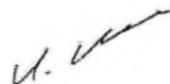


На правах рукописи



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

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Петропавловск-Камчатский – 2020

Работа выполнена в Магаданском филиале
Федерального государственного бюджетного научного учреждения
«Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства
и океанографии» (МагаданНИРО)

Научный руководитель: **Смирнов Андрей Анатольевич**
доктор биологических наук,
ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский
институт рыбного хозяйства и океанографии»
(ВНИРО), отдел морских рыб Дальнего Востока,
главный научный сотрудник

Официальные оппоненты: **Шибает Сергей Вадимович**
доктор биологических наук,
ФГБОУ ВО «Калининградский государственный
технический университет», кафедра ихтиологии
и экологии, заведующий кафедрой

Юсупов Равиль Рашитович
кандидат биологических наук,
ФГБУН «Институт биологических проблем Севера
Дальневосточного отделения Российской академии
наук», лаборатория ихтиологии,
старший научный сотрудник

Ведущая организация: ФГБУН «Институт биологии внутренних вод
имени И. Д. Папанина Российской академии наук»,
п. Борок, Некоузский р-н, Ярославская область

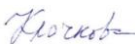
Защита диссертации состоится «07» мая 2020 г. в 10.00 на заседании диссертационного
совета Д 307.008.01 в ФГБОУ ВО «Камчатский государственный технический университет»
по адресу: г. Петропавловск-Камчатский, ул. Виллойская, д. 56.

Отзывы на автореферат просим направлять по адресу: 683003, г. Петропавловск-
Камчатский, ул. Ключевская, д. 35 (КамчатГТУ). Диссертационный совет Д 307.008.01.
Факс, электронный адрес: 8(4152)42-05-01, e-mail: oni@kamchatgtu.ru

С диссертацией и авторефератом можно ознакомиться в библиотеке и на сайте
ФГБОУ ВО «КамчатГТУ» (<https://www.kamchatgtu.ru>).

Автореферат разослан «__» _____ 2020 г.

Ученый секретарь диссертационного совета
доктор биологических наук

 Ключкова Татьяна Андреевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Тихоокеанские лососи – важные промысловые рыбы, имеющие большое экономическое и социальное значение, поэтому большое внимание уделяется изучению особенностей формирования численности поколений этих видов. На материковом побережье Охотского моря кета после горбуши занимает второе место по значимости. Одними из важных этапов в формировании численности поколений кеты являются пресноводный, эстуарно-прибрежный и ранний морской периоды жизни. Существует большое количество исследований, 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 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 В. И. Карпенко в прибрежных водах п-ова Камчатка (Карпенко, 1983а, 1994, 1998; Карпенко, 1991). Однако специализированных исследований по эстуарно-прибрежному периоду жизни кеты и горбуши в северной части Охотского моря (на материковом побережье Магаданской области) не проводили.

Период адаптации в эстуарно-прибрежной зоне и переход в воду морской солёности сопровождается гибелью значительной части скатившейся из пресноводных водотоков молоди лососей. Считается, что этот этап в жизненном цикле лососей – один из наиболее уязвимых. Общая смертность молоди от различных причин (низкие температуры в прибрежье, нарушения механизмов осморегуляторной адаптации, высокий уровень ледовитости в прибрежье и недостаточная кормовая база, выедание хищниками и др.) в эстуарно-прибрежный, ранний морской периоды жизни может достигать 95–99% (Neave, 1953; Foerster, 1955; Волобуев, Марченко, 2011 и др.). Работы по оценке выживаемости лососевых рыб в различные периоды онтогенеза свидетельствуют о том, что в открытом море их элиминация идет с относительно постоянной скоростью, которая значительно ниже темпов элиминации молоди в эстуарно-прибрежный период. Таким образом, формирование численности поколений у лососей фактически происходит в основном в короткий период прибрежной жизни после выхода молоди из устьев рек в море. Для 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 ее физиологического статуса.

Особенностью организма молоди, обеспечивающей ее выживаемость в этот период, является способность адаптироваться к условиям нарастающей солёности. Много работ посвящено функциональным изменениям системы водно-солевого обмена, липидного, белкового и углеводного метаболизма, изменениям активности нейроэндокринной и эндокринной систем в период смолтификации (Краюшкина, 1976; Калужный, 1977; Наточин, Лаврова, 1984 и др.). Большинство исследований касались молоди, полученной при искусственном воспроизводстве на рыбообразных заводах, и молоди от естественного нереста, выловленной в пресных водах (Хованский, 1992, 1997; Краюшкина и др., 1995; Запорожец, 2002; Крупина, 2002; Кальченко, 2010 и др.). Исследования адаптационных возможностей сеголетков в эстуарно-прибрежный

период невозможны без оценки физиологического состояния рыб, при этом один из методов – морфологический анализ крови. Публикации по исследованиям крови природной молоди лососевых в эстуарный период в отечественной и зарубежной научной литературе встречались единично (Серков, 1996; Калинина, 1997; Хованский, 1997; Карпенко, 1998; Пустовит, Пустовит, 2005; Parry, 1961; Ewingetal, 1980; Clarke, Shelbourn, 1985, 1986).

До настоящего времени проводилось чрезвычайно мало исследований (Карпенко, 1998; Волобуев, Марченко, 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. Представляет практический интерес и проведение исследований, направленных на определение возможных сходств или различий в распределении и особенностях адаптивных реакций в период смолтификации у молоди лососевых естественного и искусственного происхождения.

В эстуариях различного типа распределение и адаптация молоди к изменяющимся условиям среды имеют свои особенности, выявление которых важно для оценки выживаемости молоди (Карпенко, 1998). 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 собственно 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 резко изменившегося 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 (адаптационных 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 характер и 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 рыбоводного 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 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 к 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, скатывающаяся 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 адапционных 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» в 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 гг.). Материалы исследований использовались при написании прогнозов возврата производителей тихоокеанских лососей.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 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 127 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. Выражает глубокую и искреннюю благодарность И. Л. Изергину и Е. Е. Изергиной, оказавшим существенное влияние на формирование 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. Выражает 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)

В первой части главы приведены имеющиеся воззрения на распределение и биологические характеристики молоди кеты в прибрежье, а также на факторы, влияющие на ее распределение и выживаемость. Во второй части отражено актуальное состояние знаний о системе крови и гемопоэзе рыб, а также о смолтификации лососевых.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ 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 – Ольская лагуна и прилегающая к ней часть побережья Тауйской губы Охотского моря.

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

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 напрямую выноситься речным потоком из пресной воды в прибрежные участки моря соленостью 28–30‰.

Собранный нами материал включал сборы 2004–2008 гг. в устье р. Ола и в акватории Ольской лагуны на участках с нулевой соленостью (0‰), с переменной соленостью (3–18‰) и типично морской (22–30‰); 2010–2012 гг., 2014 г. – сборы в прибрежной акватории от м. Ольский до м. Средний, где молодь лососевых в р. Ола стала нагуливаться после изменения устьевой части, вызванного размывом Ньюклинской косы. Для типизации эстуариев использовалась классификация, предложенная В. Н. Михайловым и С. Л. Гориным (Михайлов, Горин, 2012). Согласно этой классификации, акватория Ольской лагуны до изменения устьевой части р. Ола относилась к собственно лагунным эстуариям, эстуарная зона 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 невода с мотней длиной 70 м с ячеей 10 мм на крыльях и 3 мм в мотне. После смены типа эстуария в качестве основного орудия лова использовался малый мальковый кошельковый невод длиной 55 м с размером ячеи 3×3 мм. Объем собранного материала представлен в таблице 1.

Таблица 1 – Объем собранного материала

Год	Проведен анализ, экз.	Учтено при обловах, экз.	Взято на анализ морфологической картины крови	
			кеты	горбуши
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	–

Координаты точек обловов определяли при помощи спутникового приемника GPS Garmin-12. На каждой станции проводились измерения абиотических параметров (соленость, мутность, температура, реакция среды (pH), электропроводность) с помощью анализатора качества воды Horiba. У всех пойманных рыб были взяты отолиты (sagitta) для проведения анализа их микроструктуры и идентификации заводской молоди. Дифференциация молоди по стадиям смолтификации проводилась в соответствии с классификацией, использованной В. С. Варнавским (Варнавский, 1990).

Для изучения физиологического статуса в качестве основной методики был выбран анализ морфологической картины крови молоди кеты и горбуши по мазкам. Гематологические исследования выполнялись по стандартной методике (Серпунин, 1986). 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).

Общее количество эритроцитов в единице объема крови определяли стандартным методом, используя камеру Горяева (Иванова, 1983). Для разбавления крови применяли раствор Хендрикса (Головина, 1989). 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).

Математическая обработка данных проводилась в программах Microsoft Excel и Statistica 6.0.

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 г. характеризовался достаточной стабильностью, в связи с чем при дальнейшем изложении были использованы преимущественно данные, полученные в ходе исследований в 2004 г., характеризующемся наибольшим количеством собранного материала.

Основываясь на анализе влияния различных гидрологических и гидрохимических параметров, а также на удаленности от устья р. Ола, были выделены 6 участков акватории лагуны (рисунок 1).

По степени влияния того или иного фактора была проведена группировка станций контрольных обловов. В первую группу, где наибольшее влияние оказывает повышение уровня воды в р. Ола, связанное с оттайкой мерзлотных грунтов и влиянием осадков, были включены станции, расположенные на участках 1, 2 и 3.

Сравнение данных по абиотическим показателям с величиной уловов молоди кеты показало, что на этих участках наблюдалось резкое повышение уловов при контрольных обловах через 1–5 суток после повышения уровня воды. Корреляция между значениями 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 непосредственно близким к устью р. Ола географическим расположением.

Во вторую группу объединены станции, располагавшиеся на участке 4, относящиеся к мезогалинному типу с умеренным влиянием приливно-отливных течений и являющиеся переходной зоной между пресными и морскими водами. На станциях этого участка единственным параметром, с которым прослеживается связь, была электропроводность, изменения которой на данных участках лагуны обусловлены влиянием соленых морских вод. Характер этой связи обратно пропорциональный. Такая закономерность объясняется тем, что молодь кеты, мигрирующая после ската в зону интенсивного перемешивания пресных и соленых вод, избегала участков акватории с высокими значениями солености.

В третью группу были объединены станции 5-го участка, находящиеся в глубине акватории Ольской лагуны, на которых соленость не опускалась ниже 20‰. Молодь кеты, выловленная на этих станциях, имела серебристую окраску, однако парр-пятна оставались дифференцируемыми. Такая молодь избегала зон с повышенной температурой воды: при температуре воды более 10,5°C молодь откочевывала на другие участки акватории лагуны, оставаясь в зоне высокой солености воды.

В четвертую группу включены станции 6-го участка, 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 солености падали и уловы. Таким образом, полностью смолтифицированная молодь кеты избегала опресненных участков акватории и совершала откочевку в прибрежную зону открытого моря. За все время

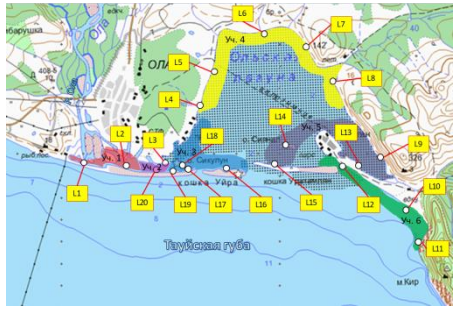


Рисунок 1 – Схема станций контрольных обловов и выделенных участков на акватории Ольской лагуны в 2004 г.

проведения исследований не было отмечено ни одного случая поимки такой молоди на участках с соленостью менее 25‰.

3.2. Длина и масса тела молоди кеты

В данном разделе приведены результаты анализа изменений размеров молоди кеты на различных участках Ольской лагуны. 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 (таблицы 2, 3).

Таблица 2 – 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-я декада июня	<u>35,4 ± 0,3</u>	<u>33,5 ± 0,6</u>	<u>36,6 ± 0,2</u>	–	–	–
	30,0–39,0	30,0–37,0	32,0–45,0	–	–	–
2-я декада июня	<u>37,8 ± 0,3</u>	<u>39,6 ± 1,6</u>	<u>38,1 ± 0,2</u>	<u>39,2 ± 0,3</u>	<u>39,3 ± 0,3</u>	–
	32,0–46,0	36,0–45,0	32,0–47,0	34,0–48,0	35,0–47,0	–
3-я декада июня	<u>37,5 ± 1,7</u>	<u>40,5 ± 0,3</u>	<u>39,1 ± 0,2</u>	<u>39,5 ± 0,2</u>	<u>41,6 ± 0,4</u>	<u>48,0 ± 0,2</u>
	33,0–44,0	30,0–50,0	30,0–66,0	32,0–53,0	35,0–52,0	40,1–51,1
1-я декада июля	<u>40,2 ± 1,1</u>	<u>39,8 ± 0,4</u>	<u>41,0 ± 0,3</u>	<u>41,8 ± 0,3</u>	<u>41,7 ± 0,3</u>	<u>47,2 ± 0,5</u>
	34,0–49,0	34,0–52,0	30,0–55,0	35,0–55,0	31,0–53,0	39,0–50,5
2-я декада июля	–	<u>40,8 ± 0,7</u>	<u>44,7 ± 0,7</u>	<u>46,3 ± 1,6</u>	<u>43,8 ± 0,7</u>	<u>50,2 ± 2,7</u>
	–	35,0–49,0	34,0–58,0	39,0–52,0	33,0–54,0	41,0–54,0
N, экз.	161	303	1076	728	389	266

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

Таблица 3 – 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-я декада июня	<u>292,08 ± 7,98</u>	<u>240,55 ± 20,91</u>	<u>347,51 ± 6,38</u>	–	–	–
	205,00–467,00	173,00–407,00	224,00–702,00	–	–	–
2-я декада июня	<u>381,32 ± 9,88</u>	<u>459,00 ± 64,55</u>	<u>364,67 ± 8,30</u>	<u>451,22 ± 12,64</u>	<u>453,94 ± 13,63</u>	–
	232,00–681,00	284,00–675,00	188,00–656,00	238,00–789,00	290,00–860,00	–
3-я декада июня	<u>361,67 ± 60,28</u>	<u>492,27 ± 17,02</u>	<u>437,54 ± 11,04</u>	<u>425,58 ± 6,47</u>	<u>545,86 ± 20,54</u>	<u>750,39 ± 5,92</u>
	212,00–626,00	141,00–1173,00	148,0–2484,00	204,00–1177,00	268,00–1106,00	680,00–947,00
1-я декада июля	<u>516,46 ± 49,60</u>	<u>490,58 ± 20,78</u>	<u>531,35 ± 13,55</u>	<u>491,65 ± 13,34</u>	<u>598,75 ± 16,95</u>	<u>722,20 ± 22,78</u>
	258,00–890,00	228,00–1081,00	197,00–1308,00	238,00–1452,00	209,00–1132,00	673,00–750,00
2-я декада июля	–	<u>524,73 ± 35,86</u>	<u>772,69 ± 40,60</u>	<u>774,1 ± 71,45</u>	<u>727,33 ± 39,54</u>	<u>784,20 ± 23,49</u>
	–	229,00–1036,00	244,00–1896,00	501,00–1089,00	209,00–1423,00	561,00–1201,00
N, экз.	161	303	1076	728	389	266

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

Молодь кеты с наибольшими средними значениями длины и массы тела отмечалась на участках в юго-восточной части лагуны, в зоне смешения вод лагуны и вод морского побережья (участок 6). На данном участке акватории значения размерных показателей молоди практически не изменялись с течением времени. Это связано с тем, что на этих участках присутствовала только полностью смолтифицированная, готовая к откочевке молодь.

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 с 30 мм и 148 мг до 51 мм и 2484 мг.

3.3. Анализ динамики уловов молоди кеты

В первой декаде июня молодь кеты распределялась достаточно равномерно на участках лагуны, непосредственно прилегающих к устьевой части реки. Вся молодь, выловленная на этих участках, имела типично речную окраску: парр-полосы ярко выражены, плавники со значительным внедрением гранул меланина (Варнавский, 1990). На распределение оказывали влияние паводки и низкая температура воды, при которой двигательная активность молоди кеты снижалась.

Во второй декаде июня отмечались значительные скопления молоди как в приустьевой части, так и непосредственно в акватории Ольской лагуны на участках олиго- и мезогаalinного типа. Такое распределение связано с активными миграциями молоди в период первичного нагула и постепенной адаптацией к повышенной солености. В то же время незначительное количество молоди в уловах на участках с минимальным влиянием пресных вод свидетельствует о малом количестве полностью смолтифицированной молоди в этот период.

Распределение 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. В этот период в уловах была отмечена в незначительных количествах полностью смолтифицированная молодь на выходе из Ольской лагуны.

В первой декаде июля большое количество молоди кеты наблюдалось на участках, расположенных в зоне выносного течения (южная часть лагуны) и в глубине лагуны на ее северо-восточном побережье. Наличие двух хорошо идентифицируемых скоплений молоди кеты на противоположных участках акватории – следствие достаточно растянутого по времени ската из р. Ола, в результате чего в акватории лагуны одновременно присутствовала как молодь на завершающих стадиях смолтификации (южная сторона акватории Ольской лагуны), так и еще не полностью смолтифицированная молодь (северо-восточное побережье).

Резкое уменьшение 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 являются свидетельством окончания покатной миграции молоди кеты р. Ола.

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

Необходимо отдельно остановиться на особенностях распределения молоди кеты искусственного происхождения (рисунок 2).

В отличие от молоди кеты естественного происхождения, характеризующейся активной миграцией в период начального нагула и постепенной адаптацией к условиям среды с повышенной соленостью, молодь кеты, выпущенная с Ольского рыбозавода, встречалась во внутренней части лагуны лишь в незначительных количествах. Для молоди кеты был характерен пассивной скат, сначала в зоне

влияния пресного водотока (р. Ола), а затем по отливному течению вдоль островов южной части лагуны с выносом в открытое море.

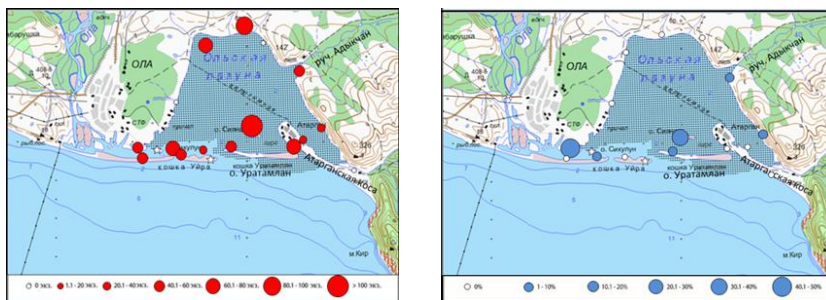


Рисунок 2 – Средние уловы молоди кеты естественного и искусственного происхождения в Ольской лагуне в 2004 г.

Характерным для всего периода исследований было то, что молодь кеты не образовывала моновидовых скоплений, а отмечалась в уловах только вместе с молодью горбуши, которая выносилась из приустьевых участков р. Ола в прибрежную часть Тауйской губы, попадая в акваторию лагуны только с приливными течениями.

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

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

Полное изменение устьевой зоны р. Ола окончательно сформировалось к 2009 г., в результате чего Ольская лагуна превратилась в типично морской водоем и перестала быть эстуарной зоной р. Ола. Обловы показали, что молодь в лагуне присутствовала в незначительных количествах, а скатывающаяся молодь из р. Ола попадала сразу в акваторию Тауйской губы.

Основываясь на данных о распространении зоны распреснения, а также на информации, полученной МагаданНИРО в ходе проведения летней съемки на НИС «Зодиак» в 2009 г., было установлено, что после размыва Нюклинской косы менялись течения в прибрежной акватории между м. Ольский и м. Кир. Вдоль берега северо-восточной части Тауйской губы от м. Харбиз до м. Ольский сформировался западный перенос вод, вызванный циклоническим круговоротом. Лишь небольшая ветка течения была направлена в Ольскую лагуну и в прибрежную акваторию в районе м. Кир (рисунок 2).

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 по совокупности воздействия абиотических факторов (рисунок 3).

На основе анализа абиотических показателей установлено, что наиболее высокие значения температуры наблюдались на участках 1, 5 и 6, минимальная температура была отмечена на участках 7 и 8, что объясняется влиянием морских холодных вод.

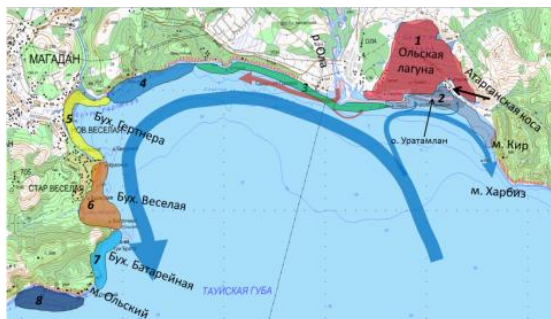


Рисунок 3 – Схема течений в акватории исследований и группировка по участкам в 2011 г.

Минимальные значения солености наблюдались на участках 3, 4, 5 и 6. В зоне наибольшего влияния речного стока р. Ола (участок 3) в течение всего периода исследований наблюдалась выраженная стратификация по солености (до 12,8‰) придонного и поверхностного слоев, что не фиксировалось на остальных участках. Участки 1, 2, 7 и 8 по значениям солености были приближены к открытым участкам побережья Охотского моря.

Таким образом, участки 5 и 6 по совокупности абиотических факторов соответствовали мезогалинным участкам Ольской лагуны до изменения устьевой зоны р. Ола, а участки 1, 2, 7 и 8 – полигалинным.

4.2. Распределение молоди кеты

Использование при обловах кошелькового невода позволило построить подекадные карты распределения молоди лососевых на модельных полигонах с помощью специализированной программы «КартМастер v.4.1», разработанной ВНИРО (Бизиков и др., 2007). Усредненные данные по распределению молоди кеты по акватории модельного полигона представлены на рисунке 4.

В первой декаде июня наибольшие скопления молоди кеты были отмечены на участках морского побережья западнее устья р. Ола и в районе о. Уратамлан, что обуславливалось стоковым течением пресных вод из р. Ола. Значительные по плотности скопления молоди кеты были отмечены в акватории бух. Веселая на опресненном участке в районе устья впадающего ручья.

Во второй декаде июня самые значительные скопления были отмечены в акватории бухт Гертнера и Веселая и севернее м. Кир. На участке побережья от устья р. Ола до м. Ньюкля отмечалась молодь, не образующая скоплений высокой плотности. Непосредственно в Ольской лагуне и в районе устья р. Ола молодь практически не наблюдалась.

Распределение молоди кеты в третьей декаде июня характеризовалось образованием нескольких локальных группировок: *первой* – в акватории бух. Веселая, *второй* – в районе м. Кир и *третьей*, менее значительной, – в районе впадения руч. Адыкчан в Ольскую лагуну.

В июле кета образовывала скопления только в бух. Батарейная.



Рисунок 4 – Распределение молоди кеты после изменения гидрологии устьевой зоны р. Ола

морские участки. Незначительная часть молоди кеты распределялась в восточном направлении, образуя локальные скопления непосредственно в Ольской лагуне и в районе м. Кир. На данных участках молодь нагуливалась до конца июня, постепенно откочевывая в сторону открытых участков Тауйской губы.

4.3. Длина и масса тела молоди кеты

Данные по усредненным значениям длины и массы тела молоди кеты из уловов представлены на рисунке 5.

В первой декаде июня значения размерно-весовых показателей молоди кеты на всех участках 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.

Во второй и третьей декадах июня скопления молоди были представлены рыбами как только что скатившимися, так и нагуливающимися в прибрежье некоторое время, что делает сравнение размерных показателей по усредненным величинам не вполне корректным, но, тем не менее, позволяет достаточно четко определить общую тенденцию увеличения средних значений длины и массы.

Вся акватория Ольской лагуны (участок 1) после прекращения влияния стока р. Ола стала соответствовать морским участкам побережья с высокими показателями

Таким образом, распределение молоди кеты, скатившейся из р. Ола после изменения морфологии устья, формировалось под влиянием стока пресных вод и сложившихся морских течений. 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 в западном направлении, образуя скопления в районе бух. Веселая. Позднее одна часть молоди, не образуя скоплений, распределялась вдоль побережья на участках с морской соленостью, постепенно смещаясь на участки открытого моря. Другая часть совершала активные миграции, образуя значительные скопления в акватории бухт Гертнера и Веселая на участках, наиболее приближенных по совокупности абиотических факторов к Ольской лагуне до изменения ее гидрологического режима.

К третьей декаде июня молодь концентрировалась в районе бух. Батарейная перед откочевкой в открытые морские участки. Незначительная часть молоди кеты распределялась в восточном направлении, образуя локальные скопления непосредственно в Ольской лагуне и в районе м. Кир. На данных участках молодь нагуливалась до конца июня, постепенно откочевывая в сторону открытых участков Тауйской губы.

солености, но в связи с отсутствием волнового воздействия, небольшими глубинами и быстрой прогреваемостью не потеряла своего значения как нагульного водоема, что подтверждалось значительным увеличением длины и массы тела молоди в период с первой по третью декаду июня.

Значения длины и массы тела молоди кеты в первой декаде июля на участке 7 имели максимальные величины, что с учетом фенотипических признаков и особенностей распределения свидетельствовало о формировании на данном участке скоплений полностью смолтифицированной молоди перед откочевкой к открытым морским участкам.

Резюмируя все вышесказанное, можно заключить, что проведенный комплекс исследований позволяет достаточно достоверно оценить влияние абиотических факторов на распределение, а также изменения длины и массы тела молоди с течением времени, однако по совокупности этих данных не представляется возможным определить выживаемость молоди в эстуарно-прибрежный период и оценить уровень ее адаптационных возможностей. 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 съемок с одновременным сбором гематологических данных в течение ряда лет позволило проанализировать изменения в морфологической картине крови природной молоди кеты за весь период ската и смолтификации в условиях с различной соленостью.

В результате анализа гематологических показателей было установлено, что общее количество эритроцитов в единице объема крови у молоди кеты в период миграции из пресноводных участков лагуны в солоноводные уменьшалось по мере увеличения солености. В пресной воде значение этого показателя было значительно больше, чем в соленой (у кеты из р. Ола он составил 0,75–0,90 млн шт. в 1 мл крови; у молоди кеты из мезогалинных и полигалинных участков лагуны р. Ола – 0,45–0,65 млн шт. в 1 мл крови) (Изергина, Изергин, 2006, 2008, 2011).

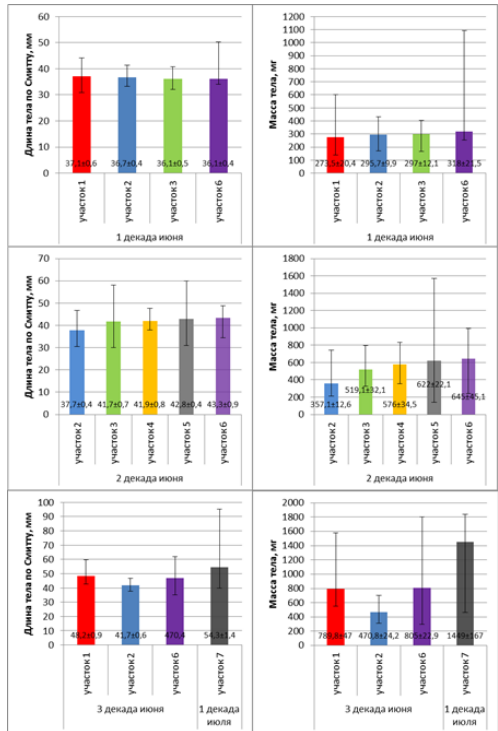


Рисунок 5 – Длина тела и масса молоди кеты с разных участков акватории Тауйской губы в 2011 г.

В процессе адаптации к солености в крови у молоди кеты было отмечено, с одной стороны, увеличение образования новых эритроцитов, с другой – уменьшение их общего количества в единице объема. Этот факт объясняется интенсивной сменой зрелых эритроцитов, клеточные мембраны которых не приспособлены к новым осмотическим условиям внутри организма рыб при переходе в соленую воду. Об этом же свидетельствовало большое количество разрушенных эритроцитов, наблюдаемое на мазках крови у молоди кеты из участков лагуны с переменной соленостью.

Осмотическая резистентность эритроцитов характеризует состояние клеточных мембран (Смирнова, Говорова, 1974). Этот показатель определялся по гемолизу эритроцитов *in vitro* в растворах хлорида натрия возрастающей концентрации. У молоди кеты из участков лагуны с морской соленостью эритроциты начинали разрушаться уже при концентрации хлорида натрия 0,5% и полностью разрушались при концентрации 0,42%. У молоди кеты, выловленной на пресноводных участках, начало гемолиза происходило при 0,42%, а полный гемолиз – при 0,26% хлорида натрия. 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 соленой 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 и обуславливается изменениями микровязкости мембран, которая, в свою очередь, определяется относительным содержанием насыщенных и ненасыщенных жирных кислот в составе липидов.

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 – 98%. Число лейкоцитов – 2–4 шт. на тысячу эритроцитов. Лейкоциты на 90% представлены лимфоцитами, остальные – 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, т. е. еще в реке, у молоди кеты начинается процесс образования новых эритроцитов, доля которых увеличивается до 15–20%. Доля лимфоцитов уменьшается до 80%, увеличивается доля сегментоядерных нейтрофилов и их предшественников («юные нейтрофилы» в нашем исследовании). В кровяном русле появляются гемопоэтические стволовые клетки гемоцитобласты, т. е. 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.

Солоноватые воды, начало смолтификации (акватория Ольской лагуны, олиго- и мезогалинные участки). При попадании молоди кеты в воду с переменной соленостью происходит процесс разрушения части клеток крови. На мазках крови отмечается большое количество тромбоцитов. 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 молоди в среде с высокой соленостью (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. При этом число лейкоцитов остается низким – до 1–2 шт. на тысячу 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, нами было установлено, что 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 адаптационных возможностях молоди, приводящих в дальнейшем к гибели рыб.

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 уменьшается до 2–5%. Доля зрелых эритроцитов увеличивается до 80–90%, кровь приобретает лимфоидный характер, появляются моноциты, общее количество лейкоцитов возрастает до 10–15 шт./1000 эритроцитов. На этом этапе смолтификации молодь кеты 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 молоди кеты в эстуарии лагунного типа представлены в таблице 4.

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 на изменение факторов среды, в том числе солености воды.

Проведенные исследования позволили выявить совокупность показателей морфологической картины крови на завершающей стадии смолтификации, которые свидетельствуют о низких адаптационных возможностях или полном истощении кроветворной функции организма молоди. У таких рыб при завершении процесса смолтификации показатели крови не возвращаются к нормальному состоянию, 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.

Указанное выше соотношение форменных элементов крови на завершающем этапе смолтификации также применимо для оценки адаптационных возможностей молоди горбуши (Изергин, Изергина, 2018).

Таблица 4 – Показатели морфологической картины крови молоди 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

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

Для оценки степени воздействия смены типа эстуария р. Ола на молодь в эстуарно-прибрежный период нами был проведен сравнительный анализ гематологических показателей молоди лососей из уловов 2004 и 2008 гг.

Дискриминантный анализ всей совокупности гематологических показателей позволил выявить наличие в выборках в 2008 г. двух хорошо дифференцированных групп молоди кеты, которые резко отличались от молоди горбуши. 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 6).

Сравнивая значения показателей красной крови молоди кеты из уловов 2004 и 2008 гг., можно отметить, что у молоди кеты, отнесенной к 1-й группе, количество незрелых эритроцитов (базофильные нормобласты), т. е. не способных переносить кислород, было в 3,5 раза больше, чем у молоди,

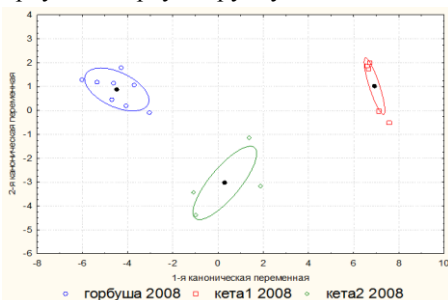


Рисунок 6 – Взаиморасположение выборок кеты и горбуши в плоскости главных канонических переменных

отнесенной к 2-й группе и у молоди из уловов 2004 г. (до изменения русла, когда адаптация кеты к повышенной солености проходила постепенно) (рисунок 7).

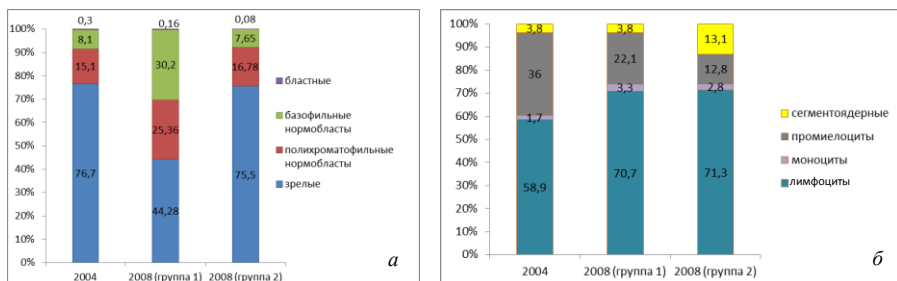


Рисунок 7 – Соотношение форм эритроцитов (а) и лейкоцитов (б) молоди кеты из устья р. Ола в 2004 и 2008 гг.

Кроме того, на всех мазках крови у молоди кеты из 2-й группы были обнаружены безъядерные эритроциты (как у молоди горбуши) и большое количество amitotически делящихся эритроцитов, чего не отмечалось у молоди из 1-й группы и у молоди кеты из уловов 2004 г. По морфологическим показателям эритроцитарной системы крови молодь кеты, отнесенная к 2-й группе, сходна с молодью горбуши.

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

Молодь кеты, отнесенная к группе 1, по показателям эритроцитарной системы (количество зрелых эритроцитов) находилась в состоянии острого стресса, т. е. за пределами адаптационных возможностей. 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 не превышала 30%. Иными словами, иммунная система молоди кеты из уловов 2008 г. еще не была активизирована в достаточной степени для адекватной реакции на резкую смену солености.

При проведении сравнительного анализа морфологической картины крови молоди кеты р. Ола в 2004 и 2008 гг. было установлено, что адаптационный статус молоди кеты в 2008 г. был значительно ниже, чем в 2004 г., в отличие от молоди горбуши, показатели которой практически не изменились (рисунок 8).

Молодь горбуши в начальный период смолтификации более резистентна к условиям резко увеличивающейся солености 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 ее смертности на 20–25%.

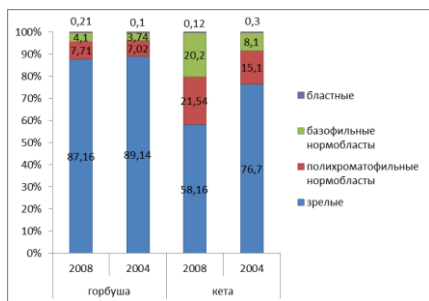


Рисунок 8 – Соотношение форм эритроцитов в крови молоди горбуши и кеты из устья р. Ола в 2008 и 2004 гг.

тяжелых льдов, занесенных из открытого моря в акваторию бухт Веселая и Батарейная, и их длительное распаление – до конца июня. Наличие больших масс льда в бух. Веселая в раннелетний период 2012 г. вызвало резкую стратификацию прибрежных вод с формированием сильно охлажденного и опресненного верхнего слоя (температура воды на глубине более 1 м была на 6–8°C ниже среднемноголетней, разница в значениях солености на поверхности и глубине 2,5 м достигала 15‰).

В акватории бух. Батарейная температурный режим оставался в целом на уровне прошлых лет, в то время как соленость в начале июня (т. е. в период наибольшей концентрации мальков) снизилась до 13–15‰ (среднемноголетнее значение – 29–33‰).

Динамика изменений значений размерных показателей молоди кеты в 2012 г. характеризовалась длительным периодом, в течение которого практически не происходило увеличения их длины и массы тела (таблица 5).

Таблица 5 – Значения размерных показателей молоди кеты в 2012 г.

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

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

Только с конца июня, когда температура воды и соленость на исследуемой акватории достигли обычных для этого времени величин, был отмечен резкий рост длины и массы тела молоди. Фиксировались значительные отличия поведенческих реакций молоди в условиях охлажденных и распресненных прибрежных морских вод в местах нагула. Молодь концентрировалась вокруг скоплений дрейфующих льдов, была малоактивна и не пряталась даже при попытках ее отлова.

Для оценки степени воздействия на адаптационные возможности молоди лососевых были отдельно проанализированы гематологические показатели молоди из уловов 2012 г.

На большинстве мазков отмечались разрушенные и amitotически делящиеся клетки. В первой декаде июня в крови молоди кеты наблюдалось значительное

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, что наблюдалось нами в 2012 г.

Основным фактором, повлиявшим на фенологическую и гидрологическую ситуацию в прибрежных участках, стало чрезвычайно большое количество

количество молодых эритроцитов, но доля зрелых эритроцитов, способных переносить кислород, не опускалась ниже 50%. В июле показатель доли зрелых эритроцитов в крови молодежи кеты в среднем составил 67%, что является нормой на завершающем этапе процесса смолтификации у лососевых.

Соотношение форм лейкоцитов оставалось в пределах нормы для данного этапа смолтификации. Количество тромбоцитов и число лейкоцитов, приходящихся на тысячу эритроцитов, у большинства экземпляров молодежи кеты в 2012 г. также соответствовали периоду смолтификации и не являлись критическими для ее выживаемости.

В то же время у горбуши в 2012 г. в начале июня количество молодых форм эритроцитов в периферической крови не превышало 10%, увеличиваясь до 40% только к началу июля. На мазках крови молодежи горбуши в отличие от молодежи кеты в июне отмечалось значительное количество гигантских клеток-гемодитобластов, наличие которых непосредственно в кровяном русле свидетельствует о максимальной мобилизации всех адаптационных механизмов молодежи. Кроме того, на мазках крови встречалось значительное количество безъядерных эритроцитов и нормобластов в стадии амитотического деления как в июне, так и в июле. Лейкоциты на мазках в первой декаде июня практически отсутствовали, к июлю их количество увеличилось до 4 шт./1000 эритроцитов, при этом доля тромбоцитов значительно превышала норму. Таким образом, состав белой крови молодежи горбуши в 2012 г. отличался от нормы.

На основании совокупности гематологических показателей была подсчитана доля молодежи с низкими адаптационными возможностями на завершающем этапе смолтификации, которая составила у кеты 39% (в благоприятный год 30–35%), а у горбуши – 44% (в благоприятный год 6–25%).

Таким образом, распреснение прибрежной части акватории бухт Гертнера и Веселая в июне 2012 г., вызванное длительным периодом таяния льдов, по-разному сказалось на процессах метаболизма молодежи лососевых. Если на молодежь кеты аномально низкие значения солености не оказали значительного отрицательного воздействия, то на молодежь горбуши совокупность указанных абиотических факторов оказала негативное влияние.

5.3. Практическое применение

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

Полученные данные о молодежи с низким адаптационным статусом были использованы при оценке формирования численности поколений кеты р. Ола после размыва Ньюклинской косы и изменения типа эстуария в 2007 г. Основу популяции ольской кеты до 2007 г. составляли особи, физиологически приспособленные к постепенному нарастанию градиента солености в условиях миксогалинного водоема (Ольская лагуна). Предполагалось, что в 2008 г. выживут в основном те особи, которые физиологически были наиболее приспособлены к резкому увеличению солености сразу после ската. Кета, воспроизводящаяся в реках охотоморского побережья, возвращается на нерест в основном в возрасте

3–6 лет (2+ – 5+ лет), 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 течение ряда лет. Таким образом, молодежь, скатившаяся весной 2008 г. (поколение 2007 г.), формирует подходы в 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, составила 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 г. – 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 значительно уменьшилась, что подтверждает целесообразность использования материалов исследований об адаптационных возможностях молоди кеты в эстуарно-прибрежный период для оценки формирования численности поколений.

Оценка адаптационных возможностей по морфологической картине крови позволяет также корректировать прогнозы 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 высокочисленных подходов производителей в 2013 г. Однако исследования, проведенные в прибрежье в 2012 г., выявили резкое увеличение доли молоди с низкими адаптационными возможностями. 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 среднепогодного для этого вида (возврат производителей составил: 21,1 млн в 2011 г. и 6,3 млн рыб в 2013 г.).

Кроме того, 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 молодежь кеты распределяется на наиболее опресненных участках лагуны, избегая водных масс с повышенной соленостью;
- в дальнейшем молодежь кеты распределяется в зоне активного смешения пресных и морских вод, избегая участков акватории с соленостью более 18‰;
- на завершающей стадии смолтификации молодежь кеты нагуливается на участках лагуны со значениями солености, близкими к морским (20–25‰) и температурой ниже 10,5°C;

– 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 побережья с соленостью 25–30‰ без возможности постепенной адаптации к морской среде. В результате одна часть молоди под действием морских течений распределялась в побережье 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 по сравнению 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 адаптационных 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 адаптационными возможностями с 30 до 55%.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО МАТЕРИАЛАМ ДИССЕРТАЦИИ

Российские рецензируемые научные журналы

(*издания, рекомендованные ВАК РФ):

Изергин, Л. И. Использование гематологических показателей молоди кеты и горбуши для оценки их адаптационного статуса в ранний морской период / **Л. И. Изергин**, Е. Е. Изергина // Вестник Камчатского государственного технического университета [Bulletin of Kamchatka State Technical University]. 2018. № 46. С. 66–72.

Изергин, Л. И. Особенности распределения молоди кеты (*Oncorhynchus keta*, сем. Salmonidae) в миксогалинной Ольской лагуне (Тауйская губа, Охотское море) / **Л. И. Изергин** // Вестник Камчатского государственного технического университета [Bulletin of Kamchatka State Technical University]. 2019. № 50. С. 89–97.

Публикации в других изданиях:

Изергин, Л. И. О каннибализме североохотоморской горбуши / И. Л. Изергин, Е. Е. Изергина, **Л. И. Изергин**, С. Л. Марченко, М. М. Сачков, Е. А. Фомин // Бюллетень № 3 реализации «Концепции Дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». Владивосток: Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр. 2008. С. 96.

Изергин, Л. И. Влияние абнотических факторов на биологию и морфологическую картину крови молоди кеты и горбуши в ранний морской период на модельном полигоне в Тауйской губе / Е. Е. Изергина, И. Л. Изергин, **Л. И. Изергин** // Материалы докладов отчетной сессии ФГУП «МагаданНИРО» по результатам исследований 2012 г. Магадан. 2013. С. 66–70.

Izergin, L. I. Juvenile Pink distribution in the Coastal Area of Taiu Bay in the Sea of Okhotsk / I. L. Izergin, V. V. Volobuev, **L. I. Izergin**, E. A. Fomin, S. L. Marchenko // North Pacific Anadromous Fish Commission. Technical Report. 2013. № 9. P. 59–63.

Изергин, Л. И. Результаты исследований молоди лососевых на модельном полигоне в Амахтонском заливе (распространение, биология, сравнительная характеристика морфологической картины крови) / **Л. И. Изергин**, Р. В. Питернов, Е. Е. Изергина // Материалы докладов отчетной сессии ФГУП «МагаданНИРО» по результатам исследований 2013 г. Магадан. 2014. С. 84–93.

Изергин, Л. И. Атлас клеток крови лососевых рыб / Е. Е. Изергина, И. Л. Изергин, **Л. И. Изергин**. Магадан: Кордис. 2014. С. 127.

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)

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук

В авторской редакции
Набор текста Л. И. Изергин
Верстка, оригинал-макет Е. Е. Бабух

Подписано в печать 06.03.2020. Формат 60*84/16. Печать цифровая. Гарнитура Times New Roman
Авт. л. 1,17. Уч.-изд. л. 1,27. Усл. печ. л. 1,0. Тираж 100 экз. Заказ № 3

Издательство Камчатского государственного технического университета

Отпечатано участком оперативной полиграфии издательства КамчатГТУ
683003, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Ключевская, 35