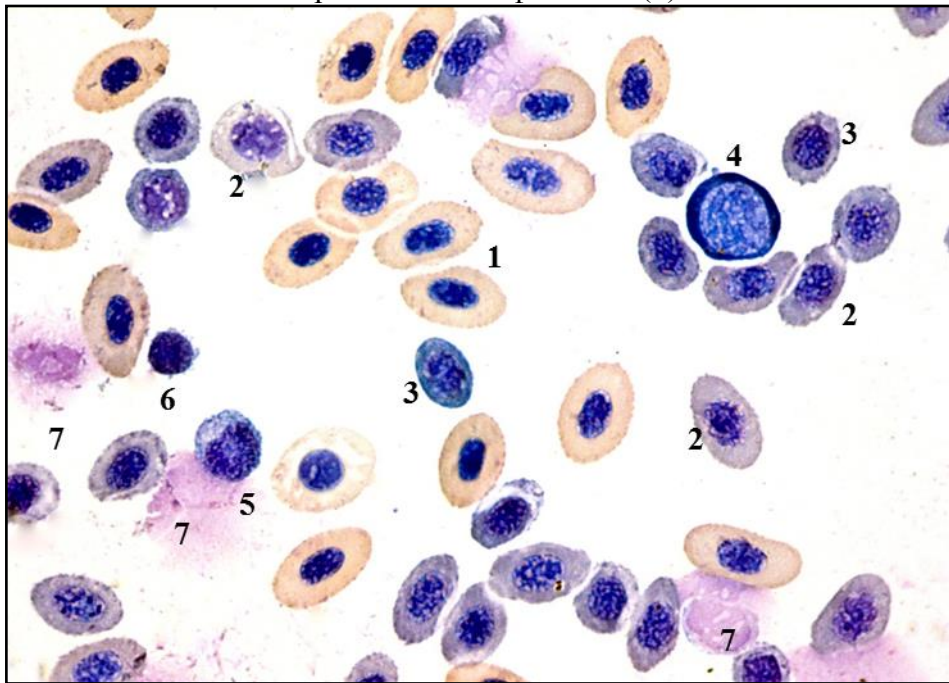


Рисунок 52. Кровь молоди кеты. Соленоватые воды.
Зрелый эритроцит (1), нормобласт полихроматофильный (2),
нормобласт базофильный (3), эритробласт (4), миелобласт (5), лимфоцит (6),
гемолиз эритроцитов (7)

Их доля доходит до 40%. Доля зрелых эритроцитов сокращается до 50%, а иногда и ниже. Зрелые эритроциты с мембранами, приспособленными для существования молоди в пресной воде, разрушаются. В кроветворных органах

происходит интенсивный синтез новых эритроцитов с мембранами, приспособленными для существования молодежи в среде с высокой солёностью (Изергина, Изергин, 2011). Для этого периода характерно появление в периферической крови эритроцитов с признаками amitotического деления, безъядерных эритроцитов, а также большого количества мелких базофильных нормобластов (по размеру в 1,5-2 раза меньше нормы), образовавшихся, вероятно, в результате amitotического деления клеток (рисунки 53, 54).

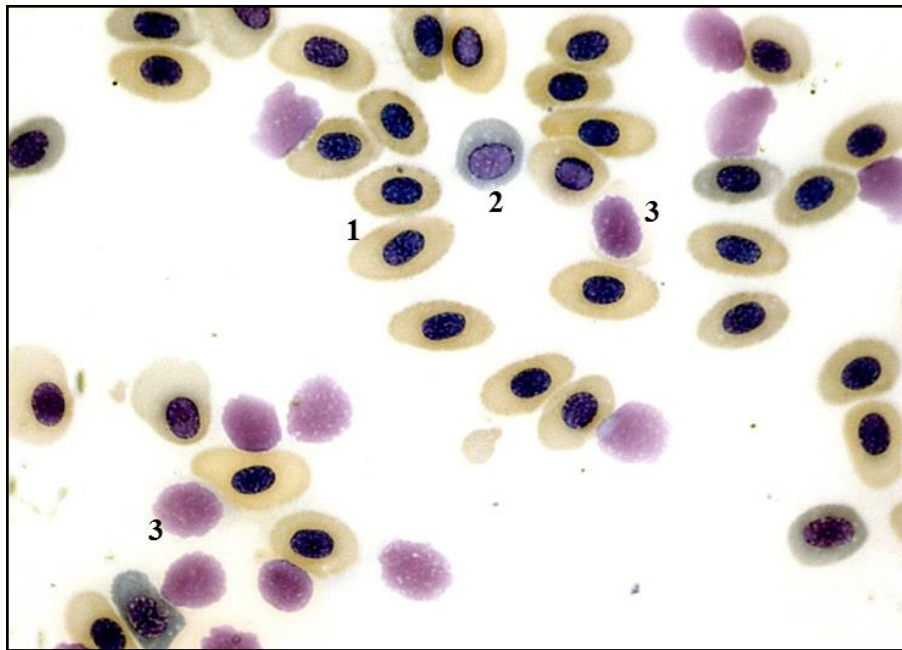


Рисунок 53. Зрелые эритроциты (1), нормобласт полихроматофильный (2), гемолиз эритроцитов (3)

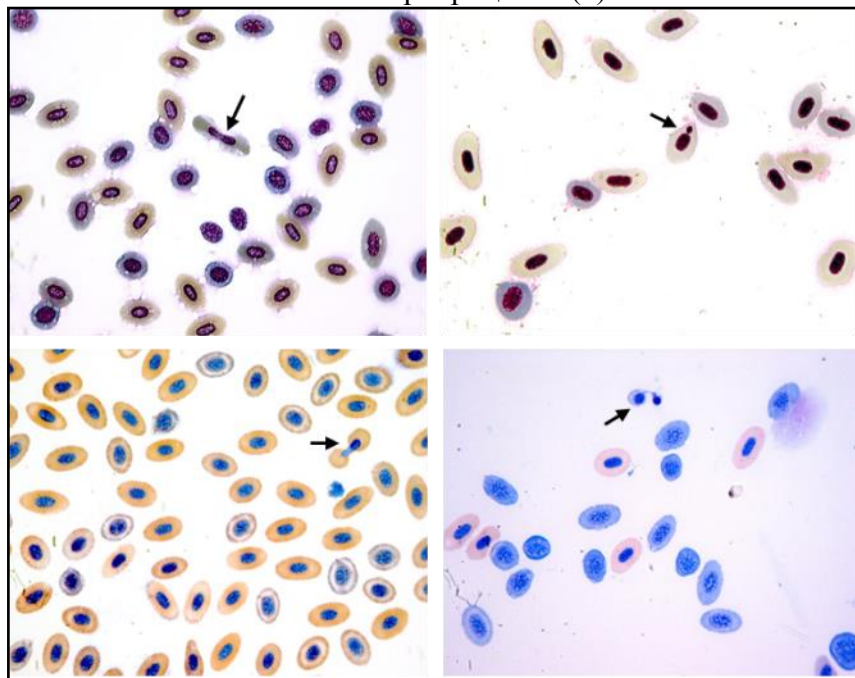


Рисунок 54. Amitotическое деление эритроцитов

При этом число лейкоцитов остается низким – до 1-2 шт./1000 эритроцитов. Изменяется лейкоцитарная формула: моноциты практически не обнаруживаются на мазках крови, доля лимфоцитов сокращается до 60% и ниже, возрастает доля сегментоядерных нейтрофилов и их предшественников (до 30%).

В результате проведения модельных экспериментов, связанных с пересадкой молоди кеты в емкости с различной соленостью (Изергина, Изергин, 2006), нами было определено следующее. Уменьшение доли лимфоцитов в крови ниже 40% и снижение доли зрелых эритроцитов ниже 50%, при практически полном отсутствии бластных форм, свидетельствует о критическом состоянии и низких адаптивных возможностях молоди, приводящем в дальнейшем к гибели рыб (рисунок 47 - 48).

Завершение смолтификации, морская вода (подготовка к откочевке, полигалинные участки Ольской лагуны).

При завершении процесса смолтификации кровь молоди кеты постепенно приходит к нормальному состоянию: скорость эритропоэза снижается, сокращается доля юных эритроцитов, на мазках практически не встречаются разрушенные клетки. Доля тромбоцитов снижается до 2-5%. Доля зрелых эритроцитов возрастает до 80-90%, кровь приобретает лимфоидный характер, появляются моноциты, общее количество лейкоцитов возрастает до 10-15 шт./1000 эритроцитов (рисунок 55, 56).

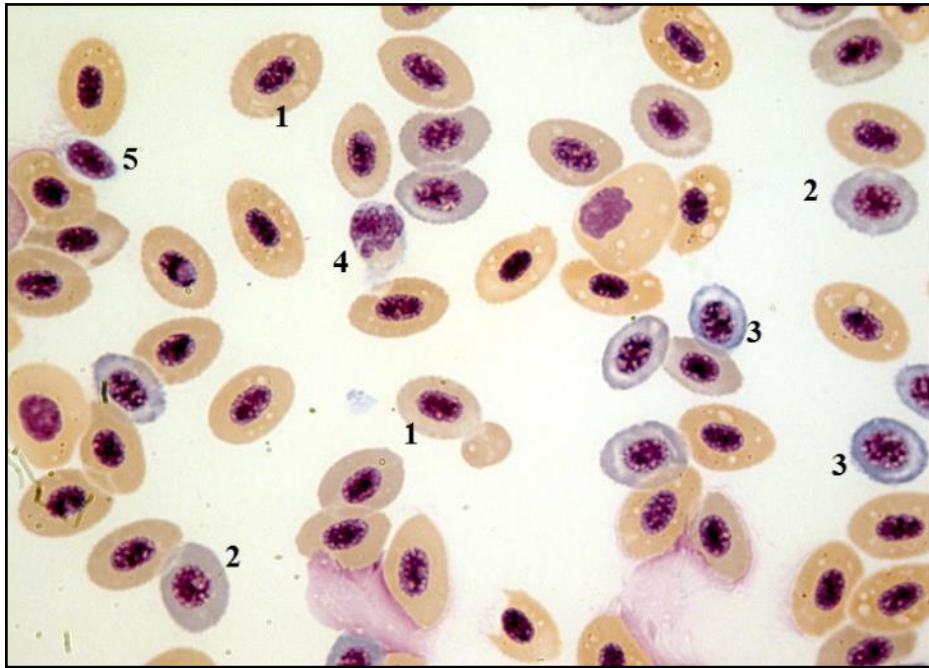


Рисунок 55. Кровь молоди кеты. Морская вода, побережье, завершение смолтификации. Зрелый эритроцит (1), нормобласт полихроматофильный (2), нормобласт базофильный (3), нейтрофил сегментоядерный (4)

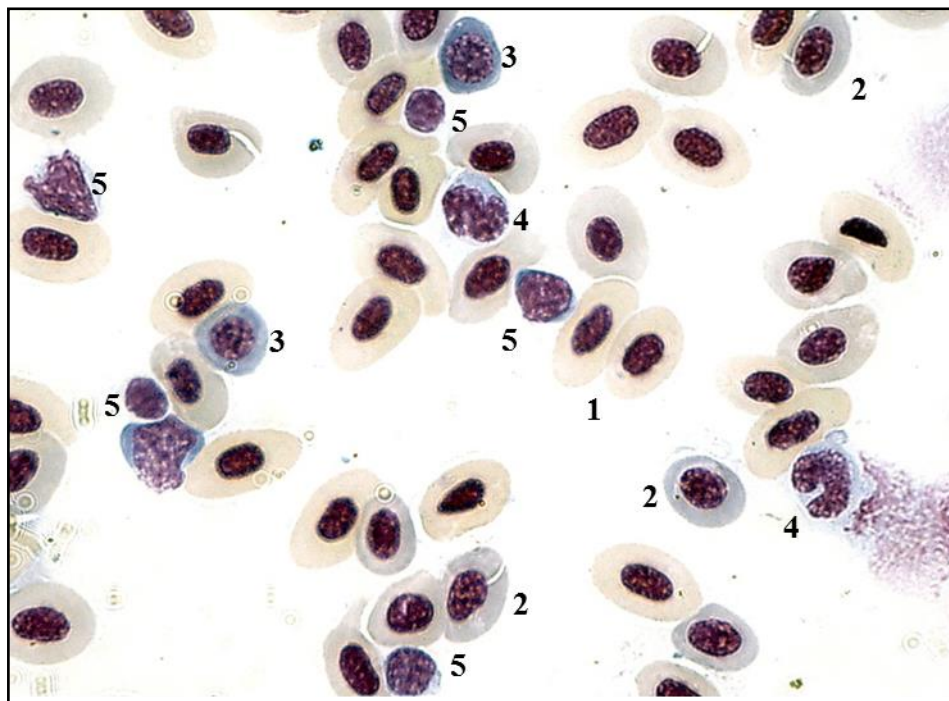


Рисунок 56. Кровь молоди кеты. Морская вода, побережье, завершение смолтификации. Зрелый эритроцит (1), нормобласт полихроматофильный (2), нормобласт базофильный (3), нейтрофил юный (миелобласт) (4), клетки лимфоидного ряда (5)

На завершающем этапе смолтификации молодь кеты, активно питаясь, значительно увеличивается в размерах, достигая 55-110 мм длины по Смитту, приобретает типично морскую окраску и предпочитает полигалинные (18-30%)

участки. В уловах на олигогалинных (0,5-5‰) и мезогалинных (5-18‰) участках лагуны молодь с такой морфологической картиной крови не встречалась.

Сводные данные по изменению морфологической картины крови молодежи кеты в эстуарии лагунного типа представлены в таблице 8.

Таблица 8.

Изменения в морфологической картине крови молодежи кеты в процессе смолтификации в реке с эстуарием собственно лагунного типа

Период /показатели	Покатной период, р. Ола, до перехода на экзогенное питание	Покатной период, р. Ола после перехода на экзогенное питание	Начало смолтификации, Ольская лагуна	Завершение смолтификации, Ольская лагуна
Тип участка	Пресноводный речной	Пресноводный речной	Олиго- и мезогалинный	Полигалинный
Юные эритроциты, %	2	15-20	20-40	5-10
Лимфоциты, %	90	80	50-60	85-90
Моноциты, %	2	1-2	0	2-3
Юные формы нейтрофилов (миелобласты), %	0-1	18	20-30	1-2
Число лейкоцитов на 1000 эритроцитов, шт.	2-4	1-2	1-2	10-15
Тромбоциты, %	0-1	2-5	15-40	2-5
Разрушенные клетки на 1000 эритроцитов, шт.	0	5-15	30-90	3-5
Атипичные клетки	–	Единично: безъядерные, амитотические	Много: Амитотические	Единично: амитотические
Длина по Смитту, мм	28-38	32 - 45	38 - 60	50 - 110

Многолетние наблюдения и анализ изменений в морфологической картине крови молодежи кеты в различные периоды онтогенеза, позволяют предположить, что подобная динамика, характерна для рыб, популяция которых формировалась в реке с эстуарием лагунного типа, отличающегося большими размерами акватории и значительным распреснением вод.

Выявленная закономерность изменений в соотношении форменных

элементов крови у молоди кеты в эстуарно-прибрежный период доказывает, что процесс смолтификации является адаптивной реакцией организма молоди лососевых с коротким пресноводным периодом на изменение факторов среды, в том числе солёности воды. Этот вывод согласуется с исследованиями В.И. Мартемьянова (2002), который, анализируя данные физиолого-биохимических процессов у рыб, показал, что в отличие от острого стресса, в ходе смолтификации защитные функции преобладают над негативными процессами. Это продолжается вплоть до завершения смолтификации. После окончания процесса смолтификации, при миграции из прибрежья в открытое море, наблюдается истощение адаптивной базы организма молоди, ведущее к существенному снижению резистентности смолтов (Мартемьянов, 2002).

В период выполнения исследований в 2003-2006 гг., нами неоднократно было отмечено, что полностью смолтифицированная молодь при воздействии дополнительного стрессора, например хендлинга (отлов, кратковременная перевозка, с особой осторожностью), практически сразу погибала. В то же время «пестрятки» или молодь на самой ранней стадии смолтификации, выловленная в мезогалинных участках акватории лагуны, была более жизнеспособна при любом дополнительном внешнем воздействии (отлов, перевозка при высокой плотности посадки, без дополнительной аэрации).

Проведенные исследования выявили совокупность показателей морфологической картины крови на завершающей стадии смолтификации, которые свидетельствуют о низких адаптивных возможностях или полном истощении кроветворной функции организма молоди. У таких рыб к окончанию смолтификации доля зрелых форм эритроцитов остается ниже 50%, отсутствуют бластные формы, доля лимфоцитов не превышает 40%, количество лейкоцитов на 1000 эритроцитов остается ниже 4 шт., а доля тромбоцитов продолжает оставаться выше 10-15%. При этом вероятность выживания такой молоди становится минимальной.

5.2. Анализ влияния абиотических факторов на выживаемость молоди в эстуарно-прибрежный период

Для оценки степени воздействия изменения гидрологического режима устьевой части р. Ола на молодь в эстуарно-прибрежный период, нами был проведён сравнительный анализ гематологических показателей молоди лососей из контрольных уловов 2004 и 2008 гг.

Дискриминантный анализ всей совокупности гематологических показателей выявил наличие в выборках в 2008 г. двух хорошо дифференцированных групп молоди кеты, которые резко отличались от молоди горбуши (рисунок 57). Первую группу составила молодь, в периферической крови которой относительное количество зрелых эритроцитов не превышало 50%, вторую группу – молодь, у которой количество зрелых эритроцитов превышало 65%.

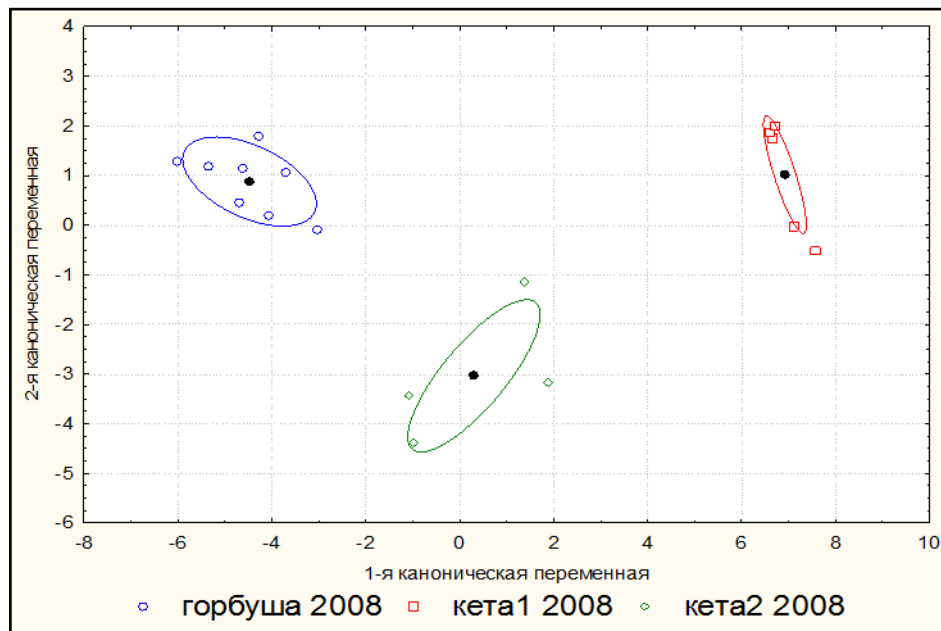


Рисунок 57. Взаиморасположение выборок кеты и горбуши в плоскости главных канонических переменных

Сравнивая показатели красной крови молоди кеты из уловов 2004 и 2008 гг., можно отметить, что у молоди кеты, отнесенной к 1 группе, количество незрелых эритроцитов (базофильных нормобластов), т.е. не способных переносить кислород, было в 3,5 раза больше, чем у молоди, отнесенной ко 2 группе, и молоди из уловов 2004 г. (до изменения русла, когда адаптация кеты к повышенной солёности проходила постепенно) (рисунок 58).

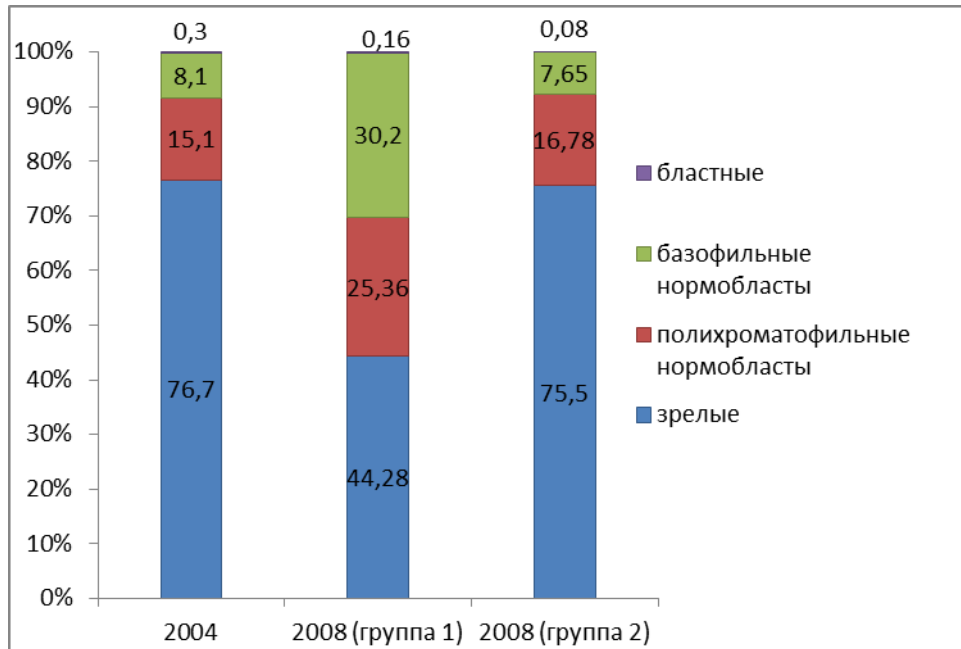


Рисунок 58. Соотношение форм эритроцитов молодежи кеты из устья р. Ола в 2004 и 2008 гг.

Кроме того, на всех мазках крови у молодежи кеты из второй группы были обнаружены безъядерные эритроциты (как у молодежи горбуши) (рисунок 59) и большое количество amitotически делящихся эритроцитов, чего не отмечалось ни у молодежи из первой группы, ни у молодежи кеты из уловов 2004 г. По морфологическим показателям эритроцитарной системы крови молодежь кеты, отнесенная ко 2 группе, сходна с молодежью горбуши.

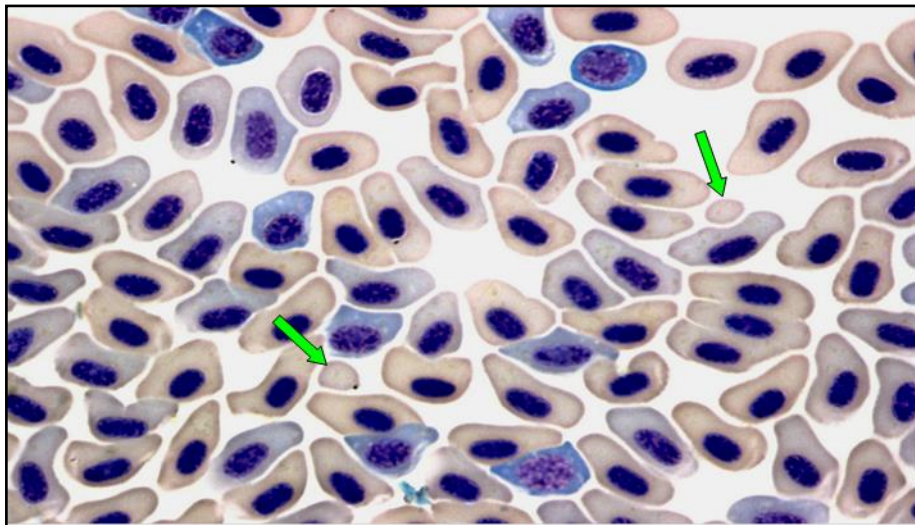


Рисунок 59. Безъядерные эритроциты на мазке крови молодежи кеты, отнесённой ко 2 группе, из устья р. Ола

В лейкоцитарной формуле в выделенных группах у молоди кеты 2008 г. прослеживались различия между соотношением промиелоцитов и сегментоядерных клеток (рисунок 60). На мазках крови молоди кеты 1 группы отмечалось больше молодых форм фагоцитарных клеток (промиелоцитов) в том числе и моноцитов, которые появляются в кровяном русле на смену сегментоядерным клеткам при продолжительном действии стрессовых факторов ($t=7,10$, $p<0,001$), чем в группе 2.

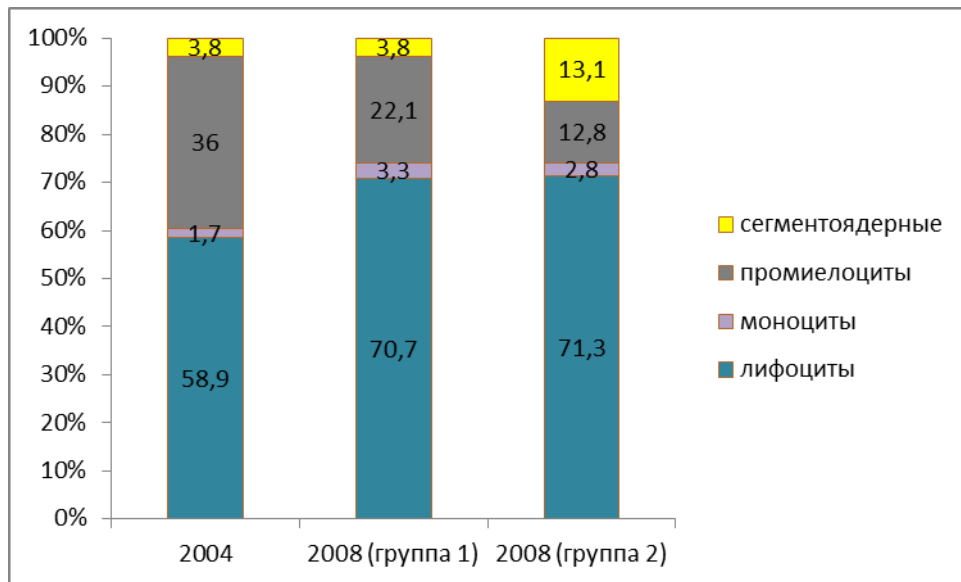


Рисунок 60. Соотношение форм лейкоцитов в крови молоди кеты из устья р.Ола в 2004 и 2008 гг.

Молодь кеты, отнесенная к группе 1, по показателям эритроцитарной системы (количество зрелых эритроцитов) находилась в состоянии острого стресса, т.е. была за пределами нормальной адаптации. В общей выборке 2008 г. доля молоди кеты, отнесенной к группе 1, составляла 55%, в то время как за предыдущий период исследований, доля рыб с такой картиной крови не превышала 30-35%.

Помимо этого, в крови молоди кеты, собранной в 2004 г., общее количество клеток, способных к фагоцитозу, превышало 40%, в то время как в крови молоди кеты из сборов 2008 г., их доля была ниже 30%. Иными словами, иммунная система молоди кеты из уловов 2008 г. ещё не была активизирована в достаточной степени для адекватной реакции на резкую смену солёности.

Таким образом, сравнительный анализ морфологической картины крови молоди кеты р. Ола в 2004 и 2008 гг., показал, что адаптационный статус молоди в 2008 г. значительно ниже, чем в 2004 г., в отличие от молоди горбуши, показатели которой практически не изменились (рисунок 61).

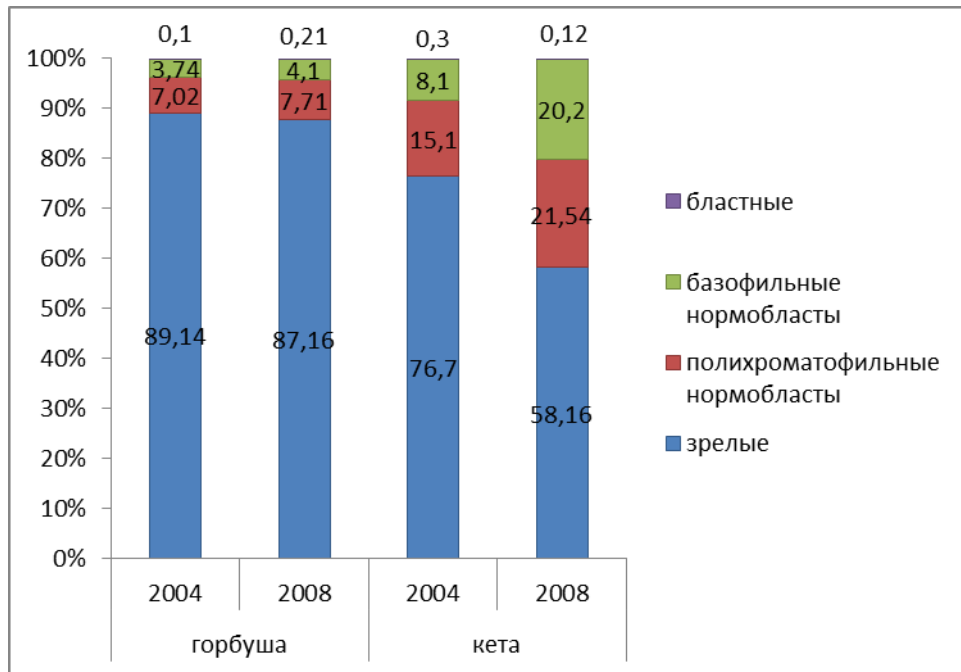


Рисунок 61. Соотношение форм эритроцитов в крови молоди горбуши и кеты из устья р. Ола в 2008 и 2004 гг.

Молодь горбуши в начальный период смолтификации более резистентна к условиям резко увеличивающейся солёности воды, чем молодь кеты. В связи с чем, произошедшее изменение гидрологического режима Ольской лагуны, не окажет отрицательного влияния на формирование численности популяции горбуши р. Ола, в отличие от состояния запасов кеты, за счет увеличения смертности на 20-25%.

Помимо значительных изменений в условиях обитания в эстуарно-прибрежный период жизни молоди лососей (пример которых описан выше), часто встречаются непродолжительные по времени, но существенные по силе воздействия аномалии, оказывающие влияние на выживаемость поколений лососевых.

Возвращаясь к описанному в предыдущей главе аномальному, по своим абиотическим условиям 2012 году, рассмотрим картину изменений в морфологической картине крови молоди кеты. На большинстве мазков отмечались разрушенные и amitotически делящиеся клетки. В первой декаде июня в крови молоди кеты наблюдалось значительное количество молодых эритроцитов, но доля зрелых эритроцитов, способных переносить кислород, не опускалась ниже 50%. На мазках отмечались разрушенные и amitotически делящиеся клетки. В июле показатель доли зрелых эритроцитов в крови молоди кеты со ст. В2/2 в среднем составил 67%, что является нормой на завершающем этапе процесса смолтификации у лососевых.

Показатели процентного соотношения форм лейкоцитов оставались в пределах нормы для данного этапа смолтификации. Показатели количества тромбоцитов и числа лейкоцитов, приходящихся на тысячу эритроцитов, у большинства экземпляров молоди кеты в 2012 г. также соответствовали периоду смолтификации и не являлись критическими для ее выживаемости.

Анализ морфологической картины крови горбуши в 2012 г. показал, что в начале июня количество молодых форм эритроцитов в периферической крови не превышало 10%. Только к концу июня и в июле количество молодых эритроцитов у молоди горбуши увеличилось до 40%. На мазках крови молоди горбуши, в отличие от молоди кеты, в июне отмечалось значительное количество разрушенных клеток и много гигантских клеток-гемоцитобластов. Обычно такие клетки не присутствуют в периферической крови, а находятся в кроветворных органах. Наличие их непосредственно в кровяном русле говорит о максимальной мобилизации всех адаптационных механизмов молоди горбуши. Кроме того, на мазках крови встречалось значительное количество безъядерных эритроцитов и нормобластов в стадии amitotического деления как в июне, так и в июле.

Количественные характеристики белой крови горбуши в 2012 г. так же отличались от нормы. В первой декаде июня число лейкоцитов на мазках крови было настолько низким, что невозможно было просчитать лейкоцитарную формулу. В июле число лейкоцитов, приходящихся на тысячу эритроцитов, в

среднем увеличилось только до 4 шт., при этом доля тромбоцитов значительно превышала норму.

На завершающем этапе смолтификации гематологические показатели молоди кеты и горбуши при успешной адаптации к повышенной солёности возвращаются к границам нормы, то есть доля зрелых эритроцитов приближается к 60-80% , число лейкоцитов – к 10-15 шт./1000 эритроцитов (Изергина, Изергин, 2006; Серков, 1996). По совокупности показателей морфологической картины крови можно оценить долю вероятного отхода, т.е. долю элиминации молоди. При доле зрелых эритроцитов ниже 50% и низком числе лейкоцитов, приходящихся на тысячу эритроцитов, физиологическое состояние молоди является критическими для ее выживания в дальнейшем. Молодь горбуши из уловов 2012 г. по исследуемым показателям находилась в состоянии повышенного стресса.

При работах на модельных полигонах в бух. Батарейная мы анализировали степень выживаемости молоди в прибрежье при смолтификации. на основании совокупности гематологических показателей была подсчитана доля молоди с низкими адаптивными возможностями на завершающем этапе смолтификации, который составил у кеты 39% (в благоприятный год 30–35%), а у горбуши 44% (в благоприятный год 6–25%).

Таким образом, отрицательное влияние на численность молоди горбуши, скатившейся из р. Ола в 2012 г., вызванное комплексом неблагоприятных климатических факторов, связанных с большим количеством дрейфующих льдов в прибрежье, следует оценить, как значительное. С учетом этого, коэффициент возврата для прогноза подхода производителей в 2013 г. был значительно снижен.

Распреснение прибрежной части акватории бухт Гертнера и Весёлая в июне, вызванное длительным периодом таяния льдов, по-разному сказалось на процессах метаболизма молоди кеты и горбуши. Если на молодь кеты сильное распреснение прибрежной части акватории в начальный период смолтификации не оказало значительного отрицательного воздействия, то на молодь горбуши

совокупность указанных абиотических факторов среды обитания оказала негативное влияние.

5.3. Практическое применение

Комплексный подход, включающий в себя изучение биологии молоди, с учетом закономерностей изменения морфологической структуры крови в процессе смолтификации, может быть использован для оценки выживаемости молоди лососевых в эстуарно-прибрежный и ранний морской период жизни и корректировке прогноза возвратов лососей.

Полученные данные о молоди с низким адаптационным статусом были использованы при оценке формирования численности поколений лососевых р. Ола после размыва Ньюклинской косы и резкого изменения гидрологического режима эстуария в 2007 г. Основу популяции ольской кеты до 2007 г. составляли особи, физиологически приспособленные к постепенному нарастанию градиента солёности в условиях миксогалинного водоёма (Ольская лагуна). Предполагалось, что в 2008 г. выживут в основном те особи, которые генетически были наиболее приспособлены к резкому увеличению солёности сразу после ската. Кета, воспроизводящаяся в реках Охотоморского побережья, возвращается на нерест в основном в возрасте 3-6 лет (2+ – 5+ года), причем рыбы в возрасте 1+ и 6+ лет крайне редки (Черешнев и др., 2002). Доминирующими группами в подходах в р. Ола являются, как правило, производители в возрасте 3+, 4+, и 5+, доли которых достаточно широко варьируют в течении ряда лет. Таким образом, молодь скатившаяся весной 2008 г. (поколение 2007 г.), формировала подходы 2011, 2012, и 2013 гг. По данным 2007 г. величина подхода производителей кеты на нерест в р. Ола составила 173,63 тыс. экз. Численность производителей кеты, поколения 2007 г. (скат 2008 г.), пришедших на нерест после нагула составил: в 2011 г – 15,13 тыс. экз. (при общем подходе в р. Ола 47,46 тыс. экз.), в 2012 г. – 25,82 тыс. экз. (при общем подходе в р. Ола 28,63 тыс. экз.), в 2013 – 9,75 тыс. экз. (при общем подходе в р. Ола 31,27 тыс. экз.). Как видно из приведенных выше данных, в период с 2011 по 2013 гг., численность подходов кеты резко сократилась, что

подтверждает целесообразность использования материалов исследований об адаптивных возможностях молоди кеты в эстуарно-прибрежный период, для оценки формирования численности поколений.

Оценка адаптивных возможностей по морфологической картине крови позволяет оценить и особенности формирования численности поколений горбуши. Так, например, в 2012 г. в море скатилось значительное количество молоди горбуши от урожайного поколения 2011 г., которое должно было стать основой высокой численности подходов производителей в 2013 г. Однако исследования, проведенные в прибрежье в 2012 г., выявили резкое увеличение доли молоди с низкими адаптивными возможностями (44%), вызванное комплексом неблагоприятных природно-климатических факторов, связанных с большим количеством дрейфующих льдов, что было учтено при прогнозировании подходов. В 2013 г. прогноз, с учетом корректировки, основанный на наших исследованиях молоди в эстуарно-прибрежный период, оправдался, величина подходов производителей оказалась невысокой для урожайного поколения, а коэффициент возврата был ниже среднегодовалого для этого вида (возврат производителей горбуши составил 21,1 млн экз. в 2011 г. и 6,3 млн рыб в 2013 г.).

По совокупности биологических показателей и морфологической картине крови молоди кеты и горбуши, соответствующих определённой стадии смолтификации, можно судить об успешности процесса осмотической адаптации, а значит и готовности молоди к морскому периоду жизни.

Оценка адаптивных возможностей молоди по морфологической картине крови, может стать хорошим инструментом в определении эффективности деятельности лососевых рыбоводных заводов. Комплексный подход, включающий в себя анализ микроструктуры отолитов и гематологические исследования, позволит оценить физиологический статус заводской молоди как выпускаемой с заводов непосредственно в естественную среду обитания, так и молоди, подращиваемой в садках в морском прибрежье.

ВЫВОДЫ

1. Особенностью распределения молоди кеты в эстуариях «собственно лагунного» типа является ее последовательная миграция на участки внутри лагуны с повышающейся соленостью (перемещение от олигогалинных участков к мезогалинным, а впоследствии и полигалинным), с постепенной адаптацией к изменяющимся условиям среды:

- только что скатившаяся молодь кеты распределяется на наиболее опресненных участках лагуны, избегая водных масс с повышенной соленостью;

- в дальнейшем молодь кеты распределяется в зоне активного смешения пресных и морских вод, избегая участков акватории с солёностью более 18‰;

- на завершающей стадии смолтификации молодь кеты нагуливается на участках лагуны, со значениями солености, близкими к морским (20-25 ‰) и температурой ниже 10,5 °С;

- полностью смолтифицированная молодь распределяется исключительно на участках акватории с морскими значениями солености (27-33‰).

2. Динамика увеличения длины и массы тела молоди кеты в эстуарии «собственно лагунного» типа на олигогалинных участках зависела исключительно от изменения размерных показателей покатной молоди. Наиболее интенсивное увеличение размеров молоди наблюдалось на мезогалинных участках с соленостью от 5 до 18‰. На полигалинных участках с соленостью более 25‰ была отмечена самая крупная, полностью смолтифицированная, готовая к откочевке молодь, у которой средние значения длины и массы с течением времени изменялись незначительно.

3. Распределение молоди кеты искусственного и естественного происхождения имело значительные различия. В отличие от нативной, для заводской молоди характерна пассивная миграция под влиянием комплекса речных и морских течений с дальнейшим выносом в открытое море. Такой характер распределения «заводской» кеты сходен с распределением молоди горбуши.

4. После смены типа эстуария с «собственно лагунного» на «собственно морской», вся молодь кеты, скатывающаяся из р. Ола, сразу попадала в акваторию

прибрежья с соленостью 25–30‰ без возможности постепенной адаптации к морской среде. В результате, одна часть молоди под действием морских течений распределялась в прибрежье достаточно равномерно, а другая часть образовывала скопления, активно мигрируя на участки акватории, характеризующиеся частичным опреснением. Таким образом, молодь кеты после смены эстуария была вынуждена приспосабливаться к новому гидрологическому режиму с более высокими показателями солености в сравнении с Ольской лагуной.

5. Длина и масса тела молоди кеты на прибрежных участках после смены типа эстуария увеличивалась в течение всего периода наблюдений. Однако достоверных различий в динамике роста размерных показателей молоди на различных участках акватории не отмечено, что связано с одновременным наличием на всех участках разноразмерных особей с фенотипическими признаками, как только скатившейся, так и находящейся на поздних стадиях смолтификации молоди.

6. Периферическая кровь на каждом этапе смолтификации характеризуется специфическим соотношением форменных элементов, которое связано с изменением интенсивности гемопоэза. Интенсивность гемопоэза возрастает с момента перехода молоди кеты на экзогенное питание и снижается до исходных значений после успешной адаптации молоди к новому осмотическому режиму на завершающих стадиях смолтификации.

7. Наличие у молоди кеты на завершающей стадии смолтификации соотношения форменных элементов периферической крови с долей зрелых эритроцитов ниже 50%, отсутствием бластных форм, долей лимфоцитов не превышающей 40%, количеством лейкоцитов на 1000 эритроцитов ниже 4 шт. и долей тромбоцитов выше 10 – 15% свидетельствует о чрезвычайно низких адаптивных возможностях.

8. Смена типа эстуария р. Ола с «собственно лагунного» на «собственно морской» оказала негативное влияние на выживаемость молоди кеты в эстуарно-прибрежный период, на что указывает увеличение доли молоди рыб с низкими адаптивными возможностями с 30 до 55%.

ЛИТЕРАТУРА

1. Аминова В.А., Яржомбек А.А. Физиология рыб. // М. Легкая и пищевая промышленность. 1984. 200 с.
2. Андреев Н.Н. Теория лова тихоокеанских лососевых кошельковыми неводами. // Труды КТРХ. выпуск XVII. Калининград: Калининградское книжное издательство. 1964. 38 с.
3. Аршавский И.А. Биологические и медицинские аспекты проблемы адаптации и стресса в свете данных физиологии онтогенеза // Актуальные вопросы современной физиологии. М. Наука. 1976. С.144-191.
4. Бакштанский Э.Л., Нилова О.И. Питание молоди горбуши и кеты в Белом и Баренцевом морях // Тр. ММБИ, 1965.- Вып.9 (13). С.106-111.
5. Баранникова И.А., Васильева Е.В., Тренклер И.В., Цепелован П.Г. Интерреналовая железа в жизненном цикле проходных осетровых (сем. Acipenseridae) // Вопр. ихтиологии. 1978. Т. 18. С. 719-734.
6. Баранникова И.А. Функциональные основы миграции рыб // Вести ЛГУ. 1968. Т. 9. № 2. С. 69-73
7. Баранникова И.А. Функциональные основы миграций рыб. // Л. Наука. 1975. 210 с.
8. Бизиков В.А., Гончаров С.М., Поляков А.В. Географическая информационная система «Картмастер» // Рыбное хозяйство. 2007. №1. С. 96-99.
9. Бирман И.Б. О распределении и росте молоди тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* в море // Вопр. ихтиологии. 1969. Т.9. Вып.5 (58). С.856-877.
10. Бочаров Г.Д. Об активной избирательной реакции молоди горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha* Walb.) по отношению к морской воде // Тр. ММБИ, 1961, Вып.3 (7). С.91-96.
11. Бочаров Г.Д. Об изменчивости избирательной реакции на морскую воду у горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha* Walb.) //Тр. ПИНРО. 1963. Вып.15. С.49-55.
12. Бочаров Г.Д. Материалы по приспособляемости молоди горбуши и кеты к морской воде // Тр. ММБИ. 1964. Вып.5 (9). С.154-160.

13. Бочаров Г.Д. Химический анализ у горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha* Walb.) в градиентных условиях солености и температуры // Тр. ММБИ. 1966, Вып.12 (16). С.65-75.
14. Варнавский В.С. Некоторые показатели физиологического состояния при смолтификации кижуча и нерки в естественных условиях и при подращивании на геотермальных водах // Автореф. дис... канд. биол. наук, М., 1984. 24 с.
15. Варнавский В.С. Смолтификация лососевых. Владивосток: ИБМ ДВО АН СССР. 1990. 180 с.
16. Варнавский В.С. Смолтификация тихоокеанских лососей // Автореф. дис... докт. биол. наук. С.- Петербург, 1993. 50 с.
17. Варнавский В.С., Кинас Н.М. Гетерогенность сеголеток горбуши по способности к соленостной адаптации в период покатной миграции // Тез. докл. конф. экология, физиолог. Л., 1990. С.89.
18. Ведемейер Г.А., Мейер Ф.П. Смит Л. Стресс и болезни рыб. М. Легкая и пищевая промышленность. 1981. 128 с.
19. Ведищева Е.В., Гриценко О.Ф. О массовом возврате в пресные воды скатившейся в море молоди кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) // Труды ВНИРО. 2015. Т. 158. С. 16-22
20. Веселов Е.А. Методы изучения осморегуляции у рыб. В кн.: Руководство по методике исследования физиологии рыб. М. АН СССР. 1962. С. 200-201.
21. Волобуев В.В. Об особенностях размножения кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) (Salmonidae) и экологии ее молоди в бассейне реки Тауй (североохотоморское побережье) // Вопр. ихтиологии. 1984, Т.24.- Вып.б,- С.953-963.//
22. Волобуев В.В., Волобуев М.В. Экология и структура популяций как основные элементы формирования жизненной стратегии кеты *Oncorhynchus keta* континентального побережья Охотского моря // Вопр. ихтиологии. 2000. - Т. 40. № 4. С. 510-529.

23. Владимиров Ю.А. Свободнорадикальное окисление липидов и физические свойства липидного слоя биологических мембран. М. Биофизика. 1987. № 5. С. 830-844.
24. Воловик С.П. Методы учета и некоторые особенности поведения покатной молоди горбуши в реках Сахалина//Изв. ТИНРО/ 1967. Т.61. С. 104-117.
25. Гаркави Л.Х., Квакина Е.Б., Уколова М.А.. Адаптационные реакции и резистентность организма. Ростов-на-Дону. 1977. 244 с.
26. Гительзон И.И., Тересков И.А. О механизме гемолиза // Вопросы биофизики, биохимии и патологии эритроцитов. Красноярск. 1961. Вып.2 С. 3-9.
27. Глаголева Т.П. Диагностическое значение морфологической картины крови молоди балтийского лосося при искусственном воспроизводстве // Рыбохозяйственные исследования в бассейне Балтийского моря. Рига. 1975. Вып. 11. С. 103-109.
28. Головина Н.А. Итоги и перспективы гематологических исследований в ихтиопатологической практике. // Труды Зоол. ин-та АН СССР. 1987. Т.171. С 115 - 125.
29. Головина Н.А., Тромбицкий И.Д. Гематология прудовых рыб. // Кишинев. «ШТИИНЦА». 1989. 156 с.
30. Головина Н. А. Морфофункциональная характеристика крови рыб объектов аквакультуры. // Автореф. дисс. д. б. н. М. 1996. 53с.
31. Горяйнов А.А. Биология молоди кеты в морском побережье Южного Приморья // Автореф. дис... канд. биол. наук. Владивосток, 1991. 26 с.
32. Григорьева Ю.В. Изменение метаболизма дальневосточных лососей при смене среды обитания.// Диссертация на соиск. уч. степ. к. б. н. М. 2006. 131с.
33. Гриценко О.Ф., Ковтун А.А., Косткин В.К. Экология и воспроизводство кеты и горбуши. // М.: Агропромиздат. 1987. 166 с.
34. Житенева Л.Д., Полтавцева Т.Г., Рудницкая О.А. Атлас нормальных и патологически измененных клеток крови рыб. // Ростов-на-Дону. 1989. 149 с.
35. Заварзин А.А. Очерк эволюционной гистологии крови и соединительной ткани. // М. АН СССР. 1953. 718 с.

36. Закс М.Г., Соколова М.М. О механизмах адаптации к изменениям солености воды у нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.) // Вопр. ихтиологии. 1961. Т.1. Вып.2. С.338-346.
37. Запорожец О.М. Этолого-физиологические и экологические аспекты искусственного воспроизводства тихоокеанских лососей. // Автореф. дис. докт. биол. наук. М. ВНИИПРХ. 2002. 52 с.
38. Запруднова Р.А. Изменения поведения и ионной регуляции у пресноводных рыб при стрессе. // Успехи современной биологии. 1999. Т.119. № 3. С. 265-270.
39. Запруднова Р.А. Ионорегулирующая система пресноводных рыб при физиологическом и патологическом стрессе. // Тезисы докл. X Всероссийск. конф. «Экологическая физиология и биохимия рыб». Ярославль. 2000. Т.1. С. 106-109.
40. Зиничев В.В., Зотин А.И. Избираемая температура и оптимумы развития предличинок и личинок кеты *Oncorhynchus keta* // Вопр. ихтиологии. 1988а. Т.28. Вып.1 С.164-166.
41. Зиничев В.В., Зотин А.И. Зависимость суммарного потребления кислорода от температуры на разных стадиях развития тихоокеанской кеты // Онтогенез. 1988б. Т.19. №2. С.217-220.
42. Иванков В.Н., Шершнева А.П. Биология молоди горбуши и кеты в море // Рыбное хоз-во. 1968. №4. С. 16-17.
43. Иванов А.А. Физиология рыб. Мир. 2003. 284 с.
44. Иванова Н.Т. Материалы к морфологии крови рыб. Ростов-на-Дону. Изд. Ростовского пединститута. 1970. 136 с.
45. Иванова Н.Т. Атлас клеток крови рыб. // Сравнительная морфология и классификация форменных элементов крови рыб. М.: «Лёгкая и пищевая промышленность». 1983. 182 с.
46. Изергин Л.И., Изергина Е.Е. Использование гематологических показателей молоди кеты и горбуши для оценки их адаптационного статуса в ранний морской период // Вестник Камчатского государственного технического университета. 2018. № 46. С. 66-72

47. Изергина Е.Е., Изергин И.Л., Изергин Л.И. Атлас клеток крови лососевых рыб Изергин // Магадан: Кордис. 2014. С. 127.
48. Изергина Е.Е., Изергин И.Л. Влияние солёности воды на физиологическое состояние и распределение молоди кеты в эстуарии реки Ола северо-восточного побережья Охотского моря. // Материалы VI науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». Петропавловск-Камчатский. Камчатский печатный двор. 2006. С. 48-55.
49. Изергина Е.Е., Изергин И.Л. Изменение в эритроцитарной системе молоди кеты р. Ола в ходе постановочного опыта // Бюллетень №3 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». Владивосток: «ТИНРО». 2008. С. 151-156.
50. Изергина Е.Е., Изергин И.Л. К вопросу об осмотической резистентности эритроцитов периферической крови молоди кеты (*Oncorhynchus keta*). // «Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана». Петропавловск-Камчатский: «КамчатНИРО». 2011. С.18-25.
51. Каев А.М. Экология и формирование численности кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) (*Salmonidae*) в ранний морской период жизни // Вопр. ихтиологии, 1983. Т.23. Вып.5. С.724-734.
52. Каев А.М. О существовании группы риска среди молоди кеты *Oncorhynchus keta* при нагуле в эстуарной зоне // Вопр. ихтиологии, 1992. Т.32. Вып.2. С.53-60
53. Каев А.М., Чупахин В.М. К экологии молоди кеты и горбуши в прибрежный морской период жизни у острова Итуруп // Экология и условия воспроизводства рыб и беспозвоночных дальневосточных морей и северо-западной части Тихого океана, Владивосток. 1982. С.63-72.
54. Каев А.М. О поимке горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и кеты *Oncorhynchus keta* редкого возраста // Биология моря. 2002. № 6. С. 457-458.
55. Каев А.М. Особенности воспроизводства кеты в связи с ее размерно-возрастной структурой. // Ю.-Сахалинск: Изд-во СахНИРО. 2003. 287 с.
56. Каев А.М., Струков Д.А. Некоторые параметры воспроизводства горбуши

Oncorhynchus gorbuscha и кеты *Oncorhynchus keta* острова Кунашир // Тр. СахНИРО. – 1999. - Т. 2. - С. 38-51.

57. Калинина М.В. Гемограммы молоди тихоокеанских лососей в онтогенезе. // Автореф. дис. на соиск. уч. степ. к. б. н. Владивосток. 1997б. 20 с.

58. Кальченко Е.И. Оценка физиолого-биохимических показателей молоди кеты и чавычи при искусственном воспроизводстве. // Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. к. б. н. Астрахань. 2010. 20 с.

59. Калюжный Э.Е. Влияние солености воды на рост молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) // Биология северных морей европейской части СССР. Апатиты. 1977. С. 47-53.

60. Канидьев А.Н. Состав периферической крови молоди кеты (*Oncorhynchus keta*, Wabbaum) как основной показатель ее качества и условий выращивания. // Известия ТИНРО. 1957. Т. 61. С. 132-142.

61. Канидьев А.Н. Методы качественной оценки молоди рыб по составу крови (на примере осенней кеты) // Сб. науч.-исслед. работ по прудовому рыбоводству. М. ВНИИПРХ. 1970. № 5 С. 236-268.

62. Канидьев А.Н. Биологические основы искусственного разведения лососевых рыб. // М.: Легкая и пищ. пром-сть. 1984. 216 с.

63. Карпенко В.И. Факторы, определяющие выживаемость и численность тихоокеанских лососей в прибрежных водах Камчатки // Тез. докл. Всесоюз. конф. по теории формирования численности и рациональному использованию стад промысловых рыб. М. 1982в. С.158 159.

64. Карпенко В.И. Биология молоди тихоокеанских лососей в прибрежных водах Камчатки // Автореф. дис... канд. биол. наук. Владивосток, 1983а. 22 с.

65. Карпенко В.И. Влияние факторов среды на формирование качественных показателей молоди дальневосточных лососей рода *Oncorhynchus* (*Salmonidae*) в прикамчатских водах Берингова моря // Вопр. ихтиологии. 1983г. Т.23. Вып.5. С.813 820.

66. Карпенко В.И. Изменчивость роста молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) и кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) в прибрежный период

жизни // Вопр. Ихтиологии. 1987а. Т.27. Вып.2. С.230-238.

67. Карпенко В.И. Методические аспекты оценки смертности камчатской горбуши в ранний морской период жизни // Изв. ТИНРО. 1994.- Т.116. С. 152-162.

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

69. Клоков В.К. К вопросу о динамике численности нерестовых стад лососей на северном побережье Охотского моря // Изв. ТИНРО. 1970. Т. 71. С. 169-177

70. Клоков В.К. Динамика численности кеты в различных районах северного побережья Охотского моря // Там же. 1973а. Т. 86. С. 66-80.

71. Клоков В.К. Изменчивость размерно-весовых показателей кеты северного побережья Охотского моря // Там же. 1973б. Т. 86. С. 81-100.

72. Клоков В.К. Популяционная структура североохотской кеты и ее адаптивный характер // 6-й Всесоюз. симп. «Биологические проблемы Севера». Изд-во СО АН СССР, 1974. Ч. 2. С. 73-77.

73. Клоков В.К. Популяционная структура и динамика численности кеты северного побережья Охотского моря: автореф. дис. ... канд. биол. наук. - Владивосток, 1975. - 27 с.

74. Клоков В.К. Пространственная структура кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) на северном побережье Охотского моря // Экология и систематика лососевых рыб. Л. ЗИН АН СССР 1976. С. 49-51.

75. Кляшторин Л.Б. Водное дыхание и кислородные потребности рыб. // М.: Легкая и пищевая промышленность. 1982. 168 с.

76. Кляшторин Л.Б., Смирнов Б.П., Толстяк Т.И. Получение полноценного смолта-сеголетка нерки при ускоренном выращивании // Рыбное хоз-во. 1990. N11. С.30-32.

77. Коваленко М.Н., Кирпунов В.А. Рекомендации по организации кошелькового лова лососей в прибрежной зоне. // Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 1996. 28 с.

78. Козинец Г.И. Исследования системы крови в клинической практике. М.: Триада-Х . 1997. 480 с.

79. Кондратьева И.А., Киташова А.А. Функционирование и регуляция иммунной системы рыб. Иммунология. 2002. №2. С. 97-101.
80. Коржуев П.А. Гемоглобин. // Сравнительная физиология и биохимия. М. 1964. С. 284.
81. Коржуев П.А. Биохимический аспект экологической физиологии рыб // Экологич. физиология рыб. Тез. Докл. Всес. конф. по экологич. физиол. рыб. М. 1973. С. 97-105.
82. Костарев В.Л. Некоторые закономерности колебаний численности охотских лососей // Лососевое хозяйство Дальнего Востока. - М. Наука. 1964а. С. 77-83.
83. Костарев В.Л. О связи урожайности молоди кеты с высотой снежного покрова и температурой воздуха в зимний период // Рыб. хоз-во. 1964б. № 9. С. 28-30.
84. Костарев В.Л. Возраст и рост охотской кеты // Изв. ТИНРО. 1967. Т. 61. С. 173-181.
85. Костарев В.Л. Количественный учет покатной молоди охотской кеты // Там же. 1970а. Т. 71. С. 145-158.
86. Костарев В.Л. Колебания выживаемости охотской кеты // Там же. 1970б. Т. 71. С. 109-121.
87. Костарев В.Л. Промысел охотской кеты // Там же. 1970в. Т. 71. С. 133-143.
88. Костарев В.Л. Современное состояние запасов охотских лососей, их воспроизводство и промышленное использование // Тр. ВНИРО. 1975. Т. 106. С. 78-81.
89. Костарев В.Л. Естественное воспроизводство и использование запасов дальневосточной кеты // 10-й Всесоюз. симп. «Биологические проблемы Севера». 1983. Ч. 2. С. 186-187.
90. Краюшкина Л. С. Адаптация молоди лосося *Salmo salar* на различных стадиях смолтификации к гипертонической среде и состояние телец Станниуса в этот период. // Экология и систематика лососевидных рыб. Л. Наука. 1976. С. 61-64.

91. Краюшкина Л.С., Степанов Ю. И., Семёнова О. Г., Панов А. А. Функциональное состояние осморегуляторной системы молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в речной (предмиграционный) и морской (прибрежный) периоды жизни. // Вопросы ихтиологии. 1995. Т. 35. №3. С. 388-393.
92. Крепс Е.М. Липиды клеточных мембран. Л. Наука. 1981. 144с.
93. Крупина Т.С. Биохимическая характеристика дикой и заводской молоди осенней кеты, калуги и осетра // Труды ВНИРО. 2002. Т. 141. С. 176-183.
94. Лакин Г.Ф. Биометрия. // Л.: Высшая школа. 1973. 344 с.
95. Леванидов В.Я. О зависимости между размерами мальков амурской осенней кеты (*Oncorhynchus keta infrasp. autumnalis Berg*) и ее выживаемостью // Вопр. ихтиологии, 1964, Т.4. Вып.4. С.658-663.
96. Ленинджер А. Основы биохимии. В трех томах. // М. Мир. 1985. 1056 с.
97. Максимов А.А. Основы гистологии. // Ч. 2. Госиздат. 1918. 624 с.
98. Мартемьянов В.И. Стресс как источник ошибок при эколого-физиологических и биохимических исследованиях рыб. // Оценка погрешностей методов гидробиологических и ихтиологических исследований. Рыбинск. 1982. С. 124-134.
99. Мартемьянов В.И. Сравнение стресс-реакции, возникающей у рыб в ответ на стрессорные воздействия и во время смолтификации. // Материалы Международной конференции «Атлантический лосось (биология, охрана и воспроизводство)». Петрозаводск. 2000. С. 33-34.
100. Мартемьянов В.И. Стресс у рыб: защитные и повреждающие процессы // Биология внутренних вод. 2002. № 4. С. 3-13.
101. Волобуев В.В., Марченко С.Л. 2011. Тихоокеанские лососи континентального побережья Охотского моря. // Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 303 с.
102. Микряков В.Р. Закономерности функционирования иммунной системы пресноводных рыб. Автореф. дисс. д. б. н. М. 1984. 38с.

103. Микулин А.Е., Любаев В.Я., Смирнов Б.П.. Адаптационные возможности кижуча к солёной воде // Морфологические и физиологические особенности гидробионтов. М. ВНИРО. 2001. С. 44-52.
104. Михайлов В.Н., Горин С.Л.. Новые определения, районирование и типизация устьевых областей рек и их частей - эстуариев // Водные ресурсы. 2012. Т. 39. № 3. С. 243-257.
105. Наточин Ю.В., Лаврова Е.А. Физиологические механизмы водно-солевого гомеостаза у рыб различной экологии // В кн.: Биологические основы рыбоводства. Актуальные проблемы экологической физиологии и биохимии рыб. М.:Наука. 1984. С.133-166.
106. Остроумова И.Н. Показатели крови и кроветворения в онтогенезе рыб. // Изв. ВНИОРХ. 1957. Т. 43. Вып. 3. С. 51-64.
107. Остроумова И.Н. Форменные элементы крови в развитии лосося. // Труды совещ. по физиологии рыб. 1958. С. 380-386.
108. Остроумова И.Н. Состояние крови форели при адаптации к разным условиям кислородного и солевого режимов воды. // Известия ГосНИОРХа. 1964. Т.58. С.27-37.
109. Павлов Д.С., Немова Н.Н., Кириллов П.И. и др. Липидный статус и характер питания молоди лососевых (Salmonidae) в год, предшествующий миграции в море как факторы, определяющие их будущую смолтификацию // Вопр. ихтиологии. 2007. Т.47. №2. С. 247-252.
110. Панин К.Т. Биохимические механизмы стресса. Новосибирск. Наука. 1983. 233 с.
111. Панюшкин Ю.А., Тарусов Б.Н. О роли липидных антиоксидантов в адаптации рыб к различным осмотическим условиям // Вопр. ихтиологии. 1968. Т.8. Вып.5 (52). С. 949-951.
112. Пестова И.М. Кроветворение у костистых рыб различных экологических групп. Автореф. докт. дисс. М. 1957. 19с.

113. Пустовит Н.С., Пустовит О.П. Некоторые гематологические показатели молоди камчатской микижи *Parasalmo mykiss* // Вопросы ихтиологии. 2005. Т.45. № 5. С. 680-688.
114. Путивкин С.В. К методам оценки состояния запасов анадырской кеты // IV Всес. конф. по раннему онтогенезу рыб. Мурманск. 1988. 4.2. С.74 76.
115. Пучков Н.В. Физиология рыб. Пищепромиздат. 1954. 371 с.
116. Радаков Д.В. Стайность рыб как экологическое явление. М.: Наука, 1972. 174 с.
117. Рослый Ю.С. Биология и учет молоди тихоокеанских лососей в период миграции в русле Амура // Изв. ТИНРО 1975. Т.98 - С.113-128.
118. Рослый Ю.С., Новомодный Г.В. Анализ некоторых черт популяционной структуры кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) // Биология рыб и беспозвоночных северной части Тихого океана, Владивосток. 1991. С.38 46.
119. Рослый Ю.С., Новомодный Г.В. Элиминация молоди рода *Oncorhynchus* из реки Амур тихоокеанской миногой *Lampetra japonica* и другими хищными рыбами в раннеморской период жизни // Вопр. ихтиологии 1996. Т.36. Вып.1. С.50 54.
120. Рослый Ю.С. Динамика популяций и воспроизводство тихоокеанских лососей в бассейне Амура. // Хабаровск : Кн. изд-во. 2002. 210 с.
121. Селье Г. Некоторые аспекты учения о стрессе. // Природа. 1970. N.1. С. 34-45.
122. Селье Г. Стресс без дистресса. // М. Прогресс. 1979. 125 с.
123. Серков В.М. Определение физиологического статуса лососей в процессе смолтификации // Биология моря. 1996. Т. 22. №5. С. 311-314.
124. Серпунин Г.Г. Физиология рыб. Методические указания к лабораторным работам по разделу «Физиология крови рыб» для студентов вузов по специальности 1013 Ихтиология и рыбоводство // Калининград. 1986. 36 с.
125. Сметанин А.Н. О связи динамики ската мальков лососевых рыб в р. Кичиге (Северо-Восточная Камчатка) с особенностями циклонической деятельности // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа, Петропавловск-Камчатский, 1991. Вып.1. 4,1. С.127-132.

126. Смирнов И.В. Гормональная регуляция солевых адаптаций у проходных костистых рыб. // Т-репринт № 30. Ин-т биологии моря АН СССР. Владивосток. 1990. 25 с.
127. Смирнов Б.П., Запорожец О.М. Осморегуляторные способности у сеголеток и годовиков кижуча *Oncorhynchus kisutch* // Вопр. ихтиологии 1992. Т.32. Вып.2. С.186-189.
128. Смирнов Б.П., Кляшторин Л.Б. Осморегуляторные способности молоди кеты *Oncorhynchus keta* при длительном выращивании в пресной воде // Вопр. Ихтиологии. 1989. Т.29. Вып.4. С.617-623.
129. Смирнов Б.П., Кляшторин Л.Б. Осморегуляция у молоди кеты при изменениях температуры и солености // Эколого-физиологические и токсикологические аспекты рыбохозяйственных исследований.- ВНИРО. 1990. С.82-101.
130. Смирнов Б.П., Кляшторин Л.Б. Ускоренное выращивание смолта-сеголетка чавычи // Рыбное хоз- во. 1991,- №5.- С.28-30.
131. Смирнов М.В., Максимович А. А. Питьевой рефлекс у молоди лососей, мигрирующей в морскую воду, на примере симы *Oncorhynchus masou* // Вопр. ихтиологии. 2000. Т. 40. №5. С. 711-717.
132. Смирнова Л.И., Говорова М. Ф. Осмотическая и химическая резистентность эритроцитов рыб // Вопр. ихтиологии. 1974. Т. 14. Вып. 6(89). С. 1104—1110.
133. Трещев А.И. Интенсивность рыболовства. // М.: Легкая и пищевая промышленность. 1983. 236 с.
134. Хованский И.Е. Физиологические и функциональные аспекты улучшения качества молоди тихоокеанских лососей, выращиваемой на рыбоводных заводах Магаданской области. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. к. б. н. СПб. 1992. 20 с.
135. Хованская Л.Л., Сафроненков Б.П., Игнатов Н.Н., Рябуха Е.А. Выживаемость и физиологическая характеристика молоди кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) искусственного и природного происхождения при ее адаптации к морской воде // Вопросы рыболовства. 2008. Т. 9. № 2 (34). С. 467-486.

136. Хованский И.Е. Вопросы становления функционально-биохимических адаптаций при повышении устойчивости молоди лососевых к солености // Первый конгресс ихтиологов России. Тез. докл. М. Изд-во ВНИРО. 1997. С. 218.
137. Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. Лососевидные рыбы Северо-востока России. Владивосток: Дальнаука. 2002. 495 с.
138. Черницкий А.Г. Прикладные аспекты изучения смолтификации лососей // Полярная марикультура. Апатиты. 1988. 44 с.
139. Черницкий А.Г.. Миграция и переход в морскую среду молоди лососей рода *Salmo* при естественном и искусственном воспроизводстве. Автореф. дисс. докт. биол. наук. М. ВНИРО. 1993. 33 с.
140. Чистова М.Н. Морфология и классификация форменных элементов крови горбуши. // Вопр. ихтиологии. 1967. Т. 6. Вып. 1. С. 142-148.
141. Чуйко Г.М., Подгорная В.А. Роль холинергической системы в реализации стресс-реакции и адаптации рыб к условиям окружающей среды // Материалы всероссийской конференции с международным участием «Физиологические, биохимические и молекулярно-генетические механизмы адаптации гидробионтов». Борок. 2012. С. 375-379.
142. Чупахин В.М. Естественное воспроизводство южнокурильской горбуши // Лососевые Дальнего Востока. 1975. Т.106. С.67-77.
143. Чупахин В.М., Каев А.М. Распределение и некоторые черты биологии молоди горбуши и кеты в прибрежье острова Итуруп // Изв. ТИНРО. 1980. Т.104, С.116-121.
144. Шатилина Т.А., Великанов А.Я., Цициашвили Г.Ш., Радченкова Т.В. Аномальные гидрометеорологические условия в эстуарно-прибрежный период жизни горбуши Восточного Сахалина) // Труды ВНИРО. 2018. Т. 173. С. 181-192
145. Шершнев А.П. Биологическая характеристика молоди кеты в прибрежных водах юго-восточной части Татарского пролива // Изв. ТИНРО. 1970. Т.74. С.101-110.
146. Шершнев А.П. Рост молоди кеты и горбуши в ранний морской период жизни // Изв. ТИНРО. 1973а. Т.91. С.37-47.

147. Шершнева А.П. Реакция молодежи кеты и горбуши на соленость в прибрежной зоне // Изв. ТИНРО. 1973б. Т.91. С.49-54.
148. Шершнева А.П. Температурный режим прибрежной зоны моря и его влияние на биологию осенней кеты // Изв. ТИНРО, 1974, Т.93. С.19-24.
149. Шершнева А.П. Биология молодежи кеты из прибрежных вод юго-восточной части Татарского пролива // Лососевые Дальнего Востока. 1975б. Т.106. С.58-66.
150. Шершнева А.П., Жульков А.И. Особенности ската молодежи и некоторые показатели эффективности воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) в р. Приторной // Вопр. ихтиологии, 1979. Т.19. Вып.1. С.128-133.
151. Штерман Л.Я., Шеффер В.Г. Некоторые особенности солевого обмена в онтогенезе лосося *Salmo salar* L. и горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* Walb. Белого моря // Исследования фауны морей. 1976. Вып.17 (25). С.210-218.
152. Шубин А.О. Особенности раннего морского периода жизни горбуши и кеты различных районов воспроизводства и его роль в становлении численности поколений на Юго-Востоке Сахалина // Материалы Пятого Всероссийского совещания: Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб. С.-Петербург: ГосНИОРХ. 1994. С. 225-228.
153. Шубин А.О., Шершнева А.П., Вено Я., Шимизу И. Некоторые итоги российско-японского сотрудничества в изучении путей океанической миграции молодежи кеты из тихоокеанского побережья Хоккайдо // Материалы Пятого Всероссийского совещания: Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб. С.-Петербург: ГосНИОРХ, 1994а. С.228-230.
154. Яхненко В.М. Сезонная и возрастная изменчивость периферической крови некоторых рыб озера Байкал. // Автореф. дисс. канд. биол. наук. 1980. 24 с.
155. Adams S.M. Status and use of biological indicators for evaluating the effects of stress on fish // Am. Fisheries Soc. Symp. 1990. V.8. P. 1-8.
156. Baggerman B. Salinity preference, thyroid activity and the seaward migration of four species of Pacific salmon (*Oncorhynchus*) // J. Fish. Res. Board Can. 1960. V.17, N3. P.295-322.

157. Bailey J.E. Osmoregulatory capability in juvenile sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Can. J. Zool. 1971. V.49. N6.- P.841-845.
158. Bishai H.M. Upper lethal temperatures for larval salmonid // J. Conseil. Perman. Internat. Explorat. Mar. 1960. V.25. N2. P.129-133.
159. Bishai H.M. The effect of salinity on the survival and distribution of larval and young fish // J. Conseil. Perman. Internat. Explorat. Mar. 1961. V.26, N2. P.166 179.
160. Blackburn D.J., Hyatt K.D. Spatial and temporal variation in marine survival of west coast British Columbia salmon stocks: comparisons with environmental data // In.: Workshop on the Growth, Distribution, and Mortality of Pacific Salmon in Coastal Waters. Sidney. Can. 1992, P.28.
161. Brett J.R., Alderdice D.F. The residence of cultured young chum and sockeye salmon at temperature below 0 °C //J. Fish. Res. Board Can. 1958. V.15. N5. P.805 813.
162. Cherry D.S., Dickson K.L., Cairns J.I., Stauffer J.R. Preferred, avoided and lethal temperatures of fish during rising temperature conditions // J. Fish. Res. Board Can. 1977. V.34. N2. P. 239-246.
163. Clarke W.C., Shelbourn J.E. Growth and smolting of underyearling coho salmon in relation to photoperiod and temperature // In.: Proceedings of the North Pacific Aquaculture Symposium. Anchorage. Alaska. 1982. P. 209-216.
164. Clarke W.C., Shelbourn J.E. Growth and development of seawater adaptability by juvenile fall chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) in relation to temperature // Aquaculture. 1985. Vol. 45. P. 21-31.
165. Clarke W.C., Shelbourn J.E. Delayed photoperiod produced more uniform growth and greater seawater adaptability in underyearling coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // Aquaculture. 1986. Vol. 56. P. 287-299.
166. Clarke W.C., Shelbourn J.E., Brett J.R. Growth and adaptation to sea water, in underyearling sockeye (*Oncorhynchus nerka*) and coho (*O. kisutch*) salmon subjected to regimes of coastal or chaugin temperature and day length // Can. J. Zool. 1978 V.56, N11. P. 2413-2421.

167. Clarke W.C., Shelbourne J.E., Ogasawa T., Hirano T. Effect of initial daylength on growth, seawater adaptability and plasma growth hormone levels in underyearling coho, chinook and chum salmon // *Aquaculture*. 1989. V.82. P. 51-62.
168. Coche A.G. Osmotic regulation in juvenile *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) I. // *Hydrobiologia*. 1967. V.26. N2-3. P. 426-440.
169. Donnelly R.F. Factors affecting the abundance of Kodiak archipelago pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // Ph. Dr. Thesis Univ. Wash. 1983. 157 p.
170. Eddy F. B. Effect of stress in ionic regulation in fish // *Stress in Fish*. London. Acad. Press. 1981. P. 77-102.
171. Ellis A.E. The leucocytes of fish // J.A. review. *J. Fish. Biol.* 1977. V. 11. N 5. P. 453-491.
172. Ellis AE. Bizarre forms of erythrocytes in a specimen of plaice, *Pleuronectes platessa* // *L. J. Fish Dis.* 1984. N. 7/ P. 411-428.
173. Ewing R.D., Fustish C.A. , Johnson S.L., Pribble H.J. Seaward migration of juvenile Chinook salmon without elevated gill (Na⁺-K⁺)-ATFase activity // *Trans. Amer. Fish Soc.* 1980. N. 109. P. 349-356.
174. Foskett D.R. Young salmon in Nanaimo area // *J. Fish. Res. Board Can., Progr. Repts.* 1951. N86. P.18-19.
175. Groot C., Simpson K., Todd I., Murray P.D., Buxton G.A. Movements of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in the Skeena River estuary as revealed by ultrasonic tracking // *J. Fish. Res. Board. Can.* 1975. V.32. P. 233-242.
176. Healey M.C. The ecology of juvenile salmon in the Strait of Georgia, British Columbia // In.: *Salmon Ecosystems of the North Pacific*. Oregon Univ. 1980a. P. 203-229.
177. Heifetz J., Johnson S.W., Koski K.V., Murphy M.L. Migration timing, size, and salinity tolerance of sea- type sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in an Alaska estuary // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1989. V.46. N4. P. 633-637.
178. Houston A.H. Responses of juvenile chum, pink and coho salmon to sharp seawater gradients // *Can. J. Zool.* 1957.- V.35, N3,- P.371-383.

179. Houston A.H. Influence of size upon the adaptation of steelhead trout (*Salmo gairdneri*) and chum'salmon (*Oncorhynchus keta*) to sea water // J. Fish. Res. Board Can. 1961. V.18, N3, P.401-415.
180. Hunter J.G. Survival and production of pink and chum salmon in a coastal stream // J. Fish. Res. Board Can. 1959. V.16. N6. P.835-886.
181. Irie T. Ecological studies on the migration of juvenile chum salmon, *Oncorhynchus keta*, during early ocean life // Bull, of Seikai Nat. Fish. Res. Inst. 1990. N68. 142 p.
182. Iwata M., Hirano T., Hasegawa S. Behavior and plasma sodium regulation of chum salmon during transition into seawater. // Aquaculture. 1982. V. 28. N 1-2. P. 57-61.
183. Iwata M., Muto K., Akutsu U., Klyashtorin L.B., Smirnov B.P., Varnavsky. V.S., Kurenkov S.I. Growth, maturation and seawater adaptability of Kamchatka Kokanee, *Oncorhynchus nerka*, implanted in Nikko // Bull. Natl. Res. Inst. Aquaculture. 1990. N. 20. P. 41-51.
184. Iwata M., Komatsu S. Importances of estuarine residence for adaptation of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) fry to seawater // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1984, V.41, N5. P.744-749.
185. Izergina E., Izergin I., Volobuev V. Influence of Water Salinity on the Physiological Status and Distribution of Juvenile Chum Salmon in the Estuary of the Ola River of the Northeast Coast of the Okhotsk Sea. // Second NPAFC International Workshop on Factors Affecting Production of Juvenile Salmon. April 26-27. 2006. Sapporo. Japan. 9p.
186. Karpenko V.I. The role of early marine life in the production of Pacific salmon // In.: Int. Symp. on Biol. Interactions of Enhanced and Wild Salmonids. Canada. 1991. P. 29-30.
187. Kobayashi T., Ishikawa Y. An ecological study on the salmon fry, *Oncorhynchus keta* (Walbaum). VIII: The growth and feeding habit of the fry during seaward migration // Sci. Rep. Hokkaido Salmon Hatchery. 1964. N18. P. 7-12.
188. Kobayashi T., Kurohagi T. A study of the ecology of chum salmon fry,

Oncorhynchus keta (Walbaum), in Abashiri Lake and its protection // Sci. Rep. Hokkaido Salmon Hatchery. 1968. N22. P.37-71.

189. Koski K.V. The survival and fitness of two stocks of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) from egg deposition to emergence in a controlled-stream environment at Big Beef Creek // Ph.D. Thesis. Univ. Wash. 1975. 212 p.

190. Martin D.J., Glass D.R., Whitmus C.J., Simenstad C.A., Milward D.A., Volk E.C., Stevenson M.L., Nunes P., Sawoie M., Grotefendt R.A. Distribution, seasonal abundance, and feeding dependencies of juvenile salmon and nonsalmonid fishes in the Yukon River Delta // Dep. Comm. NOAA, Final Rep. 1986. V.55 (1988). P.381-770.

191. Mason J.C. Behavioural ecology of chum salmon fry (*Oncorhynchus keta*) in small estuary // J. Fish. Res. Board Can.- 1974.- V.31, N1,- P.83-92

192. McDonald J. The behaviour of Pacific salmon fry during their downstream migration to freshwater and saltwater nursery areas // J. Fish. Res. Board Can. 1960, V.17. P.655-676.

193. McInerney J.E. Salinity preference on orientation mechanism in salmon migration // J. Fish. Res. Board Can. 1964. V.21. N5. P. 995-1018.

194. McManus ML, Churchwell KB, Strange K. Mechanism of Disease. Regulation of Cell Volume in Health and Disease // N Engl J Med. 1995. P. 333-1260

195. Mead J.F., Kayama M., Reiser R. Biogenesis of polyunsaturated acid in fish // J. Am. Oil Chem. Soc. 1960. Vol. 37. P. 436-440.

196. Murvel A.E. Notes on the food of the young of three species of Pacific salmon in the sea // Can. Fish. Culturist- 1958,- N23.- P.23-25.

197. Neave F. Notes on the seaward migration of pink and chum salmon fry // J. Fish. Res. Board Can. 1955.- V.12, N3.- P.369-374.

198. Otto R.G., McInerney J.E. Development of salinity preference in presmolt coho salmon, *Oncorhynchus kisutch* // J. Fish. Res. Board Can - 1970,- V.27, N4 - P.793 - 800.

199. Parker R.R. Estimations of ocean mortality rates for Pacific salmon (*Oncorhynchus*) // J. Fish. Res. Board Can. 1962. V.19. N4. P.561-589.

200. Parry G. Osmotic and ionic changes in blood and muscle of migrating salmon // J. Esp. Biol. 1961. Vol. 38. P. 411-427.
201. Parry G. Osmotic adaptation in fishes // Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc. 1966. Vol. 41. P. 392-444.
202. Pearcy W.G. Ocean ecology of North Pacific salmonids // Univ. Washington. 1992 179 p.
203. Ricker W.E. Sockeye salmon in British Columbia // Bull. Internat. N. Pacif. Fish. Comm. 1966. N18. P. 59-70.
204. Saito T., Shimizu I., Seki J., Kaga T., Hasegawa E., Saito H., Nagasawa K. Can research on the early marine life stage of juvenile chum salmon *Oncorhynchus keta* forecast returns of adult salmon? A case study from eastern Hokkaido, Japan. // Fisheries Science. Volume 76, Issue 6, P. 909-920
205. Sano S. Chum salmon in the Far East // In.: Salmon of the North Pacific Ocean. Part III. A review of the life history of North Pacific salmon. Bull. Int. North Pac. Fish. Comm. 1966. N18. P.4 58.
206. Sheridan M.A., Allen W.V., Kerstetter T. H. Seasonal variation in the lipid composition of the steelhead *Salmo gairdneri* Rich., associated with parr-smolt transformation // J. Fish Biol. 1983. Vol. 23. P. 125-134.
207. Straty R.R. Ecology and behaviour of juvenile sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in the Bristol Bay and eastern Bering Sea // In.: Oceanography of the Bering Sea. Inst. Mar. Sci. Univ. Alaska. 1974 P.285-320.
208. Straty R.R., Jaenicke H.W. Estuarine influence of salinity, temperature and food on the behaviour, growth, and dynamics of Bristol Bay sockeye salmon // In.: Salmonid Ecosystems of the North Pacific. 1980. P.247-265.
209. Varnavsky V.S., Basov Y.S., Rostomova S.A. Seawater adaptability of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) fry: Effects of size and temperature // Aquaculture. 1991. V.99. P.356 363.
210. Varnavsky V.S., Kinas N.M., Rostomova S.A. Development of seawater adaptation in pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha*, during downstream migration:

relationships to temperature and residual yolk // *Env. Biol. Fish.*- 1993.- V.36.- P.373-379.

211. Vernon E.H. Enumeration of migrant pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) fry in the Fraser River estuary // *Bui. Int. Pac. Salmon Fish. Comm.* 1966 N19. 83 p.

212. Virtanen T. Smolting and osmoregulation of Baltic salmon, *Salmo salar* L., in fresh and brackish water // *Finn. Fish. Res.* 1987. Vol.7. P. 38-65.

213. Wedemeyer G.A., Saunders R.L., Clarke W.C. Environmental factors affecting smoltification and early marine survival of anadromous salmonids // *Mar. Fish. Res.* 1980. Vol. 42 (6). P. 1-14.

214. Wedemeyer G.A., McLeay D.J. Methods for Determining the Tolerance of Fishes to Environmental Stressors // *Stress and Fish. L.*, N-Y, Toronto. Acad. Pres. 1981, P. 247-275.

215. Welch D.W., Gjemes T.W., Rassadnikov O.A., Korolev A.B. Upper thermal limits on the late spring distribution of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) in the Northeast Pacific // *Doc. Submit to Annual Meeting of the North Pacific Fish Commission.* Vancouver. 1990. 17 p.

216. Welch D. W., Chigirinsky A.I., Ishida Y. Upper thermal limits on the oceanic distribution of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) in the spring // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1995. V.52. P.489 503.

217. Wendelaar Bonga S.E. The stress response in fish // *Phisiol. Rev.* 1997. V.77. N3. P. 591-625.